

# Proposition d'un protocole standardisé pour l'inventaire des populations de reptiles sur la base d'une analyse de deux techniques d'inventaire

par

Julien CARON<sup>(1)</sup> Olivier RENAULT<sup>(2)</sup> & Jean-François LE GALLIARD<sup>(1,3)</sup>

<sup>(1)</sup> CNRS/ENS-UMS 3194, CEREEP-Ecotron Ile de France, École Normale Supérieure,  
Rue du Château, 77140 St-Pierre-les-Nemours  
juln.caron@gmail.com

<sup>(2)</sup> Conseil Général de Seine-et-Marne, Service Site et Réseaux Naturels,  
145 quai Voltaire, 77190 Dammarie-les-Lys  
olivier.renault@cg77.fr

<sup>(3)</sup> CNRS/UPMC/ENS-UMR 7625, Laboratoire Écologie-Évolution,  
Université Pierre et Marie Curie, 7 quai St Bernard, 75005 Paris  
galliard@biologie.ens.fr

**Résumé** – L'étude de la dynamique spatiale et temporelle des reptiles non aviens squamates (lézards et serpents) nécessite un protocole efficace d'inventaire. Nous avons testé l'efficacité d'une méthode semi-quantitative de suivi des reptiles par comptage en transects sous abris artificiels et à vue. Ce test a été effectué entre mars et juin 2008 dans 4 Espaces Naturels Sensibles de Seine-et-Marne sur 16 transects possédant une distance fixe de 150, 300 ou 450 mètres et équipés de 3 à 11 plaques. Nous avons effectué 2 à 3 visites hebdomadaires sur chaque transect et réalisé 1059 observations de reptiles (4 espèces de serpents et 4 espèces de lézards). Nos données démontrent trois résultats majeurs : (1) les comptages à vue sont complémentaires des comptages sous abris qui permettent de détecter des espèces cryptiques et peu thermophiles ; (2) la probabilité de détection moyenne augmente avec la longueur du transect et est optimale pour une densité de l'ordre d'un abri tous les 50 m et (3) les conditions de détection sont optimales lors de la reprise d'activité printanière, en matinée et en dehors des périodes d'ensoleillement maximum ou de pluie. Nous illustrons l'application de ce protocole à l'étude de la variabilité de présence et d'abondance entre habitats et proposons un protocole simple standardisé de suivi des populations de reptiles.

**Mots-clés** : reptiles, technique d'inventaire, abris artificiel, observation à vue, détectabilité.

**Summary** – A proposed standard method for surveying populations of reptiles based on the comparison of two monitoring protocols. Monitoring programs of the spatial and temporal dynamics of non avian squamate reptiles (lizards and snakes) require efficient sampling protocols. We tested the efficiency of a semi-quantitative sampling protocol for reptiles based on line transect surveys combining direct sightings and artificial shelters. The survey was conducted between March and June 2008 in four "Espaces Naturel Sensibles" (ENS) from the "Seine-et-Marne" department using 16 transects of 150, 300, or 450 m long equipped with 3 to 11 artificial shelters. We run 2 to 3 weekly visits per transect and obtained 1059 data from 4 lizard and 4 snake species. Our data show three main results: (1) sightings were complementary to observations made with artificial shelters, which allow detection of cryptic

species; (2) mean detectability increased with transect length and was maximal at a density of ca. one artificial shelter every 50 m; (3) mean detectability was maximal during the first month following winter emergence, during morning surveys and outside very warm or rainy days. We apply the results of the survey to investigate spatial variation in species presence and abundance between habitats and propose a simple, standardised protocol to monitor populations of reptiles.

**Key-words:** reptiles, monitoring technique, artificial shelters, direct sightings, detectability.

## I. INTRODUCTION

La combinaison des perturbations locales et des changements globaux qui affectent les écosystèmes continentaux a un impact majeur sur la dynamique des populations de certaines espèces de reptiles terrestres (Le Galliard *et al.* 2010). À l'heure actuelle, les conséquences écologiques de ces modifications ont été bien mises en évidence à l'aide de suivis intensifs par capture-recapture réalisés chez un nombre limité d'espèces (par exemple Lourdaï *et al.* 2004, Marquis *et al.* 2008). Ces études ont démontré l'importance de la dégradation de l'habitat et des changements climatiques pour le fonctionnement de certaines populations de reptiles. Malheureusement, l'impact des variations environnementales sur les populations nationales ou européennes de reptiles reste encore difficile à quantifier étant donnée l'absence de protocole de suivi appliqué à grande échelle (Foster & Gent 1996, Gasc *et al.* 1997, Guisan & Hofer 2003, JNCC 2004). À l'échelle locale ou régionale, l'intérêt d'un tel protocole serait de permettre la caractérisation de la diversité de l'herpétofaune pour établir des comparatifs de répartitions des espèces et tester des plans de gestion. À l'échelle nationale, ce protocole constituerait un outil puissant pour suivre les variations temporelles et spatiales des populations de reptiles.

Deux méthodes principales de suivi semi-quantitatif (i.e., par observation mais sans marquage individuel) des populations de lézards et de serpents terrestres ont été utilisées dans les régions tempérées en Europe. Les suivis semi-quantitatifs de populations de serpents reposent fréquemment sur la méthode des abris artificiels (Foster & Gent 1996, Reading 1997, Graitson & Naulleau 2005) qui permettent d'observer facilement ces espèces discrètes, en particulier les serpents les moins héliophiles comme la Coronelle lisse (*Coronella austriaca*) en France. Cependant cette méthode de prospection démontre une efficacité variable en fonction des espèces de reptiles rencontrées (par exemple Reading 1997) et il a donc été suggéré de la combiner avec un protocole de prospection à vue le long de transects (Foster & Gent 1996, Foster 1999, <http://www.narrs.org.uk/>). Malheureusement, les études quantita-

tives permettant d'estimer l'efficacité relative de ces deux méthodes sont rares et les données objectives pour optimiser un protocole de suivi combinant les deux méthodes sont donc limitées (Reading 1997, Kéry 2002, Graitson & Naulleau 2005). Une enquête réalisée auprès d'une sélection d'herpétologues français, belges et suisses pendant l'année 2008 confirme l'absence d'études quantitatives de ces deux méthodes d'inventaires en France mais démontre l'existence de connaissances empiriques (Caron, obs. pers. ; 17 personnes interrogées). La majorité des études est effectuée à l'aide de plaques pour les serpents, mais de nombreux herpétologues proposent la méthode de prospection à vue pour les lézards (15 herpétologues sur les 17 interrogés). Le matériel préféré pour les abris artificiels est le fibrociment ou la tôle métallique dont la surface est assez variable entre études mais dont la localisation est le plus souvent caractérisée par une exposition Sud ou Sud-Est et une disposition le long de lisières (voir aussi Graitson & Naulleau 2005). Les conditions temporelles les plus favorables à la prospection sont rarement quantifiées mais le sentiment général est que la détectabilité est maximale par temps nuageux et chaud (Caron, obs. pers.).

En réponse à ce déficit de données quantitatives, notre étude porte sur la comparaison objective des résultats de suivis de populations de reptiles par observations sous abris et à vue le long de transects linéaires situés dans quatre Espaces Naturels Sensibles (ENS) de Seine-et-Marne. Ces espaces naturels ont été choisis pour représenter la diversité des milieux rencontrés au Sud de la Seine-et-Marne et nous ont permis de récolter des données sur 8 espèces de lézards et de serpents (Tab. II). Pendant environ 4 mois au printemps 2008, nous avons prospecté de manière répétée plusieurs transects et réalisé un total de 1059 observations de reptiles. Dans un premier temps, nous avons analysé les conditions microclimatiques (température et humidité relative) sous, sur et autour des abris artificiels afin d'estimer leur attractivité potentielle pour les reptiles. Ensuite, nous avons étudié l'influence du mode de prospection sur les espèces observées, ainsi que les classes d'âge et de sexe, et la distribution temporelle des observations au cours du printemps. Puis, nous avons estimé la probabilité de détection des espèces et testé différentes sources potentielles de variation dans cette probabilité, à savoir : (i) la date et l'heure de la journée, (ii) les conditions météorologiques et (iii) les caractéristiques des transects (densité de plaques et longueur totale). Finalement, nous illustrons une application de cette méthode de suivi en estimant la probabilité de présence de deux espèces. Les résultats de toutes ces analyses nous permettent de proposer un proto-

cole standardisé pour le suivi semi-quantitatif des populations de reptiles dans les régions du Nord, du Centre Ouest et de l'Est de la France.

