

**SUR L'HISTOIRE NATURELLE DE
PHYLLODACTYLUS EUROPÆUS
GENÉ, 1838
(GEKKONIDAE SAURIA REPTILES)
PORT-CROS : ETUDE
D'UNE POPULATION NATURELLE**

Michel DELAUGERRE (1)

Résumé : Cet article, sur la biologie de *Phyllodactylus europæus*, étudie plus particulièrement son écologie dans une population naturelle de Port-Cros, la place qu'occupe ce petit Gekkonidae nocturne dans un écosystème insulaire simplifié et le rôle que jouent les ressources spatiales dans la régulation de la population.

Riassunto : Questo articolo studia l'ecologia della popolazione naturale di *Phyllodactylus europæus* di Port-Cros (Var - Sud della Francia) e il posto che occupa questo piccolo Gekkonidae notturno in un eco-sistema insulare semplificato e il ruolo in cui giocano le risorse spaziali nella regolamentazione della popolazione.

Quatre espèces de Gekkonidae, appartenant à quatre genres distincts, vivent aujourd'hui sous nos latitudes méditerranéennes : *Tarentola mauritanica*, *Hemidactylus turcicus*, *Phyllodactylus europæus* et *Cyrtodactylus kotschy*. Les deux premières étaient déjà connues de l'Oligocène supérieur ; leur aire de répartition s'est rétrécie à mesure que les conditions climatiques tendaient vers un refroidissement. Si pour certaines de ces espèces la variation climatique n'a eu d'autre conséquence qu'une poussée vers le Sud, elle a mené d'autres espèces au bord de l'extinction (COLOM, 1958). L'aire de répartition du Phyllodactyle d'Europe en fait une véritable relique zoologique (2) : l'Archipel de la Galite au large de la Tunisie, la Sardaigne et ses îlots satellites, la Corse et ses îlots satellites, l'Archipel toscan, la Toscane continentale, les îots de la Ligurie, la Ligurie continentale, les îles d'Hyères (Port-Cros, Bagaud et Levant) et les îles du golfe de Marseille. La répartition de cette espèce a

(1) Michel DELAUGERRE, 121, rue Oberkampf, 75011 PARIS.

(2) Répartition de *P. europæus*, article en préparation.

une physionomie globalement tyrrhénienne qui est le vestige d'une aire continentale autrefois plus vaste comme l'atteste la dizaine de stations côtières de Ligurie et de Toscane (CAMERANO, 1885 ; CAPOCACCIA 1956 ; BRUNO, 1975 ; LANZA, 1978).

Une meilleure connaissance de la biologie de *Phyllodactylus eurypaeus* permettra sans doute de mieux comprendre comment cette espèce parvient à vivre dans des îlots ou des écueils où elle est assez souvent l'ultime représentant des vertébrés (seule ou avec des lézards du genre *Podarcis*). Quelles particularités écologiques lui ont permis de s'adapter aux pressions de milieux hostiles aux autres vertébrés ?

Cette étude d'une population naturelle de Port-Cros va tenter d'approfondir la connaissance de l'habitat, du biotope et de la place qu'occupe cette espèce dans un écosystème insulaire simplifié. Une analyse démographique est en cours.

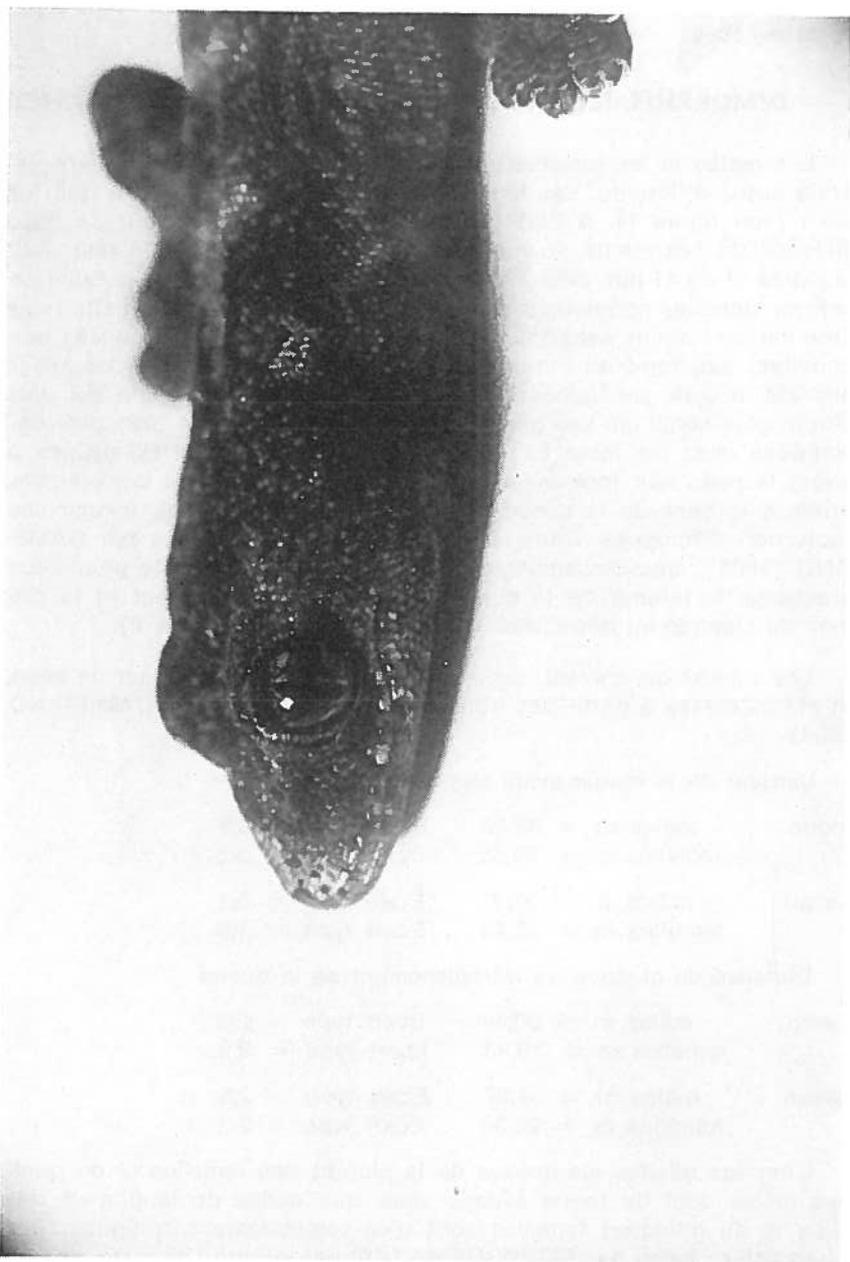
1 — LES VARIATIONS

La répartition essentiellement insulaire de cette espèce est composée d'une série d'isolats géographiques ; pourtant le *Phyllodactyle* ne semble pas présenter de variations morphologiques et pigmentaires importantes entre ses diverses populations. Le nombre de tâches claires de la ligne médio-dorsale semble varier, les adultes de Sardaigne ayant plutôt 6 ou 5 tâches, ceux de Port-Cros 7 ou 8 et ceux de Corse 8 ou 9. Ces chiffres reposent sur des échantillonnages corses et sardes assez faibles mais ils semblent néanmoins indicateurs d'une tendance.

CAMERANO publia en 1904 une étude biométrique comparative entre une population de l'île de Tinetto (Ligurie) et une population sarde des environs de Sassari. Un traitement statistique des données brutes publiées (DELAUGERRE et DUBOIS, en préparation) a permis de montrer que s'il n'y avait pas de variations significatives entre les deux populations pour les trente quatre caractères étudiés, la population de Tinetto montrait une variabilité significativement plus importante que celle de Sassari.

Signalons la dépigmentation xanthique observée chez les adultes des deux sexes d'une population de Sardaigne (Bonorva, 50 km au Sud-Est de Sassari). Le pattern dorsal noir reste présent mais la couleur de fond habituellement crème devient ici rose et transparente. Tous les jeunes de cette population sont normalement pigmentés ainsi que les queues régénérées des adultes. Chez ces adultes, les organes, les œufs et les os sont nettement visibles en transparence. Cette population de Bonorva est un cas extrême d'une tendance à la dépigmentation xanthique qui est générale dans les populations de Sardaigne. Les yeux vus en transparence à travers la peau apparaissent plus sombres chez ces individus partiellement axanthiques. Aucune tendance similaire n'a été observée en Corse et à Port-Cros.

Un juvénile albinos complet a été découvert à Port-Cros en Septembre 1978, c'est le premier cas d'albinisme signalé chez cette espèce.



Phyllodactylus europaeus

Crédit photographique : S. MESTRE.

dans ce genre et dans cette famille (1). Ces variations ont une signification mineure si on les compare à l'explosion évolutive du genre *Podarcis* qui dans les mêmes îles présente plusieurs variétés, formes, sous-espèces et espèces.

