

La prairie permanente non pâturée : un habitat souvent délaissé pour la conservation des Squamates du bocage

Gaëtan GUILLER & Jean-Pierre VACHER

DIRECTEUR DE LA PUBLICATION / *PUBLICATION DIRECTOR*: Bruno David,
Président du Muséum national d'Histoire naturelle

RÉDACTEUR EN CHEF / *EDITOR-IN-CHIEF*: Jean-Philippe Siblet

ASSISTANTE DE RÉDACTION / *ASSISTANT EDITOR*: Sarah Figuet (naturae@mnhn.fr)

MISE EN PAGE / *PAGE LAYOUT*: Sarah Figuet

COMITÉ SCIENTIFIQUE / *SCIENTIFIC BOARD*:

Luc Abbadie (UPMC, Paris)
Luc Barbier (Parc naturel régional des caps et marais d'Opale, Colembert)
Aurélien Besnard (CEFE, Montpellier)
Vincent Boulet (Expert indépendant flore/végétation, Frugières-le-Pin)
Hervé Brustel (École d'ingénieurs de Purpan, Toulouse)
Patrick De Wever (MNHN, Paris)
Thierry Dutoit (UMR CNRS IMBE, Avignon)
Éric Feunteun (MNHN, Dinard)
Romain Garrouste (MNHN, Paris)
Grégoire Gautier (DRAAF Occitanie, Toulouse)
Olivier Gilg (Réserves naturelles de France, Dijon)
Frédéric Gosselin (Irstea, Nogent-sur-Vernisson)
Patrick Haffner (PatriNat, Paris)
Frédéric Hendoux (MNHN, Paris)
Xavier Houard (OPIE, Guyancourt)
Isabelle Le Viol (MNHN, Concarneau)
Francis Meunier (Conservatoire d'espaces naturels – Hauts-de-France, Amiens)
Serge Muller (MNHN, Paris)
Francis Oliveau (DREAL Centre, Orléans)
Laurent Poncet (PatriNat, Paris)
Nicolas Poulet (OFB, Vincennes)
Jean-Philippe Siblet (PatriNat, Paris)
Laurent Tillon (ONF, Paris)
Julien Touroult (PatriNat, Paris)

COUVERTURE / *COVER*:

Lacerta bilineata Daudin, 1802, femelle mature en héliothermie dans une prairie permanente non pâturée à Bouvron (44) le 26 septembre 2021. Crédit photo: Gaëtan Guiller.

Naturae est une revue en flux continu publiée par les Publications scientifiques du Muséum, Paris
Naturae is a fast track journal published by the Museum Science Press, Paris

Les Publications scientifiques du Muséum publient aussi / *The Museum Science Press also publish*:

Adansonia, *Zoosystema*, *Anthropozoologica*, *European Journal of Taxonomy*, *Geodiversitas*, *Cryptogamie* sous-sections *Algologie*, *Bryologie*, *Mycologie*, *Comptes Rendus Palevol*.

Diffusion – Publications scientifiques Muséum national d'Histoire naturelle
CP 41 – 57 rue Cuvier F-75231 Paris cedex 05 (France)
Tél.: 33 (0)1 40 79 48 05 / Fax: 33 (0)1 40 79 38 40
diff.pub@mnhn.fr / <https://sciencepress.mnhn.fr>

© Publications scientifiques du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, 2022
ISSN (électronique / *electronic*): 1638-9387

La prairie permanente non pâturée : un habitat souvent délaissé pour la conservation des Squamates du bocage

Gaëtan GUILLER

1 Le Grand Momesson, F-44130 Bouvron (France)
gaetan.guiller@free.fr

Jean-Pierre VACHER

Centre d'Écologie fonctionnelle et évolutive,
1919 route de Mende, F-34000 Montpellier (France)
jpvacher@gmail.com

Soumis le 13 septembre 2021 | Accepté le 8 novembre 2021 | Publié le 22 juin 2022

Guiller G. & Vacher J.-P. 2022. — La prairie permanente non pâturée : un habitat souvent délaissé pour la conservation des Squamates du bocage. *Naturae* 2022 (10): 193-203. <https://doi.org/10.5852/naturae2022a10>

RÉSUMÉ

Les recommandations de gestion d'habitat en faveur des Squamates terrestres s'intéressent principalement aux éléments bordiers et délaissent souvent les habitats ouverts comme les prairies. L'observation visuelle et la surveillance régulière d'un réseau de plaques refuges positionnées sur les lisières et le centre d'une prairie permanente non pâturée ont permis de suivre une communauté de Squamates pendant une année au sein du département de la Loire-Atlantique. Nos résultats montrent qu'il existe des différences dans l'exploration de la prairie permanente non pâturée selon les espèces, le mode de thermorégulation, l'âge des individus et le moment de l'année. Les Lacertidae tendent à rester près des lisières, alors que les Serpents et les Orvets fragiles s'aventurent plus loin dans la prairie au cours du temps. Néanmoins, la richesse spécifique diminue lorsque la distance à la lisière augmente. Cette étude nous éclaire sur l'importance de la prise en compte des prairies permanentes non pâturées pour la conservation des Squamates en milieu bocager.

MOTS CLÉS
Lézards,
Serpents,
gestion conservatoire,
bocage,
espèces protégées.

ABSTRACT

Permanent ungrazed meadow: an often ignored habitat for the conservation of hedgerow habitat Squamate reptiles.

Best habitat management practices for the conservation of terrestrial Squamate reptiles mainly focus on edge habitats, and often neglect open habitats such as meadows. Monitoring of a community of Squamate reptiles during a whole year took place within the Loire-Atlantique department through direct visual observation and by searching under a network of coverboards positioned on the edges and centre of an ungrazed permanent meadow. The analysis of data showed that there are discrepancies in the exploration of ungrazed meadow according to species, mode of thermoregulation, time of year, and age of individuals. Lacertids tend to stay in the vicinity of the hedges, while snakes and slow worm display a more exploratory behaviour and are found away from the hedges as time of year advances. The study also showed that species richness decreases distance from the hedges increases. Through these results, this study highlights the importance of ungrazed meadows for the conservation of Squamate reptiles in extensive agricultural landscapes.

KEY WORDS
Lizards,
snakes,
conservation planning,
hedgerow habitat,
protected species.

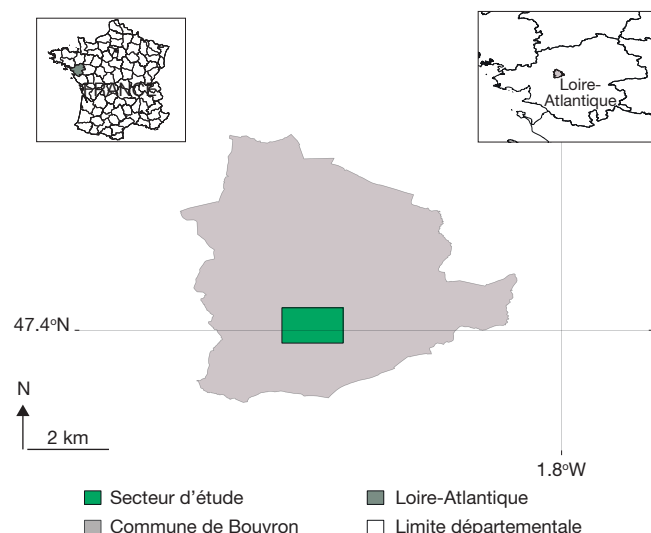


FIG. 1. — Localisation approximative de la zone d'étude située sur la commune de Bouvron dans le département de la Loire-Atlantique.