## II. MATÉRIEL ET MÉTHODES

### A. Zone d'étude

Les quatre ENS ont été choisis pour leur diversité d'habitats représentative du sud de la Seine-et-Marne : un ENS en zone de marais (marais d'Episy), un ENS sur le site d'une ancienne carrière (carrières de l'Enfer), un ENS en milieu boisé (bois des Palis) et un ENS en milieu hétérogène alternant prairies, zones humides et massifs forestiers (plaine de Sorques). Chaque ENS a été divisé si nécessaire en sites correspondant à des transects de longueur dif-

**Tableau I** : Longueur et nombre de plaques des transects par ENS et par site.

Table I: Length and number of artificial shelters in each transect line for each study area.

Espace Naturel Sensible	Site	Transect	Coordonnées GPS	Plaques	Longueur totale (m)
Plaine de Sorques (129 ha)	Sorq1	S1	63298 ; 71327	3	150
	Sorq1	S2	633039 ; 71587	8	300
	Sorq1	S3	633300 ; 71740	4	150
	Sorq1	S4	633400 ; 71765	10	450
	Sorq2	S7	633661 ; 71879	10	450
	Sorq3	S5	633780 ; 71730	7	450
	Sorq3	S6	633226 ; 70710	11	450
Marais d'Episy (158,52 ha)	ME	ME1	632771 ; 69567	7	450
	ME	ME2	632826 ; 69723	3	450
Carrières de l'Enfer (27,66 ha)	CE	CE1	628732 ; 57582	10	300
	CE	CE2	628480 ; 57623	7	300
	CE	CE3	628391 ; 57521	5	150
	CE	CE4	628237 ; 57361	10	300
Bois des Palis (75 ha)	BP	BP1	630105 ; 62272	5	150
	BP	BP2	629800 ; 62306	4	150
	BP	BP3	629623 ; 62610	7	150

férentes (150, 300 et 450 m) et équipés avec un nombre variable de plaques allant de 3 à 11. Au total l'étude porte ainsi sur 16 transects et 109 plaques (Tab. I).

## B. Protocole

Le protocole retenu pour cette étude combine deux méthodes d'inventaire qui ont été effectuées par la même personne le long de transects localisés sur des écotones favorables (lisière, haies, ou talus), sauf pour un ENS (marais d'Episy) où il n'existait aucun écotone favorable et où les plaques ont été disposées au pied d'arbres ou au cœur de la végétation (Tab. I). Une description de la végétation de chaque transect a été réalisée selon le code STREF modifié (<http://www2.mnhn.fr/vigie-nature/>), mais ces données, à la disposition des lecteurs sur demande, ne seront pas analysées ici. L'exposition des transects n'a pas été standardisée car la variabilité topographique du milieu était souvent trop importante. Nous avons choisi autant que possible une exposition de type Sud à Sud-Est.

Notre première méthode d'inventaire consistait à suivre à pied chaque transect et à noter les observations effectuées par la méthode des prospections visuelles. Ces observations ont été faites le long de chaque transect dans un rayon de 2 mètres autour du cheminement central. Du fait de la fermeture du milieu et du comportement cryptique de nombreux reptiles, la distance d'observation était très limitée et nous avons jugé que la probabilité d'observer un individu à une distance supérieure à environ 2-3 mètres était très faible (Caron, obs. pers.). Cependant, nous n'avons pas noté la distance et l'orientation précise de chaque observation même si cela pourrait être utile dans un protocole futur de type « échantillonnage par la distance » (Anderson *et al.* 1985). Afin de limiter toute variation d'effort d'observation au cours de nos visites successives, nous avons retenu une vitesse moyenne de cheminement d'environ 30 m par minute, soit 5 minutes pour un transect de 150 m et 15 minutes pour un transect de 450 m. A chaque observation, nous avons noté l'espèce et si possible la classe d'âge (juvénile, sub-adulte ou adulte) et le sexe. La difficulté de sexage sans capture nous a obligé à ne tenir compte que des espèces de lézards ayant un dimorphisme sexuel marqué à l'état adulte (*Podarcis muralis*, *Lacerta bilineata*, *Lacerta agilis*, *Anguis fragilis*) et pour *Vipera aspis*.

La seconde méthode d'inventaire reposant sur les abris artificiels, nous avons disposé un nombre variable de plaques (Tab. I) par transect pour varier leur densité par unité de distance. Ces plaques ont été déposées sur chaque transect pendant le mois de février 2008 afin de permettre la colonisation des abris dès la sortie d'hibernation. Le matériau retenu pour les

plaques est du plastique armé noir (Flexbelt) issu des bandes transporteuses utilisées pour l'exploitation des carrières de granulats et obtenu gratuitement auprès des exploitants de carrières de la région. Ce matériau permet *a priori* une bonne régulation de chaleur et d'humidité. La taille des plaques est d'environ 0,50 m<sup>2</sup> (0,70 sur 0,70 cm) et chaque plaque a été équipée à un angle d'une sangle, le tout facilitant le stockage, le transport et l'inspection. Chaque plaque a été disposée dans le cheminement central du transect et en bordure d'une lisière, d'un buisson ou d'un arbuste de manière à maintenir un gradient de température au cours de la journée (environ 1/3 ombragé et 2/3 ensoleillé). Lorsque l'épaisseur de la couverture végétale ne permettait pas de laisser un espace assez conséquent entre le sol et la plaque permettant aux reptiles de s'y glisser, nous avons rajouté des branchages ou des cailloux sous la plaque. Pour étudier les conditions climatiques sous les abris, deux zones choisies au hasard ont été équipées pendant deux mois de trois sondes automatiques (AZ8829, AZ Products, China Manufacturer) enregistrant toutes les 15 minutes la température (°C) et l'humidité relative (%) au dessous, au dessus et à coté de la plaque dans l'air ambiant et en exposition au soleil. A chaque visite, nous avons soulevé chaque plaque et noté le numéro de la plaque et les espèces et individus présents sous la plaque, ainsi que la classe d'âge (juvénile, sub-adulte et adulte) et de sexe de chaque individu quand cela était possible. Aucun animal n'a été capturé au cours du suivi mais une photographie des animaux a été effectuée sous chaque plaque à chaque visite. Les données issues de ces photographies n'ont pas été analysées ici mais elles permettent de confirmer l'identification, de préciser l'âge ou le sexe de certains individus, et d'obtenir des informations utiles sur l'écaillage céphalique.

Les suivis ont été conduits par Julien Caron de mars à fin juin 2008 soit un total de 22 jours de prospection pour les 16 transects (environ 13 visites par transect). Nous avons couplé systématiquement la méthode des observations visuelles et celle des observations sous plaques. Avant de commencer un suivi, l'heure de la journée était notée ainsi qu'un descriptif sommaire des conditions climatiques selon une échelle qualitative d'ensoleillement (faible pluie ; couvert ; très nuageux ; nuageux ; soleil). Afin d'assurer un effort d'observation homogène dans le temps au cours de la journée et de la saison, nous avons alterné les visites d'un même transect de manière aléatoire au cours de la journée (en moyenne 2-3 visites par semaine) et nous avons visité tous les transects chaque 10-15 jours. Nous avons aussi visité tous les transects quelque soient les conditions météorologique sauf par temps très chaud ou lors des journées de forte pluie, où nous n'avons effectué aucune visite du fait de la faible

