

STRUCTURE ET DYNAMIQUE D'UN PEUPEMENT
DE LEZARDS : LES SCINCIDES
DE LA SAVANE DE LAMTO (COTE-D'IVOIRE)

par R. BARBAULT

Laboratoire de Zoologie de l'Ecole Normale Supérieure ()*

Parmi les concepts majeurs de l'écologie, celui de *biocénose*, qui implique l'idée d'une *organisation* de la nature et place l'accent sur la notion de *structure*, est particulièrement fondamental car il délimite mieux que tout autre le champ spécifique de l'écologie à l'intérieur du vaste domaine des sciences de la vie et donne aux recherches qu'il inspire une orientation des plus fécondes.

Conçue dans cet esprit, la présente étude s'est efforcée de dégager les grandes structures d'une communauté polyspécifique de Lézards :

- *structures spatio-temporelles* du peuplement ;
- *structures démographiques* des populations des principales espèces ;
- place du peuplement des Lézards dans les *structures trophiques* de la biocénose.

Traitant d'espèces tropicales d'une part, aboutissant d'autre part à préciser quantitativement la place qu'occupe un peuplement de Lézards dans l'économie d'une biocénose complexe, le présent travail tend à combler deux des plus importantes lacunes d'une écologie herpétologique encore jeune.

LE MILIEU PHYSIQUE

Les savanes de Lamto (6°13' N ; 5°02' W) ont fait l'objet de nombreux travaux (voir César, 1971 et Menaut, 1971) et l'on se bornera à décrire succinctement les biotopes prospectés après avoir rappelé quelques généralités indispensables.

(*) Adresse : 46, rue d'Ulm, 75005 Paris.

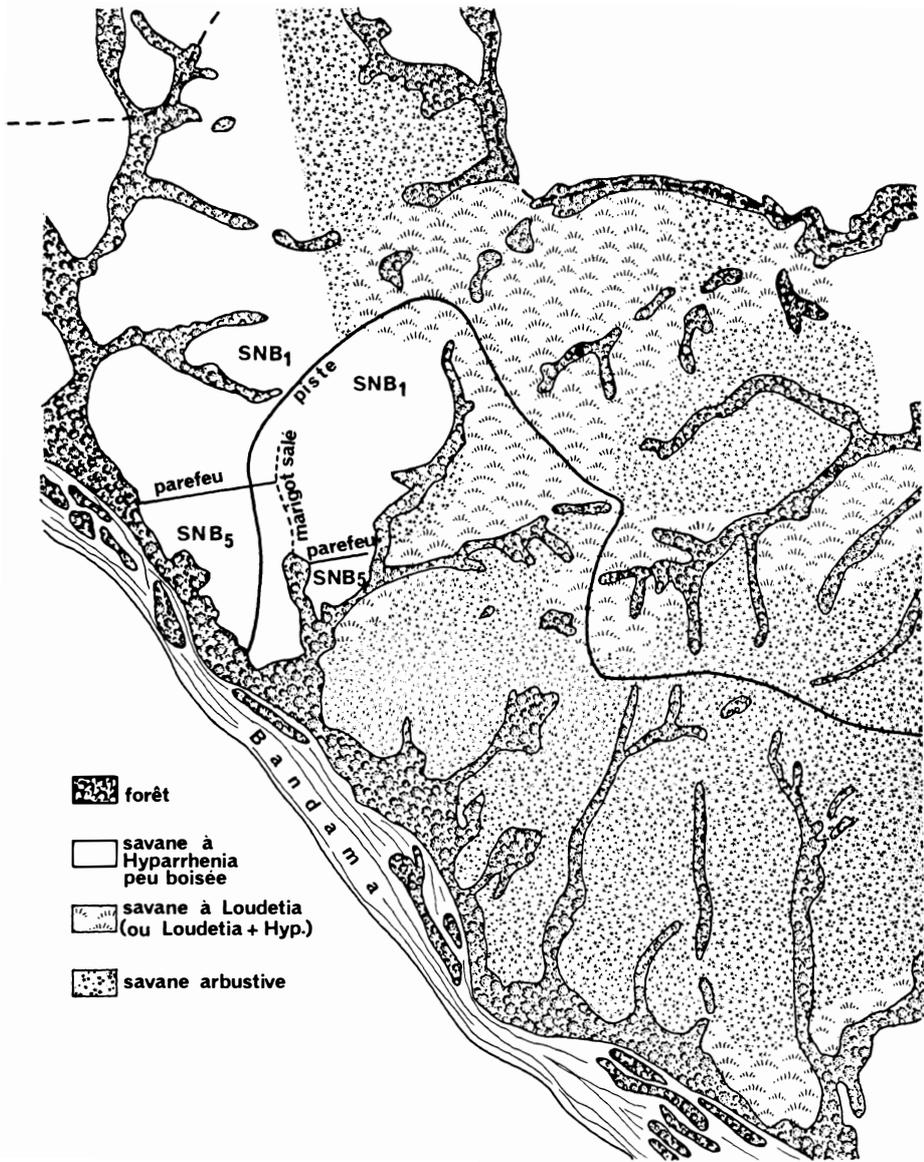


Figure 1. — Carte des savanes et des forêts de Lamto.

Découpées par un important lacs de galeries forestières, ces savanes sont caractérisées par la juxtaposition constante des deux grands types de végétation - forêt et formation herbacée (Fig. 1).

Passée la première impression de monotonie que suscitent les paysages de la savane à Rôniers, on y reconnaît trois principaux faciès qui diffèrent par la structure de leur revêtement herbacé et par la densité de leur strate ligneuse.

1. — La savane à *Loudetia* dominant est un faciès non arbustif de sol sableux pauvre ; l'herbe y est souvent implantée en touffes maigres et espacées ; le recouvrement qui en résulte est médiocre et les variations journalières et saisonnières de la température et de l'humidité y sont plus accusées que dans les autres biotopes. La densité arbustive n'excède pas une vingtaine de pieds à l'hectare.

2. — La savane à *Hyparrhenia* peu boisée renferme de 30 à 60 arbustes par hectare ; la strate herbacée est une association à *Hyparrhenia* et *Loudetia* dans laquelle *Hyparrhenia* prédomine.

3. — La savane à *Hyparrhenia* très arbustive renferme de 150 à 300 arbustes par hectare ; on ne trouve plus de *Loudetia* dans le tapis herbacé tandis que *Imperata cylindrica*, rare dans les autres associations, y fait son apparition.

Si, à l'initiative de l'homme, la quasi-totalité des savanes brûlent en saison sèche, généralement aux mois de décembre ou de janvier, il arrive que certaines d'entre elles échappent au feu. Tel fut le cas, par suite de l'entretien de pare-feux efficaces, de deux parcelles de savane à *Hyparrhenia* peu boisée, l'une depuis 1961, l'autre de janvier 1964 à janvier 1966. L'étude de leurs peuplements ayant été faite principalement en 1965, on les nommera respectivement « savane non brûlée depuis cinq ans » et « savane non brûlée depuis un an » (voir Fig. 1). Ces faciès non brûlés se reconnaissent à la présence d'une litière abondante et au développement de leur strate arbustive dans laquelle apparaissent des essences forestières (Vuattoux 1970). Ces modifications capitales de la structure du biotope contribuent à instaurer de nouvelles conditions microclimatiques que l'on peut caractériser, en opposition avec celles des faciès soumis au feu, par le nivellement des fluctuations saisonnières autant que journalières de la température et de l'humidité (Fig. 2). Il n'est pas exagéré de dire que la savane non brûlée forme un milieu fermé dont le microclimat au niveau du sol se rapproche considérablement de celui de la forêt (Ménager, 1971). Le contraste avec la savane brûlée est particulièrement évident au mois de février où celle-ci, dépouillée de sa couverture herbacée, subit des variations thermiques considérables — la température au sol pouvant dépasser en plein après-midi 55°C et cela plusieurs semaines encore après l'incendie.

Le climat de la région de Lamto, qualifié de « tropical



Figure 2. — Fluctuations journalières de la température à la surface du sol en savane brûlée et en savane non brûlée du 24 au 28 juin 1967.

humide », est caractérisé par l'alternance d'une saison sèche, de décembre à mars, et d'une saison humide, d'avril à novembre, parfois entrecoupée d'une « petite saison sèche » en août — peu significative dans le cas des Reptiles.

D'importantes fluctuations annuelles sont observées, qui affectent aussi bien le volume total des précipitations annuelles que leur distribution saisonnière (Tableau I). Au contraire des pluies, les températures, toujours élevées, sont assez constantes (1) : les variations saisonnières sont faibles et les fluctuations annuelles négligeables (Tableau II).

LES METHODES

La savane oppose à toute observation une dense couverture herbacée qu'il est nécessaire d'éliminer dès lors que l'on envisage le dénombrement ou le ramassage exhaustif des animaux qui y vivent.

(1) Températures mesurées sous abri, conformément aux normes internationales.

TABLEAU I

Les précipitations mensuelles à Lamto, en mm, de 1964 à 1968 (d'après J.L. Tournier).

	Janv.	Fév.	Mars	Avril	Mai	Juin	Juil.	Août	Sept.	Oct.	Nov.	Déc.	Total
1964	0	21	136	139	169	317	47	12	35	35	115	111	1 137
1965	0	72	99	211	139	146	70	54	93	137	56	1	1 078
1966	0	58	222	269	186	180	337	103	83	75	42	3	1 558
1967	1	63	147	90	111	134	50	38	116	41	59	108	958
1968	36	114	128	64	254	280	190	111	278	122	91	20	1 688

TABLEAU II

Le régime thermique moyen à Lamto de 1964 à 1968 : (°C ; d'après J.L. Tournier).

	Janv.	Fév.	Mars	Avril	Mai	Juin	Juil.	Août	Sept.	Oct.	Nov.	Déc.
Moyenne des minimums	26,7	28,1	28,2	27,7	27,2	25,8	25,2	24,9	25,4	26,2	26,9	26,5
Moyenne des maximums	33,5	34,8	35,1	34,1	33,2	30,9	30,1	29,5	30,9	32,3	33,3	32,5

Le principe de la méthode consiste à répartir autour d'un carré de superficie déterminée des hommes munis de machettes dont ils se serviront pour faucher l'herbe au ras du sol en avançant lentement. Ils refouleront ainsi devant eux les animaux apeurés qui, finalement aculés, tenteront de fuir en traversant un espace découvert où ils seront aisément repérés et capturés.

Pratiquement ce sont les quadrats de 900 m² qui se sont révélés le plus favorable pour la récolte des Lézards. Vingt hommes, comprenant seize faucheurs et quatre surveillants sont nécessaires. Les trous, termitières, troncs morts ou arbustes sont examinés.

En raison de leur comportement de fuite à direction essentiellement centripète, très peu de Lézards échappent au ramassage. Parmi ceux-ci figurent les rares individus qui quittent le carré au début du défrichage (moins de 2 % de l'effectif présent) mais aussi quelques autres, blottis dans des trous où ils n'auront pu être découverts.

On s'est efforcé de réaliser dans un même type de milieu, un minimum de dix relevés mensuels distribués au hasard.

La prospection des Palmiers Rôniers (*Borassus aethiopum* Martonne), qui hébergent, outre deux espèces de Geckos non étudiées ici, le Scincidé *Mabuya maculilabris*, également commun à la surface du sol et sur les arbustes, a été faite après abattage à la hache.

Le piégeage par chute dans des seaux enterrés jusqu'au bord a été largement utilisé mais seule l'espèce *M. maculilabris* est ainsi fréquemment capturée.

L'élevage des Lézards a été entrepris avec succès dans des bacs en ciment (1 × 2 m et 1,5 × 3 m) construits à l'air libre dans la savane ; le milieu végétal naturel y était à peu près reconstitué.

I. — STRUCTURES ET DENSITÉS DES PEUPELEMENTS DE LÉZARDS.

I-1. *Composition taxonomique et structures spatiales.*

Dix-sept espèces de Lézards coexistent dans la région de Lamto, en forêt ou en savane, au sol ou sur les arbres (Barbault, 1973 a). Cependant, si l'on excepte les Geckos, strictement arboricoles, trois espèces seulement — *Mabuya buettneri* Matschie, *Mabuya maculilabris* (Gray) et *Panaspis nimbaensis* (Angel) —, représentent 98 % des effectifs de Lézards récoltés en savane.

La structure du peuplement varie sensiblement d'une savane à l'autre bien que l'on retrouve partout les mêmes espèces : on note en particulier le développement de populations plus nombreuses de *Mabuya maculilabris* et de *Panaspis nimbaensis* dans les savanes arbustives et l'apparition en savane non brûlée d'une espèce forestière, *Mabuya blandingi* (Hallowell).

Les trois espèces sympatriques de savane n'ont toutefois pas tout à fait le même habitat :

- *M. buettneri* est une espèce strictement inféodée à la strate herbacée dans laquelle elle se meut par semi-reptation, membres postérieurs immobiles allongés vers l'arrière, glissant d'une touffe à l'autre tel un Serpent — ressemblance qu'accroît encore la longueur de sa queue ;
- *M. maculilabris* est une forme héliophile ubiquiste, aussi agile sur les arbres qu'à la surface du sol ;
- *P. nimbaensis*, commun seulement en savane arbustive, est un Lézard de petite taille, dont les membres courts aux doigts petits indiquent les mœurs strictement terricoles.

La distribution des espèces dans le milieu comporte aussi, en même temps que les variations topographiques que nous venons de voir brièvement, des variations chronologiques — saisonnières, annuelles, et même journalières —, qu'il convient maintenant d'analyser.

I-2. Cycles saisonniers des peuplements.

La composition taxonomique et la densité des peuplements de Lézards varient très sensiblement d'une savane à l'autre selon

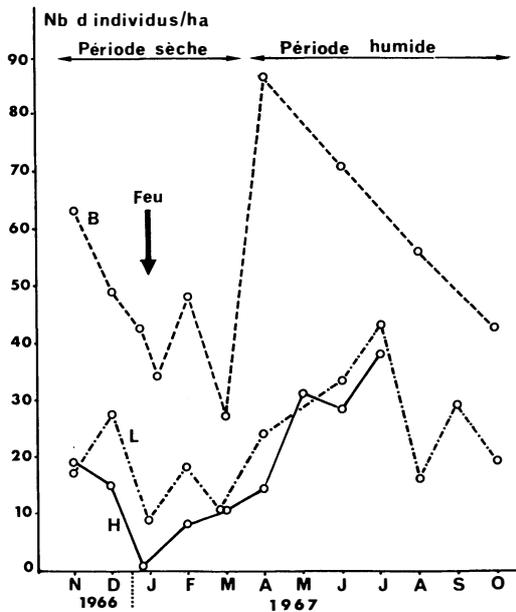


Figure 3. — Cycle saisonnier de la densité du peuplement de Lézards (Geckos non compris) dans les principaux faciès de savane brûlée. L. = savane à *Loudetia*. — H = savane à *Hyparrhenia* peu boisée. B. = savane arbustive.

TABLEAU III

*Cycle saisonnier de la densité du peuplement de Lézards (N/ha)
en savane à Loudetia, en savane à Hyparrhenia peu boisée
et en savane arbustive de novembre 1966 à octobre 1967.*

Types de savane	Nov.	Déc.	Janv.	FEU	Janv.	Fév.	Mars	Avril	Mai	Juin	Juil.	Août	Sept.	Oct.
	<i>Lou-</i> <i>detia</i>	17,9 (4,5) *	27,8 (8,6)		—	9,7 (2,4)	18,9 (5,3)	10,0 (4,2)	24,0 (5,0)	—	33,3 (3,8)	43,4 (6,1)	16,0 (3,6)	29,0 (4,4)
<i>Hypar-</i> <i>rhenia</i>	19,4 (4,7)	15,7 (3,3)	1,4 (1,4)	—	7,9 (2,3)	10,5 (2,4)	14,0 (3,2)	31,1 (3,5)	28,8 (3,9)	37,8 (5,8)	—	—	—	
Boisée	63,9 (5,5)	49,0 (10,7)	42,3 (5,2)	34,7 (7,6)	48,9 (13,9)	27,8 (3,5)	86,7 (9,3)	—	71,1 (9,3)	—	56,2 (6,7)	—	43,5 (4,4)	

* L'erreur standard figure dans la parenthèse.

la qualité de recouvrement de la strate herbacée et l'importance de la strate arbustive. Aussi les modifications saisonnières de la densité des effectifs de Lézards seront-elles étudiées dans chacun des trois principaux faciès de la savane brûlée au long d'un même cycle annuel (novembre 1966 - octobre 1967).

Dans les trois formations végétales, la densité des Lézards qui vivent sur le sol ou dans les arbustes fluctue selon une périodicité qui répond à l'alternance de la saison sèche et de la saison humide, la phase d'accroissement des peuplements coïncidant avec la saison humide ; mais le peuplement est en moyenne deux à trois fois plus dense en savane arbustive puisqu'il y comprenait cette année-là jusqu'à 90 individus par hectare au lieu de 40 dans les autres milieux (Tableau III, fig. 3). Une telle différence, en rapport avec la présence d'une strate ligneuse importante, est le fait des deux espèces *M. maculilabris* et *P. nimbaensis* qui prospèrent seulement dans les milieux densément boisés.

I-3 Cycle saisonnier des populations.

C'est seulement en savane arbustive que les trois principaux Scincidés savanicoles, *Mabuya buettneri*, *M. maculilabris* et *P. nimbaensis*, sont suffisamment communs pour permettre l'analyse comparative de leurs cycles saisonniers (Tableau IV, fig. 4).

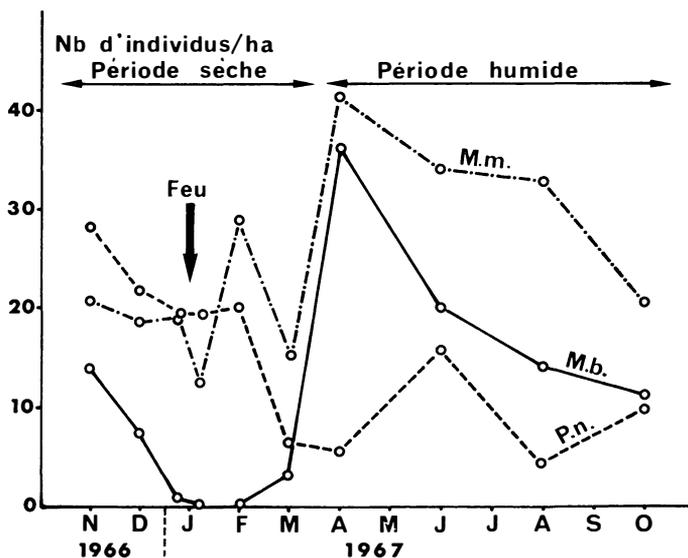


Figure 4. — Cycles saisonniers comparés des effectifs de *Mabuya buettneri*, *Mabuya maculilabris* et *Panaspis nimbaensis* en savane arbustive.

La population de *M. buettneri* montre un cycle saisonnier accusé : les densités sont maximales durant la première saison

des pluies — 36,6 individus par hectare en avril — puis diminuent régulièrement ensuite jusqu'à devenir nulles aussitôt après le passage du feu.

La densité des *M. maculilabris* récoltés à la surface du sol et dans les arbustes présente, au contraire de l'espèce précédente, des fluctuations d'amplitude modérée ; la population est encore nombreuse pendant la saison sèche, avec une densité moyenne de 20 individus par hectare. En outre, l'augmentation des effectifs se marque dès février, mois où les jeunes éclosent en grand nombre. La prise en considération des effectifs cantonnés sur les Rôniers ne modifierait pas sensiblement la physionomie de ce cycle saisonnier puisque leur densité varie peu au cours de l'année, oscillant autour d'une valeur moyenne de 10 individus/ha.

Quant à la population de *P. nimbaensis*, nombreuse à la fin de la période humide 1966 avec la densité de 27,7 par ha en novembre, elle diminue à mesure que s'avance la saison sèche, la densité n'étant plus que de 6,3 en mars. Elle remonte ensuite — elle est de 15,5/ha en juin 1967 —, mais la progression n'est pas décisive, par suite probablement du caractère particulièrement aride de l'année 1967.

Ainsi, d'une manière générale, l'accroissement des effectifs de Lézards se situe, pour les trois espèces, durant la période humide. On en remarque cependant la chronologie différente selon l'espèce : la population de *M. maculilabris* s'accroît dès le mois de février, celle de *M. buettneri* à partir de mars et jusqu'en mai, enfin celle de *P. nimbaensis* plus tardivement, entre juin et octobre. Une telle chronologie des époques d'éclosion a pour résultat probable de diminuer la compétition potentielle entre des espèces sympatriques qui, par ailleurs, « tendent » toutes à profiter au maximum de la période humide biologiquement plus favorable.

