



**HAL**  
open science

## Allocation des ressources et effort de reproduction: le cas des lézards

Thierry Pilorge, Robert Barbault

► **To cite this version:**

Thierry Pilorge, Robert Barbault. Allocation des ressources et effort de reproduction: le cas des lézards. *Revue d'Écologie*, 1984, 39 (4), pp.459-476. hal-03529264

**HAL Id: hal-03529264**

**<https://hal.science/hal-03529264>**

Submitted on 17 Jan 2022

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

ALLOCATION DES RESSOURCES  
ET EFFORT DE REPRODUCTION :  
LE CAS DES LEZARDS

Thierry PILORGE et Robert BARBAULT  
*Laboratoire de Zoologie de l'École Normale Supérieure  
et L.A. 258 du C.N.R.S. \**

En 1966, Williams rappelait de manière tout à fait pertinente que Fisher (1930) fut le premier à souligner l'intérêt d'aborder les stratégies démographiques d'un point de vue énergétique, comme la résultante du partage optimal des ressources entre les différents besoins de l'organisme, schématiquement : de croissance, d'entretien, de défense et de reproduction (Fig. 1).

Si l'on admet que tout organisme ne dispose, pour survivre, croître, et se multiplier, que d'une quantité d'énergie limitée, on conçoit que la sélection

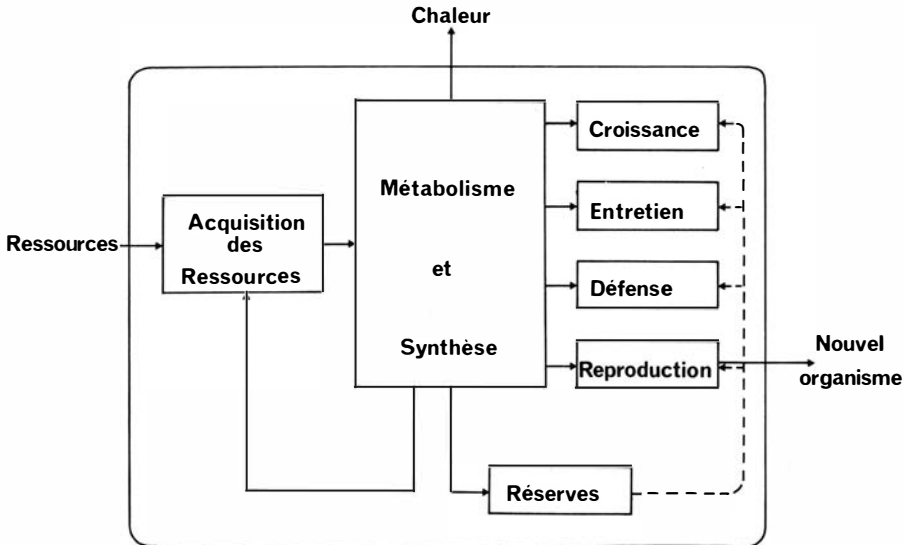


Figure 1. — Représentation schématique de l'allocation d'énergie chez les êtres vivants. Modifié d'après Calow et Townsend (1981), in Barbault (1983).

\* Adresse : 46, rue d'Ulm. F 75230 Paris Cedex 05.

naturelle puisse tendre à optimiser, à un instant donné, l'allocation des ressources entre ces trois fonctions fondamentales (Cody, 1966 ; Williams, 1966 ; Gadgil et Bossert, 1970 ; Calow, 1973 et 1977 ; Hirshfield et Tinkle, 1975 ; Stearns, 1976 ; etc.), Une telle approche bioénergétique des problèmes relatifs à l'évolution des stratégies adaptatives a le mérite d'en souligner la globalité : il y a interdépendance des diverses fonctions de l'organisme ; l'évolution des stratégies démographiques est canalisée en fonction de contraintes propres à l'organisme en cause (Barbault, 1981 b ; Stearns, 1984 a et b). Elle a débouché sur le concept d'effort de reproduction.