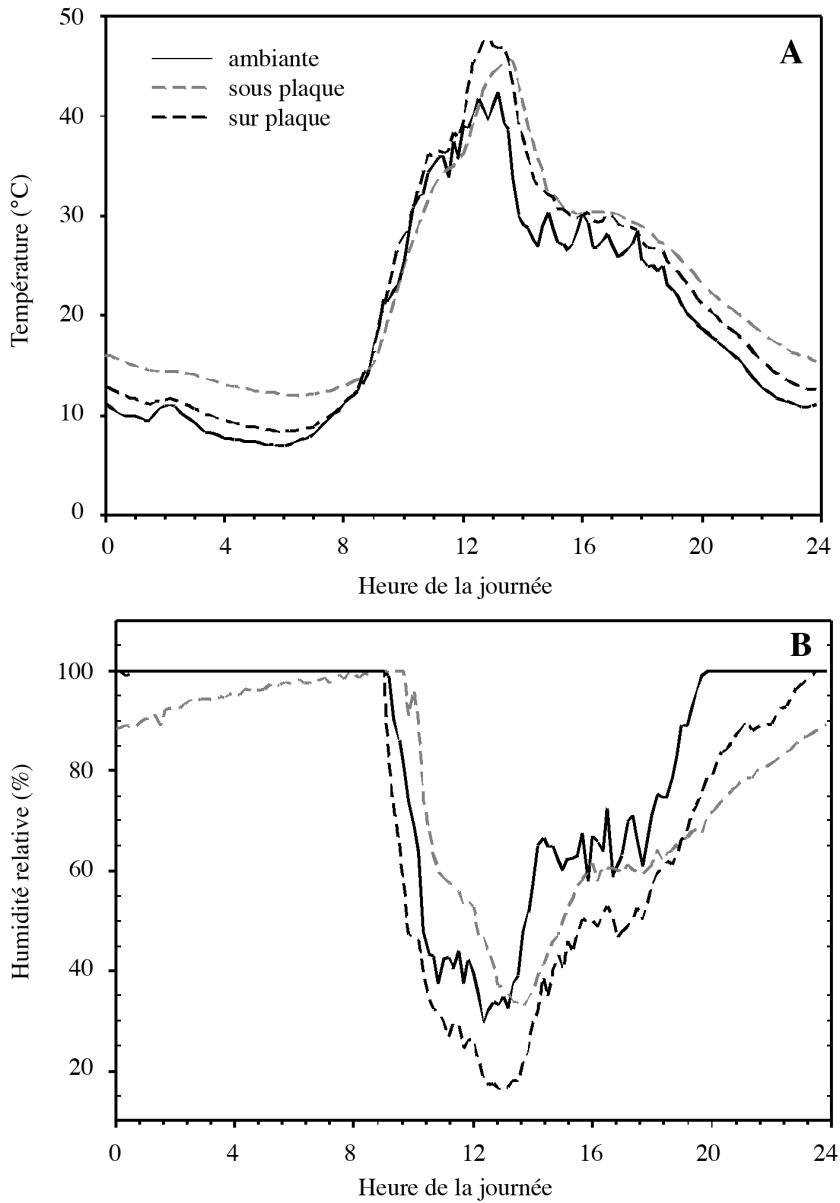
probabilité connue d'observation des reptiles en prospection à vue dans ces conditions (Foster 1999).

Les données de prospection à vue et sous plaques ont été comparées dans l'espace et dans le temps à l'aide du logiciel R 2.7.2 (<http://cran.r-project.org/>) afin d'estimer l'efficacité globale des deux protocoles, de mettre en évidence la sensibilité de la méthode de détection des reptiles aux conditions temporelles, et de tester les différences de détectabilité et d'abondance entre espèces et ENS. Les méthodes utilisées sont précisées dans les résultats. Les hypothèses majeures de ces analyses sont les suivantes : (i) nous supposons que les effectifs de chaque espèce sont constants au cours de nos suivis, (ii) nous supposons que les caractéristiques des transects (distance et densité de plaques) et les conditions des visites (heure et météorologie) sont réparties au hasard, hormis l'absence de visites par temps trop chaud ou trop pluvieux, et (iii) nous supposons que les différences de fréquences d'observation dans le temps et l'espace reflètent des différences d'activité ou d'abondance des reptiles et non des biais d'observation. Ces hypothèses nous semblent raisonnables car (i) les effectifs présents varient probablement peu au sein d'un même printemps, (ii) les caractéristiques des transects et les visites (jour et heure de la journée) ont été choisies aléatoirement, et (iii) le suivi a été conduit par la même personne selon un protocole strictement défini. Les tests précis conduits au cours de ces analyses sont décrits au cas par cas dans la section suivante.

### III. RÉSULTATS

#### A. Propriétés thermiques et hydriques des abris artificiels

Un profil typique de variation journalière de la température et de l'humidité sous plaque, sur plaque et en dehors de plaques est représenté sur la figure 1. Le matériau plastique noir accumule efficacement la chaleur en journée et la température sur et sous la plaque est donc supérieure à la température ambiante moyenne (ANOVA :  $p < 0,0001$ ). De plus, le matériau tamponne les variations de température atmosphérique. De la même manière, le taux d'humidité relative varie significativement selon la position de la sonde sur la plaque, sous la plaque ou dans l'air (ANOVA :  $p < 0,0001$ ). Pendant la journée, l'humidité sur plaque chute aussi rapidement que l'humidité ambiante mais le dessus d'une plaque peut atteindre moins de 12 % d'humidité en plein après midi – un niveau en général plus faible que sous la plaque ou dans l'air ambiant.



**Figure 1 :** Propriétés thermiques (A) et hydriques (B) du matériau utilisé pour les abris artificiels. Les données représentent les variations de microclimat du dessous et du dessus des abris par rapport aux données locales prises dans l'air.

Figure 1: Consequences of artificial shelters for thermal (A) and moisture (B) microclimate conditions. Data are microclimate conditions below and on top of artificial shelters and are compared to local air conditions.



## B. Observations en fonction des méthodes de prospection

Nous avons inventorié huit espèces de reptiles dont quatre lézards (*Anguis fragilis*, *Lacerta bilineata*, *Lacerta agilis* et *Podarcis muralis*) et quatre serpents (*Natrix natrix*, *Coronella austriaca*, *Zamenis longissimus* et *Vipera aspis*). La méthode de prospection détermine largement les espèces observées (Tab. II). Les lézards, hormis *Anguis fragilis*, constituent les espèces majoritairement observées en prospection à vue, alors que *Coronella austriaca*, *Zamenis longissimus* et *Anguis fragilis* sont plus fréquemment observés par la méthode des plaques. On remarque en fait que seule la détection de *Vipera aspis* n'est pas affectée par la méthode utilisée (test de contingence :  $\chi^2 = 0,25$ , ddl = 1,  $p = 0,62$ ). La distribution des observations traduit aussi des différences de détectabilité des espèces entre méthodes selon l'âge des individus (test de contingence :  $\chi^2 = 663,2$ , ddl = 37,  $p < 0,001$ ), en particulier pour *Lacerta bilineata* (test exact de Fisher :  $p = 0,005$ ) et *Natrix natrix* (test exact de Fisher :  $p < 0,001$ ). Chez ces deux espèces, une plus forte proportion de subadultes est observée par prospection visuelle plutôt que sous les abris. Cependant, aucun biais de détectabilité des deux sexes selon la méthode de prospection n'a pu être mis en évidence chez *Lacerta bilineata* et *Vipera aspis*, seules espèces suffisamment représentées par des observations des deux sexes (tests exacts de Fisher : respectivement,  $p = 0,12$  et  $p = 0,11$ ).

Globalement, la composition spécifique des observations de reptiles diffère fortement entre les différents ENS (test de contingence :  $\chi^2 = 280,11$ , ddl = 21,  $p < 0,0001$ , Tab. III), même quand on exclut de l'analyse les deux espèces rarement observées que sont *Coronella austriaca* et *Lacerta agilis* ( $\chi^2 = 225,06$ , ddl = 15,  $p < 0,0001$ ).

**Tableau II** : Répartition des observations totales par type de protocole (observation à vue ou sous abri) et par espèce (Af = *Anguis fragilis* Orvet fragile, Ca = *Coronella austriaca* Coronelle lisse, La = *Lacerta agilis* Lézard agile, Lb = *Lacerta bilineata* Lézard vert occidental, Nn = *Natrix natrix* Couleuvre à collier, Pm = *Podarcis muralis* Lézard des murailles, Va = *Vipera aspis* Vipère aspic, Zl = *Zamenis longissimus* Couleuvre d'Esculape).