INTRODUCTION

La plupart des études écologiques portant sur les Squamates (Lézards et Serpents) en milieu bocager font référence aux interactions avec les composantes paysagères linéaires telles que les haies ou les lisières des boisements (Saint Girons 1975 ; Boissinot *et al.* 2013, 2015). Ces habitats bordiers sont considérés essentiels au maintien de ces espèces dans ce type d'habitat à condition qu'ils soient bien structurés, c'est-à-dire qu'ils offrent une diversité de microhabitats sur un gradient vertical (herbes basses, herbes hautes, broussailles denses, petits ligneux). Leurs fonctions sont multiples : refuges, corridors, alimentation, temporisations thermique et hydrique (Saint Girons & Bradshaw 1989 ; Saint Girons 1996, 1997 ; Guillon *et al.* 2014 ; Lourdaïs *et al.* 2017). Pourtant, d'autres éléments du paysage comme les friches, moins étudiées, représentent des habitats favorables pour les Squamates (Remacle 2018), mais leur évolution naturelle vers un couvert ligneux ombragé ne permet pas leur prise en compte dans la planification conservatoire de ces espèces qui nécessitent des habitats ensoleillés. En effet, le phénomène de déclin de populations de Squamates lié à l'évolution d'une zone ouverte vers un stade arbustif ou arboré est connu par exemple avec les vipères, quand, au début de la déprise, ces dernières s'observent le long des haies bordant l'intérieur et l'extérieur de la parcelle abandonnée (Naulleau 2002 ; Boissinot *et al.* 2015). Puis, au fil du temps, elles sont localisées sur le pourtour des patches broussaillieux qui se développent dans la parcelle devenue friche. Lorsque les arbres dominent, les vipères ne subsistent qu'au sein de petites clairières qui perçoivent quelques rayons de soleil au cours de la journée avant que l'ensemble de la parcelle ne devienne un bosquet entièrement ombragé, entraînant ainsi la disparition de la communauté de Squamate. Ce phénomène se produit en une vingtaine d'années selon la taille et la forme de la parcelle en déprise. Mais avant la formation

des broussailles (étape friche) puis l'apparition des ligneux (étape bosquet), se trouve une étape de développement des plantes herbacées, ce qui s'apparente à une prairie permanente non pâturée. À la différence d'une prairie permanente pâturée, celle non pâturée est gérée par un broyage annuel ou par une fauche estivale (fourrage). Ce type de formation végétale maîtrisée et non ligneuse joue un rôle essentiel pour la biodiversité car elle permet le maintien d'espèces adaptées aux habitats ouverts (Alard *et al.* 2020).

Afin de mettre en évidence les aspects de la fonctionnalité écologique d'une prairie permanente non pâturée sur une communauté de Squamates de l'Ouest de la France, nous avons mis en place un suivi standardisé durant une année. Étant donné que les différentes espèces possèdent des exigences parfois contrastées en termes de besoins en chaleur par exemple, ou pour l'exploitation des ressources trophiques, nous attendons des réponses différentes en ce qui concerne l'utilisation du milieu (haie et prairie permanente) selon les espèces et la période de l'année.

MATÉRIEL & MÉTHODES

SITE D'ÉTUDE

Le site d'étude est constitué d'une prairie permanente non pâturée (PPNP) de 11 000 m² au sein de la commune de Bouvron dans le département de Loire-Atlantique (Fig. 1). Entre 2004 et 2015, plusieurs aménagements en faveur des Squamates et des Amphibiens y ont été réalisés : création de haies bocagères entourant la prairie, ainsi que deux mares de surfaces respectives de 1810 m² et 10 m² (Guiller 2020a, b). Des aménagements en faveur de l'herpétofaune y ont également été installés comme un tas d'ardoise, de branchages, de bûches ainsi que des plaques refuges pour détecter les Squamates (Figs 2, 3). La prairie est broyée mécaniquement durant l'hiver lors d'une journée avec une température proche de zéro afin de limiter l'impact sur la petite faune, le but étant d'éviter le recouvrement du milieu par les ligneux, configuration qui pourrait s'avérer défavorable à la diversité biologique non forestière, notamment pour les Squamates (Fig. 3).

PROTOCOLE DE SUIVI

Deux méthodes de prospection ont été effectuées simultanément : la recherche sous des abris et à vue. La première méthode consiste à soulever un réseau de plaques refuges composé de plaques en fibrociment de 150 cm par 90 cm, ce qui permet de détecter les animaux effectuant la thermorégulation en tigmothermie (captage de la chaleur au contact du substrat). Au total, 24 plaques refuges ont été positionnées sur le site d'étude, dont 14 sur la lisière intérieure de la PPNP, et dix dans la PPNP à une distance de 2 à 26 mètres de la lisière la plus proche (Fig. 2). Nous avons contrôlé les plaques refuges une fois par semaine entre le 10 février et le 15 novembre 2020. La seconde méthode consiste à détecter à vue les Squamates effectuant une thermorégulation en héliothermie (exposition directe au soleil) lors du cheminement standard destiné au contrôle des plaques refuges (Fig. 2).

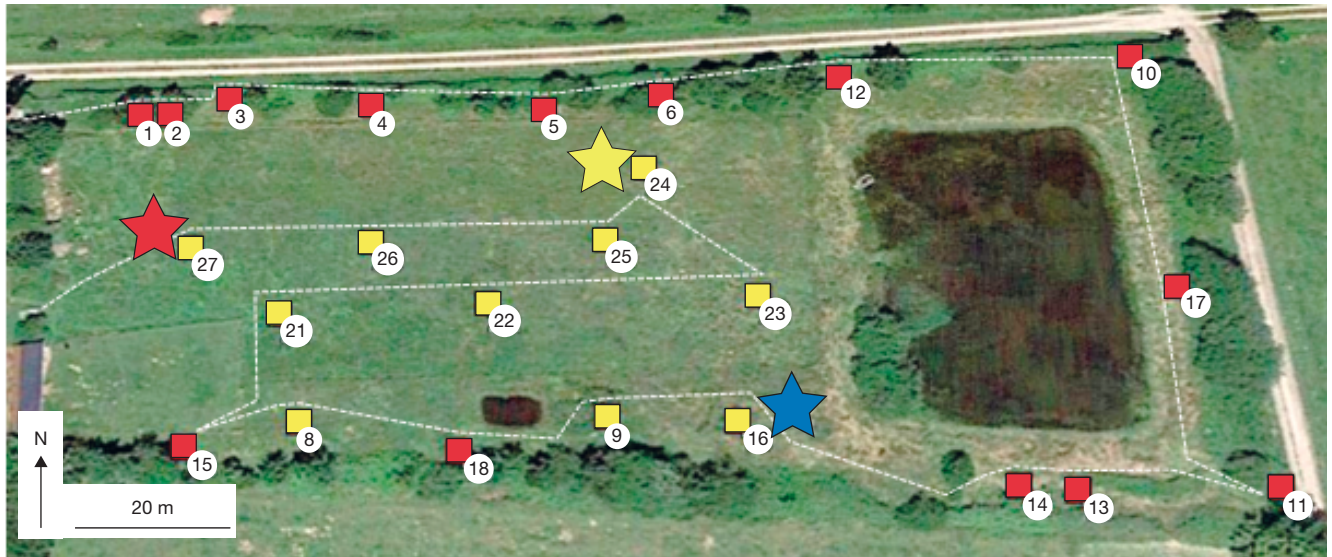


FIG. 2. — Position des 24 plaques refuges dont 14 sont disposées sur la lisière intérieure de la prairie permanente non pâturée (carrés rouges) et 10 dans la prairie (carrés jaunes). Trois micro-habitats sont créés dans la parcelle : un tas de bûche (étoile rouge), un tas de branchage (étoile jaune) et un tas d'ardoise (étoile bleu). Les pointillés blancs matérialisent le cheminement standard effectué à chaque visite.