De par la variété des milieux qu'ils ont colonisés — et donc des contraintes environnementales auxquelles ils sont confrontés —, aussi bien que par leur grande diversité phylogénétique, les lézards constituent un matériel remarquablement approprié à l'étude des stratégies de reproduction. De fait, le concept d'effort de reproduction a très vite focalisé l'attention de nombreux auteurs travaillant sur ces animaux (Hirshfield et Tinkle, 1975 ; Tinkle et Hadley, 1975 ; Vitt et Congdon, 1978 ; Shine, 1980 ; Vitt, 1981 ; Vitt et Price, 1982). Aussi a-t-il paru intéressant de centrer cette revue consacrée au concept d'effort de reproduction sur le cas des lézards.

Après avoir examiné les avantages et les faiblesses méthodologiques, et la signification théorique des différents moyens d'évaluation de l'effort de reproduction, nous essayerons de replacer cette notion dans le cadre général des stratégies d'allocation des ressources, en insistant sur les rôles que jouent dans ce groupe la mise en réserve de ressources énergétique et les différentes fonctions de la queue.

Enfin, nous discuterons des aspects génétiques et écologiques du déterminisme de ces stratégies.

#### *La notion d'effort de reproduction et ses difficultés*

L'effort de reproduction (E.R.) est la fraction de son budget énergétique qu'un individu alloue à ses activités de reproduction, soit :

$$E.R. = \frac{E_w}{A} ,$$

$E_w$  représentant l'énergie allouée à la reproduction et  $A$  l'énergie assimilée pendant la période correspondante (saison de reproduction, année ou vie entière).

Peu de travaux ont réellement cherché ou pu évaluer cet E.R., l'établissement de bilans énergétiques *in natura* étant délicat et l'évaluation du coût énergétique de certaines composantes de la reproduction (comportement nuptial, nidification, soins aux jeunes) particulièrement difficile. Aussi la plupart des auteurs s'appuient-ils sur d'autres indices, plus aisés à obtenir et supposés liés à l'effort de reproduction véritable. C'est le cas des quotients du type :

$$\frac{W_{-w}}{W_b}$$

ou  $W_{-w}$  représente le poids (ou l'équivalent calorique) des tissus reproducteurs, ou des œufs, ou des graines, et  $W_b$  le poids des tissus somatiques (ou l'équivalent énergétique de la biomasse corporelle). Appeler ce type de rapport effort

de reproduction est source de confusion, et en tant que tel préjudiciable au progrès des connaissances dans ce domaine.

Une autre confusion, plus préjudiciable encore, est celle qui résulte de l'assimilation faite implicitement entre *allocation d'énergie* ou *effort énergétique* d'une part, et *coût* en termes de *valeur sélective* d'autre part.

L'effort de reproduction, importance relative de l'allocation d'énergie consacrée à la reproduction, peut naturellement être saisi, au premier degré, comme un coût énergétique. On peut étudier les variations de ce coût au long de la vie d'un même individu, d'un individu à l'autre, d'une population à l'autre, etc. Dans ce cas les divers indices dérivés, quotients de biomasse ou d'énergie, biomasse relative des pontes (RCM), peuvent être utilisés avec un certain profit pour dégager des *patterns* généraux (voir Vitt et Price, 1982).

Cependant, du point de vue évolutionniste qui est à l'origine du concept d'effort de reproduction (Fisher, 1930 ; Williams, 1966), le *coût* de la reproduction ne se réduit pas à une allocation d'énergie. Parce que l'on admet que les entrées sont limitées (1) tout accroissement de l'allocation consacrée à la reproduction se « paye » par une réduction sur un autre registre, au plan énergétique d'abord, mais aussi par contrecoup, au plan démographique : c'est un coût au regard de la valeur sélective qui peut se mesurer par la réduction de l'espérance de vie et/ou de la fécondité ultérieure. Il est clair que pour apprécier ce coût il ne suffit pas d'établir le bilan énergétique des organismes en cause : c'est toute la dynamique du système population-environnement qui doit être connue (voir Barbault, 1981 a). En outre, à effort énergétique égal on peut observer des effets très différents au plan de la valeur sélective selon les conditions dans lesquelles il est consenti (une grosse ponte ou plusieurs petites pontes successives ; une nichée importante abandonnée dès l'éclosion ou une nichée plus réduite mais élevée et protégée par les parents...). Un aspect particulièrement important de ce problème, d'ailleurs abordé par beaucoup d'auteurs, est la répartition de l'énergie de reproduction entre les propagules (alternative « beaucoup de petites propagules ou peu de grandes propagules »).