Les densités de population observées sont dans l'ensemble assez faibles. De fait, si *M. buettneri*, par exemple, atteint dans les meilleures conditions des densités de 55 à 60 individus par hectare, cela ne se produit qu'aussitôt après les éclosions massives de jeunes en avril-mai. Le nombre des adultes, maximal en octobre quand la population atteint sa maturité sexuelle, ne dépasse guère — toujours dans les conditions optimales — une vingtaine d'individus par hectare. La littérature indique pour diverses régions du globe des valeurs généralement supérieures. Dans les régions subdésertiques d'Amérique du Nord, par exemple, la plupart des espèces étudiées présentent habituellement des populations nettement plus nombreuses que celles des savanes de Lamto ; les densités égales et supérieures à 40 adultes par hectare y sont communes (Blair, 1960 ; Turner, 1960 ; Turner et al., 1965, 1969 a et 1970 ; Milstead, 1965 ; Brooks, 1967 ; Tinkle, 1967 ; Mather, 1970). Les densités sont évidemment bien plus élevées encore dans

TABLEAU IV

*Cycle saisonnier de la densité par hectare
des Lézards Mabuya buettneri, Mabuya maculilabris
et Panaspis nimbaensis en savane arbustive, de novembre 1966
à octobre 1967.*

	Nov.	Déc.	Janv.		Janv.	Fév.	Mars	Avril	Juin	Août	Oct.
<i>M. buettneri</i>	13,8 (4,0) *	7,4 (2,8)	1,0 (1,1)	FEU	0 —	0 —	2,8 (2,1)	36,6 (7,6)	20,0 (6,0)	13,8 (6,0)	11,1 (4,2)
<i>M. maculilabris</i> .	20,8 (2,8)	18,5 (5,7)	19,5 (6,6)		12,5 (5,1)	28,8 (13,3)	15,2 (2,4)	41,1 (10,4)	33,3 (6,2)	32,6 (4,5)	20,3 (2,9)
<i>P. nimbaensis</i> . . .	27,7 (5,8)	22,2 (9,6)	19,5 (5,1)		19,4 (5,7)	20,0 (6,4)	6,3 (1,9)	5,5 (2,4)	15,5 (4,7)	4,8 (2,2)	11,1 (2,7)

* L'erreur standard figure entre parenthèses.

les forêts tropicales où, bien sûr, il conviendrait de rapporter les nombres à des volumes plutôt qu'à des surfaces : Sexton (1967), par exemple, dénombre à Panama 60 *Anolis limifrons* sur 512 m² (ramassage exhaustif sur quadrats fermés), ce qui équivaut, puisque l'échantillonnage a été effectué au hasard, à 1 171 individus par hectare ; dans une mangrove isolée de surface à peine inférieure à 4 hectares, la densité de population du Scincidé *Emoia atrocostata* varie entre 111 et 167 individus par hectare (Alcala et Brown, 1967).

I-4. Le rôle du feu dans le cycle saisonnier des effectifs.

Le feu, dans la région de Lamto, est un phénomène quasi saisonnier, sinon par son origine, du moins par son intervention périodique qui contribue à rythmer vigoureusement l'évolution annuelle du milieu. Il élimine en effet, par son passage, le tapis herbacé de la savane, lequel ne se reconstitue que peu à peu après les premières pluies de février (Monnier, 1968).

A comparer les densités du peuplement de Lézards observées de septembre 1964 à octobre 1965 dans la savane brûlée, dans la savane non brûlée depuis un an et dans la savane non brûlée depuis cinq ans (Tableau V), on remarque notamment :

- 1°) que les peuplements sont, d'une manière générale, deux à trois fois plus denses en savane non brûlée ;
- 2°) qu'ils conservent encore, cinq années après le dernier incendie, la même périodicité saisonnière qu'en savane brûlée, avec une diminution très nette de leurs effectifs en saison sèche et un accroissement en saison des pluies.

Les densités plus élevées trouvées en savane non brûlée proviennent de l'abondance accrue, par rapport à la savane brûlée, d'espèces savaniques, et non de la présence des formes forestières *Mabuya blandingi* et *Panaspis kitsoni*, négligeable en dehors d'une étroite frange de lisière non considérée ici où leurs effectifs représentent alors 36,4 % des Lézards récoltés (Geckos exclus).

Des trois principales espèces savaniques, c'est *M. buettneri* qui profite le plus de l'absence de feu, tandis que *P. nimbaensis* est tout aussi rare en savane non brûlée que dans les savanes brûlées peu boisées.

Si l'on compare, comme il vient d'être fait pour le peuplement global, les cycles saisonniers des effectifs du seul *M. buettneri* dans les trois parcelles — brûlée, non brûlée depuis un an, non brûlée depuis cinq ans —, on met en évidence la persistance de la périodicité saisonnière des variations d'abondance ; cette périodicité conserve encore toute sa netteté après cinq années sans feu (SNB 5) : la population s'y présente avec une densité minimale en janvier et février, puis ses effectifs s'accrois-

TABLEAU VI

Variations saisonnières de la densité de Lézards par hectare en savane brûlée (SB), en savane non brûlée depuis 1 an (SNB 1) et en savane non brûlée depuis 5 ans (SNB 5).

	Août 1964	Sept.	Oct.	Nov.	Déc.	Janv.	Fév.	Mars	Avril	Mai	Juin	Juil.	Août	Sept.	Oct.	Nov. 1965
SB	33,3	27,5	24,6	22,4	11,7	0*	—	20,8	—	29,1	28,8	24,4	24,4	21,1	—	—
SNB 1	—	—	—	—	—	—	15,9	—	—	74,1	72,7	66,7	42,4	44,4	46,3	27,2
SNB 5	64,0	57,8	40,0	38,2	22,5	—	33,3	23,8	48,1	61,1	71,7	57,4	60,0	48,1	29,6	—

* Les arbustes n'ont pas été examinés ce mois-là.

** Dans tous les tableaux le tiret signifie l'absence de relevés pour le mois considéré, tandis que 0 indique un résultat nul.

TABLEAU V

Variations saisonnières de la densité de Mabuya buettneri par hectare en savane brûlée (SB), en savane non brûlée depuis 1 an (SNB 1) et en savane non brûlée depuis 5 ans (SNB 5).

	Août 1964	Sept.	Oct.	Nov.	Déc.	Janv.	Fév.	Mars	Avril	Mai	Juin	Juil.	Août	Sept.	Oct.	Nov. 1965
SB	26,6	17,5	16,4	10,2	4,9	0	—	8,3	—	18,0	23,3	20,0	15,5	12,2	—	—
SNB 1	—	—	—	—	—	—	0	—	—	54,8	52,1	45,1	36,3	35,3	28,7	22,2
SNB 5	32,0	26,3	20,0	15,3	9,6	—	3,1	5,6	25,9	42,2	50,9	47,2	35,5	38,2	18,5	—

sent jusqu'au mois de mai, et diminuent ensuite progressivement jusqu'au mois de janvier suivant (Tableau VI, fig. 5). On relève toutefois dans les deux parcelles non brûlées des densités doubles de celles de savane brûlée : 47/ha en SNB 5, 54/ha en SNB 1 et seulement 23/ha en SB, pour ne citer que les valeurs maximales de 1965. Cette différence ne résulte pas, précisons-le, d'une survie particulière en savane non brûlée des Lézards âgés que le feu décimerait ailleurs puisque leur nombre est en effet déjà considérablement diminué au moment de la venue de l'incendie, comme il l'est à la même époque dans la savane non brûlée depuis cinq ans (3/ha en février 1965). Ajoutons, pour être tout à fait précis, que 5 individus seulement appartenant à la génération de 1964 ont été capturés en savane non brûlée, entre avril et septembre 1965 sur 35 400 m², soit une densité moyenne de 1,4 par hectare. L'accroissement de densité que l'on décèle dans les trois parcelles à partir de mars s'explique donc dans tous les cas par l'apparition d'une nouvelle génération de *M. buettneri*, deux fois plus nombreuse dans les milieux épargnés par l'incendie. Un tel écart entre SB et SNB suggère deux hypothèses d'ailleurs compatibles :

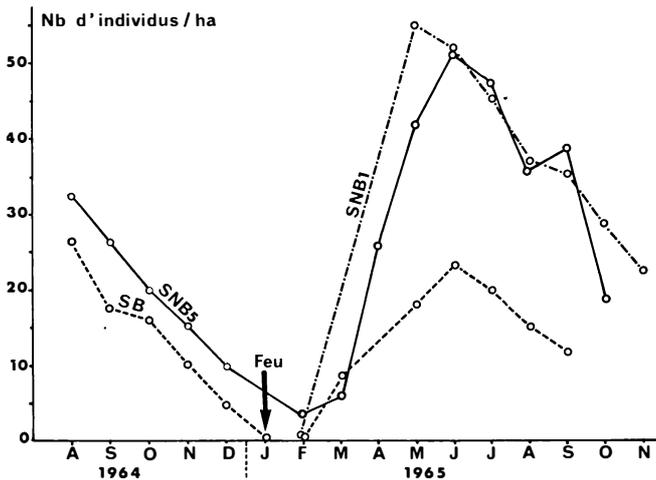


Figure 5. — Cycle saisonnier de la densité des populations de *Mabuya buettneri* en savane brûlée, en savane non brûlée depuis un an et en savane non brûlée depuis cinq ans.

- 1°) ou bien les jeunes Lézards éclosent et survivent en quantité deux fois plus grande dans les parcelles non brûlées — soit que les pontes y aient été plus nombreuses, soit que leur taux d'éclosion y ait été supérieur, soit encore que le taux de mortalité des jeunes s'y trouve moins élevé ;

2°) ou bien l'augmentation de la population des savanes non brûlées est provoquée par la venue de jeunes, émigrés des zones incendiées limitrophes.

Le fait est que les premières éclosions qui se produisent dès le mois de février exposent les jeunes Lézards, en savane brûlée, à une insolation excessive, la repousse des herbes étant encore trop récente pour offrir une protection suffisante ; les nouveaux-nés périssent rapidement s'ils ne parviennent pas à gagner quelque touffe mal brûlée. Lorsqu'une parcelle non incendiée est proche, beaucoup peuvent y trouver refuge, en sorte que la population locale, qui n'a pas subi la diminution d'effectif par émigration et mortalité précoce qui frappe la population de savane brûlée, s'en trouve fortement augmentée par rapport à cette dernière.

En outre, si la densité de peuplement est sensiblement identique dans les deux parcelles non brûlées, cela veut nécessairement dire que l'augmentation de la population juvénile qui résulte *immédiatement* de la conservation du tapis graminéen en SNB 1 est rapidement contrebalancée ensuite par une élévation de la mortalité générale, de telle sorte que, après cinq années sans feu, la population atteint un nouvel équilibre démographique avec des densités doubles de celles qui existent en savane brûlée.

I-5. Fluctuations annuelles des densités.

Par *fluctuations annuelles* on entend exclusivement les variations qui se produisent d'une année à l'autre ; afin d'éliminer toute équivoque, précisons que les variations qui surviennent dans l'intervalle d'une année seront qualifiées de *saisonniers*.

La régularité si remarquable de l'apparition puis de la disparition de l'espèce *M. buettneri* (fig. 6) permet de caractériser

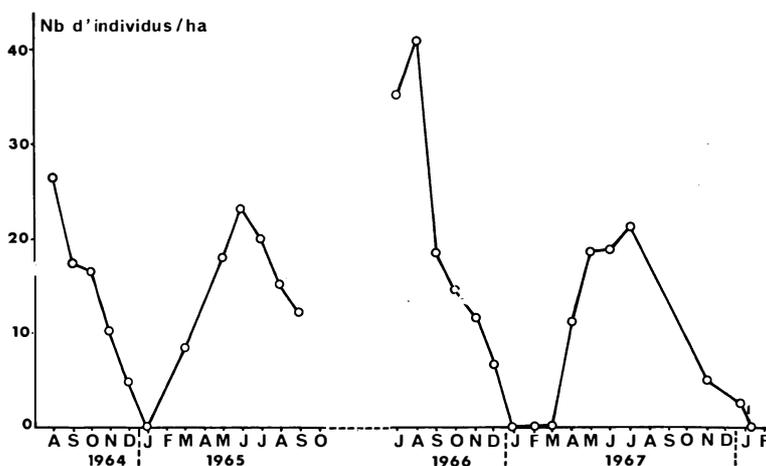


Figure 6. — Variations saisonnières et annuelles de l'abondance de *Mabuya buettneri* en savane à *Hyparrhenia* peu boisée.

approximativement un cycle donné par la seule densité maximale de la population, laquelle se situe en mai, mois où se produisent les dernières éclosions de la saison. Les différences de densité entre les années se mesurent simplement par les écarts entre les densités annuelles maximales successives qui figurent au Tableau VII.

Cette approche met en relief une année de grande abondance (1966) et une année de faible abondance (1968).

Dans le cas de l'espèce *M. maculilabris*, le graphique de la figure 7 montre bien également le remplacement en savane arbus-

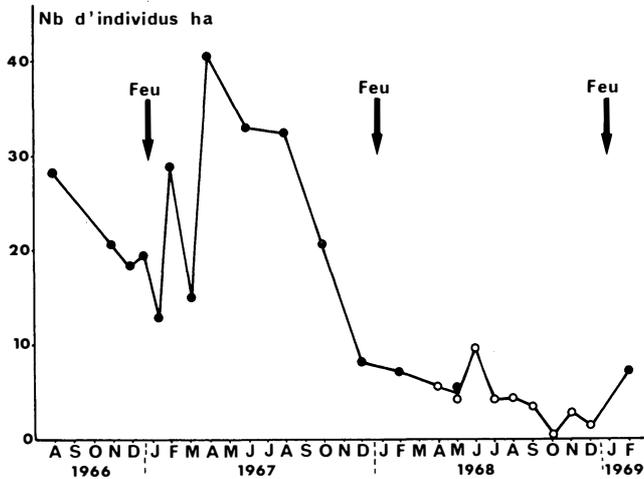


Figure 7. — Variations saisonnières et annuelles de l'abondance de *Mabuya maculilabris* en savane arbusculaire — sur le sol et dans les arbustes —, d'après les données des défrichements (ronds noirs) puis des piégeages (ronds blancs).

tive d'une population dense (1966-1967) par une population très clairsemée (1968-1969). Fait important, la rupture, située à la fin de l'année 1967, est brutale. L'analyse des effectifs cantonnés sur les Rôniers confirme ces constatations : eux aussi diminuent considérablement en octobre et novembre 1967 ; en février 1968 ils sont deux à trois fois plus petits que l'année précédente à même époque (fig. 8).

La situation est à peu près la même dans le cas de *P. nimbaensis* (fig. 9) puisque l'on voit en effet se succéder rapidement, en savane arbusculaire, des densités élevées en 1966 (27,7/ha en novembre) et d'autres bien plus basses en 1967 et 1968 (1,7/ha en février 1968).

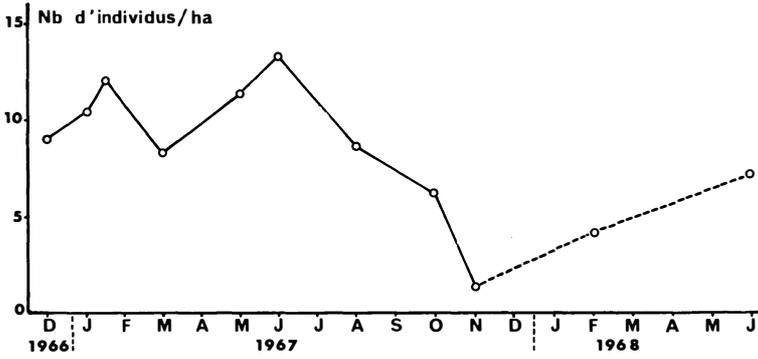


Figure 8. — Variations saisonnières et annuelles de l'abondance de *Mabuya maculilabris* sur les Rôniers de savane arbustive.

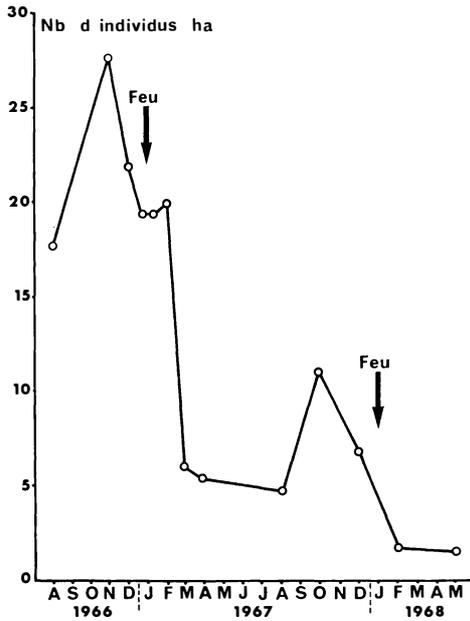


Figure 9. — Variations saisonnières et annuelles de l'abondance de *Panaspis nimbaensis* en savane arbustive.

TABLEAU VII

Fluctuations annuelles de l'abondance de M. buettneri : densités annuelles maximales par hectare de 1964 à 1968 dans les trois principaux faciès de savane brûlée.

	1964	1965	1966	1967	1968
Savane à <i>Loudetia</i>	25	30	54	25	10
Savane à <i>Hyparrhenia</i> ... peu boisée	36	23	45	22	20
Savane arbustive	—	—	35	25	10
Moyenne	30	27	51	24	13

De telles chutes de densité de peuplement, qui touchent en même temps les trois espèces, sont évidemment en relation avec la longue sécheresse qui a sévi presque sans discontinuer vingt mois durant, de septembre 1966 à avril 1968. A l'exception des mois de juin et de septembre 1967, en effet, les quantités de pluies enregistrées chaque mois durant cette période ont été inférieures aux ETP (1) correspondantes (voir Barbault, 1973).

I-6. Structures spatiales des populations.

Au sein de chaque population les individus sont, dans l'ensemble distribués au hasard. La tendance à une distribution contagieuse qui se dessine en savane arbustive pour les espèces *M. maculilabris* et *P. nimbaensis* répond sans doute à la distribution elle-même de type contagieux des arbustes que recherchent ces deux espèces (Barbault, 1973).

L'analyse des déplacements d'individus marqués, que l'on capture par chute en seaux-pièges, montre que les individus adultes de *M. maculilabris* et *P. nimbaensis* sont très sédentaires : leur domaine vital est en moyenne d'environ 700 m² pour le premier (R, distance moyenne entre la première capture et chacune des suivantes, = 15,4 m) et 250 m² pour le second (R = 9 m). *M. buettneri* serait en revanche une espèce nomade.

Chez aucune des trois espèces étudiées il n'existe de comportement territorial.

(1) L'ETP ou évapotranspiration potentielle a été calculée, pour Lamto, par Eldin et Daudet (1967).

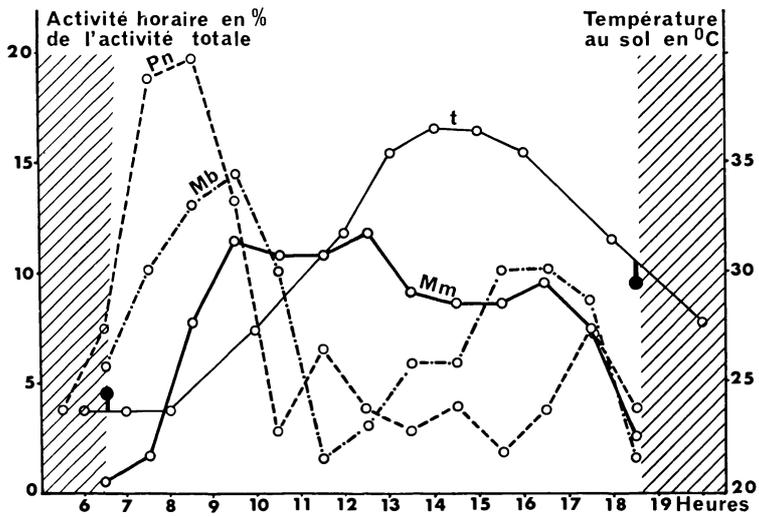
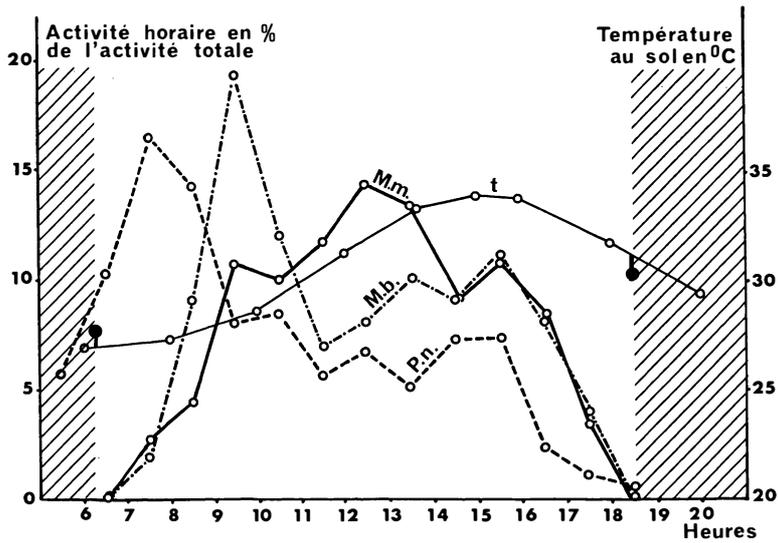


Figure 10. — Rythme nycthémeral d'activité de *Mabuya buettneri*, de *Mabuya maculilabris* et de *Panaspis nimbaensis* en saison des pluies (mai-juin 1968), en haut, et en saison sèche (février-mars 1968), en bas. Lever et coucher du soleil sont indiqués par les signes ad hoc sur la courbe des températures (t).

I-7. Rythmes journaliers d'activité.

On a relevé, dans des bacs à ciel ouvert, la fréquence horaire des captures de Lézards obtenues par chute dans des seaux-pièges qui y ont été préalablement enfouis et que l'on visitait toutes les heures depuis 6 h le matin jusqu'à 19 h le soir, relâchant chaque fois les individus prisonniers. Ces données font apparaître un net décalage entre les périodes d'activité des trois espèces toutes strictement diurnes : *P. nimbaensis* se déplace tôt le matin, la moitié de son activité journalière se déroulant avant 9 h, alors que les deux *Mabuya* ont à peine commencé à se mouvoir (fig. 10). En outre, l'activité de *M. maculilabris*, presque uniformément répartie entre 9 h et 16 h, contraste avec celle plus groupée dans la matinée de *M. buettneri* qui évite les heures chaudes du midi, notamment en saison sèche.