FIG. 3. — Apparence de la prairie permanente non pâturée au cours de l'année, mettant en évidence sa gestion (broyage mécanique hivernal) et son évolution annuelle (hauteur de la strate herbacée). Au premier plan, un des trois artefacts, un tas de bûches offrant un refuge aux Squamates. **A**, Aperçu de la strate herbacée de la prairie permanente non pâturée (PPNP) d'une hauteur de 10 à 15 cm après un broyage mécanique effectué lors de température proche de 0°C vers la fin du mois de novembre ou durant le mois de décembre ; **B**, aperçu de la strate herbacée de la PPNP d'une hauteur évoluant de 15 à 100 cm entre les mois de mars et de juin. Cette hauteur maximum sera maintenue jusqu'au prochain broyage hivernal.

Pour chaque Squamate observé, nous avons relevé les variables suivantes : espèce, date, heure, géolocalisation par GPS, mode de thermorégulation (tigmothermie ou héliothermie) et classe d'âge (immature ou mature). Cette dernière est déterminée en fonction de la taille de l'individu (Guiller & Legentilhomme 2015 ; Guiller 2016). La géolocalisation des observations dans la PPNP permet ensuite de mesurer précisément la distance de l'observation à la lisière la plus proche via le logiciel Google Earth®.

Tous les individus de Serpents ainsi que quelques individus matures d'Orvets fragiles *Anguis fragilis* Linnaeus, 1758, ont été suivis par capture-marquage-recapture (CMR). Le marquage individuel est réalisé par une ablation partielle d'une à deux écailles ventrales pour les Serpents (Blanchard & Finster 1933) et

par « hot branding » pour les Orvets fragiles (Le Henanff 2011 ; Guiller 2013 ; Nys & Besnard 2017 ; Vergilov & Tzankov 2018). Nous précisons que notre étude bénéficie des dérogations nécessaires pour la manipulation de ces espèces protégées sous le permis n°64/2016.

ANALYSE DES DONNÉES

Nous avons testé si la variation du nombre d'individus matures et immatures dans les différents types de milieux (lisière *vs* prairie) était significative, et si le nombre d'espèces observées en tigmothermie et en héliothermie était significativement différent à l'aide d'une ANOVA. Nous avons vérifié *a posteriori* si les conditions d'application étaient observées sur les

résidus. Dans le cas inverse, nous avons transformé les données d'effectifs en $\log+1$ et avons reconduit l'ANOVA. Nous avons réalisé des tests par paire de Tukey afin de déterminer quelles paires d'espèces avaient des effectifs sous plaques refuges significativement différents. Nous avons également testé si la distance à la lisière et les distances parcourues cumulées différaient entre les espèces à l'aide d'un test non-paramétrique de Kruskal-Wallis. Dans le cas où nous détectons des différences, nous avons ensuite appliqué un test par paire de Wilcoxon pour évaluer quelles espèces différaient entre elles. Enfin, nous avons vérifié si la richesse spécifique variait significativement entre les plaques refuges à l'aide d'un test de Chi2. Ces tests ont été conduits dans le logiciel R 4.1 (R Core Team 2021). Le code et les données sont disponibles sur https://github.com/jpvacher/reptiles_PPNP_bouvron, dernière consultation le 27 juillet 2021.

La sédentarité des espèces sur le site a été estimée à partir des données CMR en calculant le taux de recapture.

Les données de CMR ont également permis d'évaluer les distances entre recaptures successives, ce qui a permis de mesurer le nombre d'individus effectuant des allers-retours entre la haie et la PPNP. Une estimation de la distance cumulée parcourue a été mesurée en effectuant la somme des distances obtenues entre chacune des recaptures pour les individus ayant été vus au moins deux fois.

RÉSULTATS

NATURE DES OBSERVATIONS

ET MODES DE THERMOREGULATION

Cinq espèces de Squamates ont été observées sur le site d'étude : *Anguis fragilis*, *Podarcis muralis* (Laurenti, 1768), *Lacerta bilineata* Daudin, 1802, *Zamenis longissimus* (Laurenti, 1768) et *Natrix helvetica* (Lacépède, 1789). Nous avons enregistré 529 observations au cours de l'année 2020, dont 439 sous des plaques refuges (83 %) et 90 à vue (17 %). Nous avons observé une forte variation du nombre d'occurrences qui oscille entre 16 pour *L. bilineata*; 32 pour *N. helvetica*; 49 pour *Z. longissimus*; 50 pour *P. muralis* et 382 pour *A. fragilis* (Fig. 4A).

Au moins un Squamate a été observé sous l'une des 24 plaques refuges au cours de l'année (Tableau 1 ; Fig. 4B). Il existe une variation significative dans le nombre d'occurrences par plaque refuge (ANOVA = 23,03, $p < 0,001$), mais la variation de la richesse spécifique entre les plaques refuges n'est pas significative (Chi-squared = 19,25, $p = 0,68$).

Anguis fragilis, *Natrix helvetica* et *Zamenis longissimus* ont une forte tendance à la tigmothermie puisque respectivement 99,74 %, 93,75 % et 91,84 % des observations de ces espèces proviennent de détections sous des plaques refuges (Tableau 2). En revanche, *Podarcis muralis* et *Lacerta bilineata* sont beaucoup plus héliothermes car presque 40 % des occurrences notées se font lors de phases d'héliothermie, même s'ils utilisent très fréquemment les plaques refuges (Tableau 2).

Le nombre d'observations d'individus en tigmothermie est significativement plus important que celui d'individus en héliothermie (ANOVA = 9,91, $p = 0,01$).

RÉPARTITION TEMPORELLE, SPATIALE

ET SELON LA CLASSE D'ÂGE DES ESPÈCES SUR LE SITE D'ÉTUDE

Répartition temporelle

Chez *Anguis fragilis*, *Podarcis muralis* et *Lacerta bilineata*, les premières observations sont toujours survenues sur les lisières à la sortie de l'hibernation. L'amplitude entre les premières observations sur les lisières et celles de la PPNP peut s'échelonner sur plusieurs semaines. En effet, ce décalage peut aller de quatre, cinq et 13 semaines respectivement pour *L. bilineata*, *A. fragilis* et *P. muralis* (Fig. 5).

Pour les Serpents, les premières occurrences sur les lisières puis dans la PPNP concernent uniquement *Natrix helvetica*. En effet, cette espèce a d'abord été observée sur les lisières, mais avec seulement deux observations, puis trois semaines plus tard dans la PPNP. Chez *Zamenis longissimus*, les premières occurrences ont eu lieu simultanément sur les lisières et dans la PPNP (Fig. 6).

Répartition spatiale (lisière vs PPNP)

et distance de l'observation à la lisière

Sur les 529 observations réalisées en 2020, 80 % ($n = 421$) proviennent des lisières (Tableau 3) et si l'on ne considère que les données issues des observations réalisées sous les plaques refuges ($n = 439$) et qu'on les rapporte au ratio du nombre de plaques refuges disposées dans les deux milieux (14 vs 10 respectivement pour les lisières et la PPNP), alors 77 % des observations sont réalisées dans les lisières.

L'analyse de la variable distance à la lisière la plus proche révèle deux groupes dont la différence n'est pas statistiquement significative (Fig. 4C). L'un est composé de *Lacerta bilineata* et de *Podarcis muralis* qui s'éloignent peu des lisières, avec une amplitude respective 3 à 9,61 mètres et 2 à 16 mètres. Aucune observation de *P. muralis* et *L. bilineata* n'a été effectuée sous les plaques refuges de la PPNP. L'autre groupe peut s'affranchir davantage de la lisière et s'aventure jusqu'à 25,5, 26,5 et 27 mètres respectivement pour *Natrix helvetica*, *Anguis fragilis* et *Zamenis longissimus*. Les valeurs moyennes de cette variable confirment ce classement avec une distance à la lisière de $6,73 \pm 3,13$ mètres pour *L. bilineata*; $7,37 \pm 4,83$ mètres pour *P. muralis*; $11,77 \pm 7,99$ mètres pour *A. fragilis*; $13,22 \pm 7,42$ mètres pour *N. helvetica* et $14,51 \pm 7,96$ mètres pour *Z. longissimus*.