Table II: Number of observations for each monitoring protocol (direct sightings and artificial shelters) and for each species.

	Af	Ca	La	Lb	Nn	Pm	Va	Zl	Total
Observation à vue	7	1	13	134	12	27	69	1	264
Observation sous abri	481	17	1	59	208	11	75	43	795
Pourcentage sous abri	98,6 %	94,4 %	7,1 %	30,6 %	90,0 %	28,9 %	52,0 %	97,8 %	75,1 %

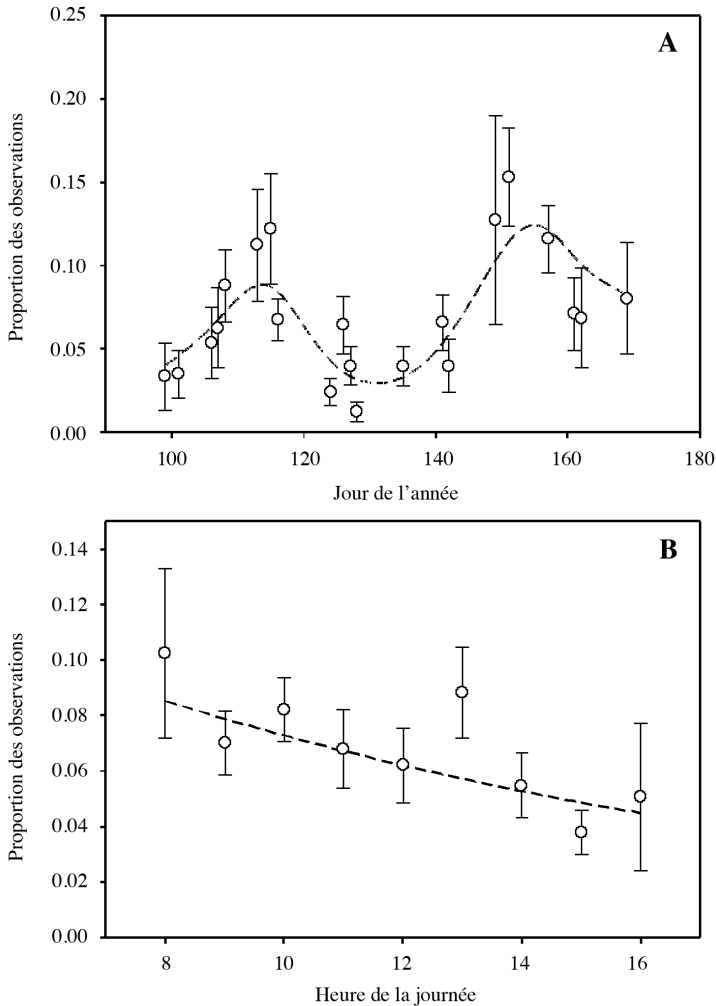
**Tableau III** : Répartition des observations totales par ENS et par espèce tous types de protocole confondus. Notation des Tableaux I et II.

Table III: Number of observations in each study area and for each species combining data from the two monitoring protocols. Species frequencies are calculated separately for each study area. Notations are similar as in table I and table II.

	Af	Ca	La	Lb	Nn	Pm	Va	Zl	Total
Plaine de Sorques	455 52 %	5 0,6 %	12 1,4 %	148 16,9 %	118 13,5 %	25 2,8 %	69 7,9 %	44 5 %	876
Marais d'Episy	2 18 %	0 0 %	0 0 %	4 36 %	1 9 %	0 0 %	4 36 %	0 0 %	11
Carrières de l'Enfer	16 13 %	13 10,6 %	2 1,6 %	28 22,9 %	0 0 %	12 9,8 %	51 41,8 %	0 0 %	122
Bois des Palis	15 30 %	0 0 %	0 0 %	13 26 %	1 2 %	1 2 %	20 40 %	0 0 %	50

### C. Répartition temporelle des observations

Nous avons estimé la distribution temporelle des observations en calculant pour chaque transect et chaque espèce l'intensité d'observation à chaque visite. L'intensité d'observation est donnée par le nombre des observations faites lors de la visite sur la somme des observations de toutes les visites. Elle fournit un indice de la répartition temporelle des observations que nous avons analysé selon les conditions temporelles (jour et heure de la visite) et météorologiques (conditions d'ensoleillement). L'analyse statistique repose sur un modèle linéaire généralisé additif logistique incluant un terme de lissage de l'effet date et une distribution binomiale (procédure GAM : Venables & Ripley 2002). En effet, la distribution temporelle d'intensité d'observation présente ici une bi-modalité marquée au cours du printemps ( $\chi^2 = 178,8$ , ddl = 6,56,  $p < 0,0001$  ; Fig. 2A). Cette bi-modalité traduit probablement un premier pic d'activité pendant la période des appariements (émergence hivernale des mâles puis accouplements) et un second pic d'activité pendant la période de gravidité et le début de l'été. L'analyse du sexe ratio des individus capturés lors du premier pic confirme une surreprésentation des mâles ( $\chi^2 = 122,9$ , ddl = 1,  $p < 0,0001$  ; 38 femelles pour 214 mâles identifiés). Indépendamment de cette bi-modalité, la répartition temporelle indique aussi des différences selon l'heure de la journée ( $\chi^2 = 25,6$ , ddl = 1,  $p < 0,0001$ )



**Figure 2** : Effet de la date et de l'heure de la journée sur la détectabilité moyenne des reptiles par observation à vue et sous plaques. A. La distribution temporelle des observations de reptiles pendant le printemps et le début de l'été démontre une bi-modalité significative. Le premier pic d'observations traduit probablement la reprise d'activité (sortie d'hibernation et accouplement) et le second pic correspond au début de la saison estivale et de la gravidité. B. La distribution temporelle des observations pendant la journée démontre un déclin progressif de la détection. Les données représentées sont les moyennes ( $\pm$  SE) des observations et la prédiction du modèle GAM discuté dans le texte (trait hachuré).

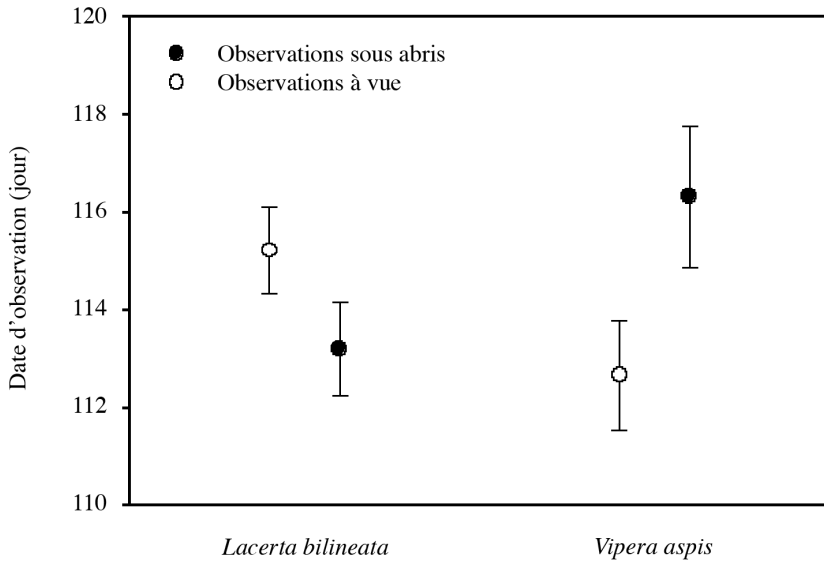
Figure 2: Effects of year day and day hour on mean detection probability of reptiles by sightings and under artificial shelters. A. The seasonal distribution of observations during spring and early summer shows a significant bimodality. The first activity peak corresponds to winter emergence and mating season and the season activity peak occurs around the start of the summer season when many females are gravid. B. The detection probabilities declines during the day. Data are mean ( $\pm$  SE) and predicted during the day. Data are mean ( $\pm$  SE) and predicted values from a GAM model discussed in the main text (hatched curve).

et les conditions météorologiques ( $\chi^2 = 30,9$ , ddl = 5,  $p < 0,0001$ ). L'intensité d'observation décroît au cours de la journée depuis un maximum observé vers 8-9 heures du matin à un minimum observé vers 15-16 h de l'après-midi (Fig. 2B). Les conditions météorologiques les plus défavorables pour l'intensité d'observation sont caractérisées par un ensoleillement maximum ou une faible pluviosité.