Cet étalement des périodes d'activité maximale des trois espèces correspond à l'étagement de leurs thermopréférences respectifs, soit 28°8 C (sm = 0,41) pour *P. nimbaensis*, 32°2 (sm = 0,52) pour *M. buettneri* et 35°5 (sm = 0,50) pour *M. maculilabris* — ces valeurs étant les températures internes moyennes d'individus maintenus en gradient thermique.

L'occupation de l'espace par les trois espèces se trouve donc décalée dans le temps, ce qui constitue une modalité supplémentaire du partage des ressources, après le décalage des rythmes saisonniers d'abondance et la différenciation partielle des zones d'activité entre le sol, la strate herbacée et les arbustes et Rôniers. La littérature herpétologique d'inspiration écologique abonde en exemples similaires qui valident de la même façon, au niveau des rythmes d'activité, le postulat classique « *une espèce, une niche* » (Inger, 1959 ; Soulé, 1963 ; Echternacht, 1967 ; Heatwole et al., 1966 ; Hillman, 1969).

II. — ANALYSE DÉMOGRAPHIQUE : STRUCTURES ET DYNAMIQUE DES POPULATIONS.

On examinera successivement la croissance, la structure par âge et par sexe, la reproduction et la dynamique des populations des trois principaux Scincidés savaniques de Lamto, *Mabuya buettneri*, *M. maculilabris* et *P. nimbaensis*.

II-1. La croissance.

Les courbes de croissance staturale (1) des trois espèces que présente la figure 11 ont été obtenues soit à partir des données de piégeage-marquage-recapture (*M. maculilabris*), soit à la suite

(1) Les longueurs données dans ce travail sont mesurées de l'extrémité du museau à la fente cloacale.

d'un examen chronologique des variations de la structure par groupes de taille des populations naturelles (*M. buettneri* et *P. nimbaensis*) — méthode excellente dans le cas d'espèces à faible longévité et à reproduction nettement saisonnière (voir Barbault, 1971 a ; 1973).

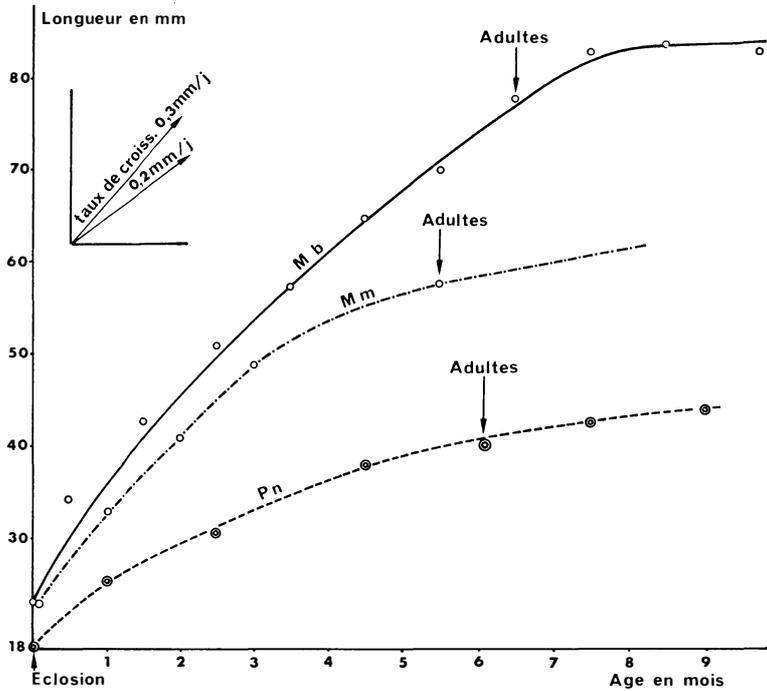


Figure 11. — Courbe de la croissance staturale des trois espèces de Scincidés étudiées.

Les taux instantanés de croissance observés, compris entre 0,2 et 0,3 mm/jour pendant les premiers mois de vie, correspondent à ce que l'on peut considérer, à la suite de Tinkle (1967), comme la norme chez les Lézards. Après la maturité, atteinte vers l'âge de six mois chez les trois espèces, la croissance se poursuit à un rythme beaucoup plus lent, cessant même complètement chez *M. buettneri*.

II-2. Structure par âge et par sexe des populations.

Il est intéressant de définir tout d'abord, à partir des données recueillies durant cinq années consécutives, un cycle saisonnier moyen des effectifs, lequel a pour double avantage, d'une part de traduire une situation moyenne, davantage caractéristique

TABLEAU VIII

*Cycle saisonnier moyen d'abondance de Mabuya buettneri
en savane brûlée à Hyparrhenia (1964-1967).*

		Mars	Avril	Mai	Juin	Juil.	Août	Sept.	Oct.	Nov.	Déc.	Janv.	Densité maximale pour 100 ha
Savane peu boisée	1964	—	—	100,0	—	—	73,9	48,6	45,5	23,3	13,6	—	3 600
	1965	36,1	57,2	78,3	100,0	86,9	67,4	53,0	—	—	—	—	2 300
	1966	—	—	100,0	—	78,7	91,3	40,9	32,9	26,7	15,3	0	4 500
	1967	0	52,7	87,3	85,9	97,3	—	—	—	25,0	—	—	2 200
Savane arbustive	1966	—	100,0	100,0	—	—	50,6	—	—	39,4	19,7	8,9	3 500
	1967	11,2	—	100,0	80,0	67,5	55,2	48,5	44,4	36,0	27,6	—	2 500
Moyenne des pourcentages		15,7	69,9	94,3	88,6	82,6	67,6	47,7	40,9	30,1	19,1	1,5	Densité maximale moyenne ↓
Densité moyenne pour 100 ha . .		515	2 293	3 100	2 906	2 709	2 217	1 565	1 342	987	625	49	3 100 (mai)

TABLEAU IX

*Cycle saisonnier moyen d'abondance (N/100 hectares)
de M. maculilabris et de P. nimbaensis dans les savanes brûlées
peu boisées (1964-1968).*

	Janv.	Fév.	Mars	Avril	Mai	Juin	Juil.	Août	Sept.	Oct.	Nov.	Déc.
Surface en ha (*) ..	6,5	4,9	4,5	3,5	3,1	7,6	8,4	4,4	4,5	4,6	5,5	4,1
<i>M. maculilabris</i> (**)	660	1 380	720	850	1 380	990	1 040	880	680	760	680	670
<i>P. nimbaensis</i>	217	204	178	148	129	196	367	380	378	367	381	300

* Arrondie au dixième d'hectare.

** Population des Rôniers comprise.

de l'écologie de l'espèce, d'autre part d'éviter l'utilisation de trop petits échantillons davantage tributaires de variations fortuites.

II-2 a. Définition du cycle saisonnier moyen d'abondance des espèces.

Les jeunes *M. buettneri* éclosent principalement aux mois de mars et avril, les plus tardifs en mai, et la densité maximale de la population se présente donc toujours au mois de mai. Sa valeur peut être établie (ou réajustée) graphiquement à partir de l'ensemble des densités mensuelles obtenues dans la savane pendant l'année considérée. Les autres densités mensuelles, données par les relevés, peuvent alors être transformées aisément en pourcentages de la densité maximale. On établit ensuite, pour chaque mois, un pourcentage moyen qui permet de calculer l'abondance moyenne réelle à partir de la moyenne des densités maximales, laquelle, dans les savanes brûlées à *Hyparrhenia* considérées, est égale à 3 100 Lézards par 100 hectares (Tableau VIII). Les données relatives au biotope à *Loudetia*, parfois sujettes dans le cas de cette espèce à d'importantes variations aléatoires, ont été écartées de cette analyse. Elles ne modifieraient pas sensiblement, cependant, l'allure générale du schéma saisonnier moyen (voir Barbault, 1971 a).

Le cycle saisonnier moyen d'abondance des Lézards *M. maculilabris* et *P. nimbaensis* est établi à partir des données recueillies au long de cinq années (1964-1968) dans les savanes brûlées peu boisées (Tableau IX). Les *M. maculilabris* cantonnés dans les bourgeons de Rôniers sont évidemment considérés.

II-2 b. Structures par âge.

L'analyse démographique par classes d'âge n'offre chez *M. buettneri* aucune difficulté particulière. Chaque échantillon mensuel, en effet, renferme des individus sensiblement de même âge : l'effectif observé en mars rassemble des individus âgés de quelques jours à deux semaines ; en avril, des individus ayant de 0 à 1 mois (moyenne 0,5) ; en mai, de 0 à 2 mois (moyenne 1,5) ; en juin, de 1 à 3 mois (moyenne 2,5)... et ainsi de suite. La situation n'est guère différente en savane non brûlée à ceci près que l'on trouve encore de façon très sporadique entre février et août quelques Lézards âgés que l'on distingue aussitôt des individus de la nouvelle génération par la taille, l'état des gonades et la présence de corps gras. La lecture de la courbe qui exprime les variations d'abondance de l'espèce (fig. 12) constitue donc une approche directe de l'évolution saisonnière de la structure démographique des populations de *Mabuja buettneri*.

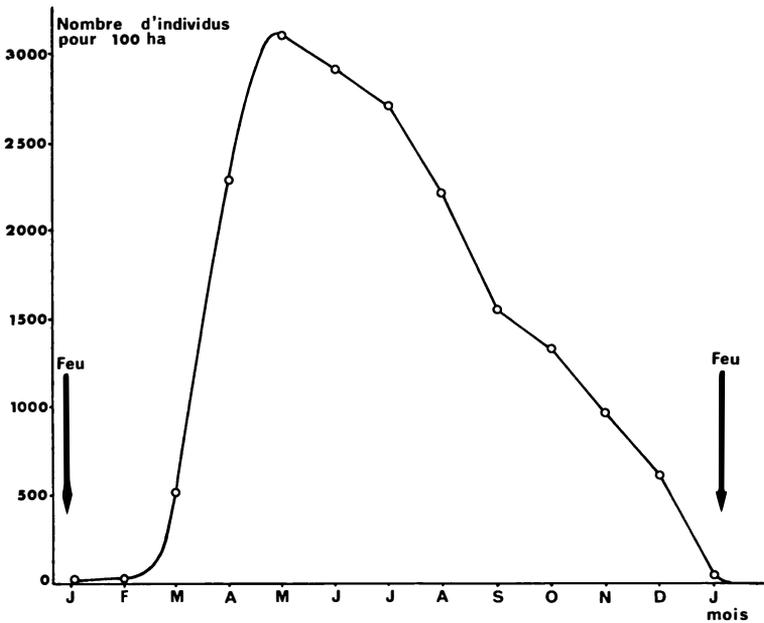


Figure 12. — Cycle saisonnier moyen d'abondance de *Mabuya buettneri* en savane brûlée.

Les deux autres espèces, dont la saison de reproduction s'étale sur plusieurs mois, requièrent une analyse plus détaillée. On distinguera trois classes d'âge : les jeunes de moins d'un mois, les immatures âgés de plus d'un mois et les adultes, qui ont 5,5 mois et plus dans le cas de *M. maculilabris*, 6 mois et plus dans le cas de *P. nimbaensis*. L'appartenance des individus récoltés chaque mois à l'une ou l'autre de ces classes d'âge est établie selon leur taille, la courbe de croissance des espèces donnant une équivalence âge-taille *statistiquement* valable. On peut donc calculer, pour chaque mois, la densité moyenne par 100 hectares des individus de chaque groupe d'âge, établissant ainsi la structure démographique des populations de *M. maculilabris* et de *P. nimbaensis* au long d'un cycle saisonnier moyen, les *M. maculilabris* hébergés par les Rôniers étant évidemment inclus (Tableaux X et XI).

On voit que l'abondance des *M. maculilabris* adultes est loin d'être constante au long du cycle saisonnier, même si elle varie bien moins que chez les deux autres espèces. Elle est minimale entre mars et mai — de l'ordre de 200 individus adultes par 100 hectares — et s'accroît à partir de juin, atteignant ses valeurs maximales — 600 individus par 100 hectares — entre novembre et février, pendant la saison sèche. Les jeunes éclosent toute l'année, et en plus grand nombre de janvier à juillet.

TABLEAU X

Structure par catégories d'âge de la population moyenne de M. maculilabris de savane brûlée peu boisée (sol et Rôniers) : densités par 100 hectares.

Age en mois	Janv.	Fév.	Mars	Avril	Mai	Juin	Juil.	Août	Sept.	Oct.	Nov.	Déc.
Jeunes (0-1)	166	348	261	156	350	198	141	0	76	100	63	14
Immatures (1-5,5)	56	422	253	426	802	487	572	413	228	250	47	82
Adultes ($\geq 5,5$)	438	610	206	238	228	305	327	467	376	410	567	574

TABLEAU XI

Structure par catégories d'âge de la population moyenne de P. nimbaensis de savane brûlée peu boisée : densités par 100 hectares.

Age en mois	Janv.	Fév.	Mars	Avril	Mai	Juin	Juil.	Août	Sept.	Oct.	Nov.	Déc.
Jeunes (0-1)	0	0	0	20	22	75	122	104	63	67	0	27
Immatures (1-6)	127	112	24	0	0	10	116	166	251	277	363	238
Adultes (≥ 6)	90	92	154	128	107	111	129	110	64	23	18	35

TABLEAU XII

*Distribution saisonnière de l'apparition des jeunes
(0 à 1 mois d'âge) chez M. buettneri, M. maculilabris
et P. nimbaensis (en % du total annuel).*

	Janv.	Fév.	Mars	Avril	Mai	Juin	Juil.	Août	Sept.	Oct.	Nov.	Déc.
<i>M. buettneri</i>	0	0	30,6	55,8	11,6	2,0	0	0	0	0	0	0
<i>M. maculilabris</i> ...	8,9	18,6	13,9	8,3	18,7	10,5	7,5	0	4,1	5,3	3,5	0,7
<i>P. nimbaensis</i>	0	0	0	4,0	4,4	14,9	24,5	20,8	12,5	13,4	0	5,5

La structure démographique des populations de *P. nimbaensis* montre une périodicité saisonnière plus nette :

- les jeunes émergent essentiellement pendant la période humide, d'avril à octobre, et sont inexistant de novembre à mars ;
- les adultes, relativement rares de septembre à décembre, représentent plus de 85 % des effectifs présents à la fin de la saison sèche.

L'étude comparative de la périodicité saisonnière d'apparition des jeunes des trois espèces de Lamto met en relief un type particulier de partage temporel des ressources : tour à tour se succèdent des cohortes de *M. maculilabris* entre janvier et mars, de *M. buettneri* entre mars et mai, enfin de *P. nimbaensis* entre mai et octobre (Tableau XII, fig. 13). On observe évidemment un décalage similaire des périodes d'abondance des adultes (fig. 14).

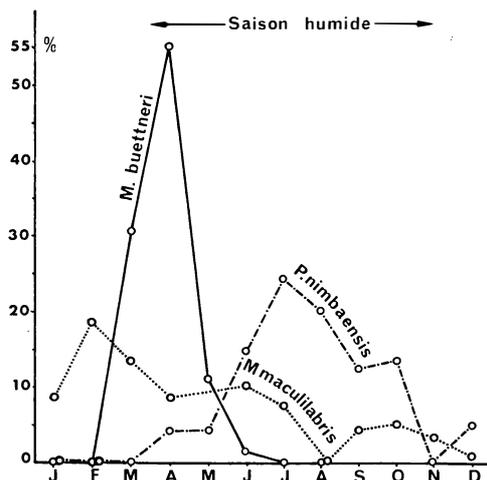


Figure 13. — Distribution saisonnière de l'apparition des jeunes (âgés de 0 à 1 mois) de *Mabuya buettneri*, de *Mabuya maculilabris* et de *Panaspis nimbaensis*.

De tels décalages ne peuvent que contribuer à diminuer la concurrence alimentaire entre les espèces d'une part et à rendre d'autre part plus complète l'exploitation des ressources.

En nombre à peu près égal aux mâles depuis l'éclosion jusqu'à la maturité, les femelles des trois espèces deviennent ensuite petit à petit plus nombreuses, le fait étant particulièrement spectaculaire chez *M. buettneri* puisque le taux de féminité, encore égal à 50 % au mois d'octobre, passe à 62 % en novembre avant de plafonner à 75 % à partir de décembre (fig. 15).

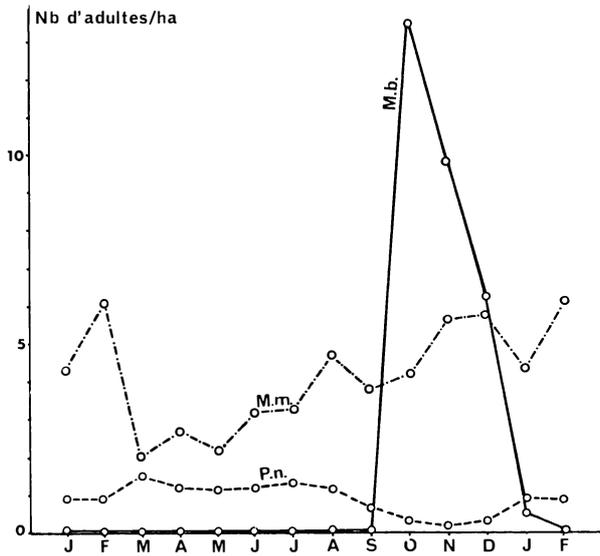


Figure 14. — Variations saisonnières de l'abondance moyenne des adultes de *Mabuya buettneri*, de *Mabuya maculilabris* et de *Panaspis nimbaensis* dans les savanes brûlées peu boisées (moyenne de 1964 à 1968).

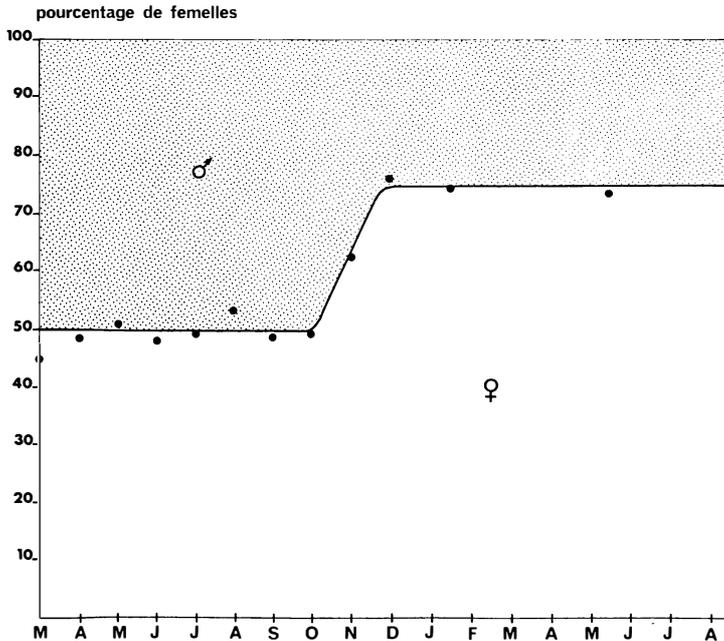


Figure 15. — Variations saisonnières de l'abondance relative des femelles dans les populations de *Mabuya buettneri*.

TABLEAU XIII

*Densité par 100 hectares des mâles et femelles adultes
de M. buettneri, M. maculilabris et P. nimbaensis
en savane brûlée peu boisée.*

		Janv.	Fév.	Mars	Avril	Mai	Juin	Juil.	Août	Sept.	Oct.	Nov.	Déc.
<i>Mabuya buettneri</i>	♂	12	Aucun adulte en savane brûlée							671	335	156	
	♀	37								671	622	469	
<i>Mabuya maculilabris</i>	♂	185	211	95	107	113	151	130	186	155	157	223	223
	♀	253	399	111	161	115	154	157	281	221	253	344	351
<i>Panaspis nimbaensis</i>	♂	40	41	65	54	37	35	47	39	23	8	6	12
	♀	50	51	89	74	70	76	82	71	41	15	12	23

TABLEAU XIV

*Variations saisonnières du taux de gravidité
chez M. buettneri, M. maculilabris et P. nimbaensis.*

	Janv.	Fév.	Mars	Avril	Mai	Juin	Juil.	Août	Sept.	Oct.	Nov.	Déc.
<i>M. buettneri</i>	31,2 (17) *	0 (15 Femelles de l'année précédente, en savane non brûlée)								64,7 (67)	94,8 (87)	80,5 (38)
<i>M. maculilabris</i> . . .	64,2 (42)	64,5 (31)	54,6 (11)	66,6 (3)	50,0 (8)	40,7 (27)	25,0 (16)	25,0 (24)	26,3 (19)	0 (18)	62,8 (35)	71,4 (28)
<i>P. nimbaensis</i>	10,0 (10)	20,0 (10)	25,0 (8)	28,6 (7)	47,6 (21)	85,7 (14)	85,7 (14)	81,8 (11)	50,0 (2)	66,7 (3)	0 (2)	0 (6)

* Le nombre de femelles adultes examinées figure entre parenthèses.

Quant aux autres espèces, le taux de féminité moyen dans l'ensemble de la population des adultes récoltés est de 59,5 % chez *M. maculilabris* et de 62,0 % chez *P. nimbaensis*, ce qui traduit là aussi la plus grande longévité des femelles. Ces taux varient évidemment au cours de l'année par suite de l'évolution de la structure par âge des populations d'adultes, augmentant quand s'accroît la proportion d'individus âgés.

L'existence d'une surmortalité masculine est un phénomène avantageux pour l'espèce, d'une part parce qu'elle réduit les risques de concurrence pour la nourriture sans diminuer le potentiel reproducteur, d'autre part parce qu'elle correspond à une diminution réelle du taux de mortalité des femelles *dans la mesure même où les mâles affaiblis ou moins prudents, sont devenus plus accessibles qu'elles aux prédateurs* (voir Barbault, 1973).