2 — DIMORPHISME SEXUEL ET ALLOMETRIE DE CROISSANCE

Les mâles et les femelles adultes se distinguent par une allure générale assez différente. Les femelles sont de plus grande taille que les mâles (voir figure 1). A Port-Cros la moyenne de la longueur de base (distance de l'extrémité du museau au cloaque) est de 36,5 mm pour les mâles et de 41 mm pour les femelles. Ce dimorphisme de la taille se confirme dans les populations de Corse, de Sardaigne et de Tinetto mais d'une manière moins sensible (d'après CAMERANO et des données personnelles). Les femelles ont un dessin dorsal plus marbré que les mâles chez qui la série de tâches claires de la ligne médio-dorsale est plus nette et plus continue. Les glandes collaires sont toujours bien plus développées chez les femelles ; ces deux masses blanchâtres visibles à travers la peau leur font un cou plus large. Les mâles ont deux ergots cornés à la base de la queue, les femelles ont parfois de minuscules ergots non-développés. Dans les deux populations étudiées par CAMERANO (1904), chez les adultes le dimorphisme sexuel existe pour deux caractères, la largeur de la queue avant son rétrécissement et la distance du cloaque au rétrécissement de la queue (voir figure 2).

Les valeurs qui suivent, exprimées en 1/360 de la longueur de base, ont été calculées à partir des données brutes publiées par CAMERANO (1904) :

Largeur de la queue avant son rétrécissement

Tinetto	mâles m = 38,82	Ecart type = 3,9
	femelles m = 30,75	Ecart type = 3,5
Sassari	mâles m = 37,71	Ecart type = 3,1
	femelles m = 30,18	Ecart type = 1,6

Distance du cloaque au rétrécissement de la queue

Tinetto	mâles m = 30,11	Ecart type = 2,8
	femelles m = 19,93	Ecart type = 2,9
Sassari	mâles m = 31,07	Ecart type = 2,5
	femelles m = 23,36	Ecart type = 2,3

Chez les adultes les queues de la plupart des femelles et de quelques mâles sont de forme évasée alors que celles de la plupart des mâles et de quelques femelles sont plus régulièrement coniques. Des radiographies faites par MOURGUE en 1910 ont montré l'absence de vertèbres dans ces queues évasées des femelles adultes ; les femelles dans leur grande majorité ont donc des queues régénérées. Cette généralisa-

(1) Une note est en préparation.

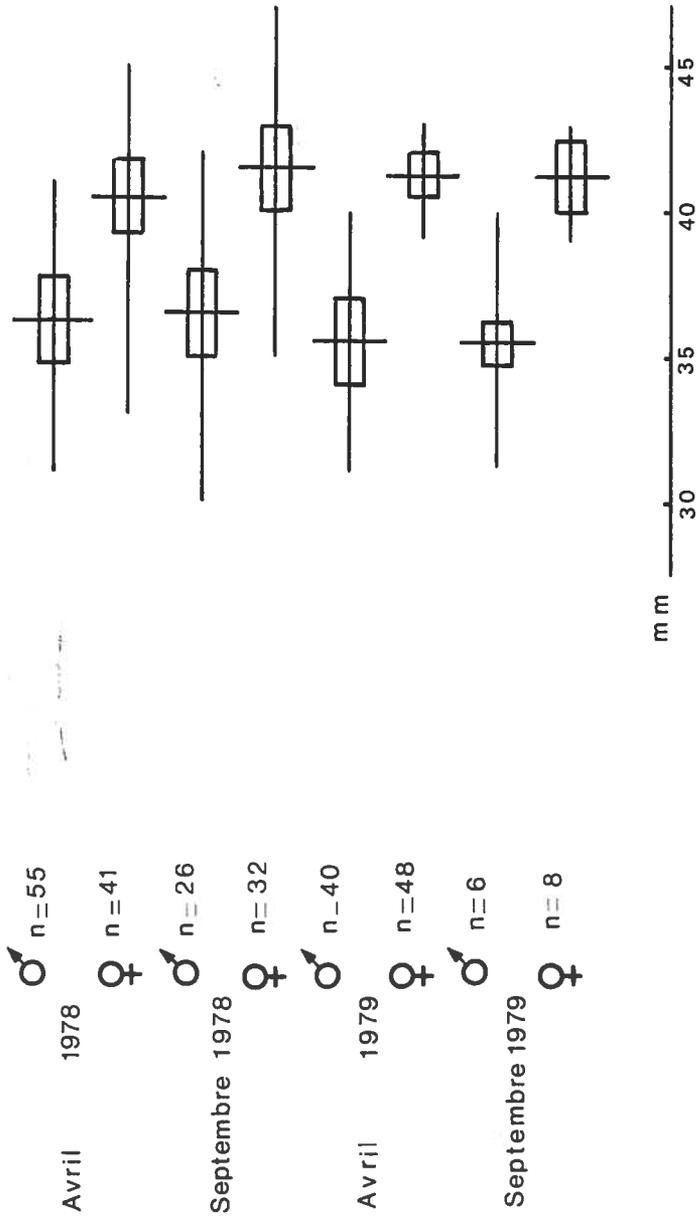


FIGURE 1: Le dimorphisme sexuel dans la longueur du corps des adultes

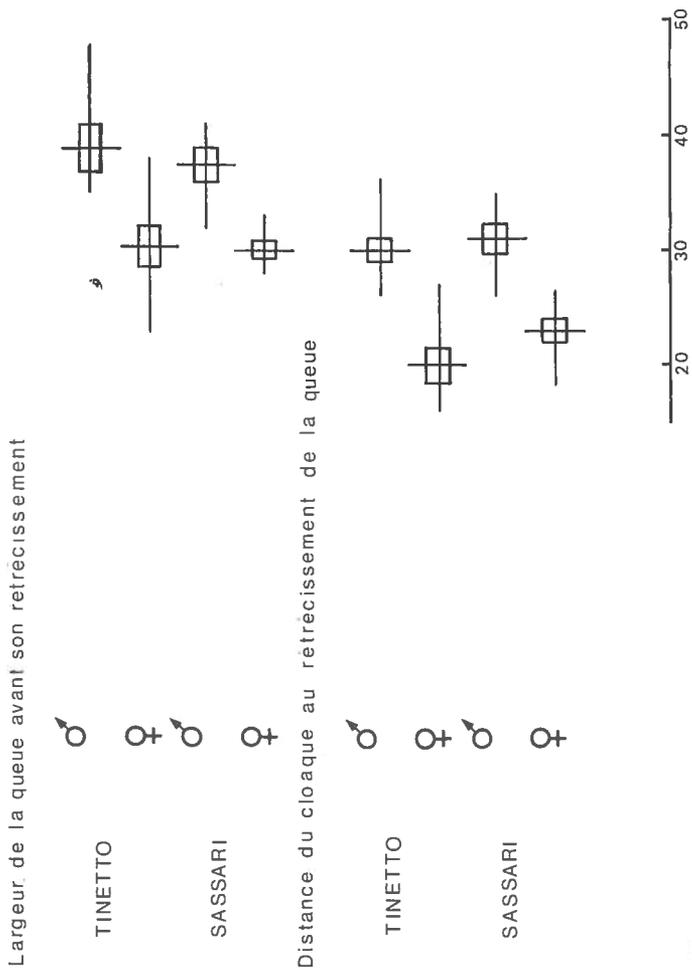


FIGURE 2 : Dimorphisme sexuel (d'après les données de Camerano, 1904)

tion de la régénération caudale chez les femelles n'est certainement pas le symptôme d'une forte pression prédatrice. Cette espèce par son mode de vie presque endogé est à l'abri des prédateurs éventuels. De violents ébats amoureux sont peut-être à l'origine de ces traumatismes mais cette hypothèse seule justifie mal le déficit énergétique occasionné à toute l'espèce par ces régénérations. Les queues intactes des jeunes et des adultes sont préhensiles ce qui semble peu courant chez des lézards capables d'autotomie caudale.

A la naissance les juvéniles mesurent une trentaine de millimètres (longueur de base de 16 à 17 mm). Les proportions du corps diffèrent de celles des adultes. Les jeunes ont proportionnellement une tête plus longue et plus large, un museau plus allongé et un tronc plus court que les adultes. Le premier doigt et le deuxième orteil sont plus longs (voir figure 3 et tableau I). Comme c'est souvent le cas chez les lézards, on ne peut déterminer le sexe des juvéniles et des sub-adultes de vivo, il en est de même pour certains immatures atteignant la taille adulte. Les juvéniles ont la queue rayée transversalement, comme chez d'autres espèces de Gekkonidae.

Nous ne disposons pas d'informations précises sur la croissance des jeunes, mais nous pouvons nous livrer à quelques estimations à partir de séries de mesures de la longueur de base de jeunes *Phyllodactylus* en septembre 1978, avril 1979 et septembre 1979 à Port-Cros (voir tableau II).

A l'éclosion les jeunes mesurent en moyenne 16,5 mm, à la fin septembre 1979, période des dernières éclosions, la taille des plus petits spécimens mesurés est de 18,5 mm. On peut donc supposer très important le taux de croissance des premiers jours de vie, de 2 mm en 4 jours environ.

En septembre 1978, la longueur moyenne des juvéniles est de 21 mm pour un âge moyen d'un mois. Le taux moyen de croissance mensuelle peut donc être estimé à 4,5 mm pour le premier mois.