Nous avons aussi étudié directement les dates des observations pour les comparer entre protocoles, espèces et sexes. Afin de mesurer la phénologie de la reprise d'activité, cette analyse est restreinte au premier pic d'activité, soit entre le jour 90 et le jour 131 inclus. Une analyse de variance (ANOVA) des dates d'observation met en évidence une différence significative entre espèces ( $F_{7,607} = 4,51$ ,  $p < 0,0001$ ) mais pas entre protocoles ( $F_{1,606} = 0,003$ ,  $p = 0,95$ ). *Anguis fragilis* est le reptile le plus précoce, suivi de *Lacerta bilineata* et *Vipera aspis*, alors que l'espèce *Zamenis longissimus* est la plus tardive. Pour étudier l'impact du sexe, une seconde analyse de variance est réalisée en utilisant seulement *Anguis fragilis*, *Lacerta bilineata* et *Vipera aspis* car ces trois espèces possèdent des effectifs suffisants des deux sexes. Aucun effet du sexe n'est mis en évidence ( $F_{1,248} = 2,49$ ,  $p = 0,11$ ) quand on tient compte des différences entre espèces ( $F_{2,248} = 9,20$ ,  $p = 0,0001$ ). Finalement, deux espèces (*Lacerta bilineata* et *Vipera aspis*) sont suffisamment représentées pour permettre une comparaison de leurs dates d'observation sous abris et à vue. La phénologie de ces deux espèces présente des réponses différentes aux effets du protocole (ANOVA, interaction entre espèce et protocole,  $F_{1,202} = 5,29$ ,  $p = 0,02$ ). Les dates d'observation à vue versus sous plaques présentent un décalage positif d'environ deux jours pour *Lacerta bilineata* mais un décalage négatif d'environ trois jours pour *Vipera aspis* (Fig. 3).

#### **D. Détectabilité et probabilité de présence des espèces**

Un objectif majeur d'une étude semi-quantitative des populations de reptiles consiste à évaluer la présence ou l'absence d'une espèce sur un site. La probabilité de présence ou l'effectif d'une espèce ne peuvent être estimés « correctement » qu'à partir de méthodes permettant de calculer la détectabilité, qui peut varier entre sites, entre jours, entre espèces et au



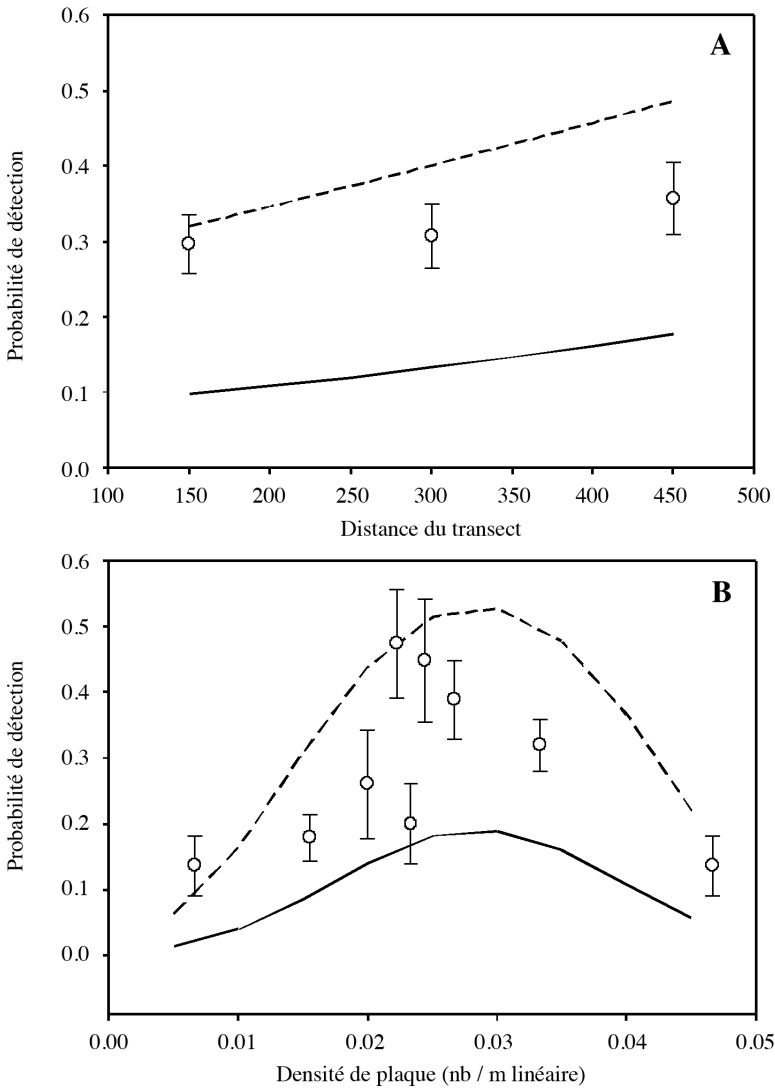
**Figure 3** : Les dates moyennes des observations réalisées sous abris par rapport à celles réalisées à vue sont plus précoces pour *Lacerta bilineata* mais plus tardives pour *Vipera aspis*. Les données représentées sont les moyennes ( $\pm$  SE) des dates des observations par espèce et méthode de suivi.

Figure 3: Average capture dates (mean year day  $\pm$  SE) per species and monitoring protocol (sightings and artificial shelters) in *Lacerta bilineata* and *Vipera aspis*.

sein d'une même espèce (Kéry & Schmidt 2008). Nous illustrons ici une première méthode permettant d'estimer la probabilité de détection de toutes les espèces et discutons d'une deuxième méthode permettant d'effectuer des tests de présence-absence par espèce.

### 1. Analyse de la probabilité de détection des espèces

Une méthode simple pour évaluer la probabilité de détection de chaque espèce consiste à mesurer la fréquence des visites de chaque transect où l'espèce a été observée conditionnellement à la présence avérée de l'espèce sur ce transect. Cette méthode a été employée pour l'étude de la probabilité de détection de trois espèces de serpents par prospection à vue par Kéry (2002). La probabilité calculée par espèce et par transect est ensuite analysée à l'aide d'une régression logistique pour tester les différences entre espèces, l'effet de la densité de l'espèce (mesurée ici comme le nombre maximum d'individus de cette espèce vus sur le transect par unité de distance) et entre transects (taille totale et nombre de plaques par unité



**Figure 4** : Effet de la taille du transect (A) et de la densité de plaques (B) sur la détectabilité moyenne des espèces de reptiles calculée selon la méthode de Kéry (2002). Les données représentées sont les moyennes ( $\pm$  SE) des probabilités de détection et la prédiction du modèle logistique discuté dans le texte (trait plein = prédiction pour *Podarcis muralis*, trait hachuré = prédiction pour *Anguis fragilis*) qui tient compte des variations de probabilité de détection entre espèces, selon la taille du transect (effet linéaire) et selon la densité des plaques (effet quadratique).

Figure 4: Effects of transect length (A) and density of artificial shelters (B) on mean detection probability of reptiles species calculated after the method of Kéry (2002). Data are mean detection probabilities ( $\pm$  SE) and predictions from a logistic regression discussed in the main text (plain curve = prediction for *Podarcis muralis*, hatched curve = prediction for *Anguis fragilis*).

de distance). La détectabilité varie fortement entre espèces ( $\chi^2 = 24,16$ , ddl = 7,  $p = 0,001$ ) et est significativement plus faible pour les espèces à faible effectif (*Coronella austriaca*, *Lacerta agilis*, *Zamenis longissimus*) par rapport aux espèces plus abondantes ( $\chi^2 = 50,97$ , ddl = 1,  $p < 0,0001$ ). L'analyse des estimations du modèle montre que cette variation est due à une détectabilité plus forte de *Vipera aspis* et *Lacerta bilineata* même quand on tient compte de leur densité sur site. Indépendamment de ces variations entre espèces, la détectabilité moyenne augmente aussi avec la taille du transect ( $\chi^2 = 18,07$ , ddl = 1,  $p < 0,0001$  ; Fig. 4A) et présente une relation quadratique avec la densité de refuges ( $\chi^2 = 17,36$ , ddl = 2,  $p = 0,002$  ; Fig. 4B). Un optimum de détectabilité moyenne des espèces rencontrées requière un transect de longue taille et une densité de l'ordre de 1 plaque tous les 50 mètres.