A partir des taux de féminité et des densités mensuelles de la population totale d'adultes, on a pu calculer l'abondance moyenne par 100 hectares des mâles et des femelles adultes de *M. buettneri*, de *M. maculilabris* et de *P. nimbaensis* tout au long du cycle saisonnier (Tableau XIII).

II-3. *La reproduction.*

L'âge moyen à la maturité, défini comme celui des plus petites femelles gravides, est de 5,5 mois chez *M. maculilabris*, de 6 mois chez *P. nimbaensis* et de 6,5 mois chez *M. buettneri*. Les Lézards mesurent alors en moyenne, du museau à la fente cloacale respectivement, 58 mm, 41 mm et 78 mm (63 mm pour les mâles).

II-3 a. *Cycle saisonnier de la reproduction.*

L'analyse démographique précédente a déjà mis en relief quelques aspects relatifs au cycle de la reproduction de ces espèces, et notamment l'apparition saisonnière des jeunes *M. buettneri* et *P. nimbaensis* qui contraste avec l'étalement sur l'année entière des éclosions de *M. maculilabris*.

L'attention se portera ici sur les femelles dont on étudiera les variations saisonnières du taux de gravidité. Ce taux est le rapport, exprimé en %, du nombre des femelles ayant des œufs dans leurs oviductes ou des follicules en vitellogenèse au nombre total des femelles adultes récoltées chaque mois (Tableau XIV).

Il existe une saison de reproduction bien délimitée chez *M. buettneri* dont le taux de gravidité, nul jusqu'en septembre, atteint 64,7 % en octobre puis 94,8 % en novembre ; les pontes sont déposées en octobre et décembre, parfois en janvier, mois où l'on trouve encore 31,2 % des femelles gravides — mais elles ne représentent plus, il est vrai, qu'une population très clairsemée (voir fig. 2).

La période de reproduction est bien plus étalée chez les deux autres espèces, notamment chez *M. maculilabris* puisque l'on trouve des femelles gravides toute l'année. Le taux de gravidité de *M. maculilabris* fluctue cependant selon une périodicité saisonnière assez nette : élevé de novembre à avril, il décroît ensuite et atteint ses valeurs minimales en août, septembre et octobre. Cette diminution saisonnière provient d'abord de variations démographiques plus générales : la fécondité moyenne baisse à partir de juillet *parce que* la population des femelles adultes est alors en grande partie constituée d'individus jeunes dont le taux de gravidité est de ce fait plus faible. A cela s'ajoute cependant un effet direct de la saison puisque, à taille égale, le taux de gravidité apparaît nettement plus bas pendant la saison humide : égale à 56,7 et 67,3 % en saison sèche — respectivement pour les petites (58 à 62 mm) et les grandes femelles (≥ 63 mm) —, il tombe à 12,7 et 46,1 % en saison humide. Par un processus que l'on ignore, la saison humide provoque donc chez *M. maculilabris* une certaine inhibition de la reproduction, le temps de latence entre les pontes étant alors plus long qu'en saison sèche. La situation est inverse chez *P. nimbaensis* puisque la saison de pleine reproduction coïncide avec la période humide du cycle annuel. Nul en novembre et décembre, faible encore jusqu'en avril, le taux de gravidité de l'espèce s'élève en mai puis se maintient autour d'une valeur moyenne de 85 % de juin à août avant de décroître ensuite. Il convient cependant de remarquer que s'il n'y a pas de reproduction entre octobre et février c'est d'abord parce qu'il n'y a pratiquement pas d'adultes à cette époque, la population étant dans son ensemble constituée de jeunes ou de subadultes. Le cycle saisonnier de la reproduction de *P. nimbaensis* est donc *essentiellement* la conséquence d'un *rythme démographique* plutôt que d'un *rythme physiologique* sous contrôle d'un facteur intrinsèque comme chez les Reptiles des pays tempérés ; essentiellement mais non exclusivement : parmi les femelles de taille nettement adulte — 15 individus mesurant plus de 43 mm —, récoltés entre novembre et février, une seule avait en effet des ovaires en activité, ce qui indique l'existence probable d'une inhibition de la reproduction en saison sèche.

Implication évidente de la persistance durant plusieurs mois d'un taux de gravidité élevé, les femelles de *M. maculilabris* et de *P. nimbaensis* sont capables de déposer plusieurs pontes successives comme nous le verrons plus loin.

II-3 b. Nombre d'œufs par ponte.

Le nombre moyen d'œufs pondus peut être calculé non seulement d'après les observations de pontes faites en élevage mais aussi par comptage des follicules en vitellogenèse et des œufs

dans les oviductes des femelles. Dans le cas des espèces étudiées ici, les résultats sont sensiblement identiques quelle que soit la méthode utilisée.

L'importance moyenne des pontes est très différente chez les trois espèces : 8,44 œufs (de 5 à 13) chez *M. buettneri*, 5,47 (de 3 à 8) chez *M. maculilabris* et 2,51 (de 1 à 4) chez *P. nimbaensis*. Ces différences semblent liées aux dissemblances dans la taille des femelles — respectivement 83, 65 et 45 mm. On sait qu'il existe chez les espèces de pays tempérés une forte corrélation entre le nombre moyen P d'œufs pondus et la longueur L en mm des femelles, Tinkle et al. (1970) trouvant avec 53 espèces la relation :

$$P = 0,109 L - 1,371$$

Les résultats indiqués ici sont peu différents de ce que laissait prévoir l'équation ci-dessus (fig. 16). En revanche, toujours à Lamto, les espèces de forêt déposent des pontes nettement plus petites : 2,74 pour *Mabuya blandingi*, homologue forestier de *M. maculilabris*, et 1,94 (1) pour *Panaspis kitsoni*, copie trompeuse quant à la taille et à la silhouette de l'espèce savanicole *P. nimbaensis*.

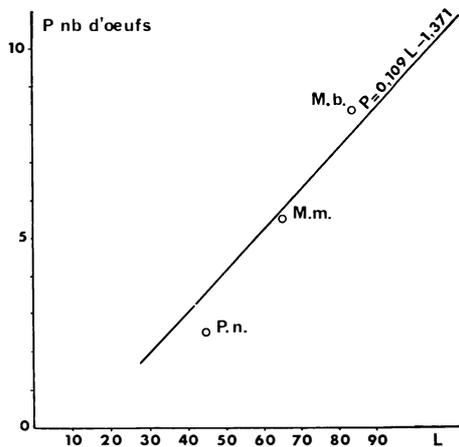


Figure 16. — Relation entre l'importance moyenne des pontes P et la longueur moyenne L des femelles chez *M. buettneri* (M.b.), *M. maculilabris* (M.m.) et *P. nimbaensis* (P.n.).

La droite exprime la relation de même type prouvée par Tinkle et al. (1970) chez 53 espèces de régions tempérées.

(1) Les moyennes relevées chez *P. kitsoni* et *P. nimbaensis*, respectivement 1,94 et 2,51 œufs, restent assez proches l'une de l'autre mais leur différence est cependant hautement significative ($t = 5,7$).

En outre, comme chez beaucoup d'autres Lézards, la fécondité moyenne s'accroît avec la taille des femelles chez *M. buettneri* et *M. maculilabris*, tandis que le phénomène n'existe pas ou reste inappréciable dans le cas de *P. nimbaensis* comme dans celui des deux formes de forêt.

Inger et Greenberg (1966), constatant que les Lézards de zone équatoriale, à reproduction continue, déposent des pontes plus petites que leurs homologues de zone tropicale à reproduction saisonnière, font valoir que ces derniers présentent des réserves adipeuses importantes que l'on ne trouve pas chez les premiers. On sait depuis quelques décennies combien le cycle reproducteur des Reptiles de zone tempérée est lié à celui des corps gras de réserve (Saint-Girons, 1957 ; Hahn et Tinkle, 1965 ; Hoddenbach, 1966), et le fait a même été observé chez des espèces de zone tropicale à climat saisonnier marqué (Marshall et Hook, 1960 ; Chapman et Chapman, 1964 ; Licht et Gorman, 1971). Hahn et Tinkle (1965) ont montré, dans le cas de *Uta stansburiana*, que les femelles privées expérimentalement de leurs réserves adipeuses étaient soit incapables de développer leurs œufs, soit dans une forte proportion atteintes d'atrésie folliculaire lorsque la vitellogenèse était en cours au moment de l'opération, et l'on peut donc admettre d'une manière générale que les lipides de réserve sont mobilisés pendant la vitellogenèse. Inger et Greenberg, constatant donc l'existence de corps adipeux minuscules chez les espèces itéropares de Bornéo, supposent alors, à la lumière des travaux cités, que l'énergie alimentaire est aussitôt convertie pour la reproduction, ce qui interdirait la production de pontes volumineuses. L'hypothèse est vraisemblable mais elle ne permet pas de comprendre la situation observée à Lamto : si les espèces forestières, à reproduction ininterrompue, n'ont jamais de réserves adipeuses importantes, c'est aussi le cas des formes savaniques étudiées. En fait, la discussion et l'hypothèse de Inger et Greenberg souffrent de ne reposer que sur l'analyse d'un seul critère, le nombre des œufs par ponte, alors qu'il faudrait connaître aussi la fréquence des pontes successives et la longévité moyenne des femelles. En effet, si l'évolution ne semble pas favoriser la sélection d'espèces à ponte importante, c'est peut-être d'abord que ce critère n'est pas écologiquement très significatif : la fécondité annuelle moyenne par femelle, voire la fécondité totale pendant la vie (moyenne) des femelles paraissent devoir être bien meilleurs à cet égard — encore faut-il pouvoir les établir !

II-3 c. Nombre de pontes successives et fécondité totale.

Il est donc extrêmement intéressant de connaître d'une part le nombre moyen de pontes que produisent les femelles des trois espèces (fécondité moyenne par femelle), d'autre part le nombre

total d'œufs produits par 100 hectares et par an (fécondité annuelle totale).

On examinera séparément le cas de *M. buettneri*, dont la saison de reproduction nettement délimitée permet un calcul simple de la fécondité individuelle moyenne comme de la fécondité totale.

Les premières pontes de l'année se produisent chez cette espèce au début de novembre et la plupart des femelles ont pu pondre une fois au cours de ce mois. Le taux de gravidité encore élevé que l'on note en décembre — 80,5 % — indique que les femelles survivantes pourront déposer une seconde ponte dans le courant de décembre ou de janvier, ce qui se produit en élevage avec un intervalle moyen de 32 jours, sans même qu'intervienne un nouvel accouplement. La seconde ponte est, en moyenne, légèrement plus volumineuse que la première, avec 9,40 œufs contre 8,16.

La densité moyenne par 100 hectares de ces deux pontes successives de novembre et de décembre peut être estimée de façon assez simple : il vit en moyenne 622 femelles sur 100 hectares de savane au mois de novembre ; certaines d'entre elles (5,2 %) ont déjà pondu, comme le confirme l'état distendu de leurs oviductes ; les autres (94,8 %) renferment des follicules ovariens en cours de vitellogenèse ou des œufs dans les oviductes ; on peut donc estimer qu'en novembre le nombre de pontes est d'environ 622/100 ha, ce qui représente 5 076 œufs. Une seconde ponte est possible un mois après la première, c'est-à-dire en décembre ou janvier, le feu survenant ensuite. La densité des femelles sur 100 hectares est alors, respectivement, de 469, dont 378 gravides et 37, dont 12 gravides. Mais, par suite de la mortalité élevée — seules 37 femelles survivent en janvier — une partie seulement de la population fertile de décembre (378/100 ha) pourra pondre effectivement : soit, si la mortalité entre décembre et janvier est une fonction linéaire du temps, la demi-somme des effectifs moyens de décembre et de janvier : $378 + 37/2 = 207$. Ces 207 pontes rassemblent 1 950 œufs. Une fraction — la plus grande — des 91 femelles « vides » observées en décembre vient de déposer sa première ponte et l'autre fraction sa seconde ponte. Quelques rares femelles du premier groupe parviendront encore à mener à terme une deuxième ponte. Au total c'est un tiers approximativement de la sous-population considérée qui contribuera à accroître la production d'œufs par une seconde ponte de décembre ou de janvier, soit environ 282 œufs. Au total, la production d'œufs correspondant à la seconde ponte est donc de 2 232/100 ha et la *fécondité globale* est en moyenne de $5\,076 + 2\,232 = 7\,308$ œufs par 100 hectares et par an. Une telle production rapportée au nombre moyen de femelles adultes donne le *taux moyen de fécondité* de la popu-

TABLEAU XV

*Variations saisonnières de la fécondité moyenne par femelle adulte
chez M. maculilabris et P. nimbaensis.*

La fécondité moyenne F est le produit du taux de gravidité G par la taille moyenne
des pontes P.

		Janv.	Fév.	Mars	Avril	Mai	Juin	Juil.	Août	Sept.	Oct.	Nov.	Déc.
<i>M. maculilabris</i>	G %	64,2	64,5	57,1	57,1	50,0	40,7	25,0	25,0	26,3	0	62,8	71,4
	P	5,78	5,66	5,60	5,00	5,25	4,92	4,75	5,00	4,33	0	5,61	5,41
	F	3,71	3,65	3,20	2,85	2,62	2,00	1,19	1,25	1,14	0	3,52	3,86
<i>P. nimbaensis</i>	G %	10,0	20,0	25,0	28,6	47,6	85,7	85,7	81,8	50,0	66,7	0	0
	P	2,51										0	0
	F	0,25	0,50	0,63	0,72	1,20	2,15	2,15	2,05	1,26	1,67	0	0

lation soit, pour un nombre moyen de 545 femelles vivant en novembre et décembre, période de reproduction, 13,4 œufs (une ponte et demie).

Dans le cas des espèces *M. maculilabris* et *P. nimbaensis* on dispose, avec le taux de gravidité mensuel, d'un indice statistique extrêmement commode de l'activité reproductrice des femelles. Il exprime en effet directement la fréquence moyenne des pontes mensuelles si la durée moyenne de la phase « gravide » est bien toujours de un mois comme c'est le cas en élevage. Avec un temps moyen de gravidité de 30 jours, la fécondité moyenne par femelle, établie pour chaque mois, est le produit du taux de gravidité par la taille moyenne des pontes du mois (Tableau XV).

On remarque l'amplitude des variations saisonnières de cette fécondité individuelle moyenne, aussi marquée chez *M. maculilabris* que chez *P. nimbaensis*.

La *fécondité annuelle totale* (Tableau XVI), production moyenne d'œufs par 100 hectares et par an, est la somme des fécondités mensuelles, obtenues chacune en faisant le produit du taux moyen de fécondité (Tableau XV) par le nombre moyen de femelles adultes (Tableau XIII).

Dans les savanes brûlées non boisées, la fécondité totale est égale en moyenne à 7 223 œufs par 100 hectares et par an chez *M. maculilabris* et à 796 œufs chez *P. nimbaensis*. Cette production d'œufs montre une périodicité saisonnière remarquable, avec ses valeurs maximales en saison sèche chez *M. maculilabris*, en saison humide chez *P. nimbaensis*.

Dans le cas de *M. maculilabris*, comparaison a été faite de l'abondance des œufs observée sur les Rôniers et des résultats obtenus ci-dessus. Elle confirme la validité de ces derniers, au moins pour la saison sèche durant laquelle la *totalité* des pontes est déposée dans les bourgeons de Rôniers, ce qui n'est plus le cas en saison humide où la plus grande partie des œufs est au contraire enfouie dans le sol de la savane (Barbault, 1973).

La figure 17 met en relief les configurations saisonnières très différentes que revêtent les distributions annuelles de la production d'œufs des trois espèces étudiées.

En rapportant la fécondité annuelle totale — 7 223 œufs pour *M. maculilabris*, 796 pour *P. nimbaensis* — au nombre moyen des femelles adultes vivant pendant la saison de reproduction (toute l'année dans le cas de *M. maculilabris*), soit 237 et 62 respectivement, on obtient le *taux moyen de fécondité par femelle et par an*, soit 30,4 et 12,8 œufs. Les femelles adultes font donc en moyenne cinq pontes et demie par an chez *M. maculilabris* et cinq pontes chez *P. nimbaensis*.

On voit ainsi, pour reprendre la discussion soulevée à la fin du paragraphe précédent, que la fécondité individuelle des espè-

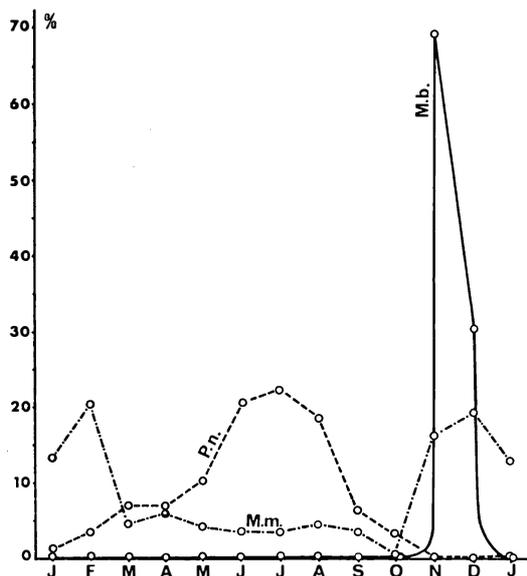


Figure 17. — Distribution saisonnière de la production d'œufs par *Mabuya buttneri*, par *Mabuya maculilabris* et par *Panaspis nimbaensis*.

ces savanicoles n'est pas significativement différente de celle des espèces forestières à petites pontes, *M. blandingi* et *P. kitsoni* ayant une fécondité annuelle moyenne par femelle respectivement de 20 et 12 œufs (Barbault, 1974). Seul *M. maculilabris* est nettement plus fécond, ce qui compense, on va le voir, une mortalité prénatale et juvénile élevée. A fécondité égale, il est évidemment avantageux, dans un milieu comme la forêt dont la stabilité physique et climatique entraîne un étalement annuel de la production alimentaire, de produire toute l'année plusieurs petites pontes successives plutôt que quelques grosses pontes pendant une saison limitée — stratégie préférable au contraire en savane où l'alternance saisonnière, accusée par le passage du feu, est très marquée.

On remarquera que si *M. maculilabris* est capable en savane de se reproduire toute l'année, il pond cependant, en saison sèche, dans les bourgeons de Rôniers, micromilieu qui échappe aux conditions rigoureuses que subit la savane (Vuattoux, 1968) et qui s'apparente aux biotopes de forêt.

II-3 d. La durée d'incubation.

Les œufs sont pondus dans le sol, jusqu'à une quinzaine de centimètres de profondeur dans le cas de *M. buettneri* pour qui l'opération semble très éprouvante, mais aussi dans les bourgeons

TABLEAU XVI

*Productions mensuelles et annuelles d'œufs par 100 hectares
chez M. buettneri, M. maculilabris et P. nimbaensis.*

	Janv.	Fév.	Mars	Avril	Mai	Juin	Juil.	Août	Sept.	Oct.	Nov.	Déc.	Total annuel
<i>M. buettneri</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5 076	2 232	7 308
<i>M. maculilabris</i>	938	1 457	355	460	302	308	235	351	251	0	1 211	1 355	7 223
<i>P. nimbaensis</i>	12	26	56	53	84	166	176	146	52	25	0	0	796

de Rôniers (*M. maculilabris*), dans les cavités d'arbustes (*M. maculilabris*) et sous les stipes de Rôniers morts (*P. nimbaensis* et *M. maculilabris*).

Les œufs recueillis en élevage puis transplantés dans le sol de la savane — la ponte étant entourée d'un seau plastique privé de fond qui empêche la fuite des nouveau-nés — éclosent après une incubation moyenne de 48 jours (38 à 59) chez *M. maculilabris*, de 42 jours (36 à 50) chez *P. nimbaensis* et de 120 jours (109 à 142) chez *M. buettneri*. La durée d'incubation nettement plus longue (1) de cette dernière espèce évite aux jeunes *M. buettneri* de naître et de périr dans un milieu que le passage du feu a rendu inhospitalier.

II-3 e. Discussion.

On possède encore trop peu de données complètes sur la reproduction des Lézards tropicaux (Fitch, 1970). Les unes, qui se rapportent généralement à des régions marquées par de fortes variations saisonnières des précipitations, attestent l'existence d'une période de reproduction limitée, coïncidant le plus souvent avec la saison humide (Asana, 1931 ; Mc Cann, 1940 ; Marshall et Hook, 1960 ; Chapman et Chapman, 1964) ; d'autres, qui concernent des espèces vivant dans des régions forestières à climat humide plus constant, apportent des exemples d'étalement annuel de la reproduction (Baker, 1947 ; Church, 1962 ; Inger et Greenberg, 1966). L'opposition est cependant loin d'être constante, et la netteté du contraste illusoire : au-delà de l'alternative schématique « reproduction saisonnière - reproduction toute l'année » il existe de multiples intermédiaires, la reproduction pouvant se faire toute l'année mais avec un maximum saisonnier plus ou moins marqué en savane aussi bien qu'en forêt (Harris, 1964 ; Robertson et al., 1965 ; Licht et Gorman, 1970 ; Sexton et Turner, 1971 ; Sexton et al., 1971).