En avril 1979, la longueur moyenne des juvéniles est de 22,5 mm pour un âge moyen de 8 mois. La croissance moyenne est donc de 1,5 mm en 7 mois. Il s'agit des mois les plus froids pendant lesquels ces geckos hibernent probablement une bonne partie du temps. Le taux moyen de croissance mensuelle estimé est égal à 0,21 mm par mois.

En septembre 1979, période des nouvelles éclosions, la longueur moyenne des sub-adultes, âgés en moyenne de 13 mois, est de 30,5 mm. La croissance moyenne est de 8 mm en 5 mois soit un taux moyen de croissance mensuelle de 1,6 mm par mois. Dans les 13 premiers mois de leur vie les jeunes grandissent en moyenne de 14 mm soit pour cette période un taux théorique de croissance mensuelle de 1,07 mm en moyenne.

De ces estimations nous remarquons que si la croissance staturale est très rapide dans les premiers jours et rapide dans le premier mois, elle se ralentit considérablement pendant les mois froids, probablement à cause de l'hibernation. Pendant le Printemps et l'Eté la croissance s'accélère et à l'Automne, les jeunes âgés en moyenne de 13 mois for-

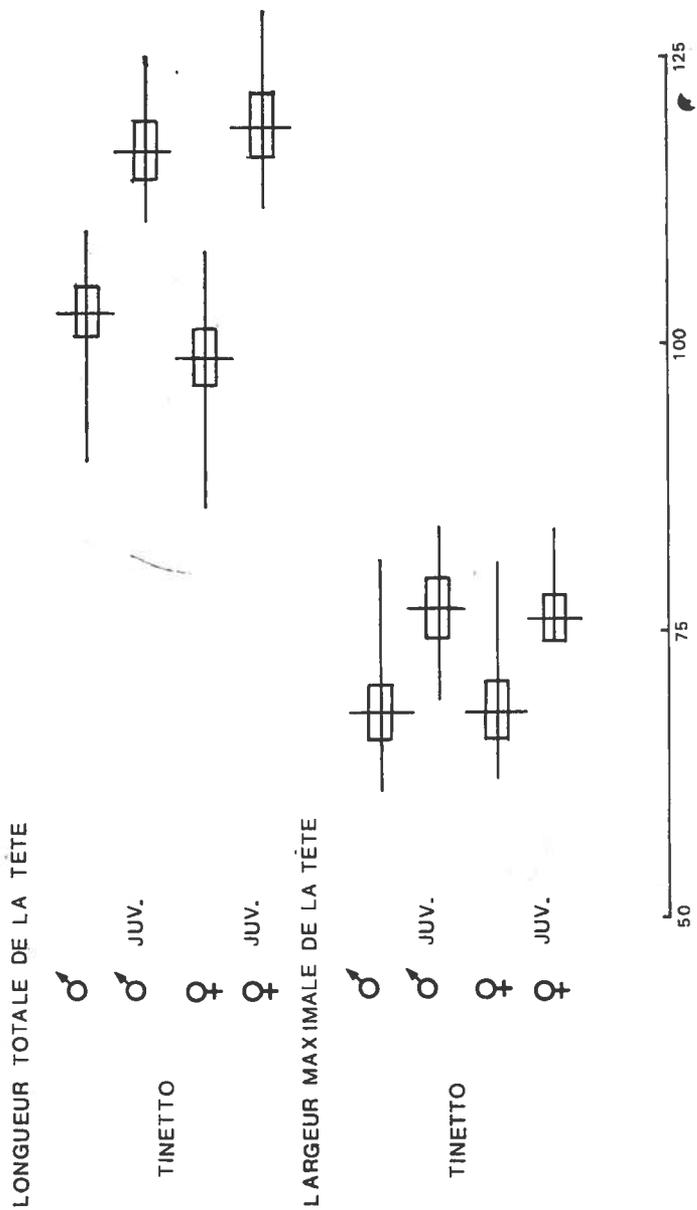


FIGURE 3 : L'ALLOMETRIE DE CROISSANCE (D'APRES CAMERANO , 1904)

TABLEAU I

D'après les données publiées par CAMERANO en 1904.

	moyenne	écart type
Longueur de la tête		
Tinnetto mâles =	103,35	= 4,7
mâles jeunes =	117	= 5,5
femelles =	99,43	= 5,6
femelles jeunes =	119,15	= 6,5
Largeur maximale de la tête		
Tinnetto mâles =	68,11	= 4,4
mâles jeunes =	76,83	= 5,1
femelles =	68,12	= 5,1
femelles jeunes =	76,33	= 4,08
Distance de l'extrémité du museau à l'angle postérieur de la bouche		
Tinnetto mâles =	64,23	= 4,7
mâles jeunes =	67,66	= 2,06
femelles =	62,06	= 3,6
femelles jeunes =	66,83	= 4,3
Longueur du tronc		
Tinnetto mâles =	256,64	= 4,7
mâles jeunes =	243	= 5,5
femelles =	260,56	= 5,6
femelles jeunes =	240,5	= 6,5
Longueur du premier doigt		
Tinnetto mâles =	22,76	= 2,5
mâles jeunes =	27,83	= 2,04
femelles =	22,75	= 2,04
femelles jeunes =	26,5	= 3,2
Longueur du deuxième orteil		
Tinnetto mâles =	36,58	= 4,7
mâles jeunes =	43,16	= 7,02
femelles =	35,93	= 2,7
femelles jeunes =	47,33	= 5,1

	ECLOSIONS	SEPT. JUV.	AVRIL JUV.	SEPT. SUB. AD
% ECH.		49,5	21,5	14
LONG. EXTR	16 - 17	18 5 - 25	20 - 25	28 - 32
L. MOY.	16,5	21,04	22,5	30,5
AGES EXTR. EN MOIS	0	0-2	7-9	12-14
AGE MOY. EN MOIS	0	1	8	13
n	9	67	28	4



TABLEAU II : 3 SÉRIES SAISONNIÈRES DE DONNÉES SUR LE TAUX DE CROISSANCE STATURALE DE P. EUROPAEUS A PORT - CROS

ment le groupe distinct des sub-adultes. Sur le terrain ce groupe se distingue nettement des juvéniles par l'aspect des individus qui le composent et sur une courbe ou un diagramme des tailles les sub-adultes forment un pôle bien séparé des jeunes de l'année par une coupure de plusieurs classes de tailles.

Un jeune né en captivité en juillet 1979 mesurait 28 mm en février 1980, soit un taux moyen de croissance de 1,7 mm par mois pour les 7 premiers mois de sa vie. Cet animal n'a pas hiberné et il a reçu une nourriture abondante et régulière ; les conditions de milieu expliquent sans doute cette croissance plus rapide chez cet animal captif.

3 — POPULATION, METHODES ET ECHANTILLONNAGE

Si l'on dressait une carte du peuplement de *Podarcis muralis* à Port-Cros, il est vraisemblable que l'on constaterait une répartition continue sur toute la surface de l'île, avec sans doute des densités plus importantes dans les milieux ouverts et on pourrait considérer avoir affaire à une population. A Port-Cros l'ensemble des Phyllodactyles occupent la même place dans la biocénose, ils peuplent le même milieu et ils sont susceptibles d'avoir entre eux des relations comportementales et reproductrices. Pourtant le type de peuplement lié à l'habitat très spécialisé de cette espèce (voir figure 4), nous montre que celle-ci peuple densément certaines parties de l'île et est totalement absente dans de larges zones. Si l'on prend un cliché statique du peuplement, on ne parlera pas d'une population mais plutôt d'un tissu de micro-populations, de colonies de quelques dizaines d'individus n'entretenant sans doute qu'assez peu de relations entre elles au cours d'une saison ou d'une année. Toutefois la propension de cette espèce à coloniser tout habitat favorable disponible (voir chapitre habitat et biotope) et la petite taille de l'île nous permettent de penser que nous avons bien affaire à une population, à une unité biologique réelle (DUBOIS, 1980) si elle est considérée avec un recul temporel suffisant.