Nous nous proposons d'examiner ici ces divers problèmes en relation avec le concept d'effort de reproduction à partir des résultats obtenus chez les lézards, organismes modèles de plus en plus appréciés en écologie (Huey *et al.*, 1983).

#### *Signification des mesures de l' « effort de ponte »*

Afin d'apprécier indirectement l'effort de reproduction des lézards, la plupart des auteurs recourent à un indice très simple, le rapport du poids des œufs au poids des femelles (ou de leurs équivalents énergétiques). C'est au mieux une mesure de l'effort de ponte. Par « effort de ponte » nous voulons désigner empiriquement l'importance globale de la ponte — produit final — par rapport à la taille de la femelle, par opposition à la définition théorique de l' « effort de reproduction ». Exprimé en biomasses (de matière vive ou sèche) on le désignera simplement par l'expression « poids relatif de la ponte »

---

(1) Et cela aussi peut être discuté : un accroissement de l'allocation « reproduction » peut résulter d'un accroissement des disponibilités trophiques, donc de la ration alimentaire, sans que cela réduise les autres chapitres du budget de l'organisme (Tuomi *et al.*, 1983).

(relative clutch mass ou RCM de Vitt) afin d'éliminer les connotations propres au terme d'« effort ».

La première difficulté que l'on rencontre avec ce type de rapport est liée à la prise en compte, par de nombreux auteurs, du poids des œufs ( $W_{\text{œuf}}$ ) à la fois au numérateur et au dénominateur (voir notamment Vitt et Congdon, 1978). L'étude d'une éventuelle corrélation entre deux variables non indépendantes pose d'évidents problèmes statistiques. C'est pourquoi il est absolument indispensable, si l'on veut utiliser ce type de rapport de façon à la fois correcte et commode, de n'avoir au dénominateur que le poids de la femelle vide de ses œufs (mesuré juste après la ponte, par exemple).

Un autre problème réside dans l'équivalence généralement admise entre ces indices calculés sur la base des poids de matière sèche et ceux évalués à l'aide des équivalents caloriques. Ceci suppose qu'il n'y ait pas de différence significative entre les contenus énergétiques par unité de poids des œufs et du corps alors que, d'une manière très générale, les œufs sont énergétiquement plus riches que le corps de la femelle. Ainsi, d'après les données publiées par Vitt (1978), concernant 24 espèces de lézards (1 Gekkonidae, 20 Iguanidae, 2 Teiidae et 1 Xantusiidae), le contenu calorique du corps est en moyenne de 5,508 cal/mg ( $\sigma = 0,262$ ) alors que celui des œufs des mêmes espèces est de 6,542 cal/mg ( $\sigma = 0,165$ ). Il n'est pas nécessaire d'utiliser un test statistique pour comparer ces valeurs, leur différence étant de toute évidence significative à 100 %.

La troisième difficulté d'emploi de ces RCM est due à leur variabilité intrapopulationnelle. Utilisées à des fins comparatives, elles exposent alors à des conclusions erronées dès lors que l'échantillon utilisé est petit (sans répé-