## 2. Analyse de la probabilité de présence d'espèces

L'analyse de la probabilité de présence repose sur la modélisation des histoires de détection et de non-détection d'une espèce lors des visites successives d'un même transect. Nous avons calculé la probabilité de détection et de présence par transect et par visite à l'aide de la méthode de MacKenzie *et al.* (2002) pour chaque espèce en utilisant une approche de modélisation par maximum de vraisemblance. Nous utilisons ce modèle dans une version développée pour une espèce échantillonnée dans une seule saison et implémentée à l'aide du logiciel PRESENCE (Hines 2006). Le modèle est simplifié en testant si les différences entre ENS et entre visites sont significatives et en retirant les effets non significatifs. Nous avons appliqué cette méthode statistique à l'analyse de l'occupation des ENS pour *Vipera aspis* qui est une espèce abondante et facilement détectée et pour *Podarcis muralis* qui est ici une espèce plus rarement observée et moins fréquemment détectée. Le résultat de nos analyses est résumé dans le tableau IV. La probabilité de détection de l'espèce par visite est généralement observée comme constante mais est globalement faible (< 30 %). Les différences de probabilité de présence des transects entre ENS sont significatives dans tous les tests, même quand on ne considère que 7 visites par site au printemps. Le modèle prédit généralement une probabilité de présence supérieure au pourcentage des transects où l'espèce est vue surtout pour *Podarcis muralis* qui a une probabilité de détection plus faible.

**Tableau IV** : Résultats de l'analyse de la probabilité de détection et d'occupation d'un transect par la méthode de MacKenzie *et al.* (2002) pour deux espèces et les 16 transects de l'étude. La probabilité de détection est notée  $p$  et la probabilité de présence est notée  $\psi$ . Les abréviations signifient  $t$  = variable d'une visite à l'autre,  $ct$  = constant, et ENS = variable entre Espaces Naturels Sensibles (Tableau I pour les abréviations des ENS).

Table IV: Results of an analysis of detection and occupancy probabilities by the method of MacKenzie *et al.* (2002) for two species and 16 line transects. The detection probability is given by  $p$  and the occupancy is denoted  $\psi$ . Abbreviations are  $t$  = time dependent,  $ct$  = constant and ENS = variation between study areas (see Table I for the short name of each study area).

Espèce étudiée	Nombre de visites analysées	Meilleur modèle	Détection	Occupation
<i>Vipera aspis</i>	11-17	$p = t ; \psi = ENS$	$p$ variable	$\psi = 0.37$ (BP) $\psi = 1.00$ (autres)
<i>Vipera aspis</i>	7	$p = ct ; \psi = ENS$	$p = 0.32$	$\psi = 0.36$ (BP) $\psi = 1.00$ (autres)
<i>Podarcis muralis</i>	11-17	$p = ct ; \psi = ENS$	$p = 0.13$	$\psi = 0.50$ (BP-CE) $\psi = 0.00$ (ME) $\psi = 0.94$ (Sorq)
<i>Podarcis muralis</i>	7	$p = ct ; \psi = ENS$	$p = 0.18$	$\psi = 0.57$ (BP-CE) $\psi = 0.00$ (ME) $\psi = 1.00$ (Sorq)

#### IV. DISCUSSION

##### A. Complémentarité des méthodes et conditions optimales de détection des reptiles

Les plaques constituent un équipement de choix pour l'étude de la présence et de l'abondance des espèces de reptiles comme l'ont conclu plusieurs des précédentes études (Foster & Gent 1996, Reading 1997, Foster 1999, Graitson & Naulleau 2005). En particulier, les plaques permettent d'obtenir des observations complémentaires de la prospection à vue pour les espèces étudiées. Nous montrons quantitativement que les plaques permettent de détecter la présence d'espèces difficilement observables en prospection directe, telle que *Anguis fragilis* et la majorité des serpents, corroborant ainsi les conclusions de travaux précédents (Naulleau 2002 pour *Elaphe longissima*, Graitson 2004a pour *Coronella austriaca*, Berney 2003, Graitson 2004a et b, Platenberg & Langton 1996, Riddell 1996 pour *Anguis fragilis* cités dans Graitson & Naulleau 2005). Les plaques n'ont pas la même attractivité pour les espèces de serpents. Par exemple, dans des milieux naturels des Alpes suisses et françaises, Kéry (2002) estime que la probabilité de détection à vue après 4 visites est de l'ordre de 31 % pour *Coronella austriaca* et 37 % pour *Natrix natrix* contre 65 % pour *Vipera aspis*. En accord



avec ces résultats, nos données indiquent aussi une proportion de détection à vue plus forte chez *Vipera aspis* que chez les deux autres espèces. Par ailleurs, la méthode des plaques permet de détecter en une seule occasion plusieurs espèces. Nous avons ainsi observé sous une même plaque une *Zamenis longissimus* juvénile, un *Lacerta bilineata* mâle, quatre *Natrix natrix* et quatre *Anguis fragilis* lors d'une unique inspection. Nos mesures microclimatiques montrent que les plaques en plastique armé noir possèdent des qualités remarquables pour la rétention de chaleur et le maintien d'une humidité relative plus élevée pendant les périodes climatiques sèches mais moins saturée pendant les périodes climatiques humides. Selon la météorologie, la plaque peut ainsi être utilisée comme abri, substrat de thermorégulation ou toiture chauffante.

Bien que les plaques fournissent de nombreuses données pour certaines espèces, elles démontrent une efficacité très limitée pour les Lacertidae. Leur faible détection sous plaque s'explique probablement par leur mode de vie héliophile et actif et par les micro-habitats plus diversifiés qu'ils peuvent utiliser pour thermoréguler ou comme refuges nocturnes. L'intérêt des abris est par ailleurs mitigé pour *Vipera aspis* car nous avons ici presque autant d'observations à vue que sous plaques. Ce résultat confirme des données quantitatives antérieures pour les observations de *Vipera aspis* dans la région de Chizé (Graitson & Naulleau 2005). Les prospections directes à vue restent donc indispensables et complémentaires des observations sous plaques pour ces espèces. Ainsi, les sub-adultes de *Lacerta bilineata* et les *Lacerta agilis* tous âges confondus n'ont été observés que par cette méthode de prospection.

Les caractéristiques du transect influencent de manière importante le succès de détection moyen des différentes espèces de reptiles. Premièrement, la détectabilité maximale est obtenue pour des transects contenant une plaque tous les 30 à 50 mètres et il n'est donc pas nécessaire d'équiper les transects de plus de plaques par unité de distance. Ces résultats pourraient s'expliquer par des mécanismes de « saturation » de l'usage des plaques lorsque celles-ci sont disposées dans les domaines vitaux des mêmes individus résidents. Reading (1997) montre un maximum pour la détectabilité pour *Anguis fragilis* et *Lacerta agilis* autour de densités d'un abri artificiel tous les 10 à 15 m environ dans des landes humides en Angleterre. La distance du cheminement affecte aussi de manière importante la détectabilité moyenne des reptiles. L'effet positif de la distance totale parcourue peut s'expliquer par l'augmentation du nombre total d'abris, du nombre de visites de domaines vitaux des différentes espèces inventoriées et du temps passé à prospecter. Des conclusions semblables ont

été obtenues dans deux études similaires conduites en Angleterre et dans les Alpes (Reading 1997, Kéry 2002). En pratique, la distance optimale du transect devra donc être déterminée par des contraintes logistiques (durée de la visite, nombre de transects, coût des plaques) et spatiales (taille des parcelles visitées, disponibilité en habitats favorables à la prospection).