Les mœurs discrètes de cet animal qui ne sort jamais de ses abris le jour et assez rarement la nuit, conditionnent les méthodes de capture et d'échantillonnage. Les spécimens étudiés ont été capturés en soulevant les pierres des murets et des pierriers (dont le démontage n'est que partiellement possible), en les faisant sortir des fissures de rochers à l'aide d'un fil de fer ou d'une fine badine souple. Ces fissures sont quelquefois très profondes et plus il fait chaud, plus ces Geckos se terrent profondément dans leurs abris. Le Printemps et l'Automne sont les meilleures périodes de capture. Les animaux examinés sont donc débusqués sans tenir compte de leur période d'activité, mais une partie des individus reste cachée et une autre parvient souvent à s'échapper. Quand on soulève une pierre sous laquelle se tient une demi-douzaine d'individus, il est rare de pouvoir tous les attraper et il faut s'efforcer de ne pas capturer plutôt les femelles (plus grandes et plus lentes quand elles portent des œufs ou plutôt les jeunes. Nous avons eu tendance à prospecter dans les endroits à priori les plus propices, pierriers ou arêtes rocheuses regroupant de fortes concentrations et à laisser à l'écart les endroits peu

île de port-cros

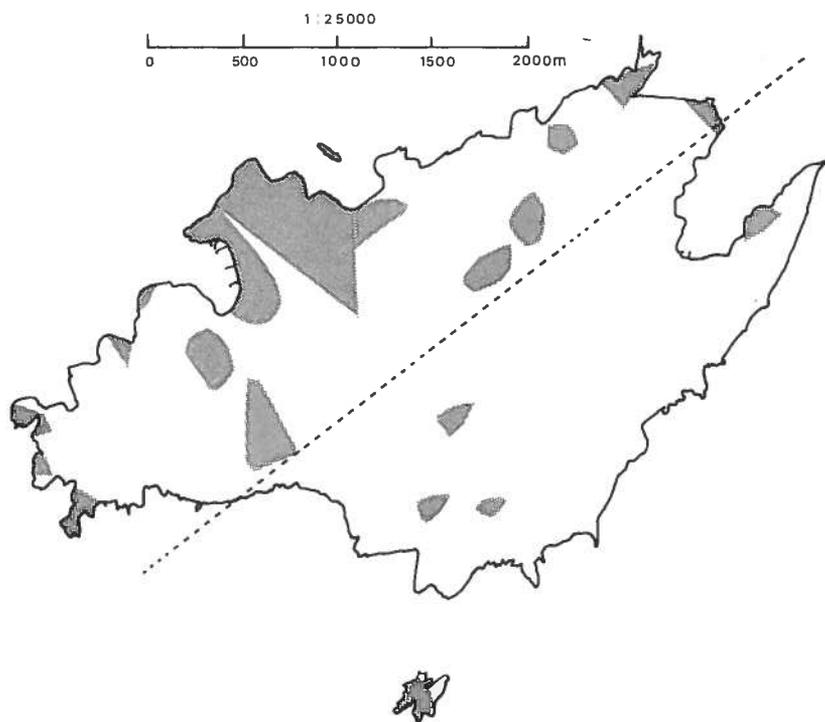


FIGURE 4 : Le peuplement discontinu de *Phyllocladus europaeus*

rentables, petites pierres isolées offrant peu d'abris. Parce qu'il est très long de recueillir un nombre important d'observations sur le terrain, nous avons eu tendance à ne pas aller dans les zones trop inaccessibles, trop denses ou épineuses.

L'étude d'une espèce à l'habitat très spécialisé rend difficile la méthode des quadrats. Si un quadrat pris au hasard ne contient aucun lieu favorable (suffisamment ensoleillé et pierreux), l'effectif sera nul, s'il en contient, il sera très délicat d'estimer le pourcentage de spécimens capturés par rapport à l'effectif réel. D'autres méthodes ont été expérimentées. Les types d'habitats sont classés : parois de micaschiste, arêtes rocheuses / gros pierriers bien structurés / petits pierriers en éboulis / rochers dans les 10 mètres au dessus de la mer / murets, ruines. Des quadrats de 10 m × 10 m sont établis pour chaque classe et prospectés de la manière la plus exhaustive possible ; à chaque fois le pourcentage de la population capturée est estimé. Cette méthode est un peu moins inexacte puisque l'estimation est faite en fonction du type d'habitat, mais elle ne fait que repousser un peu le moment de l'estimation subjective. En mesurant la surface des habitats propices à l'aide de photographies aériennes, en tenant compte du relief et en rapportant les densités de peuplement pour les différents types d'habitats, il sera possible d'estimer la taille de l'effectif. Cette méthode est compliquée, certes, mais elle rendra mieux compte de l'effectif de la population qu'une simple extrapolation à partir de quadrats pris au hasard.

L'étude de la répartition phytosociologique de cette espèce nous a amené à tracer sur la carte au 1/5 000 un certain nombre de parcours au hasard, à parcourir en une journée. Les Phyllodactyles étaient cherchés dans tous les endroits susceptibles d'en abriter ; le nombre d'investigations et le résultat positif ou négatif étaient comptés en notant pour chaque cas le type de végétation. Cette méthode voulait corriger la sur-représentation de certains types d'associations végétales par les chemins (à Port-Cros les chemins traversent plus souvent l'oléolentisque que d'autres associations végétales plus présentes sur l'île) mais elle s'est révélée longue et fastidieuse et n'est ni rentable ni démonstrative. Nous avons enfin essayé de prospecter en prenant un cap à la boussole sur une distance donnée ; cette méthode s'est révélée difficilement praticable à cause de la densité de la végétation et des accidents de terrain.

Après avoir pris conscience des inconvénients des diverses méthodes et du biais qui risquait d'être introduit dans l'échantillonnage, nous avons pensé qu'un échantillon s'il était suffisamment important gommerait par sa taille le biais introduit par la méthode. Il est admis et il nous semblait aller de soi que des échantillons de grande taille (avril 1978 $n = 163$ / septembre 1978 $n = 135$ / avril 1979 $n = 129$ / septembre 1979 $n = 99$) devaient refléter une assez bonne image de la population. L'examen de quatre séries d'estimations du sex-ratio des adultes (voir figure 5) au Printemps et à l'Automne de 1978 et 1979 pose le problème de la représentativité de ces échantillons.

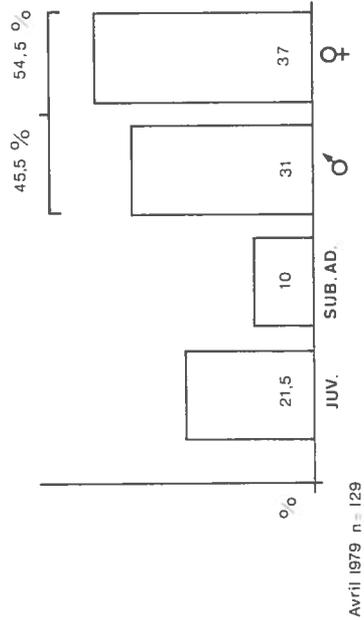
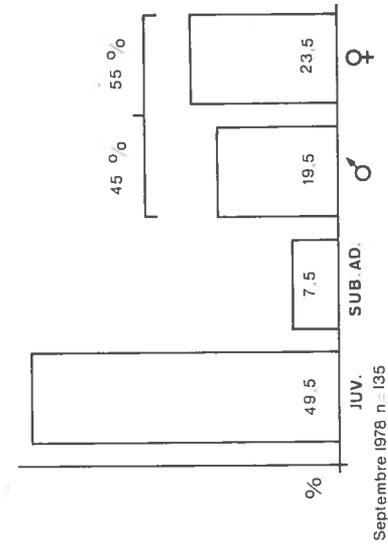


FIGURE 5. STRUCTURE ET SEX-RATIO DE LA POPULATION DE P. EUROPAEUS A PORT-CROS

SEX-RATIO DES PHYLLODACTYLES ADULTES

(avril et septembre 1978 et 1979)

	% mâles	% femelles
extrêmes :	45 - 57	43 - 55
moyenne :	49,6	50,3
écart type :	5,61	5,61
coeff. var. :	12,02	11,84

Les variations du sex-ratio sont importantes : de 2 % à 14 % d'écart pour une saison. Elles peuvent s'inverser à cinq mois d'intervalle dans la même année, avril 78 : % mâles - % femelles = + 14 % ; septembre 78 : % mâles - % femelles = -10 %. Le coefficient de variation (de HAL-DANE, 1955), est pour chacune des sexes de l'ordre de 12. Ces variations ne reflètent certainement aucune réalité démographique ; ce brusque renversement de tendance en l'espace de quelques mois ne peut être le fait d'une modification du sex-ratio à la naissance, les jeunes atteignant la taille adulte en deux ans, mais elles mettent en évidence le manque de fiabilité des échantillons. C'est pourtant toute la classe des adultes qui est considérée, de 43 % à 68 % de l'échantillon selon les saisons. Une tentative d'analyse de classes d'âge bien plus restreintes, celles des sub-adultes par exemples (de 7,5 % à 14 % de l'échantillon), ou d'interprétation fine des courbes saisonnières des tailles de la population se heurte à cette mauvaise représentativité des échantillons.

Nous avons fait le choix de ne pas sacrifier d'animaux et de faire en sorte de déranger le moins possible ces populations par nos observations. Il est certain que des dissections, une analyse des contenus stomacaux, un examen des organes génitaux, une étude biochimique des glandes collaires et une étude biométrique fournirait immédiatement des données précises et précieuses sur la biologie du *Phyllodactyle* d'Europe. Nous pensons néanmoins que des observations, plus longues certes, donneront les mêmes informations, un peu moins précisément sans doute, mais suffisamment pour l'intérêt d'une telle étude. A Port-Cros, en 1975, 1977, 1978 et 1979 environ 700 animaux ont été examinés, plus de la moitié était des jeunes extrêmement fragiles mesurant moins de 40 mm (de longueur totale) et moins de 10 individus ont été accidentellement tués. Cette étude veut aussi faire la preuve qu'il est possible de travailler sur des sujets nécessitant l'examen d'un échantillonnage important de la population, sans sacrifier pour autant les animaux étudiés, comme c'est souvent l'usage. Cette pratique aurait été d'autant plus contestable au sein d'un Parc National.