A Lamto où la forêt humide jouxte la savane (fig. 1) et où se côtoient donc des espèces inféodées à l'un ou l'autre des deux types de milieu, la situation est particulièrement intéressante. On peut, en première approximation, opposer des espèces à reproduction saisonnière, qui vivent dans la savane, et des espèces dont la reproduction se poursuit toute l'année, qui vivent en forêt (Barbault, 1974). L'ampleur des différences spécifiques observées diminue toutefois considérablement la portée heuristique d'un tel clivage. De fait, que l'on considère la distribution saisonnière de la production des œufs (fig. 17) ou celle des jeunes âgés de 0 à 1 mois (fig. 18), on constate que les trois espèces savanicoles, quoique vivant dans un environnement bioclimatique semblable,

(1) L'œuf subissant une véritable diapause d'environ deux mois au terme de laquelle il se développe alors au même rythme que l'œuf des autres Scincidés.

y réagissent néanmoins de façon spécifique. La diversité de ces rythmes saisonniers rend hasardeuse l'interprétation de leur déterminisme et l'on retiendra simplement la relation générale qui existe entre l'alternance des saisons et les rythmes biologiques des espèces, celles-ci profitant au maximum de la période humide mais chacune selon des modalités spécifiques. Il en résulte un décalage des époques d'éclosion qui constitue un mode supplémentaire de partage temporel de l'espace et des ressources entre espèces sympatriques.

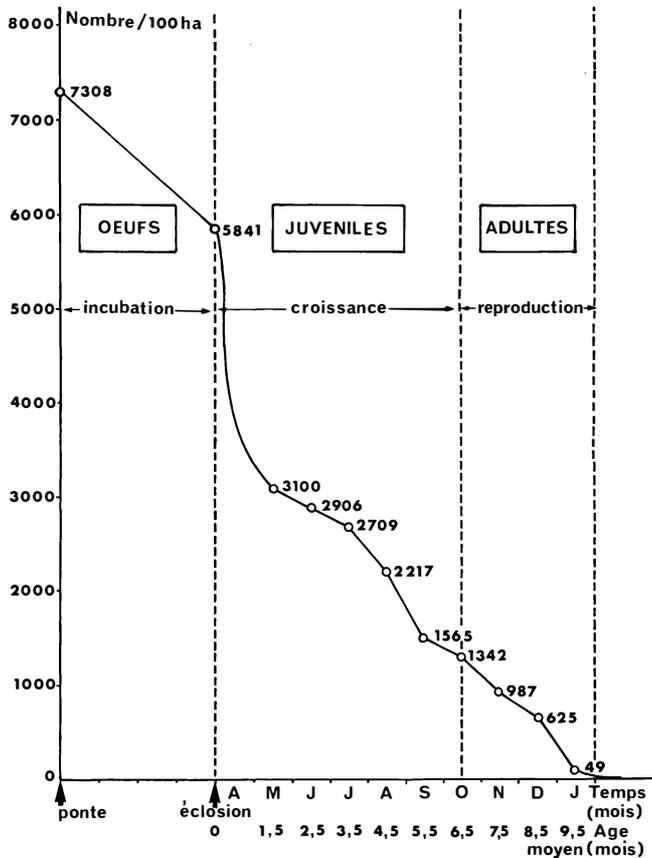


Figure 18. — Courbe de survie du Lézard *Mabuya buettneri* en savane brûlée.

II-4. Dynamique des populations.

La table de survie de l'espèce *M. buettneri*, dont la saison d'éclosion est courte et bien délimitée, est constituée de mai à janvier, soit depuis l'âge moyen de 1,5 mois à celui de 9,5 mois,

par la série des densités mensuelles observées (Tableau VII, fig. 18). On connaît d'autre part la production annuelle d'œufs, égale à 7 308 par 100 hectares.

Entre la période des pontes et le mois de mai suivant où la population renferme sur 100 hectares 3 100 jeunes Lézards âgés de 0 à 2 mois (l'âge moyen du groupe est estimé à 1,5 mois) le taux de mortalité est donc en moyenne, pour les savanes brûlées, de 57,6 %. On peut essayer de distinguer la part qui est imputable à la *mortalité prénatale* — c'est-à-dire ce qui correspond aux œufs stériles ou détruits avant l'éclosion, et celle qui correspond à la *mortalité juvénile entre 0 et 1,5 mois*. Dans ce but, 67 œufs ont été maintenus dans le sol de la savane dans des conditions que l'on peut considérer comme naturelles. Parmi eux, 17 furent détruits, ce qui représente 25,3 % de l'effectif « expérimental ». En « élevage fermé », on observe un taux de destruction inférieur : 15,3 % (19/124), ce qui, en première approximation, pourrait permettre de faire la part de la mortalité causée par des agents microscopiques ou intrinsèques à l'œuf (15 % des œufs), et celle de la mortalité provoquée par d'autres facteurs, tel que la prédation (10 % des œufs). Les facteurs physiques, l'humidité du sol en particulier, ne sont pas évoqués car leur rôle direct paraît négligeable : de fait, les œufs soumis à diverses conditions expérimentales montrent à cet égard une grande tolérance. Pratiquement, leur déshydratation irréversible ne se produit qu'après un séjour de plusieurs jours dans un sol contenant moins de 2 % d'eau. A l'opposé, une teneur en eau excessive (plus de 15 %) est préjudiciable à la survie des œufs dont certains se couvrent de moisissures et périssent. Nous ignorons cependant si tel est le cas dans la nature où d'ailleurs, la teneur en eau du sol atteint rarement en cette saison ces valeurs extrêmes et ne s'y maintient pas longtemps.

Le taux de survie à la maturité sexuelle, en octobre (âge moyen de 6,5 mois) est de 23 % — soit encore 18,3 % des œufs pondus. Il est identique chez les deux sexes, la surmortalité masculine ne se faisant sentir que le mois suivant (novembre).

On soulignera enfin la brièveté de la vie des adultes, lesquels ne dépassent pas l'âge de 10 mois en savane brûlée. En octobre, c'est-à-dire à la maturité, l'espérance moyenne de vie des femelles est de 2,2 mois, celle des mâles de 1,3 mois.

Plus complexe au départ, du fait de l'étalement de la saison des éclosions, l'étude de la dynamique des populations de *M. maculilabris* et de *P. nimbaensis* est possible si l'on s'appuie sur l'analyse mensuelle de la structure par âge des populations. On totalise, pour l'année, les densités mensuelles par 100 hectares des différents groupes d'âge (Tableaux XVII et XVIII).

Les valeurs ainsi obtenues n'ont évidemment pas toutes la même signification puisque les différentes classes d'âge retenues

n'ont pas, en effet, la même durée d'existence T. Lorsque celle-ci n'est pas égale à un mois il est nécessaire de transformer le nombre observé N en nombre réellement produit P (c'est-à-dire accédant au stade d'âge considéré) d'après la relation : $P = N/T$ (mois). On obtient ainsi la table de survie des populations moyennes analysées que diverses observations ont permis de compléter (Tableaux XIX et XX).

Le taux de mortalité précoce, qui totalise la mortalité prénatale (destruction des pontes) et la mortalité juvénile avant 0,5 mois, est de 74 % chez *M. maculilabris*, de 37 % chez *P. nimbaensis*.

Dans le sol le taux de destruction des œufs est de l'ordre de 29 % (18/62) dans le premier cas, de 11,6 % (6/52) dans le second — ce qui est très faible pour des œufs de Reptiles. Mais il convient plutôt de connaître, pour *M. maculilabris*, le taux de destruction des œufs hébergés par les bourgeons de Rôniers, puisque c'est

TABLEAU XVII

Structure démographique d'une population moyenne de M. maculilabris : sommes pour l'année des densités mensuelles par 100 hectares (ΣD_m).

	Jeunes ≤ 33 mm	Juvéniles I 34-41 mm	Juvéniles II 42-49 mm	Subadultes 50-57 mm	Adultes ≥ 58 mm
Age moyen (mois)	0,5	1,5	2,5	4,25	≥ 5,5
ΣD_m	1 876	1 166	996	1 876	4 776

TABLEAU XVIII

Structure démographique d'une population moyenne de P. nimbaensis : sommes pour l'année des densités mensuelles par 100 hectares.

	Jeunes ≤ 25 mm	Juvéniles 26-35 mm	Subadultes 36-40 mm	Adultes I 41-44 mm	Adultes II ≥ 45 mm
Age moyen (mois)	0,5	2,5	4,5	7,5	11,5
ΣD_m	500	855	829	604	458

TABLEAU XIX — *Table de survie du Lézard M. maculilabris.*

	Age en mois	Nombres/100 ha/an		Taux de survie pour 1000	
		Observés	Réels	Depuis l'œuf	Depuis l'éclosion
Œufs pondus		7 223	7 223	1 000	
Jeunes éclos	0	—	4 486	621	1 000
Jeunes	0,5	1 876	1 876	260	419
Juveniles I	1,5	1 166	1 166	161	259
Juveniles II	2,5	996	996	138	222
Subadultes	4,25	1 876	750	104	167
Adultes jeunes	5,5	4 776	618	85	138
Adultes } ♂ âgés } ♀	11,7		156	43	69
	14,7		154	42	68

TABLEAU XX — *Table de survie du Lézard P. nimbaensis.*

	Age en mois	Nombres/ 100 ha/an		Taux de survie pour 1000	
		Observés	Réels	Depuis le stade œuf	Depuis l'éclosion
Œufs pondus		796	796	1 000	
Jeunes éclos	0	—	694	872	1 000
Jeunes	0,5	500	500	628	720
Juveniles	2,5	855	342	430	493
Subadultes	4,5	829	331	416	477
Adultes 0 (41 mm)	6,0	—	200	251	288
Adultes I	7,5	604	172	219	248
Adultes II	11,5	458	114	143	164

de loin le site le plus utilisé pour la ponte chez cette espèce. Les pontes recueillies sur les Rôniers comptent en moyenne 4,89 œufs au lieu de 5,47 aussitôt après l'émission par les femelles, soit une diminution de 10,6 % ; mais elles se trouvent évidemment à tous les stades d'incubation, et leur âge moyen est égal à une demie durée d'incubation. Si le risque de mortalité est le même pendant les 48 jours de l'incubation, la diminution moyenne du nombre d'œufs par ponte, entre l'expulsion par les femelles et l'éclosion, est égale à deux fois 10,6 % soit 21,2 %. En outre, si l'on admet que le taux de disparition des pontes entières est égal au taux de disparition des œufs *dans* les pontes (21,2 %), le taux global de destruction des œufs atteint alors environ 38 % et la quantité des jeunes *M. maculilabris* à l'éclosion devrait être de 4 486 par 100 hectares et par an.

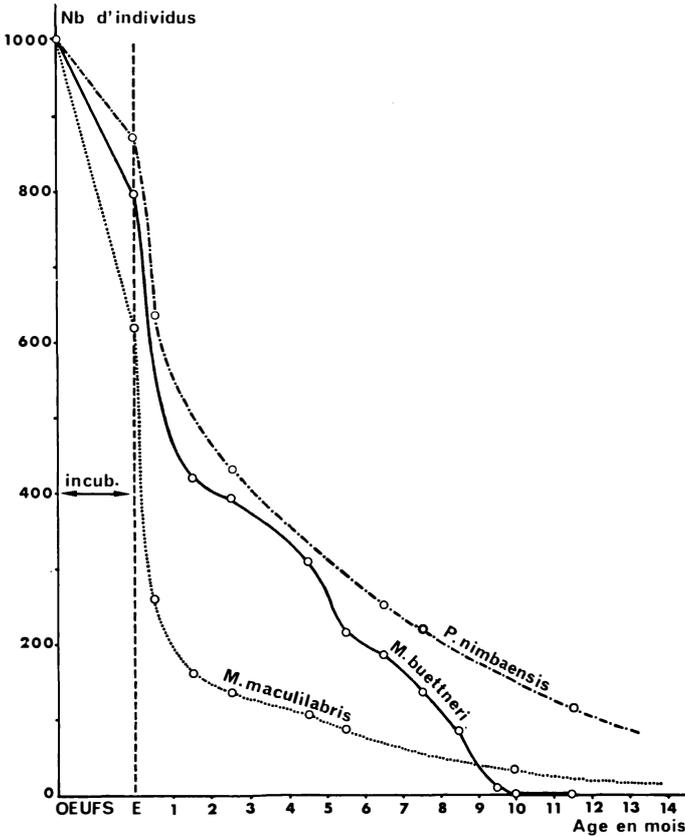


Figure 19. — Courbes de survie des Lézards *Mabuya buettneri*, *Mabuya maculilabris* et *Panaspis nimbaensis* (pour 1 000 œufs pondus).

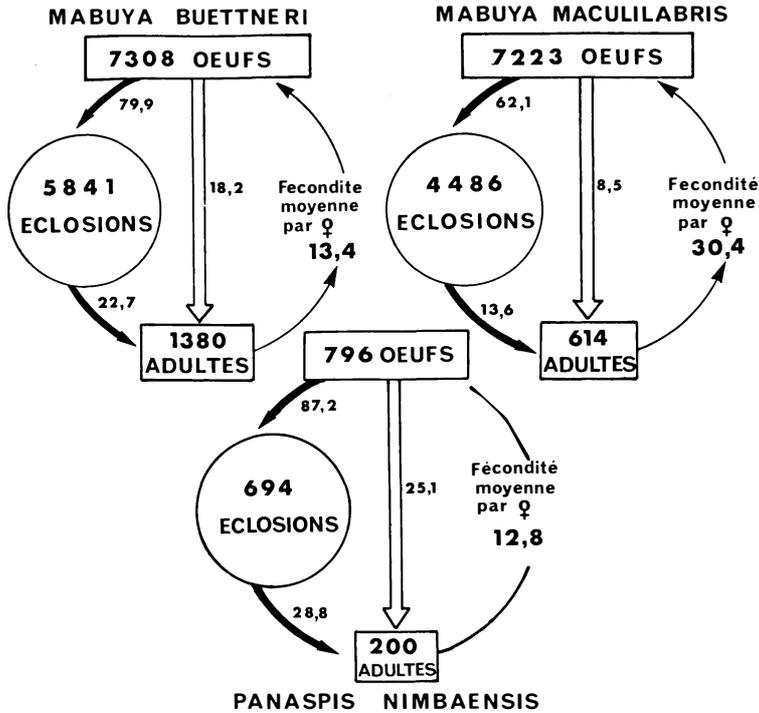


Figure 20. — Diagrammes représentant la dynamique des populations moyennes de *Mabuya buettneri*, de *Mabuya maculilabris* et de *Panaspis nimbaensis* en savane brûlée peu boisée.

Nombres par 100 hectares et par an.

Il est intéressant de connaître le nombre moyen d'adultes produits par 100 hectares et par an : en admettant que le taux de mortalité entre 2,5 et 4,25 mois reste le même entre 4,25 et 5,5 mois, la quantité de *M. maculilabris* qui atteint chaque année en moyenne l'âge-seuil de la maturité sexuelle (5,5 mois) est égale à environ 618 par 100 hectares. Ainsi, 13,8 % seulement des jeunes qui éclosent — soit encore 8,5 % des œufs pondus — donnent des individus matures cinq mois et demi plus tard. Dans le cas de *P. nimbaensis* on trouve de la même façon que la production annuelle moyenne de nouveaux adultes est de l'ordre de 200 individus par 100 hectares, ce qui correspond à 28,8 % des nouveaux-nés ou 25,1 % des œufs pondus.

L'espérance de vie des adultes peut aisément être calculée : elle est égale au quotient du nombre total des adultes comptés pendant 12 mois sur 100 hectares par le nombre des adultes réellement « produits » sur la même surface en une année, soit 6,2 mois pour les mâles ($1936/309$) et 9,2 mois pour les femelles

TABLEAU XXI

Analyse quantitative des contenus stomacaux des Lézards adultes et subadultes : abondance relative des différents groupes de proies en % du nombre total des proies ingérées.

	<i>Mabuya buettneri</i>	<i>Mabuya maculilabris</i>	<i>Panapsis nimbaensis</i>	<i>Riopa</i> sp.	<i>Mabuya perroteti</i>
Araignées	35,2	20,5	17,2	4,8	1,7
Orthoptères	30,7	20,9	8,7	2,2	21,6
Mantes	14,4	3,5	0,3	0	1,7
Blattes	5,4	4,1	5,8	7,5	16,7
Coléoptères	0,5	1,5	0,6	0,4	40,0
Hétéroptères	1,1	3,7	0,3	0	8,3
Homoptères	3,2	0,4	0,1	0	0
Fourmis	0	0,7	1,1	0	1,7
Hyménoptères (autres)	0,2	1,3	0,1	0	0
Diptères	0	0	0,1	0	0
Chenilles	1,3	2,2	0,9	1,3	0
Autres larves	1,8	0,2	0,4	0,4	0
Termites	2,7	38,3	62,7	80,9	5,0
Aptérygotes	0	0	0,1	0	0
Dermaptères	0,2	0	0	0,4	1,7
Acariens	0,2	0	0	0,4	0
Myriapodes	0,2	0,4	0,3	1,3	0
Gastéropodes	2,7	1,7	1,3	0,4	0
Lézards	0	0,2	0	0	1,7
Amphibiens	0	0,2	0	0	0
Nombre total de proies déterminées	443	459	704	230	60

(2 840/309) de *M. maculilabris* d'une part et 3,8 et 7,1 mois, respectivement pour les mâles (407/108) et pour les femelles (655/92) (1) de *P. nimbaensis* d'autre part. Ces résultats permettent d'achever les tables de survie de ces deux espèces et de construire les courbes de vie des trois espèces qu'il est ainsi possible de comparer (fig. 19).

Trois diagrammes (fig. 20) résumeront les grands traits de la dynamique des trois populations de Lézards de la savane brûlée peu boisée, étudiée au niveau de la moyenne des années 1964-1968. On peut en effet admettre que, pour une vaste étendue de savane et sur un long intervalle de temps, les populations sont en moyenne *stationnaires*, c'est-à-dire que la mortalité et la natalité s'y équilibrent et que l'effectif y reste donc constant.

Au même titre que l'hypothèse qui les fonde, ces modèles ne sont évidemment pas intégralement valables pour une année particulière où, selon les conditions, la population pourra croître en nombre si le recrutement dépasse les pertes (1966), ou bien diminuer lorsqu'à l'inverse les pertes l'auront emporté sur le recrutement (1967). Ils ne valent pas non plus pour une savane déterminée puisque les populations locales, dans les conditions naturelles d'hétérogénéité du milieu, effectuent des déplacements, après les feux notamment, qui modifient de façon imprévisible le jeu de l'équilibre natalité-mortalité.

La figure 20 met en relief la prédominance des deux espèces de *Mabuya*, qui contraste avec la position plus effacée qu'occupe *P. nimbaensis* dans ce système de savanes. La fécondité annuelle totale de ce dernier — 796 œufs par 100 hectares en moyenne — est en effet dix fois moindre que celles des *Mabuya*. Si l'on considère cependant la production annuelle de nouveaux adultes, on observe que l'écart se réduit considérablement, puisque les *M. maculilabris* sont à peine trois fois plus nombreux que les *P. nimbaensis* — 614 contre 200 par 100 hectares. En outre, un écart se creuse entre les deux espèces de *Mabuya* par suite d'un taux de survie jusqu'à l'âge adulte double chez *M. buettneri*.

Cette étude, qui se rapporte à des espèces à maturité sexuelle précoce et à courte longévité, oblige, sinon à rejeter, du moins à contester la valeur générale de l'hypothèse de Tinkle et al. (1970) selon laquelle, par suite d'une compétition intraspécifique plus intense, la sélection tendrait à favoriser dans les populations tropicales un accroissement de la durée de vie plutôt qu'une augmentation de la taille des pontes.

(1) Au seuil de la maturité sexuelle le taux de féminité est en effet de 46 % ce qui représente, pour 200 adultes, 92 femelles et 108 mâles.

TABLEAU XXII

Degré de présence des principaux groupes de proies dans les contenus stomacaux des Lézards de Lamto.

	<i>Mabuya buettneri</i>	<i>Mabuya maculilabris</i>	<i>Panaspis nimbaensis</i>	<i>Riopa sp.</i>	<i>Mabuya perroteti</i>
Nombre d'estomacs avec proies	232	136	127	25	16
	Degré de présence pour 100 estomacs				
Araignées	50	47	57	36	6
Orthoptères	54	57	36	20	56
Mantes	25	12	< 1	0	6
Blattes	10	13	25	52	31
Coléoptères	1	5	3	4	50
Hétéroptères	2	13	< 1	0	19
Homoptères	6	0	2	0	0
Fourmis	0	2	5	0	6
Autres Hyménoptères ...	< 1	4	< 1	0	0
Chenilles	3	7	5	12	0
Termites	< 1	7	35	40	12
Gastéropodes	5	6	7	4	0

III. — FONCTIONNEMENT DU PEUPELEMENT DE LÉZARDS DANS LA BIOCÉNOSE.

III-1. *Le régime alimentaire des Lézards.*

Le spectre d'abondance relative des proies dénombrées dans les estomacs des Lézards est assimilable au spectre alimentaire réel si les prélèvements suivent de peu les prises de nourriture et si l'on sait distinguer les reliefs des différents repas, notamment ceux du jour même et ceux de la veille, ce qui est le cas ici pour les contenus stomacaux prélevés entre 10 h et 12 h. Afin que la présence accidentelle, mais alors parfois très nombreuse,

d'Insectes sociaux ne modifie pas considérablement l'image du spectre alimentaire appréhendé de cette façon, on a calculé aussi le *degré de présence* des différents types de proies — pourcentage d'estomacs renfermant la catégorie trophique considérée.

Le Tableau XXI donne la liste des types de proies inventoriés dans les estomacs de *M. buettneri*, *M. maculilabris*, *M. perroteti*, *P. nimbaensis* et *Riopa sp.*, avec le nombre et l'abondance relative des individus représentés, tandis que le Tableau XXII précise le degré de présence des principales proies.