Répartition par classe d'âge : mature vs immature

Le nombre d'observations dans la PPNP est significativement plus important pour les individus matures que pour les individus immatures (ANOVA = 5,11, $p = 0,5$), alors que le nombre d'observations dans les lisières ne diffère pas significativement entre les deux classes d'âge (ANOVA = 0,02, $p = 0,87$) (Tableau 3 ; Fig. 4D). Cependant, les observations effectuées sur les lisières ont tendance à être plus élevées pour les immatures chez *Anguis fragilis*, *Natrix helvetica* et *Zamenis longissimus*, alors que les observations d'immatures chez *Podarcis muralis* et *Lacerta bilineata* sont minoritaires à la fois sur les lisières et dans la PPNP (Tableau 3).

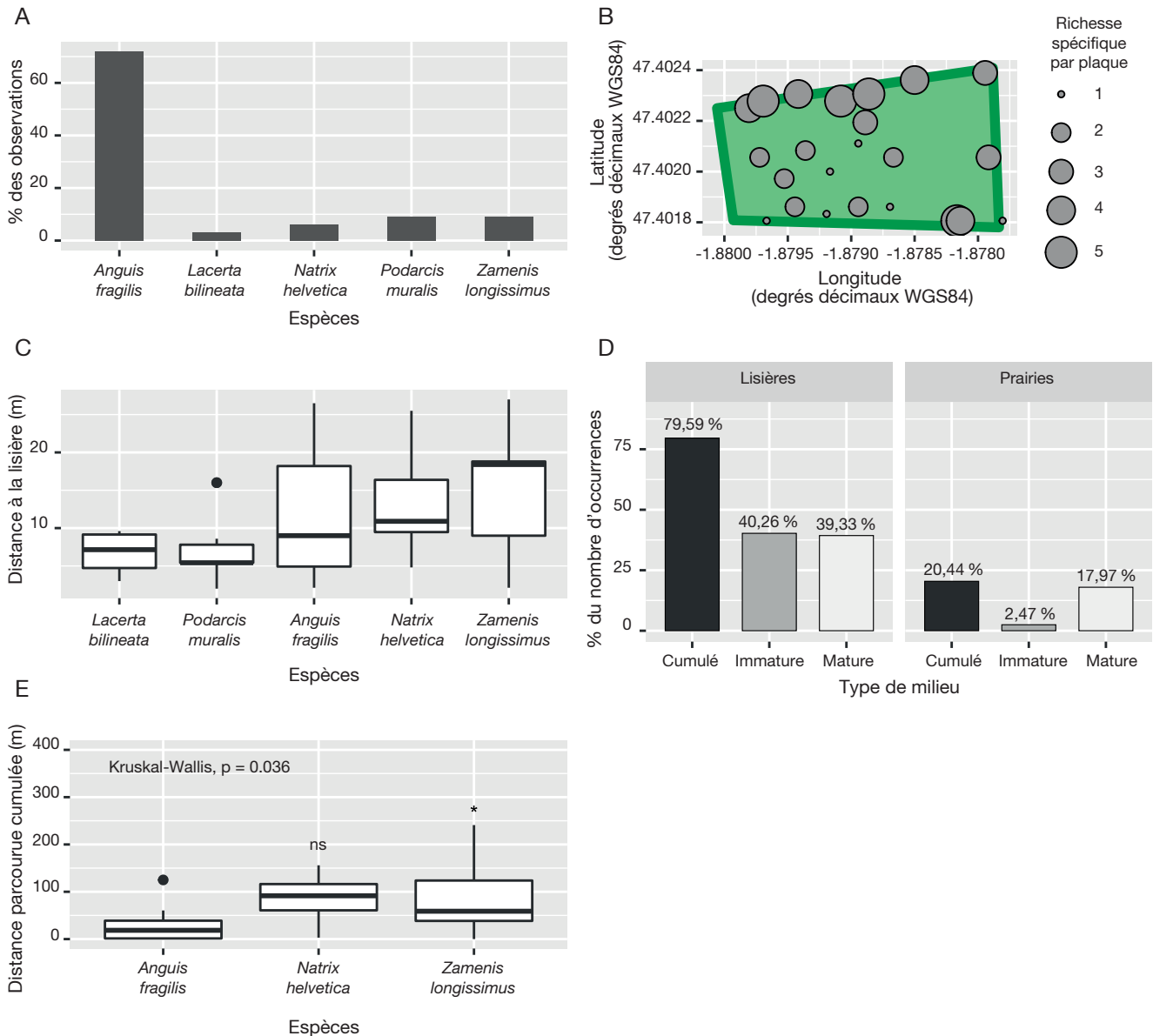


FIG. 4. — **A**, Pourcentage d'observations réalisées au cours de l'année 2020 sur le site d'étude pour les cinq espèces étudiées ($n = 16$ pour *Lacerta bilineata* Daudin, 1802; 32 pour *Natrix helvetica* (Lacépède, 1789); 49 pour *Zamenis longissimus* (Laurenti, 1768); 50 pour *Podarcis muralis* (Laurenti, 1768); 382 pour *Anguis fragilis* Linnaeus, 1758); **B**, richesse spécifique par plaque refuge obtenue à partir des occurrences en tigmothermie au cours de l'année 2020; **C**, distance moyenne à la lisière pour chaque espèce du site d'étude; **D**, proportion et répartition spatiale (lisière vs prairie permanente non pâturée) des occurrences selon l'âge (matures et immatures) pour les cinq espèces de Squamates du site d'étude; **E**, cumul des distances parcourues pour les trois espèces suivies par CMR.

DONNÉES ISSUES DE LA CMR

Recapture

Le taux de recapture d'*Anguis fragilis* est de 45,5 %, soit 10 individus retrouvés sur 22 marqués. Celui de *Zamenis longissimus* est de 64 %, soit 16 individus retrouvés sur 25 marqués et celui de *Natrix helvetica* est de 16 %, soit quatre individus retrouvés sur 25 marqués.

Déplacements :

Les suivis par CMR ont permis d'obtenir des histoires de vie partielle à partir d'animaux identifiés individuellement puis revus plus ou moins régulièrement. Ainsi, les trois espèces bénéficiant de ce protocole de suivi réalisent des allers-retours

entre les lisières et la PPNP (Fig. 7). En effet, trois *Zamenis longissimus*, une *Natrix helvetica* et un *Anguis fragilis* ont effectué au moins un aller-retour dans le sens lisière-PPNP-lisière. Ces suivis laissent supposer que seules les grandes couleuvres traversent la PPNP dans toute sa largeur.

L'estimation des distances parcourues montre une différence significative entre *Anguis fragilis* et *Zamenis longissimus* ($p = 0,04$), mais pas de différence significative entre *A. fragilis* et *Natrix helvetica* ni entre *N. helvetica* et *Z. longissimus* (Fig. 4E) :

— la moyenne des distances cumulées pour *N. helvetica* est de $85,5 \pm 63,54$ mètres pour une amplitude de 3 à 156 mètres selon les individus;

TABLEAU 1. — Répartition des observations effectuées en tigmothermie au cours de l'année 2020 selon l'espèce et la plaque refuge. Les lignes blanches correspondent aux plaques refuges situées le long des lisières et les lignes grisées aux plaques refuges situées dans la prairie permanente non pâturée. Abréviations : **PL**, plaque refuge positionnée sur les lisières ; **PP**, plaque refuge positionnée dans la prairie.