4 — HABITAT ET BIOTOPE

L'étude de l'habitat et du biotope de *Phyllodactylus europaeus* à Port-Cros s'est heurté à un problème majeur. Pour passer de la reconnaissance intuitive de l'habitat fondée sur de nombreuses expériences de terrain, à la connaissance plus objective de celui-ci, il fallait choisir des

données, des paramètres quantifiables, mesurables ou classables. Plusieurs ont été choisis, peu d'entre eux ont donné des résultats probants. Parmi les facteurs étudiés, citons l'orientation, l'altitude, la déclinaison, le type d'association végétale, le type de micro-habitat et les autres espèces cohabitant.

Depuis sa description par GENE en 1838, *P. europaeus* a été l'objet d'un nombre non-négligeable d'articles scientifiques et il est mentionné dans de nombreux travaux. Pourtant la biologie de ce Gecko reste très mal connue et depuis un siècle et demi des inexactitudes et imprécisions sont colportées de publications en compilations. GENE (1838) dans son synopsis des Reptiles indigènes de Sardaigne décrit ainsi l'habitat de *P. europaeus* « sub arborum sat frequens ; rarior sub lapidibus ». On sait que cette espèce peuple de nombreux îles, îlots et écueils dépourvus d'arbres où les anfractuosités de roches et les pierriers sont les seuls refuges possible. Nous l'avons étudié à Port-Cros, en Corse et en Sardaigne, les îles les plus boisées de son aire de répartition. A Port-Cros sur 700 individus observés depuis 1975, nous n'avons trouvé que 1,1 % d'entre eux sous des écorces d'arbres (voir figure 6). Dans les régions qui nous intéressent le chêne liège adulte est l'arbre vivant qui serait le plus susceptible d'abriter des Geckos dans ou sous son écorce, celle-ci offrant grâce à son irrégularité et ses anfractuosités de nombreux refuges pour des petits animaux. Toutefois en Corse comme en Sardaigne les écorces de la quasi totalité des chênes adultes sont taillées (même dans des zones assez reculées) et de ce fait n'offrent plus du tout les mêmes possibilités d'abri. De plus la plupart de ces arbres sont colonisés par des fourmis qui occupent l'essentiel de l'espace habitable. Sur le chêne liège nous avons récolté en Corse : *Crematogaster scutellaris* ; *Camponotus aethiops* ; *Camponotus lateralis* et en Sardaigne : *Camponotus vagus* ; détermination WEULERSSE J., cette liste n'est bien sûr par exhaustive.

En Corse et en Sardaigne nous avons longuement prospecté de zones de chênes liège (régions de Porto Vecchio et de Sartène et région d'Olbia et San Pantaleo) sans jamais trouver aucun Phyllodactyle sous ou dans les écorces. Dans ces deux îles, tous les animaux observés l'ont été dans les failles ou sous des « feuilles » en décollement des blocs de granite, dans les parois calcaires, dans les murets, les pierriers, sous de tuiles ou sous l'enduit des vieilles maisons.

Dans la littérature la plupart des observations témoignent du mode de vie principalement lapidicole du Phyllodactyle. A Port-Cros : « il y a sous les pierres et parfois sous les écorces. Il recherche particulièrement les vieux murs en pierre sèche... » (KNOEPFFLER, 1973 b). A l'île Riou : « c'est sous les pierres plates et sur la terre végétale qu'il se trouve, et il est fort rare ailleurs dans l'île ». « A l'île Plane (Calserague à 1 000 m de Riou, je l'ai trouvé encore abondant, mais habitant uniquement les fentes des pierres ». « A l'île Jarre au Nord de Riou..., dans les clapiers de graviers détritiques, mélangés de terre végétale, et, partout même sur le rocher des Conclues en concurrence vitale avec *Lacerta muralis* » (MOURGUE, 1910). « Gli esemplari di Montecristo invece furono catturati tutti nei pressi della ex villa reale sotto tegole, mattoni e vegetazione ».

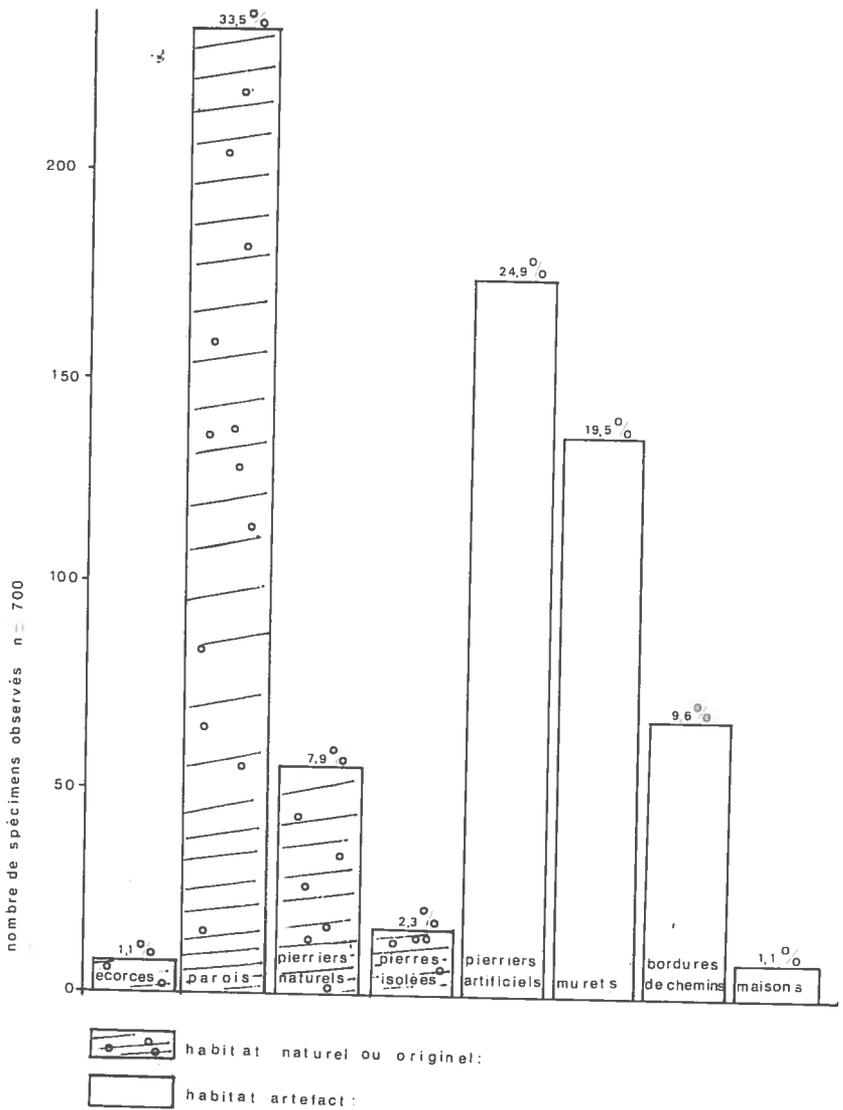


FIGURE 6 : PORT-CROS : REPARTITION DE LA POPULATION PAR HABITAT

tali secchi » (BRUNO, 1968). A Montecristo : « sui muri dei fabbricati » (TOSCHI, 1953), « sui muri della villa reale » (GUERRA, 1953). Aux îles Macinaggio, au Nord-Est de la Corse : « 3 specimens were collected, 2 under stones on Isolotto di Mezzo (1 male et 1 female)... and a juv. » (BRIZZI et LANZA, 1975). Pourtant BRUNO (1975) le signale plus commun sous les écorces de bruyères et de chênes verts sur l'île de Montecristo : « Nelle mie successive ricerche sull'isola ho potuto osservare che *P. europaeus* sembra più comune sotto le cortecce dei tronchi di *Erica* ma soprattutto di Leccio. Di notte l'ho invece sorpreso soprattutto sopra i muri delle abitazioni, semi-nascoto da rami, ciuffi d'erba, mattoni o cortecce... ». VANNI et LANZA (1978) avancent une explication : « Inoltre sugli isolotti e gli scogli, sui quali di solito manca la copertura arborea e spesso anche arbustiva, esso non può vivere che fra i sassi e nelle spaccature delle pietre, dove si può trovare con molta più facilità di quando — come predilige — abita sotto le cortecce degli alberi ». En d'autres termes pour ces auteurs *P. europaeus* est un animal corticicole qui vit sous les pierres et dans les fissures dans la majorité des îles qu'il peuple, un corticicole au mode de vie lapidicole (même quand le choix est possible comme à Port-Cros). Notre expérience nous pousse à ne considérer les écorces que comme un habitat marginal ou occasionnel dans quelques stations de cette espèce.