A la lecture des Tableaux XXI et XXII il apparaît que tous les groupes d'Invertébrés de la savane peuvent fournir des proies à l'une ou l'autre espèce de Lézard, quoique certains d'entre eux — Coléoptères, Fourmis — soient cependant manifestement dédaignés par la majorité des espèces.

La représentation importante des Araignées dans l'alimentation des Lézards répond vraisemblablement à leur omniprésence dans la savane. Elles viennent en effet au premier ou au second rang par ordre d'abondance relative dans le spectre des proies ingérées pour quatre des cinq espèces étudiées (*M. perroteti* étant l'exception), mais elles y sont notablement moins fréquentes que dans la savane (47,8 % du peuplement d'Invertébrés — Fourmis et Termites non compris — d'après Y. et D. Gillon, 1967), sans doute parce que les individus de petite taille sont peu capturés.

Les Orthoptères, qui rassemblent 20,9 % des Invertébrés de la savane, Fourmis et Termites non comptés, sont représentés dans la même proportion, ou davantage, dans les estomacs des Lézards. Les deux groupes majeurs d'Arthropodes du sol et de la strate herbacée (après les Termites et les Fourmis) constituent donc la base de la nourriture des Scincidés de la savane. Ce sont aussi, il est vrai, des groupes qui occupent tout l'espace où chassent les diverses espèces de Lézards. A ce niveau de l'analyse c'est l'*opportuniste alimentaire* des Lézards qui paraît de règle : ils happent ce qu'ils rencontrent — exception faite des Fourmis qui sont manifestement peu appréciées. Cette règle suffit à expliquer la plupart des différences observées entre les espèces. Ainsi, la plus forte consommation de Blattes et de Termites que font *Riopa sp.* et *P. nimbaensis* s'explique par les mœurs semi-fouisseuses de ces espèces ; la surabondance relative des Mantres dans les estomacs de *M. buettneri* s'accorde bien avec l'inféodation de ce Lézard à la strate herbacée ; enfin la prédominance des Grillons parmi les Orthoptères consommés par les formes strictement terricoles se comprend de la même façon.

Ainsi, en dépit d'un large opportuniste alimentaire, les différentes espèces sympatriques de la savane n'utilisent pas tout à fait les mêmes sources de nourriture — ou du moins ne le font pas dans les mêmes proportions. Les décalages observés résultent essentiellement de différences interspécifiques dans

l'occupation spatio-temporelle du milieu, dans le comportement prédateur lui-même, et enfin dans la taille et l'habitus des animaux.

III-2. Les prédateurs de Lézards.

Les espèces animales de la biocénose de Lamto capables de consommer des Lézards sont très nombreuses. Pour beaucoup cependant le fait restera exceptionnel et l'on peut dire que seuls quelques Mammifères, Oiseaux et Serpents se nourrissent régulièrement de Lézards (voir Thiollay, 1970 ; Barbault, 1971 b).

TABLEAU XXIII

Densité moyenne par 10 hectares des différents Serpents mangeurs de Lézards dans la savane brûlée peu boisée (1) et arbustive (2) et dans la savane non brûlée depuis cinq ans (3).

Types de savane	Surface explorée en ha	<i>Psammophis sibilans</i>	<i>Meizodon coronatus</i>	<i>Meizodon regularis</i>	<i>Lycophidion irroratum</i>	<i>Lycophidion semi-sinctum</i>	Total
1.	50	4,2	1,8	0	1,6	0	7,6
2.	18	13,3	1,1	0,5	3,9	0	18,8
3.	7	12,7	12,7	2,8	7,1	1,4	36,7

En raison de leur abondance relativement élevée — on compte en moyenne de 7,6 à 36,7 individus par 10 hectares (Tableau XXIII) — et de leur nette spécialisation alimentaire, les Ophidiens sauriphages *Psammophis sibilans*, *Lycophidion irroratum* et *Meizodon coronatus* paraissent capables d'exercer avec les autres prédateurs de Lézards une action importante sur la dynamique des populations de Lézards de la savane de Lamto. De fait, celles-ci renferment un grand nombre d'individus amputés de leur queue ou porteurs d'une queue régénérée (1) : tel est le cas de 33 %, 37 % et 38 % des jeunes adultes âgés d'environ 6 mois chez *P. nimbaensis*, *M. maculilabris* et *M. buettneri* respectivement ; la fréquence de l'amputation s'accroît évidemment avec l'âge, atteignant vers 10-12 mois 70 % des *M. buettneri* et environ 50 % des individus des deux autres espèces (fig. 21).

(1) La fréquence de l'autotomie caudale constitue en effet un excellent indice de la pression de prédation que subissent les populations de Lézards de Lamto puisqu'il s'agit d'espèces dépourvues d'intolérance intraspécifique — laquelle aurait été capable de provoquer aussi l'amputation de la queue.

Une telle différence entre les espèces est en relation évidente avec l'écart observé dans l'espérance de vie des adultes, très courte dans le premier cas, plus longue dans le second. En d'autres termes, les variations dans l'augmentation de la fréquence d'autonomie apparaissent bien liées aux variations parallèles des taux de mortalité, variations qui sont elles-mêmes gouvernées en partie par les changements de la pression de prédation. On peut en conclure que les prédateurs jouent un rôle prépondérant dans la dynamique des populations de Scincidés de la savane de Lamto.

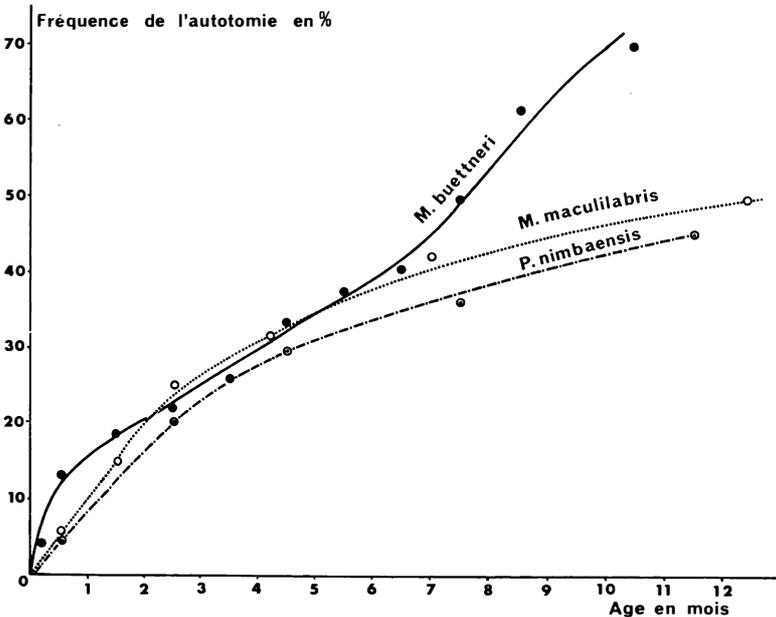


Figure 21. — Variations de la fréquence de l'autotomie caudale selon l'âge chez *Mabuya buettneri*, *Mabuya maculilabris* et *Panaspis nimbaensis*.

III-3. Les facteurs qui influent sur l'abondance des Lézards.

L'abondance des Lézards dans la savane de Lamto est, d'une manière générale peu sujette aux fluctuations considérables que subissent au contraire les Amphibiens (Barbault, 1972) étroitement dépendants, eux, de la présence d'eau. Cependant, lorsque la sécheresse persiste, il se produit une forte diminution de la densité des Lézards (fig. 6, 7, 9), sans que l'on puisse toutefois parler à ce propos de *régulation*, l'action de la sécheresse n'étant nullement, à notre connaissance, ajustée à l'état de la population qu'elle décime. Accroissant le taux de mortalité générale, cette action est assimilable à celle des grands froids en zone tempérée

(Tinkle, 1967 ; Pianka, 1970 b) ; elle ne s'exerce pas principalement par le jeu d'une pénurie alimentaire consécutive à la sécheresse comme ce peut être le cas dans les régions sub-désertiques (Turner et al., 1969 a, 1969 b ; Pianka, 1970 b).

En dehors de l'action épisodique d'une sécheresse extrême ou d'un incendie hors saison, les variations des facteurs physiques du milieu sont sans effets directs appréciables sur la densité des populations de Lézards de la savane.

Il existe un lien, on l'a vu, entre les taux de mortalité élevés des Lézards et l'importance de la prédation. Mais peut-on réellement attribuer aux prédateurs la mort des animaux qu'ils mangent ? Ne prélèvent-ils pas bien souvent des individus déjà mourants, modifiant donc peu la courbe de mortalité des populations de proies ?

Telle est l'hypothèse — séduisante — de la « stratégie optimale » de Slobodkin (1968) ; elle ne paraît cependant pas devoir s'appliquer intégralement aux cas particuliers qui nous concernent ici. En élevage, passées les premières semaines d'existence, toujours délicates, le taux de survie est très élevé jusqu'à l'âge adulte chez les trois espèces étudiées, ce qui est loin d'être le cas en savane. On est porté à imputer la différence à l'intervention des prédateurs, qui est précisément supprimée dans les bacs d'élevage. Le stade adulte franchi, une recrudescence de décès s'observe d'abord chez les mâles, puis chez les femelles, le phénomène étant très net dans le cas de *M. buettneri*. Ainsi, la surmortalité des mâles adultes relevée dans la nature est-elle imputable à l'action conjuguée de facteurs internes (« état de sénescence ») et de facteurs externes, parmi lesquels la prédation vient au premier plan. Une telle *prédation différentielle* des mâles affaiblis ou plus aventureux corrobore cette fois l'hypothèse de Slobodkin ; on connaît maints exemples où les proies prédestinées des Rapaces et des Carnivores sont des animaux malades.

On doit donc admettre que les prédateurs exercent une influence considérable sur la dynamique des populations de Lézards en prélevant un grand nombre de jeunes et de subadultes. En revanche ils n'altèrent pas énormément l'espérance de vie des adultes puisqu'ils capturent plutôt des individus épuisés ou malades.

Peut-on dire que les prédateurs assurent ainsi une fonction de régulation dans l'économie des populations de Lézards de la savane ? Il faudrait pour cela qu'ils exercent une pression d'autant plus grande que la population-proie tend à s'accroître et d'autant plus faible que celle-ci est diminuée. Le fait, sans être prouvé, est vraisemblable et l'on en conçoit aisément le processus : lorsqu'une espèce-proie devient peu nombreuse, les prédateurs tendent à se nourrir d'autres proies ; surabondante au contraire,

elle est davantage « recherchée », attirant même des prédateurs qui la négligent habituellement.

On se gardera cependant de retenir l'image simpliste d'une relation prédateur-proie exclusive. La dynamique d'autres populations, d'une part, interfère dans une large mesure — celle de proies de remplacement, celle de prédateurs occasionnels, lorsque leur nourriture habituelle devient rare ; les variations des facteurs physiques du milieu, d'autre part, interfèrent aussi, directement en modifiant épisodiquement les effectifs de Lézards, indirectement en altérant l'abondance d'autres peuplements.

Ainsi ressort-il de cette analyse que la stabilité relative du peuplement de Lézards résulte en grande partie de la complexité de l'écosystème. Beaucoup d'auteurs se rejoignent aujourd'hui pour attribuer, dans la *stabilisation* des fluctuations d'abondance, un rôle déterminant à la *diversité* et l'*hétérogénéité* des peuplements et des milieux naturels (voir Den Boer, 1968 ; Birch, 1970 ; Reddingius et Den Boer, 1970 ; Solomon, 1970).

Dans le cas qui nous occupe, la diversité est multiple : c'est d'abord le grand nombre des espèces qui vivent dans la savane ; c'est aussi le large opportunisme alimentaire des Lézards et de leurs prédateurs ; c'est encore la coexistence à tout moment, pour certaines espèces, de stades d'âge différents. Tout aussi variée est l'hétérogénéité : hétérogénéité spatiale d'abord, avec l'enchevêtrement des milieux herbacés et forestiers d'une part, avec la structure en mosaïque de la savane elle-même d'autre part ; hétérogénéité temporelle aussi, avec les variations importantes des précipitations annuelles, avec l'irrégularité de leur distribution saisonnière.

Diversité et hétérogénéité accroissent les chances de survie des espèces par l'étalement des risques (« spreading of risk », Den Boer, 1968) et contribuent ainsi à niveler les fluctuations de densité. C'est dans ce cadre que s'exercent certaines interactions régulatrices, et les prédateurs y jouent le premier rôle. La nourriture, toujours présente en quantité abondante, même après l'incendie (Gillon Y. et D., 1967 ; Léviéux, 1971 ; Josens, 1972), ne paraît jamais limitante pour le développement des populations de Lézards de savane brûlée.

La richesse spécifique qui caractérise les peuplements tropicaux a suscité nombre d'hypothèses (voir Pianka, 1966 pour une analyse exhaustive de la question). Parmi celles-ci, deux nous intéressent ici particulièrement : l'une, défendue par Dobzhansky (1950) met l'accent sur les phénomènes de *compétition*, tandis que l'autre, proposée par Paine (1966), insiste principalement sur le rôle de la *prédation*.

Pour Dobzhansky la compétition est un facteur essentiel de l'évolution des espèces en zone intertropicale. Elle relègue au

second plan l'action des facteurs climatiques, qui prédominent au contraire en zone tempérée. La sélection joue, en l'absence de « catastrophes naturelles », pour promouvoir une plus grande aptitude à la compétition — au lieu de favoriser comme en zone tempérée un accroissement de la fécondité. C'est la « sélection de type K » (Mac Arthur et Wilson, 1967) qui vise à une utilisation plus efficace des ressources.

Ce tableau correspond mal au cas des populations de Lézards de la savane de Lamto, tandis que l'hypothèse presque inverse de Paine s'en rapproche davantage. Pour cet auteur existe une inter-relation circulaire entre le nombre des espèces proies et le nombre des prédateurs : quand celui-ci s'élève, la compétition entre les espèces proies est diminuée et leur nombre peut donc augmenter, ce qui provoque en retour un accroissement du nombre des espèces de prédateurs — et ainsi de suite, les facteurs de productivité fixant finalement la limite supérieure à ce processus. La sélection est ici plutôt de « type r », favorisant les souches à taux de renouvellement rapide (fécondité élevée, maturité sexuelle précoce). C'est bien ce qui s'observe chez les Lézards de Lamto.

III-4. Production annuelle des populations naturelles de *Mabuya buettneri*, de *Mabuya maculilabris* et de *Panaspis nimbaensis*.

On entend par *production* la quantité de matière élaborée par un individu ou une population au long d'un intervalle de temps donné. Les tissus nouveaux synthétisés correspondent d'une part à la production de nouveaux individus, d'autre part à la croissance des organismes.

Dans le cas d'espèces ovipares, la production de reproduction est principalement représentée par la biomasse des œufs pondus. Elle est en moyenne, dans les savanes brûlées peu boisées, de 2 850 g/100 ha/an (poids vif pour *M. buettneri*, de 2 745 g pour *M. maculilabris* et de 143 g pour *P. nimbaensis* (Tableau XXIV).

La production annuelle de croissance des individus vivant sur 100 hectares de savane brûlée peu boisée est aisément calculée pour chaque espèce de Lézard à partir de la table de survie correspondante au moyen de la formule :

$$P = \Sigma m_{0-1} (n_0 - n_1) + m_{1-2} (n_1 - n_2) + \dots \quad (1)$$

où l'indice « 0 » correspond à l'âge 0 (éclosion), et les indices 1, 2, 3, ... aux âges suivants définis dans la table de survie de l'espèce ; n est l'effectif ayant atteint l'âge de rang spécifié en indice et m l'accroissement du poids individuel moyen depuis l'éclosion jusqu'à l'époque du décès délimité par les indices qui lui sont affectés. Entre les âges a et b cet accroissement est :

$$m_{a-b} = 1/2 (m_a + m_b) - m_0 \quad (2)$$

$m_{a \cdot b}$ est donc la biomasse moyenne des individus décédés, estimée par convention à la demi-somme des poids individuels moyens mesurés aux extrémités de l'intervalle considéré, m_a et m_b , diminuée de la biomasse initiale m_o , poids de l'individu à l'éclosion. En effet, cette fraction m_o de la production a déjà été mesurée. Dans le cas des femelles il y aura lieu pour la même raison de ne considérer que la biomasse des individus non gravides dans le calcul de m_i .

TABLEAU XXIV

La production de « reproduction » par 100 hectares et par an des populations naturelles de Mabuya buettneri, de Mabuya maculilabris et de Panaspis nimbaensis en savane brûlée peu boisée (moyenne des années 1964-1968).

	Nombre d'œufs pondus par 100 ha/an	Poids moyen de l'œuf à la ponte	Production totale en g/100 ha/an
<i>Mabuya buettneri</i>	7 308	0,39	2 850
<i>Mabuya maculilabris</i>	7 223	0,38	2 745
<i>Panaspis nimbaensis</i>	796	0,18	143

Les effectifs n_o , n_1 ... proviennent des Tableaux XIX et XX pour *M. maculilabris* et *P. nimbaensis* et de la figure 18 pour *M. buettneri*. Pour accroître la précision du calcul dans le cas de cette espèce, il a fallu estimer les effectifs présents aux âges 0,5 et 1 mois, qui n'ont pas été donnés. De fait, la formule (1) ne conserve une précision suffisante qu'à la condition que le taux de mortalité reste sensiblement constant dans les intervalles d'âge utilisés. Or ce n'est pas le cas ici entre l'éclosion et l'âge de 1,5 mois : en savane brûlée, les jeunes *M. buettneri* meurent nombreux en effet dans leur première semaine de vie postembryonnaire, ce qui représente une production de croissance quasi nulle, tandis que le taux de mortalité diminue ensuite puis tend à conserver une valeur sensiblement constante dans les laps de temps mensuels considérés. L'allure du phénomène est traduite graphiquement dans la figure 22 où l'on voit que les effectifs atteignant les âges de 0,5 et de 1 mois sont respectivement de l'ordre de 3 650 et de 3 300 par 100 hectares et par an.

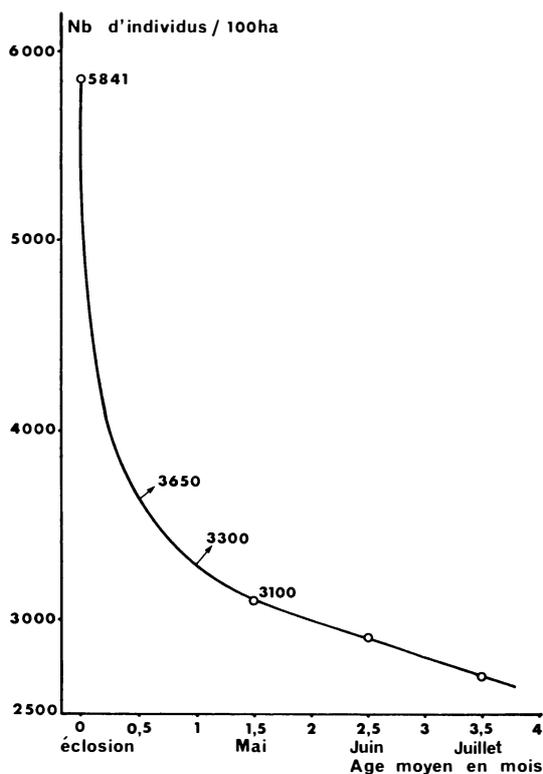


Figure 22. — Estimation graphique du nombre moyen des *Mabuya buettneri* survivants aux âges de 0,5 mois et de 1 mois.

Les poids vifs $m_1, m_2 \dots$ qui se rapportent aux âges de rang 1, 2 ... ont été calculés à partir de tables d'équivalence longueur-poids, la correspondance de la longueur avec l'âge étant elle-même connue avec une bonne précision jusqu'au stade adulte chez *M. maculilabris* et *P. nimbaensis*, et pour toute la vie chez *M. buettneri*. La difficulté est donc de définir, pour les deux premières espèces, la biomasse moyenne des adultes et celle des individus très âgés (par convention : ceux qui dépassent l'espérance moyenne de vie des adultes de l'espèce). C'est, dans le premier cas, le poids moyen de l'ensemble des adultes récoltés et, dans le second, le poids moyen des très grands spécimens (ceux qui mesurent plus de 65 mm pour *M. maculilabris*, plus de 44 mm pour *P. nimbaensis*).

Effectifs et poids moyens sont donnés dans les tableaux XXV, XXVI et XXVII. La production de croissance, dont ils permettent le calcul, est ainsi, en poids vif, dans le cas des populations moyennes de savane brûlée peu boisée, de 15 758 g pour *M. buett-*

TABLEAU XXV

Production annuelle de croissance d'une population moyenne de Mabuya buettneri (poids vif).

Intervalle d'âge considéré (en mois)	MALES				FEMELLES			
	Nombre d'individus disparus	Poids moyen de l'individu	Production individuelle depuis l'éclosion	Production totale en g	Nombre d'individus disparus	Poids moyen de l'individu	Production individuelle depuis l'éclosion	Production totale en g
0 à 0,5	1 095	0,36	0,11	120,5	1 095	0,36	0,11	120,5
0,5 à 1	175	0,65	0,40	70,0	175	0,65	0,40	70,0
1 à 1,5	100	1,22	0,97	97,0	100	1,22	0,97	97,0
1,5 à 2,5	97	2,13	1,88	182,4	97	2,20	1,95	189,2
2,5 à 3,5	99	3,03	2,78	275,2	99	2,13	2,88	285,1
3,5 à 4,5	246	3,88	3,62	890,5	246	4,14	3,89	956,9
4,5 à 5,5	326	4,74	4,49	1 463,7	326	5,34	5,09	1 659,3
5,5 à 6,5	111	5,33	5,08	563,9	111	6,15	5,90	649,0
6,5 à 7,5	306	5,69	5,44	1 664,6	49	6,58	6,33	310,2
7,5 à 8,5	209	5,78	5,53	1 155,8	153	6,80	6,55	1 002,2
8,5 à 9,5	144	5,78	5,53	796,3	432	6,80	6,55	2 829,6
Au-delà	12	5,78	5,53	66,4	37	6,80	6,55	242,4
	Production totale de croissance des mâles (g/100 ha/an) → 7 346,3				Production totale de croissance des femelles (g/100 ha/an) → 8 411,4			
PRODUCTION TOTALE DE CROISSANCE par 100 ha et par an, en g : 15 758								

TABLEAU XXVI

Production annuelle de croissance d'une population moyenne de Mabuya maculilabris en savane brûlée peu boisée (poids vif).