N° de la plaque refuge	Nombre d'observations sous les plaques refuges					Richesse spécifique par plaque refuge
	<i>Podarcis muralis</i> (Laurenti, 1768)	<i>Lacerta bilineata</i> Daudin, 1802	<i>Anguis fragilis</i> Linnaeus, 1758	<i>Natrix helvetica</i> (Lacépède, 1789)	<i>Zamenis longissimus</i> (Laurenti, 1768)	
1	0	0	2	0	0	1
2	2	2	17	0	2	4
3	2	1	29	1	3	5
4	1	1	19	0	2	4
5	7	3	15	3	3	5
6	5	1	75	6	3	5
8	0	0	8	0	1	2
9	0	0	4	0	2	2
10	0	0	4	2	6	3
11	0	0	3	0	0	1
12	1	0	7	1	2	4
13	8	1	58	6	2	5
14	6	0	25	6	1	4
15	0	0	1	0	0	1
16	0	0	18	0	0	1
17	0	0	9	1	6	3
18	0	0	2	0	0	1
21	0	0	2	0	3	2
22	0	0	0	0	3	1
23	0	0	10	0	1	2
24	0	0	5	2	2	3
25	0	0	3	0	0	1
26	0	0	1	0	1	2
27	0	0	9	1	0	2
Total PL	32	9	266	26	30	—
Total PP	0	0	60	3	13	—
Total PL+PP	32	9	326	29	43	—

TABLEAU 2. — Nature des observations (héliothermie vs tigmothermie) réalisées au cours de l'année 2020 sur le site d'étude parmi les cinq espèces de Squamates observés.

	Observation en héliothermie		Observation en tigmothermie	
	%	N	%	N
<i>Podarcis muralis</i> (Laurenti, 1768)	36,00	18	64,00	32
<i>Lacerta bilineata</i> Daudin, 1802	37,50	6	62,50	10
<i>Anguis fragilis</i> Linnaeus, 1758	0,26	1	99,74	381
<i>Natrix helvetica</i> (Lacépède, 1789)	6,25	2	93,75	30
<i>Zamenis longissimus</i> (Laurenti, 1768)	8,16	4	91,84	45
Total	5,86	31	94,14	498

- celle de *Z. longissimus* est de $83,98 \pm 68,19$ mètres pour une amplitude de 0 à 241 mètres selon les individus ;
- celle de *A. fragilis* est de $30,13 \pm 38,94$ mètres pour une amplitude de 0 à 125 mètres selon les individus.

DISCUSSION

Cette étude montre l'intérêt de l'habitat de prairie pour plusieurs espèces de Squamates. En effet, les trois espèces pratiquant la thermorégulation par tigmothermie, *Anguis fragilis*, *Zamenis longissimus* et dans une moindre mesure *Natrix helvetica*, s'éloignent des lisières au cours du printemps et se

trouvent régulièrement dans la prairie jusqu'à l'automne, à la différence des espèces héliophiles, *Podarcis muralis* et *Lacerta bilineata*, qui s'éloignent peu des lisières et ce tout au long de l'année. Il est probable qu'il existe un biais lié à l'attraction des plaques refuges disposées dans la prairie, et que l'on observe un éventuel comportement de déplacement lié à la recherche d'abris qui chauffent plus rapidement en contexte ouvert (Retamal Diaz & Blouin-Demers 2017). Cependant, nous pensons que ce biais est réduit car l'étude a été menée sur une saison seulement, et les serpents ne connaissaient pas l'emplacement des plaques refuges au préalable. Leur colonisation résulte certainement d'un comportement exploratoire de l'habitat de prairie. Une analyse comparative serait nécessaire

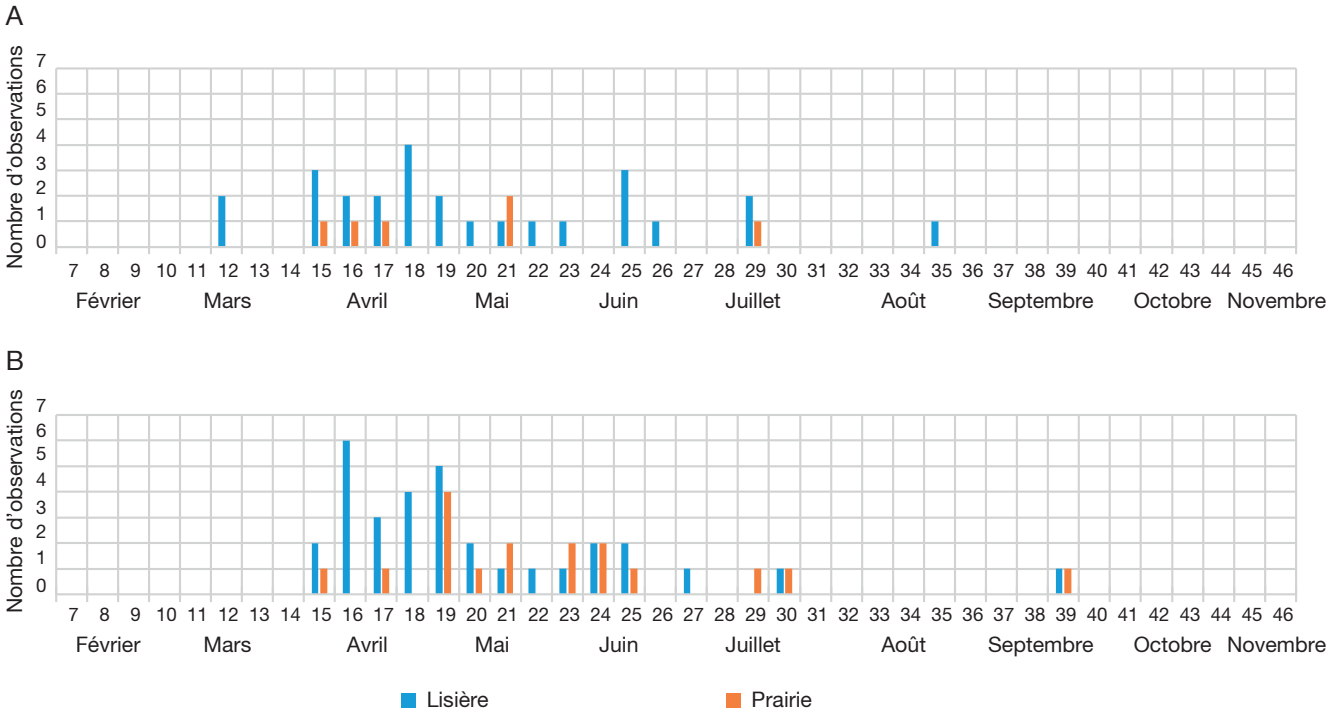


FIG. 6. — Phénologie et localisation spatiale (lisière vs prairie permanente non pâturée) des observations des deux espèces de Serpents au cours de l'année 2020 au sein du site d'étude : **A**, *Natrix helvetica* (Lacépède, 1789); **B**, *Zamenis longissimus* (Laurenti, 1768). Les numéros en abscisse correspondent aux numéros de la semaine calendaire et ceux en ordonnée aux nombres d'observations.

TAB. 3. — Proportion et répartition spatiale (lisière vs prairie permanente non pâturée) des observations réalisées selon les statuts (matures et d'immatures) parmi les cinq espèces de Squamates du site d'étude. Les chiffres en gras correspondent aux valeurs les plus élevées selon la localisation et le statut des observations.