Dans cette étude, les inventaires sont effectués dans des conditions optimales aux deux types de prospection lors de la reprise d'activité printanière, en début de journée et par temps globalement chaud mais nuageux. En Seine-et-Marne, les reptiles sont en général actifs entre mars et octobre mais la sortie d'hibernation est caractérisée par une forte activité des mâles reproducteurs puis des femelles reproductrices ; elle s'étale de mars à avril selon les espèces et est suivie d'une baisse d'activité sexuelle des mâles. Un protocole s'étalant au cours de la période typique d'appariement des espèces sur le secteur d'étude, entre avril et mai ici, permet donc de maximiser la détection par rapport à un suivi en début d'été. Cette tendance globale est toutefois susceptible de varier en fonction des conditions climatiques annuelles, de la région d'étude et du fait de différences de phénologie entre espèces, telle que ceux mis en évidence ici. Les conditions optimales d'observation en début de journée et sous couvert nuageux par temps chaud s'expliquent probablement par les comportements des lézards et des serpents. Les lézards et les serpents sont plus faciles à observer à vue lors des phases de thermorégulation en matinée ou en soirée par temps chaud (voir par exemple Foster 1999). Les serpents et *Anguis fragilis* détectés sous plaques utilisent celles-ci pour thermoréguler en début de journée, mais les abris artificiels sont fréquemment trop chauds en milieu de journée pour rester attractifs (Graitson 2004). L'activité plus prononcée des reptiles par temps chaud et nuageux que par temps froid et couvert ou inversement par temps caniculaire est par ailleurs un phénomène bien connu qui tire son origine de la dépendance thermique de la physiologie et du comportement de toutes ces espèces (par exemple Saint Girons 1985).

## **B. Application à des tests d'hypothèses biologiques**

Tout en évaluant les conditions optimales de prospection des reptiles sur nos sites d'étude, nous avons utilisé les données récoltées lors des inventaires pour tester différentes hypothèses biologiques concernant la phénologie de la sortie d'hibernation et la distribution spatiale des espèces. La sortie d'hibernation des espèces est caractérisée par une reprise d'activité précoce des lézards par rapport aux serpents – un résultat explicable par la biologie et le cycle de reproduction de ces différentes espèces (Saint Girons 1982, 1984, 1985). Les

individus d'*Anguis fragilis* puis ceux de *Lacerta bilineata* sont les premiers à reprendre leur activité post-hivernale du fait que les mâles doivent terminer leur spermatogenèse au début du printemps pour pouvoir s'accoupler. Le pic d'activité de ces lézards à la sortie de l'hiver correspond donc ici *grosso modo* à la période d'activité sexuelle qui a été observée entre le 22 et 26 avril. *Vipera aspis* reprend son activité avant les espèces de serpents plus tardives que sont *Zamenis longissimus* et *Coronella austriaca* (Luiselli *et al.* 1996). Chez cette dernière espèce, la distribution des observations indique d'ailleurs un deuxième pic d'activité en juin comme chez *Natrix natrix*. Toutefois, aucun effet du sexe sur les dates d'observation n'a été mis en évidence chez *Lacerta bilineata*, *Anguis fragilis* et *Vipera aspis*, ce qui est surprenant car les rythmes endogènes sont généralement différents chez des mâles et des femelles des reptiles des zones tempérées (Saint Girons 1982, 1984). Dans la mesure où la méthode de suivi a relativement peu d'effet sur les dates d'observations de ces différentes espèces, des données collectées au printemps sur plusieurs années par observation à vue et sous plaques auraient un intérêt tout particulier pour tester les relations entre climat, phénologie de la reproduction et dynamique de la population (Saint Girons 1985).

Nos résultats mettent aussi en évidence un fort contraste spatial dans l'abondance et la présence des espèces de reptiles. Ce contraste spatial a été observé à la fois par des analyses semi-quantitatives de l'abondance des observations mais aussi par l'étude quantitative de la probabilité de présence pour deux espèces. Cette dernière analyse démontre l'intérêt de notre protocole pour mettre en évidence des différences d'occupation spatiale d'une espèce de reptiles entre milieux naturels. Les différences observées sont relativement bien prédites par la biologie des espèces et la nature des habitats (Fretey 1975). *Anguis fragilis* est ainsi plus fréquemment observé en milieu hétérogène de type clairière que sur sol sec en carrière ou dans le marais d'Episy alors que *Natrix natrix* est plus fréquente en milieux humides. *Podarcis muralis* est présent mais peu abondant sur tous les sites sauf dans le secteur du Marais d'Episy où il est visiblement absent alors que *Lacerta bilineata* est localement abondant et distribué dans tous les habitats prospectés. *Vipera aspis* est le serpent le plus abondant sur les quatre ENS sauf dans la plaine de Sorques. Cette observation est relativement intéressante car les zones d'étude se trouvent à la limite nord de l'aire de répartition nationale de cette espèce (Saint Girons 1989). Cependant, la forte abondance relative de *Vipera aspis* pourrait s'expliquer par des différences de détectabilité plutôt que d'abondance absolue dans la mesure où les vipères passent plus de temps que les couleuvres à thermoréguler (e.g., Ladyman *et*

al. 2003). La plaine de Sorques, un ENS à forte valeur patrimoniale, abrite toutes les espèces de l'étude dont une population localisée de *Zamenis longissimus* et de *Lacerta agilis*.

### C. Limites de l'étude

Les effets des caractéristiques du transect ont été étudiés à l'aide de 16 répliques et nous ne sommes donc pas entièrement à l'abri d'effets confondants des variations spatiales entre habitats. Ainsi, il était difficile de répartir suffisamment de transects de toutes les longueurs par ENS du fait de la disponibilité en lisières (Tab. I). De même, l'effet quadratique de la densité de plaques sur la détectabilité est très sensible à une observation (transect BP3) dont on peut se demander si elle est représentative (Fig. 4B). Par ailleurs, il est important de distinguer entre observations et individus car les reptiles sont souvent vus au même endroit à quelques jours d'intervalle dans un rayon de plus ou moins quelques mètres (e.g., Reading 1997). La probabilité d'observer de manière répétée le même individu est fortement dépendante de l'espèce, de l'habitat et même, au sein de la même espèce, de la classe d'âge et du sexe de l'individu (e.g., Bentz 2002). Ainsi nous pouvons estimer que chez *Vipera aspis*, une espèce très thermophile, les femelles sont souvent cantonnées à un espace restreint au cours de la gravidité alors que les mâles et les femelles post-parturientes ou non reproductrices se déplacent plus fréquemment (Lourdais, com. pers.). Il nous est pour l'instant impossible de mesurer le biais introduit par une méthode semi-quantitative de comptage des observations plutôt que des individus mais nous comptons procéder dans la suite de nos travaux à des marquages individuels pour quantifier ce biais. Notons cependant que la manipulation et l'action de marquage des reptiles sont soumises en France à autorisation préfectorale ou ministérielle (Arrêté du 19 novembre 2007 fixant la liste des amphibiens et reptiles protégés sur l'ensemble du territoire). Enfin, un seul type d'abri artificiel a été testé dans cette étude (plastique armé noir Flexbelt) car ce matériel avait une attractivité connue pour les reptiles et est facilement stockable et transportable. Des matériaux alternatifs (bois, PVC) sont à l'étude depuis 2009 afin de quantifier et d'optimiser cet aspect du protocole (Foster & Gent 1996). Nos résultats préliminaires indiquent une attractivité différentielle de certains matériaux pour les espèces présentes dans notre région d'étude (Caron & Le Galliard, pers. obs.).

## V. CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES

Le tableau V résume les caractéristiques principales de notre protocole standardisé qui permet d'estimer la probabilité de présence et de détection des espèces. La prospection en ligne le long de transects positionnés sur des lisières permet d'observer une grande diversité d'espèces. Les observations sous plaques et à vue offrent des résultats complémentaires : les observations sous plaques renseignent sur les serpents et *Anguis fragilis*, alors que les prospections directes offrent des observations sur la présence des lézards héliophiles. Une prospection par plusieurs visites espacées de quelques jours tout au long du printemps permet d'observer toutes les espèces de reptiles selon leurs dates d'émergence. La longueur des cheminements doit être la plus grande possible mais une fréquence de plaques tous les 30-50 mètres semble être optimale. Si le suivi doit être adopté à une grande échelle spatiale, une standardisation de la distance des cheminements autour d'une valeur de 500 m permettrait de diminuer les variations spatiales de détectabilité et donc faciliterait les comparaisons statistiques. L'heure optimale de visite des transects en Sud Seine-et-Marne semble être le matin

---

**Tableau V** : Récapitulatif des conditions optimales du protocole standardisé pour l'inventaire des populations de reptiles en Seine-et-Marne.