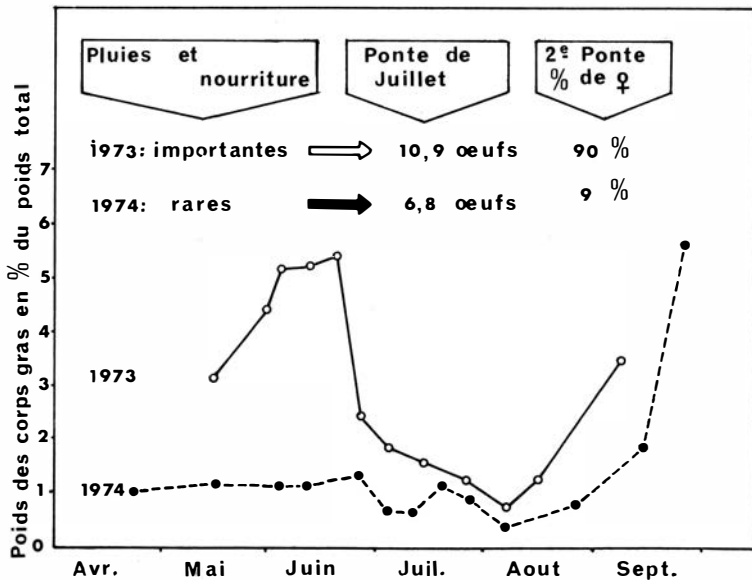


Figure 2. — Variabilité interannuelle de la réponse reproductive des femelles au sein d'une même population d'*Urosaurus ornatus*. D'après les données de Ballinger (1977).

tition sur plusieurs années, touchant des populations à structure d'âge éventuellement différente, etc.). Ce problème est lié à la plasticité de la réponse reproductive, chez certaines espèces, aux conditions changeantes de l'environnement. Celle-ci peut être considérable dans les écosystèmes désertiques ou subdésertiques pour lesquels, précisément, on dispose du plus grand nombre de données. Prenons, à titre d'exemple, le cas de la population d'*Urosaurus ornatus* du Nouveau-Mexique donné par Ballinger (1977). En 1974 les ressources alimentaires (invertébrés) étaient fortement réduites par rapport à 1973, par suite de précipitations déficitaires (139 mm pendant les 6 premiers mois de 1973 — c'est-à-dire avant la fin de la saison de reproduction — contre 14 mm en 1974). En 1974 la taille de la première ponte ne fut que de 6,8 œufs (contre 10,9 en 1973) et 8,7 % seulement des femelles produisirent 2 pontes (contre 90 % en 1973). Naturellement, d'importantes différences furent également observées dans le cycle des corps gras (Fig. 2). De même, les RCM furent très différentes en 1973 ( $\bar{x} = 0,322$ ) et 1974 ( $\bar{x} = 0,241$ ). Ceci souligne d'ailleurs aussi combien est ambiguë la dénomination d'« effort » de ponte appliquée à ces indices : compte tenu du niveau très inférieur des ressources en 1974, il se peut que l'effort réel consenti par les lézards pour produire des pontes, même plus petites, et les risques encourus par l'accroissement