Intervalle d'âge considéré (en mois)		Nombre d'individus disparus	Poids moyen de l'individu (en g)	Production individuelle depuis l'éclosion	Production totale (en g)	
0 à 0,5 ..	}	2 610	0,39	0,16	417,60	
0,5 à 1,5 ..		♂	710	0,88	0,65	461,50
1,5 à 2,5 ..		+	170	1,85	1,62	275,40
2,5 à 4,25 ..		♀	246	2,91	2,68	659,28
4,25 à 5,5 ..			132	3,84	3,61	476,52
5,5 à 11,7 ..	♂	153	5,87	5,64	862,92	
5,5 à 14,7 ..	♀	155	4,92	4,69	726,95	
Au-delà	♂	156	6,91	6,68	1 042,08	
Au-delà	♀	154	5,84	5,61	863,94	
Nombre total/100 ha/an		4 486	Production totale de croissance par 100 ha/an en g		5 786	

TABLEAU XXVII

Production annuelle de croissance d'une population moyenne de Panaspis nimbaensis en savane brûlée peu boisée (poids vif).

Intervalle d'âge considéré (en mois)	Nombre d'individus disparus	Poids individuel moyen (en g)	Production individuelle depuis l'éclosion	Production des individus disparus (en g)	
0 à 0,5	194	0,20	0,05	9,70	
0,5 à 2,5	158	0,47	0,32	50,56	
2,5 à 4,5	77	1,08	0,93	71,61	
4,5 à 6,0	65	1,63	1,48	96,20	
6,0 à 7,5	28	1,83	1,68	47,04	
7,5 à 9,5	37	1,96	1,81	66,97	
9,5 à 11,5	21	2,05	1,90	39,90	
Au-delà	114	2,21	2,06	234,84	
Nombre total 100 ha/an		694	Production totale de croissance par 100 ha et par an, en g ..		617

neri, de 5 786 g pour *M. maculilabris* et de 617 g pour *P. nimbaensis*, par 100 hectares et par an.

Une légère correction doit cependant être apportée à ces résultats : nombre d'individus pesés pour cette analyse portaient en effet une queue régénérée ; aussi convient-il d'ajouter la biomasse que représentent les fractions de queue perdues par autotomie. La fréquence du phénomène est connue (fig. 21) ; il suffisait donc de calculer pour chaque groupe d'âge le poids moyen des portions de queue sacrifiées. La production de croissance corrigée est alors de 16 806 g par 100 hectares et par an pour *M. buettneri* (1 048 g de queues perdues), de 5 978 g pour *M. maculilabris* (dont 192 g de queues amputées) et de 640 g pour *P. nimbaensis* (23 g de portions de queues autotomisées).

Dans les savanes brûlées peu boisées, la production totale de matières (œufs + croissance) est ainsi, en moyenne, par 100 hectares et par an, de $2\ 850 + 16\ 806 = 19\ 656$ g pour *M. buettneri*, de $2\ 745 + 5\ 978 = 8\ 723$ g pour *M. maculilabris* et de $143 + 640 = 783$ g pour *P. nimbaensis*.

Ces valeurs se rapportent à des cycles saisonniers moyens que l'on peut caractériser simplement par leur densité mensuelle maximale : 3 100 individus/100 ha pour *M. buettneri*, 880/100 ha pour *M. maculilabris*, 381 pour *P. nimbaensis*. On peut donc calculer à partir des densités maximales et avec une approximation suffisante la production des Lézards pour des années et des savanes déterminées. Divers auteurs ont souligné l'intérêt comparatif du rapport de la production à la biomasse moyenne — ou taux de production de l'espèce (1) (Bourlière et Lamotte, 1967). Dans le cas d'un cycle saisonnier moyen en savane brûlée peu boisée, la biomasse moyenne est de 5 906 g/100 ha pour *M. buettneri*, de 3 203 g pour *M. maculilabris* et de 345 g pour *P. nimbaensis* (Tableau XXVIII). Le rapport production/biomasse égale 3,3 pour la première espèce, 2,7 pour la seconde et 2,3 pour la troisième (Tableau XXIX).

Le taux de production plus élevé de *M. buettneri* est en relation avec la longévité brève de ses adultes. A l'inverse, *P. nimbaensis* doit d'avoir le plus faible taux de production des trois espèces à la longévité plus grande et à la croissance pondérale quasi nulle de ses adultes. Chez *M. maculilabris* les adultes ont une espérance de vie supérieure encore, avec 6,2 mois pour les mâles et 9,2 mois pour les femelles. L'espèce a néanmoins le second rang en ce qui concerne le taux de production par suite de la croissance pondérale encore forte de ses adultes jointe à une production d'œufs importante puisqu'elle représente 31 % de la production totale (en poids vif, donc davantage encore en

(1) « Production turnover » de Petruszewicz et Macfadyen, 1970.

TABLEAU XXVIII

*Cycle saisonnier moyen de la biomasse en g par 100 hectares
de Mabuya buettneri (1), Mabuya maculilabris (2)
et Panaspis nimbaensis (3) en savane brûlée peu boisée.*

		Fév.	Mars	Avril	Mai	Juin	Juil.	Août	Sept.	Oct.	Nov.	Déc.	Janv.	Moyen- ne
1	FEU	0	236	1 948	4 945	7 948	9 275	10 160	8 594	8 985	7 630	4 905	334	5 906
2		4 349	1 575	2 653	3 667	2 790	3 225	3 257	2 866	3 443	3 882	3 658	3 070	3 203
3		333	311	296	244	308	385	338	378	363	491	360	336	345

équivalent calorique) au lieu de 14 % chez *M. buettneri* et 18 % chez *P. nimbaensis*.

TABLEAU XXIX

Production totale, biomasse moyenne et taux de production des Lézards en savane brûlée peu boisée.

	Production totale g/100 ha/an	Biomasse moyenne	P/Bm	$\frac{P \text{ reproduct.}}{P \text{ totale}}$
<i>Mabuya buettneri</i>	19 656	5 906	3,3	0,14
<i>Mabuya maculilabris</i> . . .	8 723	3 203	2,7	0,31
<i>Panaspis nimbaensis</i> . . .	783	325	2,3	0,18

III-5. *Consommation annuelle et rendement écologique des populations de Lézards.*

La production des populations de Lézards représente leur apport à la biocénose, leur consommation alimentaire correspond au contraire à ce qu'elles lui coûtent.

La base de tout essai de quantification de la consommation annuelle d'une population naturelle est l'évaluation de la ration alimentaire journalière des individus qui la composent. Cette opération, généralement poursuivie en élevage, est loin d'être simple si l'on entend fournir des données qui soient applicables aux populations naturelles dans lesquelles interviennent des facteurs souvent difficiles à reconstituer.

On peut concevoir un élevage où sont simulées les conditions que connaît l'animal en liberté, au moins en ce qui concerne les facteurs physiques ; mais il est évidemment impossible de rétablir intégralement l'environnement biotique naturel. Aussi conviendra-t-il de contrôler la valeur des résultats ainsi obtenus sur des individus isolés (1). Il existe pour cela deux principaux moyens :

- 1) un moyen direct d'abord, qui est de calculer la ration alimentaire réelle de Lézards en liberté d'après la biomasse des contenus stomacaux. L'estimation qu'il donne, quoique approximative, est très précieuse car elle se rapporte à la situation naturelle ;

(1) L'isolement est souvent par lui-même une importante source d'altération ou de modification du comportement alimentaire (Golley, 1966) ; cela est cependant bien moins à craindre dans notre cas où il ne s'agit pas d'espèces sociales ou grégaires.

TABLEAU XXX

*Distribution journalière des prises de nourriture de Mabuya buettneri (1)
et de Mabuya maculilabris (2) au mois de juillet, en % du total.*

Heures	7-8	8-9	9-10	10-11	11-12	12-13	13-14	14-15	15-16	16-17	17-18	18-19	Nombre total de repas
1	1,3	16,2	12,1	6,7	10,8	2,7	4,0	9,4	10,8	17,5	5,4	2,7	74
2	0	13,2	7,9	15,8	10,5	10,5	15,8	5,3	2,6	13,2	5,3	0	38

TABLEAU XXXI

Variations de la ration alimentaire journalière moyenne au cours de la vie chez Mabuya buettneri.

	Avril	Mai	Juin	Juil.	Août	Sept.	Oct.		Nov.		Déc.-Janv.	
Age en mois	0,5	1,5	2,5	3,5	4,5	5,5	♂	♀	♂	♀ **	♂	♀
Ration alimentaire en % du poids des Lézards	13,0 (3) *	12,4 (6)	10,6 (6)	9,5 (3)	9,8 (3)	10,8 (3)	8,1 (3)	8,5 (3)	7,4 (3)	10,4 (3)	6,6 (2)	8,3 (6)

* Le chiffre donné entre parenthèses indique le nombre de sujets étudiés, chacun pendant 10 jours.

** En novembre les femelles étudiées étaient tous « gravides ».

- 2) un moyen indirect ensuite, qui consiste à comparer la croissance des sujets captifs à celle des individus libres. Constaté des taux de croissance identiques dans les deux cas n'implique pas nécessairement, il est vrai, des rations alimentaires égales en élevage et dans la nature : encore faut-il que les dépenses d'activité et le taux d'assimilation soient les mêmes dans les deux cas (voir Bourlière et Lamotte, 1967). Cependant, dans le cas d'animaux solitaires, peu actifs, élevés dans une enceinte où ils trouvent des conditions proches de la nature, on peut admettre la relation « croissance égale, consommation égale ».

III-5 a. *La ration alimentaire journalière des Lézards.*

En élevage, la quantification précise de ce que mange un animal nécessite de travailler dans une enceinte fermée où sont introduites des proies de biomasse connue. Pour ne pas modifier artificiellement le comportement des sujets en expérience on utilise des cages finement grillagées ($60 \times 30 \times 40$ cm) dont le fond, tapissé de terre, est planté de touffes d'herbes : les proies, Blattes, Grillons et Criquets, aussi bien que les Lézards, peuvent donc s'y déplacer dans les trois dimensions, comme dans la nature. Ces cages sont placées dans des bacs à ciel ouvert, sous un toit de chaume ajouré. L'approvisionnement en Insectes (pesés au préalable) est réalisé chaque matin entre 7 et 8 h ; les proies proposées la veille qui n'ont pas été mangées sont retirées et pesées, ce qui permet d'établir par simple différence la ration alimentaire de la journée. L'expérience est poursuivie pendant dix jours avec un animal en cage depuis deux jours. Elle est renouvelée chaque mois, avec les mêmes individus dont la croissance est soigneusement suivie.

L'estimation de la ration alimentaire dans la nature est plus délicate. Les estomacs des Lézards récoltés en fin d'après-midi ne renferment qu'une collection hétéroclite de proies et débris de proies diversement digérés et sont donc inutilisables pour déterminer la quantité de nourriture réellement ingérée dans la journée.

Les estomacs des animaux capturés au cours de la matinée renferment au contraire des proies presque intactes que l'on distingue immédiatement des reliefs du dernier repas de la veille, mais leur contenu ne représente alors qu'une partie de la ration quotidienne globale.

Il est cependant possible de calculer celle-ci, car l'étude du cycle journalier d'alimentation de *M. buettneri* et de *M. maculilabris* a permis d'établir une relation précise entre le contenu stomacal moyen observé au temps t et la ration alimentaire totale.

L'activité alimentaire de ces deux espèces a fait l'objet d'observations continues en juillet 1967 : par la surveillance constante d'individus captifs (en bacs à l'air libre) on a pu déterminer la distribution journalière moyenne des repas (Tableaux XXX et fig. 23).

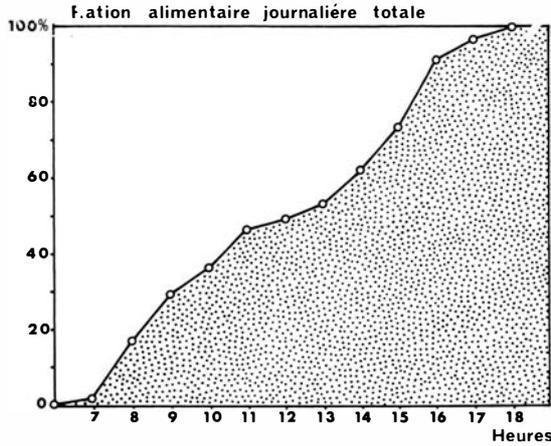


Figure 23. — Répartition dans la journée de la consommation alimentaire moyenne de *Mabuya buettneri* en % de la ration globale (juin-juillet).

Ainsi, on voit que la nourriture ingérée correspond en moyenne, à midi, à 47 % de la ration journalière complète chez les deux espèces.

En élevage la ration quotidienne de *M. buettneri* représente en moyenne de 6 à 13 % du poids de l'animal. Les jeunes individus ont une consommation relativement plus importante que les adultes (Tableau XXXI). On trouve en effet que les nouveau-nés mangent en moyenne 12 à 13 % de leur poids par jour. Les rations diminuent légèrement avec l'âge : la ration quotidienne est, en octobre, à la maturité sexuelle, de 8 à 8,5 % du poids vif. Les mâles adultes se nourrissent moins que les femelles : en décembre et janvier, à la fin de leur vie, la consommation journalière est de 6,6 % contre 8,3 % pour les secondes. Les femelles gravides mangent davantage : tel fut le cas, du moins, des trois individus observés en novembre, avec une ration moyenne équivalant à 10,4 % de leur poids.

Dans les populations naturelles, la consommation individuelle journalière moyenne a été calculée à partir des contenus stomacaux de juillet. A cette époque ont été réalisés cinq relevés par jour, qui s'achevaient en moyenne, successivement à 8 h 30, 9 h 15, 10 h, 11 h et 12 h. Le contenu stomacal correspond alors respectivement à 10, 20, 29 et 47 % de la ration journalière totale de

M. buettneri (fig. 23). Comprise entre 9,7 et 13,7 % du poids des Lézards, la ration journalière ainsi calculée s'accorde bien avec les résultats obtenus en élevage (Tableau XXXII).

La ration alimentaire de *M. maculilabris* n'a pas fait l'objet d'une investigation approfondie. En élevage l'expérience a seulement porté sur des jeunes de 1 mois et sur des adultes en équilibre de poids. Dans ces conditions la ration quotidienne moyenne était égale à 9,6 % du poids des jeunes et à 7,8 et 8,6 % respectivement du poids moyen des mâles et des femelles adultes (non gravides).

Dans les populations naturelles elle est en moyenne, pour les adultes et pendant la saison sèche où ceux-ci sont abondants,

TABLEAU XXXII

Calcul de la ration alimentaire journalière moyenne (R.A.) de juillet dans les populations naturelles de Mabuya buettneri.

Rang des relevés (juillet)	Heure de la fin des relevés	Nombre de Lézards examinés	Nombre d'estomacs vides	Biomasse moyenne (g) des proies par estomac	Poids moyen des Lézards examinés en g	Fraction consommée de la R.A. (%)	R.A. en % du poids des Lézards
1°	8 h 30	21	15	0,037	3,13	10	11,6
2°	9 h 15	20	9	0,061	3,12	20	9,7
3°	10 h	18	8	0,115	3,07	29	12,9
4°	11 h	17	5	0,168	3,39	36	13,7
5°	12 h	18	4	0,171	3,05	47	11,9

de 8,8 %. A midi le contenu stomacal moyen de 34 individus récoltés était en effet de 0,238 g ; il correspondait à 47 % de la ration quotidienne totale, qui devait donc être égale à 0,51 g pour ces animaux pesant en moyenne 5,84 g.

III-5 b. Consommation annuelle des populations de Lézards.

La consommation annuelle de chaque population moyenne s'obtient en additionnant les produits de la biomasse moyenne de chaque mois par la ration alimentaire mensuelle correspondante exprimée en g par g de poids (Tableau XXXIII). L'estimation

TABLEAU XXXIII

*Cycle saisonnier de la consommation des populations de Lézards
en savane brûlée peu boisée (en g de poids vif par 100 hectares).*

	Janv.	Fév.	Mars	Avril	Mai	Juin	Juil.	Août	Sept.	Oct.	Nov.	Déc.	Total annuel
M. b. . .	834	0	944	7 792	18 791	25 434	26 897	30 480	27 501	22 985	21 734	14 742	198 134
M. m. . .	8 596	11 742	4 410	7 163	10 268	7 533	9 030	9 064	7 738	9 640	10 481	10 242	105 907
P. n. . . .	941	832	871	799	683	832	1 078	946	1 021	1 016	1 326	1 008	11 353
Total . .	10 371	12 574	6 225	15 754	29 742	33 799	37 005	40 490	36 260	33 641	33 541	25 992	315 394

sera moins précise pour *M. maculilabris* et *P. nimbaensis* pour lesquels on a adopté dans le calcul une valeur moyenne de 0,09 g/g.

En savane brûlée peu boisée, la consommation annuelle des populations naturelles de *M. buettneri*, de *M. maculilabris* et de *P. nimbaensis* est au total de l'ordre de 315 kilos de proies par 100 hectares (en poids vif).

Cette consommation ne se répartit pas également dans l'année : faible pendant la saison sèche, elle croît en avril avec le début des pluies et conserve des valeurs élevées — de l'ordre de 30 à 40 kilos par mois par 100 hectares — durant toute la saison humide (fig. 24). Il était intéressant de comparer ce cycle saisonnier de la consommation avec le cycle de la biomasse des Arthropodes qui vivent dans la strate herbacée (d'après Y. et D. Gillon, 1967). On voit que la biomasse des proies est toute l'année au moins vingt fois supérieure aux « besoins » alimentaires des Lézards.

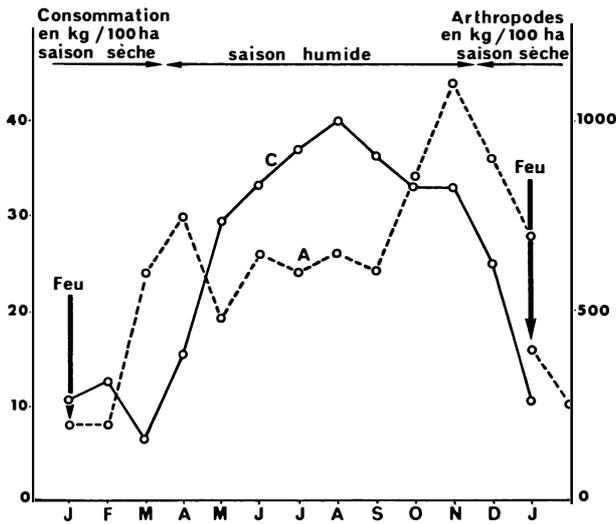


Figure 24. — Cycle saisonnier de la consommation « C » des Scincidés (moyenne de 1964 à 1968) et de la biomasse des Arthropodes « A », Fourmis et Termites exclus (d'après Gillon Y. et D., 1967) en savane brûlée peu boisée.

III-5 c. Rendement écologique des populations de Lézards.

Le rendement écologique de croissance (Bourlière et Lamotte, 1967), ou « ecological efficiency » (Slobodkin, 1960 et 1962), est le rapport de la production P à la quantité de nourriture ingérée I.

Pour être rigoureuse l'étude de ce rapport requiert la trans-

formation des poids vifs en poids secs, puis en équivalents caloriques.

La quantité d'eau corporelle des Lézards déterminée après séchage 24 h à 70°C correspond en moyenne à 69,2 % du poids vif pour *M. buettneri* et à 70,9 % pour *M. maculilabris*. Ces résultats s'accordent bien avec ce qu'observe Thorson (1968) pour un grand nombre de Reptiles terrestres, le contenu en eau étant compris selon les espèces entre 69 et 71 % du poids vif. Pour *P. nimbaensis* dont l'eau corporelle n'a pas été mesurée, on adoptera la valeur moyenne de 70 %.

A la ponte, les œufs renferment sensiblement la même proportion d'eau que le corps des Lézards, soit en moyenne 71 %.

L'équivalent énergétique de la biomasse des Lézards *M. buettneri* et *M. maculilabris* a été déterminé par brûlage en bombe calorimétrique Gallenkamp de 12 spécimens dans le premier cas, 10 dans le second. Il est égal en moyenne, respectivement, à 4 810 et 4 734 calories par gramme de poids sec et varie peu d'un individu à l'autre, les femelles gravides étant évidemment exclues des échantillons considérés puisque les œufs font l'objet d'une analyse séparée. Ceux-ci possèdent une valeur énergétique moyenne nettement supérieure à celle des Lézards eux-mêmes : 6 380 cal/g de poids sec dans le cas de *M. buettneri* et 6 520 dans le cas de *M. maculilabris* — les échantillons brûlés ayant été de 12 œufs chaque fois.

En ce qui concerne les équivalents énergétiques des divers Arthropodes — Araignées, Blattes, Orthoptères — qui constituent la nourriture des Lézards, il existe une abondante information. On a retenu de préférence les données de Gillon (1973), qui s'accordent d'ailleurs bien avec la plupart des résultats d'autres sources, et qui se rapportent précisément aux Acridiens de la savane de Lamto qui représentent une grosse part de la nourriture des Lézards étudiés. Selon cet auteur, le contenu en eau des Acridiens est en moyenne de 72,5 % et leur équivalent énergétique moyen est égal à 5 054 calories par gramme de poids sec.