Si nous nous étendons sur la question de l'habitat de cette espèce c'est qu'elle est une des clefs pour la compréhension de sa biologie, de son écologie et de son comportement. En effet ce Gecko nocturne ne sort pas la journée et pendant sa période d'activité il n'a le plus souvent pas à sortir trouvant sa nourriture à l'intérieur et sur le seuil des failles et des pierriers qu'il habite. Une trentaine d'affûts et de recherches nocturnes ne nous ont permis d'observer qu'une vingtaine de *Phyllodactylus* hors de leurs refuges. C'est à l'intérieur de leur micro-habitat que ces animaux passent la plus grande partie de leur vie quasi-endogée. La figure 6 nous indique la physionomie générale de ces habitats à Port-Cros. Un peu moins de la moitié des 700 individus observés l'ont été dans des habitats naturels, naturels en ce qu'ils ne sont pas le résultat d'une construction ou d'une transformation humaine. Cette catégorie est sous-représentée à cause de la difficulté qu'il y a à y dénombrer les animaux prompts à s'enfuir en s'enfonçant profondément dans les fissures entre les strates des parois de micaschiste ou de phyllade. On peut estimer au moins aux deux tiers la fraction de la population vivant dans des habitats naturels. Les failles à l'intérieur de ces parois peuvent contenir des concentrations très denses (jusqu'à trente individus dans des failles d'un mètre de long, profondes de cinquante centimètres et étroites de 1 ou deux centimètres). Ces parois, nombreuses dans le Parc National, sont habitées que si elles sont suffisamment et directement exposées au soleil et si elles ne sont pas sous le couvert végétal, car alors les feuillages et les ramilles de Pins obstruent ces fissures. L'érosion forme aux pieds de ces parois des pierriers petits ou grands, amas de pierres tombées qui sont aussi régulièrement habités par *Phyllodactylus europaeus*. Dans les zones les plus densément peuplées on trouve des jeunes sous des pierres à même le sol dans la période qui suit les éclosions.

La seconde partie de la population, celle qui vit dans les habitats



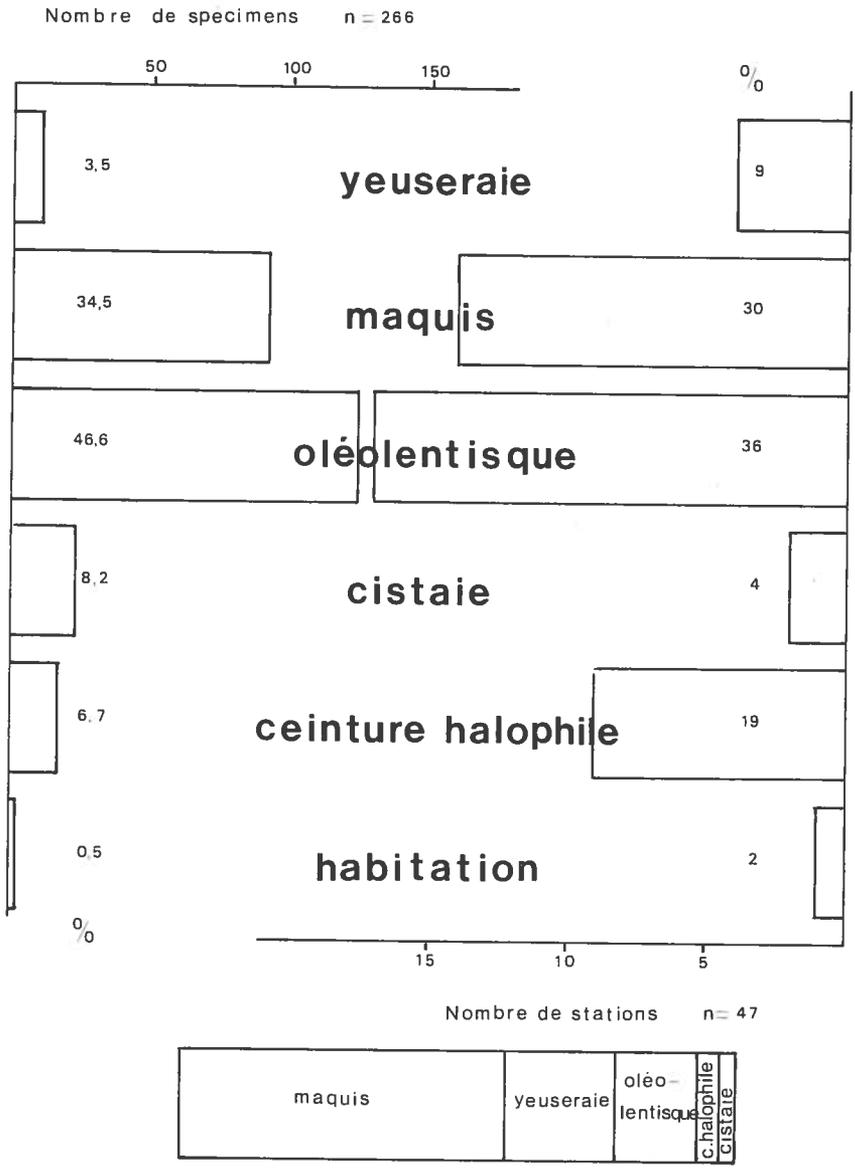
Phyllodactylus europaeus adulte dans son habitat

Crédit photographique : S. MESTRE.

artefacts (pierriers artificiels, murets, pierres de bord de chemin, maisons ou ruines) est sur-représentée, les animaux y étant bien plus aisément dénombrables. Même si nous considérons que seul un tiers de la population vit dans des habitats artefacts cela montre les capacités d'adaptation de cette espèce à des conditions nouvelles et surtout une tendance à l'expansion. Nous avons construit des « maisons idéales », entassements de pierres plates, mesurant cinquante centimètres de hauteur et de longueur variable, dans des zones à faible densité de population : pierriers de petites pierres ou pierriers en éboulis sur une forte pente. A chaque fois nous avons constaté, dans les six mois suivants, la colonisation des « maisons idéales » par des adultes et des jeunes profitant très rapidement de ces nouveaux abris disponibles.

Comme la précédente la figure 7 ne se veut pas une représentation exacte de la réalité sur le terrain, mais un indice indicatif pour aider à l'appréhender. Nous avons distingué plusieurs types d'associations végétales d'après LAVAGNE (1972). Près de la moitié des individus observés et plus d'un tiers des stations se trouvent dans l'oléolentisque qui ne couvre qu'un cinquième de la surface de l'île. Dans les zones densément peuplées, de la pointe Cognet à la pointe de la Malaloungue par exemple, la répartition de *P. europaeus* (voir figure 4) épouse étroitement celle de l'oléolentisque côtier. On trouve cette espèce dans de nombreux pierriers et parois orientés à l'Ouest mais pas dans les zones orientées au Nord-Nord-Est, zones d'exclusion de l'oléolentisque. Ce phénomène se répète à la pointe du Grand Père et sur le versant du sentier botanique (Baie de la Palu). Cette nette préférence s'explique par une convergence des exigences de température, d'ensoleillement et de protection par rapport aux vents froids. De plus le Phyllodactyle profite de cette végétation basse qui laisse aux pierriers et aux arêtes rocheuses un ensoleillement important. Ce sont ces mêmes raisons qui expliquent, à l'inverse, l'exclusion presque totale de cette espèce de Yeuseraie qui couvre pourtant plus du cinquième de l'île. La chainaie d'yeuse (sensu LAVAGNE, 1972) est localisée principalement dans les vallons, dans les parties les plus sombres et humides de l'île. Dans le maquis, formation qui couvre environ les deux tiers du Parc National, nous avons trouvé plus du tiers des stations et 43 % des individus. Mais nous les avons trouvés surtout dans le maquis bas, dans les petites clairières ménageant un bon ensoleillement ou ces cistaies. Dans la ceinture halophile, *Crithmo-Staticetum* (LAVAGNE, 1972), groupement végétal lié au sel et aux embruns des côtes rocheuses, nous avons observé un pourcentage de la population faible, mais significatif de l'extrême adaptabilité de cette espèce à la vie insulaire et micro-insulaire.

La répartition phytosociologique du Phyllodactyle d'Europe indique moins une préférence écologique pour tel ou tel groupement végétal, qu'une convergence entre les besoins d'orientation, d'ensoleillement et de protection aux vents de l'un et de l'autre. La côte Sud-Sud-Est de l'île (entre Port Man et la Vigie) n'a été que très peu prospectée parce que difficile d'accès ; c'est principalement ce qui explique les blancs sur le carté (figure 4) dans cette zone. En revanche il apparaît nettement que *P. europaeus* n'est présent ni dans les vallons, ni dans les zones à végétation élevée. La population est moins dense au Sud d'un axe Sud/Ouest



A Port-Cros, surface occupée par les principaux climax

FIGURE 7: FREQUENCE DES OBSERVATIONS DANS CHAQUE TYPE D'ASSOCIATION VEGETALE

Nord/Est ; nous n'avons pas trouvé de raisons convaincantes pour expliquer ce fait.

Phyllodactylus europaeus partage son habitat avec plusieurs espèces d'invertébrés et de vertébrés. Nous indiquons sur la figure 8 les espèces que nous avons le plus fréquemment rencontré en sa compagnie (au minimum quatre fois). Le scorpion noir *Euscorpius carpathicus* est l'espèce la plus souvent associée au Phyllodactyle mais on la trouve également dans des milieux plus humides. Bien qu'elles soient toutes deux nocturnes, ces deux espèces cohabitent le plus souvent d'une manière passive. Leur concurrence alimentaire, si elle existe doit être négligeable. Il est possible que des scorpions adultes mangent à l'occasion des juvéniles de *P. e.* qui sont après tout plus tendres et guère plus grands que certains Myriapodes qu'ils capturent habituellement. Il est aussi probable que des adultes Phyllodactyles se nourrissent de temps en temps de jeunes scorpions. Toutefois les relations trophiques supposées qui lient ces deux espèces sont certainement marginales et pèsent de peu de poids sur leur alimentation et leur prédation. Les lépismes (Thysanoures), que l'on rencontre aussi fréquemment, rentrent très certainement pour une bonne part dans le régime alimentaire de ce Gecko. KNOEPFFLER (1973 b) en a trouvé des restes en analysant des contenus stomacaux de *P. europaeus*. La cohabitation avec *Podarcis muralis*, espèce diurne, est très certainement passive. Les rythmes d'activités opposés de ces deux espèces insectivores réduisent les possibilités de concurrence alimentaire.