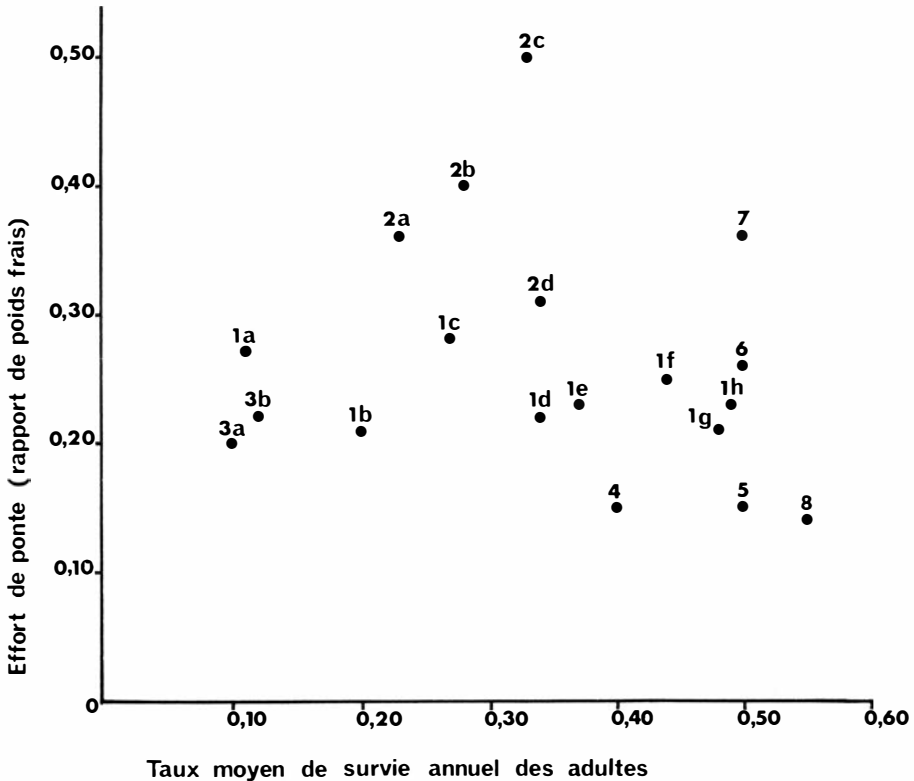


Figure 3. — Effort de ponte et taux de survie de quelques populations de lézards. Pour la désignation des populations, voir le Tableau I.

vraisemblable du temps consacré à la recherche des proies, aient été plus grands en 1974 qu'en 1973 — bien que les RCM aient été plus réduites. Enfin, cet exemple souligne la signification adaptative de la variabilité du poids relatif de ponte — bien plutôt que celle d'une valeur moyenne dont on vient de répéter les limites et ambiguïtés.

Ceci étant dit, on n'est pas trop surpris ni déçu d'apprendre qu'à l'échelle de comparaisons intra- et interspécifiques il n'est pas possible de dégager des corrélations significatives entre les RCM observées et les différentes caractéristiques du profil démographique des espèces en cause, taux de survie annuelle des adultes (Tab. I, Fig. 3), mode de reproduction (oviparité ou viviparité (1)

TABLEAU I

*Effort de ponte (E.P.) et taux de survie annuelle moyen ( $l_{xad}$ ) chez quelques populations appartenant à 8 espèces différentes de lézards.*

N°	Espèce et population	E.P.	$l_{xad}$	Source
1a	<i>Sceloporus undulatus</i> , Texas ..	0,27	0,11	} <i>in</i> Ferguson <i>et al.</i> , 1980
1b	Lordsburg, New Mexico ..	0,21	0,20	
1c	Kansas .....	0,28	0,27	
1d	Pinos Altos, New Mexico .	0,22	0,34	
1e	Colorado .....	0,23	0,37	
1f	Ohio .....	0,25	0,44	
1g	Utah .....	0,21	0,48	
1h	South Carolina .....	0,23	0,49	
	<i>Urosaurus ornatus</i>			
2a	Sunflower, Arizona .....	0,36	0,23	} <i>in</i> Dunham, 1982
2b	New Mexico .....	0,40	0,28	
2c	Chiricahua, Arizona .....	0,50	0,33	
2d	Texas .....	0,31	0,34	
3a	<i>Uta stansburiana</i> , Texas .....	0,20	0,10	} <i>in</i> Tinkle & Hadley, 1975
3b	Nevada .....	0,22	0,12	
4	<i>Sceloporus jarrovi</i> , Arizona ...	0,15	0,40	
5	<i>Crotaphytus wislizeni</i> , Nevada	0,15	0,50	
6	<i>Sceloporus graciosus</i> , Utah ...	0,26	0,50	
7	<i>Sceloporus virgatus</i> , Arizona ..	0,36	0,50	
8	<i>Cnemidophorus tigris</i> , Nevada .	0,14	0,55	

d'une part, pontes répétées au cours de la saison de reproduction ou ponte unique d'autre part ; Tab. II), ni entre les RCM et le type de climat, tempéré ou tropical, sous lequel vivent les différentes espèces de lézards (Tab. II).