	Lisière			Prairie		
	Mature	Immature	Total	Mature	Immature	Total
<i>Podarcis muralis</i> (Laurenti, 1768)	62 % (25)	38 % (15)	80 % (40)	70 % (7)	30 % (3)	20 % (10)
<i>Lacerta bilineata</i> Daudin, 1802	75 % (9)	25 % (3)	75 % (12)	100 % (4)	0 % (0)	25 % (4)
<i>Anguis fragilis</i> Linnaeus, 1758	48 % (150)	52 % (161)	81 % (311)	94 % (67)	6 % (4)	19 % (71)
<i>Natrix helvetica</i> (Lacépède, 1789)	35 % (9)	65 % (17)	81 % (26)	67 % (4)	33 % (2)	19 % (6)
<i>Zamenis longissimus</i> (Laurenti, 1768)	47 % (15)	53 % (17)	65 % (32)	76 % (13)	24 % (4)	35 % (17)
Total espèces	49,41 % (208)	50,59 % (213)	80 % (421)	87,96 % (95)	12,04 % (13)	20 % (108)

homogène (herbe verte, milieu ouvert au vent, exposition aux prédateurs aériens, etc.) (Fig. 2). En revanche, pour les trois autres espèces (*A. fragilis*, *Z. longissimus* et *N. helvetica*), la strate herbacée de la PPNP suffit pour se dissimuler afin de se déplacer et chasser. Leurs besoins thermiques moins importants pour être actifs peuvent également expliquer ce comportement (Lelièvre 2010; Galán & Salvador 2015). C'est pour ces raisons que les trois espèces les plus discrètes (i.e., pratiquant la tigmothémie) peuvent s'affranchir plus facilement des lisières broussailleuses car elles ont moins besoin de s'exposer directement au soleil, et bénéficient ainsi des ressources que procure la PPNP.

Au sujet des déplacements observés d'*Anguis fragilis*, il est probable que l'absence d'observation de la traversée complète de la prairie par cette espèce soit due à un taux de capture insuffisant. En effet, même si le taux de recapture est élevé (45,5 %) pour cette espèce, seulement 22 individus ont été identifiés individuellement, ceci représente un faible échantillon. Bien que la distance à la lisière la plus élevée observée pour cette espèce soit de 26 m, le point le plus éloigné de la lisière au sein de la PPNP se trouve à 27 m, ce qui laisse penser que des distances plus importantes que celles mesurées sont possibles. Quant aux deux espèces de couleuvres, les résultats de la CMR suggèrent soit une plus grande séden-

tarité, soit un domaine vital plus petit, soit une détection plus aisée chez *Zamenis longissimus*. En effet, le taux élevé de recapture enregistré chez cette dernière (64 % *vs* 16 % respectivement chez *Z. longissimus* et *Natrix helvetica*) pour une mobilité équivalente entre ces deux couleuvres (moyenne de 83,98 mètres *vs* 85,5 mètres respectivement chez *Z. longissimus* et *N. helvetica*) suggère que *Z. longissimus* se déplacerait autant que *N. helvetica* mais sur une surface plus restreinte. Malheureusement, les données obtenues sur une seule année restent insuffisantes pour permettre une analyse plus précise, seule une étude plus approfondie utilisant la radio-télémetrie permettrait d'éclaircir ce trait comportemental.

La chronologie et la localisation des observations permettent de constater une différence entre les données obtenues sur les lisières et celles de la PPNP. De façon générale, on observe que l'activité annuelle des Squamates démarre en premier lieu en lisière puis en PPNP, avec un décalage de quatre à 13 semaines selon les espèces. Ensuite, les Squamates effectuent en une succession d'allers-retours entre la PPNP et ses lisières durant la saison d'activité (Fig. 7), ce qui suggère que la PPNP est un habitat exploité durant plusieurs mois lors de la saison active et que la pause hivernale a lieu dans les haies (e.g., dans les galeries de micromammifères, au sein de la couche de terre végétale isolée sous les broussailles) (Grillet *et al.* 2015). Néanmoins, ce scénario n'a pas été observé chez *Zamenis longissimus*. En effet, cette espèce à émergence tardive (Guiller *et al.* 2014) n'est pas découverte avant la première quinzaine du mois d'avril et semblerait être la seule espèce à se déplacer vers la PPNP dès son émergence (Fig. 6). Cependant, des observations supplémentaires sur plusieurs années sont nécessaires afin de confirmer cette hypothèse.

Les espèces héliophiles restent dépendantes des lisières durant toute la saison d'activité alors que les espèces pratiquant la tigmothermie s'aventurent dans la PPNP dès la fin du mois de mars malgré la faible hauteur de la strate herbacée. En Belgique, la conversion de prairies fauchées tardivement en prairies pâturées dès le début du printemps est corrélée au déclin de l'effectif de la Vipère péliade *Vipera berus* (Linnaeus, 1758) (Graitson 2008), ce qui suggère qu'une hauteur minimum du couvert herbacé est probablement indispensable pour maintenir les Squamates dans ces milieux ouverts.

Au sein des cinq espèces rencontrées, la majorité des observations effectuées dans la PPNP concerne principalement des adultes (entre 67 % et 100 % selon l'espèce; Fig. 4D; Tableau 3). Ceci s'explique certainement par un domaine vital plus vaste en lien avec la reproduction (recherche de partenaires pour les mâles et la recherche d'un site d'oviposition pour les femelles), qui les poussent à exploiter ou traverser les zones plus ouvertes. Mis à part *Anguis fragilis*, toutes les espèces de Squamates du site d'étude ont une reproduction ovipare et la ponte réalisée en début d'été s'effectue certainement en lisière de haie. Ainsi, les jeunes sont présents dès l'éclosion dans les haies et l'instinct de philopatrie des premiers mois renforce probablement l'absence de jeunes dans la PPNP. La recherche de nourriture peut aussi être une des clés pour comprendre ce schéma de dispersion. C'est notamment le cas de *Zamenis longissimus* chez qui les jeunes se nourrissent fréquemment de *Podarcis muralis* (Guiller & Legentilhomme 2019), espèce qui

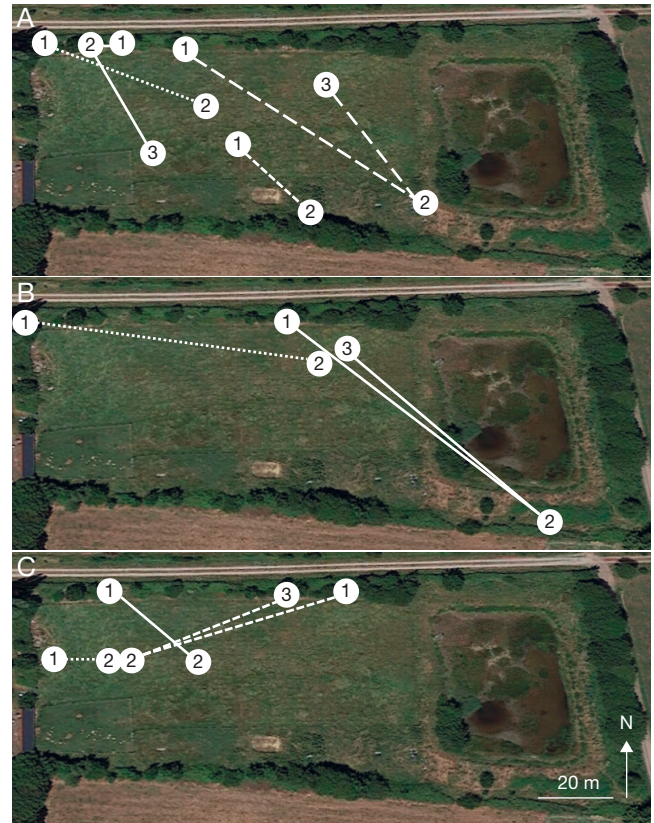


Fig. 7. — Quelques exemples de déplacement simplifiés pour trois espèces de Squamates suivies par Capture-Marquage-Recapture (CMR) d'après leurs positions chronologiques de capture durant l'année 2020 au sein du site d'étude. **A**, *Zamenis longissimus* (Laurenti, 1768), tiret plein : ZL34 femelle; tiret court : ZL2_14 mâle; tiret moyen : ZL2_18 femelle; tiret long : ZL2_19 mâle; **B**, *Natrix helvetica* (Lacépède, 1789), tiret plein : NH23 femelle; tiret court : NH3_10 mâle; **C**, *Anguis fragilis* Linnaeus, 1758, tiret plein : AF12 mâle; tiret court : AF9 mâle et AF2018/5 femelle (même déplacement); tiret moyen : AF17 femelle.

se trouve principalement en lisière, alors que les adultes ont accès aux micromammifères qui sont abondants dans la PPNP.