Le cas des deux ou trois espèces de fourmis rencontrées avec *P. europaeus* est particulier. Il nous est arrivé à plusieurs reprises de trouver un Phyllodactyle et une fourmillière sous la même pierre. Dans ce cas, il est probable que ces espèces cohabitaient dans une mutuelle ignorance, comme c'est parfois le cas avec deux fourmillières d'espèces différentes sous la même pierre. Dans son analyse des contenus stomacaux, KNOEPFFLER (1973 b) a retrouvé les restes de fourmis qui semblent donc faire partie de l'alimentation de *P. e.* Nous avons constaté la destruction d'une ponte groupée de six œufs de Phyllodactyles par des fourmis *Crematogaster scutellaris* qui y avaient installé leur couvain. Nous avons également observé à deux reprises des juvéniles *P. e.* attaqués par des *Crematogaster scutellaris* entre le début de l'éclosion et la perte du sac vitellin, opération qui peut se prolonger pendant de nombreuses heures. Il est probable que ces fourmis jouent un rôle important dans la sélection des jeunes. Fourmis et Geckos semblent avoir des préférences d'habitat convergentes et de nombreuses failles de parois sont colonisées par *C. scutellaris* ; parfois ce sont des arêtes rocheuses entières et ces fissures deviennent alors inhabitables pour le Phyllodactyle. Ce phénomène a suffisamment d'ampleur pour que l'on puisse parler d'une limitation de l'espace habitable de ce Gecko. C'est une relation écologique complexe qui lie ces deux espèces, *C. scutellaris* étant à la fois un insecte-proie, un prédateur des jeunes et des œufs et une espèce régulatrice de l'espace disponible et donc de l'effectif de la population.

Des glomérifs (Myriapodes), des petits coléoptères et des grillons (Orthoptères) cohabitent souvent avec *Phyllodactylus europaeus*, qui

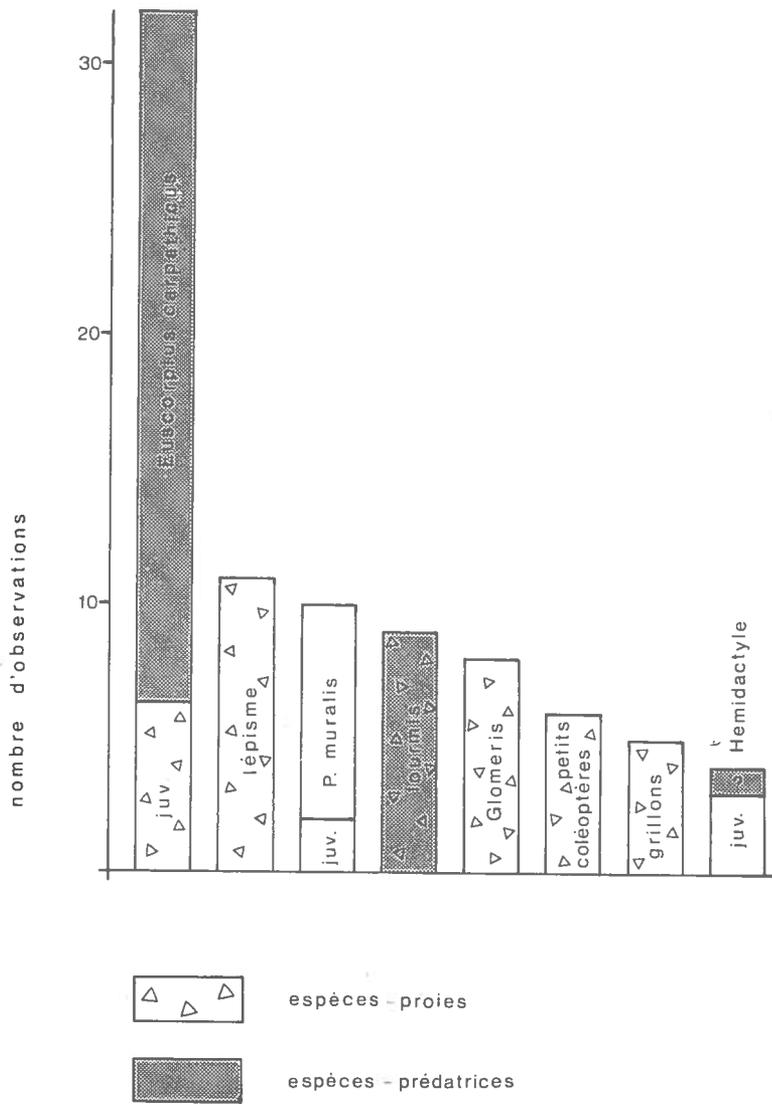


FIGURE 8 : Fréquence des espèces les plus souvent observées en compagnie de *P. europaeus* à PORT - CROS.



FIGURE 9 : Le peuplement d'*Hemidactylus turcicus* à Port-Cros.

j	f	m	a	m	j	j	a	s	o	n	d
HIBERNATION		PARIADE		PONTES			ECLOSIONS			HIBERNATION	

FIGURE 10 : CYCLE ANNUEL DE *P. EUROPAEUS* A PORT-CROS

s'en nourrit très certainement. Les cloportes trouvés par KNOEPFFLER (1973 b) dans des contenus stomacaux ont peut-être été confondus avec des glomérus très communs à Port-Cros. MOURGUE (1910) a identifié des restes de petits coléoptères dans l'examen de déjections de spécimens des îles du golfe de Marseille. Ce même auteur signale que cette espèce se procure l'eau qui lui est nécessaire en avalant des feuilles de *Salsola* ; il est probable que le principal apport en eau est fourni par la rosée.

Le régime alimentaire de *P. e.* à Port-Cros semble donc principalement composé de lépismes, de glomérus, de fourmis et de toutes sortes de petits invertébrés pourvu qu'ils soient nocturnes, assez mobiles pour stimuler le comportement prédateur et qu'ils partagent, au moins la nuit, le même habitat. Nos connaissances sur l'alimentation de cette espèce sont encore très floues ; la plupart des données de la littérature sont manifestement plus des suppositions que des résultats d'observations ou d'analyses.

En dehors d'*Euscorpium carpathicum* et de *Crematogaster scutellaris* déjà mentionnés, quelles sont les espèces qui à Port-Cros sont susceptibles d'être prédatrices de *P. europaeus* ?

L'autre Gekkonidae de l'île *Hemidactylus turcicus* partage quelquefois avec lui des fissures ou des pierriers (voir figure 8). Il est rare dans l'île de Port-Cros sauf sur les maisons du village. La fréquence des captures est de trois Hémidactyles pour cent Phyllodactyles en excluant le village et de quatorze pour cent en l'incluant. Son effectif très faible ne permet pas à *H. turcicus* de concurrencer notablement *P. europaeus* au niveau des ressources alimentaires. KNOEPFFLER (1973 a) le cite comme un prédateur de jeunes *P. e.* et considère l'augmentation de sa population comme une menace pour l'espèce. Cette opinion repose toute entière sur l'idée que *H. turcicus* n'est pas une espèce indigène mais qu'elle a été accidentellement importée il y a quelques années dans le Parc National. La vaste géométrie africaine et méditerranéenne de cette espèce, sa présence en Italie continentale, en Sicile, en Sardaigne, en Corse, dans l'archipel toscan, sur la côte espagnole, aux Baléares et sa présence assez rare et localisée sur la côte provençale rappelle, en moins rétrécie, la répartition de *P. europaeus*. Pourquoi alors supposer que cette espèce n'est pas indigène à Port-Cros ? En Corse où l'indigénat de *P. e.* et de *H. t.* n'est pas contesté, nous avons observés, dans les environs de Bonifacio, des écarts de densités comparables entre les populations des deux espèces et des cas similaires de cohabitation ; sans que la population de *P. e.* ne soit ni décimée ni menacée par la prédation d'*H. turcicus*. L'Hémidactyle est présent sur l'île dans des endroits éloignés du village, sa très faible densité de population rend délicate l'étude de son peuplement, cependant l'image que nous en avons (voir figure 9), même si elle demeure assez succincte, nous conforte dans l'hypothèse de son indigénat. Quand à la prédation par *H. t.* de jeunes Phyllodactyles, il est douteux, si elle a lieu, qu'elle puisse affecter notablement la population de *P. e.* La disproportion des densités de population entre ces deux espèces est néanmoins assez étonnante et reflète sans doute un problème écologique digne d'intérêt.