Table V: Overview of the optimal conditions for the standardised protocol to monitor reptiles in Seine-et-Marne.

---

Caractéristiques et commentaires
Transect en ligne de 450 à 500 mètres au moins. Optimiser la distance selon le coût et la disponibilité en surface et si possible à homogénéiser entre les sites.
Plaques disposées en lisière et en orientation Sud à Sud-Est. Densité optimale d'environ une plaque tous les 30-50 mètres. Matériel de la plaque à homogénéiser entre les transects, idéalement du plastique noir Flexbelt.
Sortir par temps chaud en évitant les temps trop ensoleillés ou les jours de pluie. Commencer la prospection vers 8-10 heures du matin et réaliser les prospections dans la matinée. Noter la nébulosité, la température et la force du vent.
Parcourir le transect à allure réduite (30 mètres par minute environ) et noter les observations en lisière aussi bien qu'au sol au niveau des buissons. Toute observation devra être différenciée entre observation sur plaque ou à vue. Les observations sous plaques devront être, si possible, accompagnées d'une photo. Pour les espèces dont le dimorphisme sexuel et/ou d'âge est marqué, noter le sexe et/ou l'âge approximatif.
Réaliser un nombre homogène de visites par transect pendant la période des accouplements, soit entre mars/avril à mai/juin dans la zone d'étude. Un nombre de visites d'au moins 5-7 par transect serait recommandé mais le nombre exact de visites dépend des objectifs de l'étude et des contraintes du protocole.

pendant le printemps et la prospection est plus efficace par temps couvert à nuageux. Il est pensable que ces recommandations soient appropriées pour des protocoles de suivi des reptiles dans les régions du Nord, du Centre-Ouest et de l'Est de la France – c'est-à-dire dans des climats plutôt froids et humides par rapport aux régions méditerranéennes. Il nous reste toutefois à tester l'efficacité de ce protocole dans d'autres régions de France et à mesurer notre capacité à étudier la dynamique des populations par des suivis pluriannuels conduits sur les mêmes transects.

**Remerciements.** – Nous tenons particulièrement à remercier le Conseil Général de Seine-et-Marne et Sylvestre Planck et Christian Desmiers de l'équipe technique des ENS pour le soutien logistique et les conseils. Nous remercions aussi chaleureusement Robert Barbault, Ivan Ineich, Olivier Lourdaï, Claude Miaud ainsi qu'un correcteur anonyme pour leurs précieuses remarques. Ce projet a bénéficié d'un financement de la Région Ile-de-France (R2DS 2007-06) accordé à Jean-François Le Galliard.

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Anderson D.R. Burnham K.P. & Crain B.R. 1985 – Estimating population size and density using line transect sampling. *Biometrical J.*, 27: 723-731.
- Bentz G. 2002 – La vipère péliade *Vipera berus* à Trébeurden, Côtes d'Armor : Adaptation de la stratégie de thermorégulation aux mauvaises conditions météorologiques. *Ann. Soc. Sci. Nat. Charente-Mar.*, 9: 225-235.
- Foster J. 1999 – Reptile Survey. An Introduction to Planning, Conducting and Interpreting Survey for Snake and Lizard Conservation. Froglife.
- Foster J. & Gent A., eds 1996 – Reptile Survey Methods: Proceedings of a Seminar held on 7 November 1995 at the Zoological Society of London's Meeting Rooms, Regent's Park, London. English Nature, Peterborough, UK.
- Fretey J. 1975 – Guide des Reptiles et Batraciens de France. Hatier, Paris.
- Gasc J.-P., Cabela A., Crnobrnja-Isailovic J., Dolmen D., Grossenbacher K., Haffner P., Lescure J., Martens H., Martínez Rica J.P., Maurin H., Oliveira M.E., Sofianidou T.S., Veith M. & Zuiderwijk A. eds 1997 – Atlas of Amphibians and Reptiles in Europe. Paris, France.
- Graitson E. 2004 – Résultats d'un inventaire des reptiles par la méthode des "plaques refuges" en Région wallonne. *Nat. Mosana*, 56: 73-83.
- Graitson E. & Naulleau G. 2005 – Les abris artificiels : un outil pour les inventaires herpétologiques et le suivi des populations de reptiles. *Bull. Soc. Herp. Fr.*, 115: 5-22.
- Guisan A. & Hofer U. 2003 – Predicting reptile distributions at the mesoscale: relation to climate and topography. *J. Biogeogr.*, 30: 1233-1243.
- Hines J.E. 2006 – PRESENCE 2.0. Software to estimate patch occupancy and related parameters. USGS-PWRC : <http://www.mbr-pwrc.usgs.gov/software/presence.html>.
- Kéry M. 2002 – Inferring the absence of a species - A case study of snakes. *J. Wildl. Manage.*, 66: 330-338.

- Kéry M. & Schmidt B.R. 2008 – Imperfect detection and its consequences for monitoring for conservation. *Comm. Ecol.*, 9: 207-216.
- Ladyman M., Bonnet X., Lourdaïs O., Bradshaw D. & Naulleau G. 2003 – Gestation, thermoregulation, and metabolism in a viviparous snake, *Vipera aspis*: evidence for fecundity-independent costs. *Physiol. Biochem. Zool.*, 76: 497-510.
- Le Galliard J.-F., Massot M., Baron J.-P. & Clobert J. 2010 – Ecological effects of climate change on European reptiles. In Brodie J.F., Post E. & Doak D. (eds), *Conserving wildlife populations in a changing climate*. University of Chicago Press.
- Lourdaïs O., Bonnet X., Guillon M. & Naulleau G. 2004 – Climate affects embryonic development in a viviparous snake, *Vipera aspis*. *Oikos*, 104: 551-560.
- Luiselli L., Capula M. & Shine R. 1996 – Reproductive output, costs of reproduction, and ecology of the smooth snake, *Coronella austriaca*, in the eastern Italian Alps. *Oecologia*, 106.
- MacKenzie D.I., Nichols J.D., Lachman G.B., Droege S., Royle J.A. & Langtimm C.A. 2002 – Estimating site occupancy rates when detection probabilities are less than one. *Ecology*, 83: 2248-2255
- Marquis O., Massot M. & Le Galliard J.-F. 2008 – Intergenerational effects of climate generate cohort variation in lizard reproductive performance. *Ecology*, 89: 2575-2583.
- JNCC 2004 – Common Standards Monitoring Guidance for Reptiles and Amphibians, Version February 2004, ISSN 1743-8160.
- Reading C.J. 1997 – A proposed standard method for surveying reptiles on dry lowland heath. *J. Appl. Ecol.*, 34: 1057-1069.
- Saint Girons H. 1982 – Reproductive cycles of male snakes and their relationships with climate and female reproductive cycles. *Herpetologica*, 38: 5-16.
- Saint Girons H. 1984 – Les cycles sexuels des lézards mâles et leurs rapports avec le climat et les cycles reproducteurs des femelles. *Ann. Sci. Nat., Zool.*, 6: 221-243.
- Saint Girons H. 1985 – Influence des facteurs de l'environnement sur les cycles annuels et reproducteurs des reptiles. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 110: 307-319.
- Saint Girons H. 1989 – *Vipera aspis* (Linné, 1758). Vipère aspic. p. 191. In Castanet J. & Guyétant R. (eds), *Atlas de répartition des Amphibiens et Reptiles de France*. Société Herpétologique de France, Paris.
- Venables W.N. & Ripley B.D. 2002 – *Modern Applied Statistics with S*. Springer Verlag, Berlin.

*Manuscrit accepté le 28 janvier 2010*