Les trois causes principales de menace des Squamates identifiées dans la commune sont la dégradation des lisières de haie, la diminution du linéaire de haie ainsi que le boisement des milieux ouverts (Guiller *et al.* 2022). D'ailleurs, *Vipera berus* était autrefois observée sur les lisières de la PPNP puis en a disparu en 2012 (Guiller 2020a). Dans ce secteur, un grand nombre de prairies permanentes ont été converties en cultures ou ont été détruites au profit de zones artisanales, commerciales, routes et pavillons, ce qui a certainement contribué à sa disparition. Il est certain que *V. berus* est une espèce de lisière, que l'on rencontre le long de haies ou de broussailles en milieu semi-ouvert de type friche. Mais à la fin du printemps, elle peut s'aventurer dans les prairies à une certaine distance de la lisière de la haie (Saint Girons 1952; Naulleau 2002) à l'image des espèces héliothermes comme *Podarcis muralis* et *Lacerta bilineata*. Ainsi, bien que la PPNP et ses lisières soient encore favorables à cette espèce, il est probable que cette population, qui se trouve en limite d'aire de répartition et dont les effectifs devaient être faibles, ait été précipitée à l'extinction locale par la destruction des habitats alentour.

La notion de l'exclusivité des haies pour le maintien durable des Squamates en milieu bocager semble être une vision trop simpliste (Saint Girons 1975 ; Meek 2013). En effet, bien que la présente étude corrobore l'intérêt des haies pour sa fonction d'habitat principal (site de ponte, zone de chasse et d'hibernation), elle montre aussi que les prairies permanentes non pâturées jouent un rôle important pour les Squamates pratiquant la tigmothermie (*Anguis fragilis*, *Zamenis longissimus*, *Natrix helvetica*) à condition qu'elles y trouvent des structures adéquates pour ce mode de thermorégulation. L'importance de ce milieu surfacique ouvert ne doit pas non plus être sous-estimée pour les espèces de Squamates héliophiles (*Podarcis muralis*, *Lacerta bilineata* et certainement *Vipera berus*), car les premiers mètres de prairie bordant les lisières sont exploités notamment pour des raisons trophiques, thermiques et hydriques (Guillon *et al.* 2014). Ceci pourrait expliquer pourquoi les haies bordant des parcelles cultivées abritent peu d'espèces malgré une structure favorable aux Squamates (Guiller & Legentilhomme 2006 ; Kaplita 2020). Les fauches de fourrage en début d'été doivent aussi avoir un impact négatif sur les Squamates, notamment dans les parcelles entourées de haies non dégradées dont la richesse spécifique est plus importante (Boissinot *et al.* 2013). Une solution pour diminuer le risque de tuer des Squamates lors de la fauche du juin serait de commencer cette dernière depuis le centre de la parcelle vers l'extérieur, permettant aux individus les plus proches de la haie de s'y réfugier. Actuellement, on commence à mesurer l'impact sur la biodiversité des mutations paysagères engendrées dans le bocage par les remembrements du siècle dernier à nos jours (Tourneur & Marchandau 1996 ; Boissinot *et al.* 2015). Ces mutations ont entraîné en France une simplification du parcellaire, avec 45 000 km/an de haies arrachées entre les années 1960 à 1980. Bien que le rythme semble s'être ralenti ces dernières décennies, il se poursuit encore de nos jours (Pointereau 2002). Toujours pour la France, s'ajoute la perte de 4,4 millions d'hectares de prairies permanentes entre 1975 et 1995 (Boissinot 2009), ce qui représente presque 7 % de la surface du pays. La combinaison de cinq dégradations majeures et simultanées, c'est-à-dire, la disparition des haies, la dégradation des haies restantes (Guiller & Legentilhomme 2006 ; Guiller *et al.* 2022), la fermeture du milieu (enfrichement, sylviculture), la diminution drastique des prairies permanentes et l'urbanisation, aboutissent à un niveau de menace très préoccupant pour la plupart des espèces de Squamates du bocage du quart nord-ouest de la France (Marchadour *et al.* 2020). Cette étude montre que la conservation des prairies non pâturées est un élément de gestion important à prendre en compte pour la préservation de ces espèces.

Remerciements

G. Guiller remercie son épouse Linda et ses enfants Tia et Ilann pour leur participation régulière au contrôle des plaques refuges, notamment pendant le confinement des mois de mars à mai 2020 lié à la pandémie du Covid 19.

Nous remercions les relecteurs pour leurs remarques constructives qui ont permis l'amélioration du manuscrit initial (Éric Graiston, Jean Lescure et Marc Cheylan).

RÉFÉRENCES

- ALARD D., ARRANZ J. M., BENOT M. L., BRETAGNOLLE V., CLAUSE J., CORCKET E., KERNÉIS É., LOURDAIS O., MORIN S. & PIGNIER N. 2020. — Évaluation régionale des connaissances sur les services rendus par la biodiversité au fonctionnement des socio-écosystèmes des paysages herbagers (prairies permanentes et bocages), in BRETAGNOLLE V. (éd.), *ECOBIOSE : le rôle de la biodiversité dans les socio-écosystèmes de Nouvelle-Aquitaine*. CNRS, Chizé & Bordeaux: 208-243.
- BLANCHARD F. N. & FINSTER E. B. 1933. — A method of marking living snakes for future recognition, with a discussion of some problems and results. *Ecology* 14: 334-347.
- BOISSINOT A. 2009. — *Influence de la structure du biotope de reproduction et de l'agencement du paysage sur le peuplement d'amphibiens d'une région bocagère de l'ouest de la France*. Diplôme de l'École Pratique des Hautes Études, Laboratoire de Biogéographie et d'Écologie des Vertébrés (EPHE/CEFE), Montpellier, 192 p. + 11 annexes.
- BOISSINOT A., GRILLET P., MORIN-PINAUD S., BESNARD A. & LOURDAIS O. 2013. — Influence de la structure du bocage sur les amphibiens et les reptiles, Une approche multi-échelle. *Faune sauvage* 301 (4): 41-48.
- BOISSINOT A., GUILLER G., LEGENTILHOMME J., GRILLET P. & LOURDAIS O. 2015. — Déclin alarmant des Reptiles dans les bocages de l'ouest de la France. *Le Courrier de la Nature* 289: 35-41.
- GALÁN P. & SALVADOR A. 2015. — Lución – *Anguis fragilis*, in SALVADOR A. & MARCO A. (éds.), *Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles*. Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid: 1-17. <http://www.vertebradosibericos.org/reptiles/angfra.html>, dernière consultation le 13 septembre 2021
- GRILLET P., THIENPONT S., NAULLEAU G., DORE F., BOISSINOT A., VERICEL E., CHEYLAN M. & LOURDAIS O. 2015. — Les reptiles en hiver : que font-ils ? Où vont ils ? *La Cistude* 122/123: 20-23.
- GUILLER G. 2013. — Protocole et fiabilité d'une technique de marquage permanent sur l'Orvet fragile (*Anguis fragilis* Linnaeus 1758). *Bulletin de la Société des Sciences naturelles de l'Ouest de la France* 35 (3): 151-158.
- GUILLER G. 2016. — Taille, âge à maturité sexuelle et croissance chez *Anguis fragilis* Linnaeus, 1758 (Reptilia; Anguillidae) en France. *Bulletin de la Société herpétologique de France* 158: 23-34
- GUILLER G. 2020a. — Retour positif sur des aménagements favorables aux reptiles dans le bocage de l'Ouest de la France. *Bulletin de la Société herpétologique de France* 176: 39-60.
- GUILLER G. 2020b. — Retour positif sur des aménagements favorables pour les amphibiens dans le bocage de l'Ouest de la France. *Bulletin de la Société des Sciences naturelles de l'Ouest de la France* 42 (1-2): 1-14.
- GUILLER G. & LEGENTILHOMME J. 2006. — Impact des pratiques agricoles sur une population de *Vipera berus* (Linnaeus, 1758) (Ophidia, Viperidae) en Loire-Atlantique. *Bulletin de la Société des Sciences naturelles de l'Ouest de la France* 28 (2): 73-82.
- GUILLER G. & LEGENTILHOMME J. 2015. — Classification de classes d'âge (nouveau-né, immature, mature) en fonction de la taille chez six espèces d'ophidiens du département de la Loire-Atlantique. *Bulletin de la Société des Sciences naturelles de l'Ouest de la France* 37 (3): 135-142.
- GUILLER G. & LEGENTILHOMME J. 2019. — Phénologie et tendance alimentaire d'une communauté de Serpents d'un paysage bocager du nord-ouest de la France. *Bulletin de la Société herpétologique de France* 170: 17-36.