La couleuvre à échelon *Elaphe scalaris* est commune dans l'île où elle atteint souvent de grandes tailles. Elle est principalement diurne mais elle est active la nuit pendant les mois les plus chauds. Les adultes se nourrissent surtout de petits mammifères (86,4 %), d'oiseaux (8,1 %) peut-être même de Reptiles (CHEYLAN G. et M., 1978). La couleuvre de Montpellier *Malpolon monspessulanus* se nourrit principalement de lézards mais elle semble exclusivement diurne. Le seul rapace nocturne de l'île, le petit duc *Otus scops*, est assez commun à Port-Cros mais il ne se nourrit que d'invertébrés. Les chats domestiques errant dans l'île pourraient être des prédateurs de *P. e.*, MARTINEZ-RICA (1974) les considère comme les seconds prédateurs d'*H. turcicus* aux Baléares. Le rat noir *Rattus rattus* qui pullule à Port-Cros et la musaraigne (Soricidae) qui y est certainement présente peuvent jouer un rôle important dans la mortalité prénatale de *Phyllodactylus europaeus* en dévorant les œufs les plus accessibles.

Parmi toutes les espèces mentionnées, nous n'en voyons aucune qui soit susceptible d'exercer une pression prédatrice importante sur les adultes de *P. europaeus*, protégés par leur habitat. Les pontes et les jeunes semblent plus exposés à la prédation de *Crematogaster scutellaris* et de *Rattus rattus* principalement. La prédation semble peser de peu de poids sur la dense population de Phyllodactyles de Port-Cros dont l'expansion paraît surtout limitée par l'espace habitable disponible.

5 — LE CYCLE ANNUEL

Les adultes s'accouplent vers la fin du mois de mars (voir figure 10) car, à Port-Cros, la majorité des femelles portent déjà des œufs plus ou moins développés vers la fin avril. Il est possible que pendant la parade, les cris que peuvent pousser ces animaux, jouent un rôle important dans leur comportement sexuel. Ce n'est pas là semble-t-il la seule fonction de ces cris. Quand ils sont saisis, ces Geckos émettent une sorte de grincement aigu. Fin mai 1979 en Corse (dans les environs de Bonifacio), nous avons entendu un véritable concert nocturne, de onze heures du soir à l'aube. Les cris variés étaient régulièrement rythmés par des appels et des réponses entre les membres de cette colonie qui étaient capables de modulations et de variations de plusieurs tons atteignant presque un octave. Il est probable que ces cris sont une manifestation d'un comportement social dont l'existence ne serait pas surprenante chez une espèce dont les membres vivent en regroupements de quelques dizaines d'individus.

Les premiers œufs sont pondus à partir de la mi-mai, la ponte dure jusqu'à la fin du mois de juillet. Les femelles pondent de deux à trois fois une paire d'œufs (parfois un ou trois). Les œufs, à coquille calcaire dure, mesurent dix millimètres de diamètre environ. Ils sont pondus dans les fissures de roches (voir photo), les pierriers ou les souches d'arbre. Les pontes sont souvent groupées et les femelles utilisent parfois le même lieu de ponte pendant des années. Des amoncellements de coquilles d'œufs, plus importants à Riou (MOURGUE, 1910) qu'à Port-Cros, attestent de la fidélité des femelles à certains lieux de ponte. La



Ponte groupée de *Phyllodactylus europaeus* dans une fissure de roche
Crédit photographique : S. MESTRE.

fécondité annuelle moyenne est de quatre à six œufs par femelle. La grande majorité des femelles se reproduit : 89 % des femelles examinées en avril 1978 et 95,5 % de celles examinées en avril 1979 portaient des œufs visibles en transparence et à des stades très variables de leur développement. L'incubation dure de 65 à 80 jours (KNOEPFFLER, 1973 b) et la période d'éclosion s'étend de la fin juillet au début octobre. L'éclosion peut durer plusieurs heures. Après avoir fendu la coquille, le jeune se débarrasse du sac vitellin par des séries de mouvements saccadés entrecoupés de pauses. Aussitôt après, il mue et mange souvent son exuvie. Il mesure environ trois centimètres à la naissance (16 mm à 17 mm de longueur de base) et il s'alimente dès le cinquième jour (KNOEPFFLER, 1973 b). Il atteint la maturité sexuelle à l'âge de trois ans selon KNOEPFFLER (1973 b) peut-être à deux ans. C'est une espèce à forte longévité, elle peut vivre jusqu'à huit ans en captivité (KNOEPFFLER, 1973 b). La mortalité due à la prédation est essentiellement prénatale et infantile. Nous ne connaissons pas l'influence des variations climatiques, des maladies et du parasitisme sur la mortalité de *Phyllodactylus europaeus*.

Malgré le morcellement extrême et très ancien de son aire de répartition, *Phyllodactylus europaeus* ne semble pas varier de façon notable dans sa pigmentation comme dans sa morphologie.

Phyllodactylus europaeus est une espèce inféodée à un habitat spécialisé qui préserve les adultes des prédateurs éventuels. La population de Port-Cros est dense, stable et à la limite de la capacité spatiale des habitats. L'effectif de la population paraît donc limité par la disponibilité en abris adéquats et il est maintenu ainsi en dessous du seuil à partir duquel s'exercerait une compétition alimentaire. Comme pour le Gekkonidae australien *Gehira variegata* (BUSTARD, 1970) il s'agit d'un nouveau cas d'une régulation d'une population par les ressources spatiales.

BIBLIOGRAPHIE

- BRIZZI R., LANZA B., 1975. — The natural history of the Macinaggio islets (Northeastern Corsica) with particular reference to the herpetofauna. *Natura*, Milano, 66 (1-2) : 53-72.
- BRUNO S., 1968. — Gli Anfibi e i Rettili dell'Isola di Montecristo. (Studi sulla fauna erpetologica italiani IX). *Atti Soc. Tosc. Sci. Nat. Mem. Ser. B.* : 75, 31-71.
- BRUNO S., 1974. — Note riassuntive sull'Erpetofauna dell'Isola di Montecristo (Arcipelago Toscano, Mare Tirreno). (Studi sulla fauna erpetologica italiana XX). *Lav. Soc. It. Biogeo. N. Ser.* : V, 1-98.
- BUSTARD H.-R., 1970. — The role of behaviour in the natural regulation of numbers in gekkonid lizard *Gehira variegata*. *Ecology*, 51 : 724-728.
- CAMERANO L., 1885. — Monografia dei Sauri italiani. *Memorie R. Acad. Sci. Torino*, (2) 37 : 491-591.
- CAMERANO L., 1904. — Ricerche intorno alla variazione del *Phyllodactylus europaeus* Gené. *Bull. Mus. Anat. Comp. Torino*, 19 (471) : 1-28.
- CAPOCACCIA L., 1956. — Il *Phyllodactylus europaeus* Gené in Liguria. *Annali Mus. Civ. Stor. Nat. Genova*, 68 : 234-243.
- CHEYLAN G. et M., 1978. — Découverte de la faune terrestre. *Cah. Parc Nat. Port-Cros*, (3), 38 p.
- COLOM G., 1958. — Sobre algunas especies « reliquias » de las Baleares. *Publ. Inst. Biol. Apl.*, Barcelona, (27) : 73-80.
- DUBOIS A., 1980. — Population, polymorphisme et adaptation : quelques exemples chez les Amphibiens Anoures. *Actes Col. Ecol. Théorique E.N.S. Mai 1978*, Maloine S.A., éditeur : 141-158.
- GENE G., 1838. — Synopsis Reptilium Sardiniae indigenorum. *Memorie A. Accad. Sci. Torino*, (2) 1 : 257-286.
- HALDANE J.-B.-S., 1955. — The measurement of variation. *Evolution*, (9) : 484.
- KNOEPFFLER L.-P., 1973 a. — Reptiles et Amphibiens de Port-Cros. Numéro spécial de l'URVN. *S.O.S. Vie Nature* n° 7 : 61-64.
- KNOEPFFLER L.-P., 1973 b. — Le *Phyllodactyle* d'Europe, une intéressante relique de la faune insulaire méditerranéenne. *Ann. Mus. Hist. Nat. Nice*, T. 1, Fasc. 1 : 87-89.
- LAVAGNE A., 1972. — Carte phytosociologique au 1/5 000 du Parc National de Port-Cros et notice explicative. *Publ. Parc Nat. Port-Cros*, 31 p.
- MARTINEZ-RICA J.-P., 1974. — Contribucion al estudio de la biologia de los geconidos ibericos. in *Publicaciones del centro pirenaico de biologia experimental*, (5) : 294 p.
- MOURGUE M., 1910. — Etude sur le *Phyllodactyle* d'Europe *Phyllodactylus europaeus*. *Bull. Soc. Lin. Provence*, (1) : 45-51.
- TOSCHI A., 1953. — Note sui vertebrati dell'Isola di Montecristo. *Ric. Zool. Appl. Caccia*, Bologna, (23) : 1-52.
- VANNI S., LANZA B., 1978. — Note di erpetologia della Toscana : Salamandrina, Rana catesbeina, Rana temporaria, *Phyllodactylus*, Coluber, *Natrix natrix*, *Vipera*. *Natura*, Milano, 19 (1-2) : 42-58.