La consommation annuelle des populations de Lézards, calculée sur la base de cet équivalent calorique moyen, est donnée dans le Tableau XXXIV ainsi que le rendement écologique de croissance des trois espèces, qui apparaît égal à 10,9 % pour *M. buettneri*, à 9,1 % pour *M. maculilabris* et à 7,5 % pour *P. nimbaensis* (si l'on prend pour équivalent calorique de cette espèce la moyenne des valeurs observées chez *M. buettneri* et *M. maculilabris*).

La performance plus faible attribuée à cette dernière espèce pourrait être, au moins en partie, la conséquence d'une surestimation de ses dépenses trophiques. Il s'agit en effet d'un Lézard peu actif et dont la croissance pondérale au cours de la vie adulte est très ralentie ; la ration journalière moyenne de 0,09 g/g,

TABLEAU XXXIV

*Production et consommation annuelles par 100 hectares
et rendement écologique des populations de Lézards.*

		PRODUCTION				Consom- mation en milliers de cal	Rendement $\frac{P}{I}$ en %
		Poids vif en g	Poids sec en g	Equivalent énergétique en milliers de calories			
<i>M. buettneri</i>	croissance	16 806	5 176	24 897	30 167	275 377	10,9
	reproduction	2 850	826	5 270			
<i>M. maculilabris</i>	croissance	5 978	1 740	8 237	13 427	147 193	9,1
	reproduction	2 745	796	5 190			
<i>P. nimbaensis</i>	croissance	640	192	916	1 180	15 778	7,5
	reproduction	143	41	264			

correcte dans le cas de *M. maculilabris*, est vraisemblablement exagérée pour *P. nimbaensis*.

Quoi qu'il en soit, ces résultats, qui s'écartent franchement des taux de 1 et 2 % observés chez les Vertébrés homéothermes (Wiegert et Evans, 1967 ; Petruszewicz et Macfadyen, 1970) sont en revanche très comparables aux valeurs trouvées pour des populations d'Invertébrés, valeurs généralement comprises entre 7 et 16 %.

RESUME ET CONCLUSIONS

Trois espèces de Scincidés, *Mabuya buettneri*, *Mabuya maculilabris* et *Panaspis nimbaensis*, représentent ensemble près de 98 % des effectifs de Lézards vivant dans les savanes de Lamto, non compris les Geckos strictement arboricoles.

L'étude quantitative de ces populations a été effectuée de 1964 à 1968 à l'aide de défrichements de 900 m² qui permirent le ramassage exhaustif des Lézards.

Les densités ne sont jamais très élevées puisque, dans les meilleures conditions, celles de *M. buettneri* ne dépassent guère 60 individus par ha et celles de *M. maculilabris* 70 — y compris les individus cantonnés sur les arbustes et dans les Rôniers. Encore faut-il préciser qu'il s'agit là des populations totales, jeunes inclus ; les nombres d'adultes sont évidemment plus faibles.

Les populations sont d'une manière générale plus nombreuses pendant la saison humide (avril-novembre), mais il existe d'importantes différences dans le cycle saisonnier des espèces étudiées.

Les effectifs augmentent dès le mois de février chez *Mabuya maculilabris* dont les jeunes éclosent toute l'année, pendant les mois de mars, avril et mai chez *Mabuya buettneri*, et entre juin et octobre chez *Panaspis nimbaensis*. Une telle chronologie des époques d'éclosion contribue évidemment à accroître la séparation écologique des espèces déjà largement assurée par le décalage de leurs rythmes nycthémeraux d'activité et la spécialisation de leurs domaines d'activité.

Les trois espèces atteignent leur taille adulte vers l'âge de 6 mois. L'importance moyenne des pontes est de 8,4 œufs, 5,5 œufs et 2,5 œufs respectivement chez *M. buettneri*, *M. maculilabris* et *P. nimbaensis* ; les femelles peuvent produire plusieurs pontes successives, la fécondité annuelle moyenne par femelle étant égale, les espèces étant prises dans le même ordre, à 13,4, 30,4 et 12,8 œufs — soit, en moyenne, 1,5, 5,5 et 5 pontes. Ainsi, malgré une fécondité presque triple, *M. maculilabris* ne supplante pas dans la savane les deux autres espèces qui ont des taux de mortalité prénatale et juvénile nettement inférieurs aux siens. La mortalité précoce, mesurée entre le stade œuf et l'âge moyen de 0,5 mois

après l'éclosion, est en effet de 74 % chez *M. maculilabris* contre 42 % chez *M. buettneri* et 37 % chez *P. nimbaensis* ; à l'âge adulte, le nombre des survivants exprimé en % du nombre d'œufs pondus est égal respectivement à 8,5 %, 18,2 % et 25,1 %. A partir de la maturité sexuelle les individus de chaque sexe n'ont plus la même mortalité — et celle-ci varie toujours d'une espèce à l'autre. Dans le cas des femelles parvenues au stade adulte, l'espérance moyenne de vie est égale à 9,2 mois, 7,1 mois, et 2,2 mois, chez *M. maculilabris*, *P. nimbaensis* et *M. buettneri* respectivement ; elle est toujours plus faible chez les mâles, pour lesquels on trouve, les espèces étant prises dans le même ordre : 6,2, 3,8 et 1,3 mois.

En dépit d'un large éclectisme alimentaire, les divers Scincidés de la savane ne mangent pas tout à fait les mêmes proies, par suite de différences dans leur habitus, leur comportement, leurs domaines et rythme d'activité.

La stabilité relative des peuplements de Lézards résulte en grande partie de la diversité de l'écosystème. Diversité et hétérogénéité accroissent les chances de survie des individus, des populations et même des espèces, par l'étalement des risques (Den Boer, 1968) et contribuent ainsi à niveler les fluctuations de densité de beaucoup d'espèces. C'est dans ce cadre que s'exercent certaines interactions régulatrices plus précises et les prédateurs, dans le cas des Lézards, y jouent le premier rôle, la nourriture paraissant toujours surabondante.

Avec la trame que constitue l'analyse démographique des populations, le calcul de la production et de la consommation du peuplement de Lézards est une opération assez simple.

Dans la savane brûlée peu boisée la production annuelle moyenne par ha est, en poids vif, égale à environ 200 g pour *M. buettneri*, 90 g pour *M. maculilabris* et 8 g pour *P. nimbaensis*. Ces trois espèces représentent près de 98 % des effectifs et de la biomasse des Lézards qui vivent dans la savane (Geckos exceptés, qui sont strictement inféodés à la strate ligneuse) et l'on peut considérer que la production annuelle du peuplement de Lézards terricoles est de l'ordre de 300 g par ha (en poids vif).

La consommation moyenne totale des populations de Lézards de savane brûlée peu boisée est égale, en poids vif, à 3 150 g par ha et par an, à raison d'une ration quotidienne par Lézard de 0,06 g/g à 0,13 g/g d'Araignées, Blattes ou Orthoptères — selon l'âge et l'état sexuel des individus. Inégalement répartie dans l'année, cette consommation est plus élevée pendant la saison humide.

Pour calculer le rendement écologique de croissance des espèces, rapport de leur production à leur consommation, les poids vifs ont été transformés en poids secs puis en calories sur la base d'un équivalent moyen de 5 054 cal/g pour les proies

(d'après Gillon, 1973), de 4 810 et 4 734 cal/g pour les Lézards *M. buettneri* et *M. maculilabris*, et de 6 400 et 6 500 cal/g pour leurs œufs. Le rendement écologique des populations naturelles de Lézards est, dans le cas des deux *Mabuya* de l'ordre de 0,10.

SUMMARY

Population densities of terrestrial lizards were estimated monthly, for five consecutive years, in the Lamto savanna (Ivory Coast), by collecting all individuals within 900 m² quadrats.

Although their breeding cycles were different, the three most numerous species *Mabuya buettneri*, *M. maculilabris* and *Panaspis nimbaensis* were more abundant during the wet season.

These skinks require six months to reach a mature size ; their daily rate of growth is about 0.2 to 0.3 mm. The average reproductive potential of females of *Mabuya buettneri*, *M. maculilabris* and *Panaspis nimbaensis* were determined by counting yolked ovarian follicles and eggs in oviducts, and by estimating clutch size. The average annual egg production was 13.4, 30.4 and 12.8 eggs in the above three species, and the number of clutches 1.5, 5.5 and 5.0 per female per year.

Mortality of eggs and hatchings is high and survivorship to maturity is low : 18.2 %, 8,5 % and 25.1 % of eggs laid respectively by *Mabuya buettneri*, *M. maculilabris* and *Panaspis nimbaensis*. From sexual maturity onwards, the death rate for females is lower than that of males in all species, but is fairly high for both sexes. The longest average life expectancy is about 9.0 months for females of *Mabuya maculilabris*, and the shortest 1.3 months for males of *M. buettneri*.

Although they are opportunistic feeders, these sympatric lizards do not compete for the same preys because their activity patterns, their behaviours and their sizes are fairly different. The annual food consumption of the ground lizard community in Lamto savanna is about 3 kg/ha (live weight) and its average net production, calculated from life tables, is about 300 g/ha/year. Ecological efficiency of the *Mabuya* species is 10 %.

BIBLIOGRAPHIE

- ALCALA, A.C. et BROWN, W.C. (1967). — Population ecology of the tropical Scincoid Lizard *Emoia atrocostata* in the Philippines. *Copeia* : 596-604.
ASANA, J.J. (1931). — The natural life history of *Calotes versicolor* (Boulenger). *J. Bombay Nat. Hist. Soc.*, 34 : 1041-1047.

- BAKER, J.R. (1947). — The seasons in a tropical rain forest. Part 6 : Lizards. *J. Linn. Soc. (Zool.)*, 41 : 243-258.
- BARBAULT, R. (1971 a). — Recherches écologiques dans la savane de Lamto (Côte-d'Ivoire) : production annuelle des populations naturelles de *Mabuya buettneri*. *La Terre et la Vie*, 2 : 203-217.
- BARBAULT, R. (1971 b). — Les peuplements d'Ophidiens des savanes de Lamto (Côte-d'Ivoire). *Ann. Univ. Abidjan, Sér. E*, 4 : 133-194.
- BARBAULT, R. (1972). — Les peuplements d'Amphibiens des savanes de Lamto (Côte-d'Ivoire). *Ann. Univ. Abidjan, Sér. E*, 5 : 61-142.
- BARBAULT, R. (1973). — *Structure et dynamique d'un peuplement de Lézards : les Scincidés de la savane de Lamto (Côte-d'Ivoire)*. Thèse Faculté des Sciences, Paris, 330 p.
- BARBAULT, R. (1974). — Ecologie comparée des Lézards *Mabuya blandingi* (Hallowell) et *Panaspis kitsoni* (Boulenger) dans les forêts de Lamto (Côte-d'Ivoire). *La Terre et la Vie*, 28 : 272-295.
- BIRCH, L.C. (1970). — The role of environmental heterogeneity and genetical heterogeneity in determining distribution and abundance. *Proc. Adv. Study Inst. Dynamics Numbers Popul., Oosterbeek* : 109-128.
- BLAIR, W.F. (1960). — *The Rusty Lizard. A Population Study*. Univ. of Texas Press, Austin, 185 p.
- BOURLIÈRE, F. et HADLEY, M. (1970). — The ecology of tropical savannas. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 1 : 125-152.
- BOURLIÈRE, F. et LAMOTTE, M. (1967). — Les fondements physiologiques et démographiques des notions de productivité et de rendement bioénergétique. In : *Problèmes de Productivité Biologique*, Masson, Paris : 1-35.
- BROOKS, G.R. Jr. (1967). — Population ecology of the ground skink *Lygosoma laterale*. *Ecol. Monogr.*, 37 : 71-87.
- CESAR, J. (1971). — *Etude quantitative de la strate herbacée de la savane de Lamto (Moyenne Côte-d'Ivoire)*. Thèse 3^e Cycle, Faculté des Sciences, Paris, 111 p.
- CHAPMAN, B.M. et CHAPMAN, R.F. (1964). — Observations on the Biology of the Lizard *Agama agama* in Ghana. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, 143 : 121-132.
- CHURCH, G. (1962). — The reproductive cycle of the javanese house Gekkos. *Copeia* : 262-269.
- DEN BOER, P.J. (1968). — Spreading of risk and stabilization of animal numbers. *Acta Biotheor.*, 18 : 165-194.
- DOBZHANSKY, T. (1950). — Evolution in the tropics. *Amer. Sci.*, 38 : 209-221.
- ECHTERNACHT, A.C. (1967). — Ecological relationships of two species of the Lizard genus *Cnemidophorus* in the Santa Rita Mountains of Arizona. *Amer. Midl. Natur.*, 78 : 448-459.
- ELDIN, M. et DAUDET, A. (1967). — *Carte climatique de la Côte-d'Ivoire. Déficits hydriques cumulés et durée de la saison sèche*. Rapport O.R.S.T.O.M., Abidjan ; ronéotypé.
- FITCH, H.S. (1970). — Reproductive Cycles of Lizards and Snakes. *Univ. Kansas Mus. Natur. Hist., Misc. Publ.*, n° 52, 247 p.
- GILLON, Y. (1973). — *Etude écologique quantitative d'un peuplement d'Acridiens en milieu herbacé tropical*. Thèse, Faculté des Sciences, Paris, 323 p.
- GILLON, Y. et GILLON, D. (1967). — Recherches écologiques dans la savane de Lamto (Côte-d'Ivoire) : cycle annuel des effectifs et des biomasses d'Arthropodes de la strate herbacée. *La Terre et la Vie*, 21 : 262-277.
- GOLLEY, F.B. (1966). — Les méthodes de mesure de la productivité secondaire dans les populations de Vertébrés terrestres. *La Terre et la Vie*, 20 : 393-442.
- HAHN, W.E. et TINKLE, D.W. (1965). — Fat body cycling and experimental evidence for its adaptive significance to ovarian follicle development in the Lizard *Uta stansburiana*. *J. Exp. Zool.*, 158 : 79-86.
- HARRIS, V.A. (1964). — *The life of the Rainbow Lizard*. Hutchinson Tropical Monographs, Hutchinson and Co. Ltd., London.
- HEATWOLE, H. et SEXTON, O.W. (1966). — Herpetofaunal comparisons between two climatic zones in Panama. *Amer. Midl. Nat.*, 75 : 45-60.

- HILLMAN, P.E. (1969). — Habitat specificity in three sympatric species of *Ameiva* (Teiidae). *Ecology*, 50 : 476-481.
- HODDENBACH, G.A. (1966). — Reproduction in western Texas *Cnemidophorus sexlineatus* (Sauria : Teiidae). *Copeia* : 110-113.
- INGER, R.F. (1959). — Temperature responses and ecological relations of two bornean lizards. *Ecology*, 40 : 127-136.
- INGER, R.F. & GREENBERG, B. (1966). — Annual reproductive patterns of lizards from bornean rain-forest. *Ecology*, 47 : 1 007-1 021.
- JOSENS, G. (1972). — *Etudes biologiques et écologiques des Termites (Isoptera) de la savane de Lamto-Pakobo (Côte-d'Ivoire)*. Thèse, Université Libre de Bruxelles, 262 p.
- LEVIEUX, J. (1971). — *Données écologiques et biologiques sur le peuplement des Fourmis terrioles d'une savane préforestière de Côte-d'Ivoire*. Thèse Faculté des Sciences, Paris, 281 p.
- LICHT, P. et GORMAN, G.C. (1970). — Reproductive and fat cycles in caribbean *Anolis* lizards. *Univ. California Publ. Zool.*, 95 : 1-52.
- MAC ARTHUR, R.H. et WILSON, E.O. (1967). — *The Theory of Island Biogeography*. Princeton Univ. Press, New York.
- MARSHALL, A.J. & HOOK, R. (1960). — The breeding biology of equatorial vertebrates : reproduction of the lizard *Agama agama lionotus*. *Proc. Zool. Soc. London*, 134 : 197-205.
- MATHER, C.M. (1970). — Some aspects of the life history of the ground skink, *Lygosoma laterale*. *Tex. Jour. Sci.*, 4 : 429-438.
- MC CANN, C. (1940). — A Reptile and Amphibian miscellany. *J. Bombay Nat. Hist. Soc.*, 42 : 45-65.
- MENAGER, M.-Th. (1971). — *Etude meso-microclimatologique au contact de la forêt et de la savane en Côte-d'Ivoire*. Mémoire de Maîtrise, 110 p. Université de Paris VII.
- MENAUT, J.-C. (1971). — *Etude de quelques peuplements ligneux d'une savane guinéenne de Côte-d'Ivoire*. Thèse 3^e cycle, Faculté des Sciences, Paris, 141 p.
- MONNIER, Y. (1968). — Les effets des feux de brousse sur une savane préforestière de Côte-d'Ivoire. *Etudes Eburnéennes*, 9, 260 p.
- PAINE, R.T. (1966). — Food web complexity and species diversity. *Amer. Natur.*, 100 : 65-75.
- PETRUSEWICZ, K. et MACFADYEN, A. (1970). — *Productivity of terrestrial animals. Principles and methods*. Blackwell Scient. Publ., Oxford, 186 p.
- PIANKA, E.R. (1966). — Latitudinal gradients in species diversity : a review of concepts. *Amer. Nat.*, 100 : 33-46.
- PIANKA, E.R. (1970). — Comparative autoecology of the lizard *Cnemidophorus tigris* in different parts of its geographic range. *Ecology*, 51 : 703-720.
- REDDINGIUS, J. et DEN BOER, P.J. (1970). — Simulation experiments illustrating stabilization of animal numbers by spreading of risk. *Oecologia*, 5 : 240-284.
- ROBERTSON, I.A., CHAPMAN, B.M. et CHAPMAN, R.E. (1965). — Notes on the biology of the lizards *Agama cyanogaster* and *Mabuya striata* collected in the Rukwa Valley, southwest Tanganyika. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, 145 : 305-320.
- SAINT-GIRONS, H. (1957). — Le cycle sexuel chez *Vipera aspis* dans l'ouest de la France. *Bull. Biol.*, 91 : 284-350.
- SEXTON, O.J. (1967). — Population change in a tropical lizard *Anolis limifrons* on Barro Colorado Island, Panama Canal Zone. *Copeia* : 219-222.
- SEXTON, O.J. et TURNER, F.B. (1971). — The reproductive cycle of a neotropical lizard. *Ecology*, 52 : 159-164.
- SLOBODKIN, L.B. (1960). — Ecological energy relationships at the population level. *Amer. Nat.*, 94 : 213-236.
- SLOBODKIN, L.B. (1962). — Energy in animal ecology : 69-101, in J.B. Cragg (ed.), *Advances in Ecological Research*, 1. Academic Press, New York.
- SLOBODKIN, L.B. (1968). — How to be a predator. *Amer. Zoologist*, 8 : 43-51.
- SOLOMON, M.E. (1970). — Elements in the development of population dynamics. *Proc. Adv. Study Inst. Dynamics Numbers Popul. (Oosterbeek, 1970)* : 29-40.

- SOULE, M. (1963). — Aspects of thermoregulation in nine species of Lizards from Baja California. *Copeia* : 107-115.
- THIOLLAY, J.-M. (1970). — Recherches écologiques dans la savane de Lamto (Côte-d'Ivoire) : le peuplement avien. Essai d'étude quantitative. *La Terre et la Vie*, 24 : 108-141.
- THORSON, T.B. (1968). — Body fluid partitionning in Reptilia. *Copeia* : 592-601.
- TINKLE, D.W. (1967). — The life and demography of the Side-Blotched Lizard, *Uta stansburiana*. *Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Michigan*, 132 : 1-180.
- TINKLE, D.W., WILBUR, H.M. & TILLEY, S.G. (1970). — Evolutionary strategies in Lizard reproduction. *Evolution*, 24 : 55-74.
- TURNER, F.B. (1960). — Estimation of a Louisiana population of the skink, *Lygosoma laterale*. *Ecology*, 41 : 573-577.
- TURNER, F.B., MEDICA, P.A., LANNOM, J.R. Jr. & HODDENBACH, G.A. (1969 a). — A demographic analysis of fenced population of the whiptail Lizard, *Cnemidophorus tigris* in Southern Nevada *Southwest. Nat.* 14 : 189-202.
- TURNER, F.B., LANNOM, J.R. Jr., MEDICA, P.A. & HODDENBACH, G.A. (1969 b). — Density and composition of fenced populations of Leopard Lizards (*Crotaphytus wislizenii*) in southern Nevada. *Herpetologica*, 25 : 247-257.
- TURNER, F.B., HODDENBACH, G.A., MEDICA, P.A., et LANNOM, J.R. Jr. (1970). — The demography of the Lizard *Uta stansburiana* in southern Nevada. *J. Anim. Ecol.*, 39 : 505-519.
- VUATTOUX, R. (1968). — Le peuplement du palmier Rônier (*Borassus æthiopicum*) d'une savane de Côte-d'Ivoire. *Ann. Univ. Abidjan*, Sér. E, 1 : 1-138.
- VUATTOUX, R. (1970). — Observations sur l'évolution des strates arborée et arbustive dans la savane de Lamto (Côte-d'Ivoire). *Ann. Univ. Abidjan*, Sér. E, 3 : 285-315.
- WIEGERT, R.G., et EVANS, F.C. (1967). — Investigations of secondary productivity in grasslands. In K Petruszewicz (ed.) : *Secondary Productivity of Terrestrial Ecosystems*, Varsovie : 499-518.