- GUILLER G., LEGENTILHOMME J. & LOURDAIS O. 2014. — Phénologie d'activité d'une communauté de Squamates au nord de la Loire-Atlantique. *Bulletin de la Société herpétologique de France* 150: 25-39.
- GUILLER G., LEGENTILHOMME J., BOISSINOT A., BLOUIN-DEMERS G., BARBRAUD C. & LOURDAIS O. 2022. — Response of farmland reptiles to agricultural intensification: collapse of the common adder *Vipera berus* and of the western green lizard *Lacerta bilineata* in a hedgerow landscape. *Animal Conservation*. <https://doi.org/10.1111/acv.12790>
- GUILLON M., GUILLER G., DENARDO D. F. & LOURDAIS O. 2014. — Microclimate preferences correlate with contrasted evaporative water loss in parapatric vipers at their contact zone. *Canadian Journal of Zoology* 92: 81-86.
- GRAITSON E. 2008. — Eco-éthologie d'une population de Vipères péliades (*Vipera b. berus* L.) dans une région de bocage du sud-ouest de la Belgique. *Bulletin de la Société herpétologique de France* 128: 3-19.
- KAPLITA N. 2020. — *Importance des espaces en libre évolution pour la Biodiversité: étude des Squamates au Parc naturel régional de Brière*. Master 2 Patrimoine naturel et Biodiversité, Université de Rennes, 39 p.
- LE HENANFF M. 2011. — *Stratégie reproductrice d'une espèce de Léopard à pontes multiples (Podarcis muralis) dans un environnement contraignant*. Thèse de doctorat, université de Poitiers, 210 p.
- LELIEVRE H. 2010. — *Stratégies de thermorégulation chez deux colubridés sympatriques: la Couleuvre verte et jaune Hierophis viridiflavus et la Couleuvre d'esculape Zamenis longissimus, une approche intégrée de la physiologie à la démographie*. Thèse de doctorat, Université de Poitiers, 228 p.
- LOURDAIS O., DUPOUE A., GUILLON M., GUILLER G., MICHAUD B. & DENARDO D. F. 2017. — Hydric "costs" of reproduction: pregnancy increases evaporative water loss in the snake *Vipera aspis*. *Physiological and Biochemical Zoology* 90 (6): 663-672. <https://doi.org/10.1086/694848>
- MEEK R. 2013. — Post hibernation movements in an aspic viper, *Vipera aspis*. *Herpetological Bulletin* 125: 22-24.
- MARCHADOUR B., ANGOT D., BATARD R., BESLOT E., BONHOMME M., EVRARD P., GUILLER G., LECUREUR F., MARTIN C., MONTFORT D., PERRIN M., RICORDEL M., SINEAU M., TEXIER A. & VARENNE F. 2020. — *Liste rouge des amphibiens et reptiles continentaux des Pays de la Loire et responsabilité régionale*. Coordination régionale LPO Pays de la Loire, Angers, 20 p.
- NAULLEAU G. 2002. — *Bocage et dynamique des populations de Reptiles*. Journées d'Études européennes sur les Bocages – 17 et 17 Octobre 2002, ONCFS, Cerizay, 29-36.
- NYS S. & BESNARD A. 2017. — Les méthodes d'échantillonnage et de suivi de l'Herpétofaune. *Bulletin de la Société herpétologique de France* 164: 55-86.
- POINTEREAU P. 2002. — Les haies, évolution du linéaire en France depuis 40 ans. *Le Courrier de l'Environnement* 46: 69-73.
- R CORE TEAM 2021 — *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>.
- REMACLE A. 2018. — Premiers résultats d'une opération de sauvegarde d'une population ferroviaire de Léopard des souches, *Lacerta agilis*, en Wallonie (Belgique). *Natura Mosana* 71 (1-2): 21-45.
- RETAMAL DIAZ F. & BLOUIN-DEMERS G. 2017. — Northern snakes appear much more abundant in old fields than in forests. *Canadian Field-Naturalist* 131 (3): 228-234. <https://doi.org/10.22621/cfn.v131i3.1823>
- SAINT GIRONS H. 1952. — Écologie et éthologie des Vipères de France. *Annales des Sciences naturelles Zoologie Paris* 14: 263-343.
- SAINT GIRONS H. 1975. — Coexistence de *Vipera aspis* et de *Vipera berus* en Loire-Atlantique: un problème de compétition interspécifique. *La Terre et la Vie* 29 (4): 590-613.
- SAINT GIRONS H. 1996. — Structure et évolution d'une petite population de *Vipera aspis* (L.) dans une région de bocage de l'ouest de la France. *La Terre et la Vie* 51: 223-241
- SAINT GIRONS H. 1997. — Utilisation de l'espace vital par *Vipera aspis* (Reptilia, Viperidae) dans une région de bocage de l'ouest de la France. *Bulletin de la Société herpétologique de France* 84: 5-14.
- SAINT GIRONS H. & BRADSHAW S. D. 1989. — Sédentarité, déplacements et répartition des individus dans une population de *Lacerta viridis* (Laurenti, 1768) (Lacertilia, Lacertidae). *Bijdragen tot de Dierkunde* 59: 63-70.
- TOURNEUR J. C. & MARCHANDEAU S. 1996. — Milieux bocager et biodiversité. Les vertébrés typiques du grand-ouest. Enjeux de conservation de cet agro-écosystème. Première partie: faune et bocage. *Bulletin mensuel Office national de la Chasse* 207: 22-33.
- VERGILOV V. & TZANKOV N. 2018. — Contribution to the individual marking techniques for small lizards: heat branding on *Ablepharus kitaibelii* (Bibron & Bory de Saint-Vincent, 1833). *North-western Journal of Zoology* 14 (2): 270-273.

Soumis le 13 septembre 2021 ;
 accepté le 8 novembre 2021 ;
 publié le 22 juin 2022.