Quoi qu'il en soit, le poids relatif de la ponte peut sembler à première vue un paramètre reproductif intéressant. Au sein d'une même population, ses variations, au cours de la saison de reproduction, d'une année ou d'un milieu

(1) Dans le cas des espèces vivipares, où des échanges entre l'organisme maternel et l'embryon sont possibles, il est évident que ces mesures de RCM sont inadéquates pour apprécier l'effort de reproduction, puisqu'elles ne prennent en compte que les « produits finaux » et non l'énergie dépensée pendant la gestation.

TABLEAU II

*Comparaison du poids relatif de la ponte  
entre diverses catégories écologiques de lézards.*

Catégories	Poids relatif de la ponte (RCM)		Différence statistique
	Moyenne	Ecart-type	
Vivipares .....	0,231	0,088	NS $p > 0,75$
Ovipares .....	0,223	0,068	nddl = 59
Tempérés .....	0,228	0,067	NS $p > 0,40$
Tropicaux .....	0,210	0,072	nddl = 59
1 ponte	0,246	0,068	NS
Tempérés			$p > 0,05$
+ pontes	0,212	0,064	nddl = 45

à l'autre, d'un individu à l'autre peuvent être écologiquement très significatives dès lors que l'on dispose de données adéquates auxquelles les relier : pluies, abondance et disponibilité des proies, densité de la population, état des réserves lipidiques, âge des individus considérés... Néanmoins, pour de telles comparaisons, le poids absolu de la ponte, ou mieux encore le nombre et le poids des œufs ou des jeunes, paraissent bien plus riches d'informations que les RCM. L'équilibre entre le nombre et la taille des jeunes prévu par la théorie (Gadgil et Bossert, 1970 ; Smith et Fretwell, 1974 ; Brockelman, 1975 ; Horn, 1978), n'est pas confirmé par les données de terrain dès que l'on compare un nombre de populations suffisamment grand (Tab. III). La corrélation négative entre

TABLEAU III

*Caractéristiques reproductives de 9 populations de Sceloporus undulatus  
(d'après Ferguson et al., 1980).*

RCM = poids relatif de la ponte ; N = nombre de pontes ;  
 $\bar{p}$  = taille moyenne des pontes ;  $\bar{w}$  = poids moyen des œufs.  
 Pour la désignation des populations, voir Tableau I.  
 M = population du Missouri (même source que les autres).

Population	RCM	N	$\bar{p}$	$\bar{w}$ (g)
1a	0,27	3	9,5	0,22
1b	0,21	4	9,9	0,24
1c	0,28	2	7,0	0,26
1d	0,22	2-3	7,2	0,29
1e	0,23	2	7,9	0,42
1f	0,25	2	11,8	0,35
1g	0,21	3	6,3	0,36
1h	0,23	3	7,4	0,33
M	0,28	2	11,3	0,38



ces deux variables se rencontrent cependant au sein de certaines populations (Ballinger, 1973 ; Stewart, 1979). On ne peut néanmoins généraliser, les phénomènes étant complexes et les comparaisons rendues difficiles par l'ignorance où nous sommes de tous les facteurs déterminant les caractéristiques reproductives des différentes espèces et populations.

Il reste que les comparaisons « grossières », à l'échelle du groupe des lézards tout entier, permettent de dégager quelques grands types écologiques, et notamment de séparer les espèces qui chassent à l'affût et dépendent de comportements cryptiques pour éviter les prédateurs, des espèces qui pratiquent une recherche active de leurs proies et dépendent d'une fuite rapide pour échapper à leurs prédateurs (Vitt et Congdon, 1978 ; Shine, 1980 ; Vitt et Price, 1982). On sait que ces travaux ont mis l'accent sur la gêne que constitue, pour se déplacer, un volume de ponte important par rapport à la taille de la femelle. S'appuyant sur les données relatives à 119 populations de 74 espèces de lézards (les groupes les plus représentés étant les Iguanidae : 28 espèces et 62 populations, les Teiidae : 9 espèces et 19 populations, et les Gekkonidae : 18 espèces et 19 populations), Vitt et Price (1982), à la suite de Vitt et Congdon (1978), proposent un modèle général établissant une relation de cause à effet entre les modes de chasse et d'évitement des prédateurs d'une part et la RCM propre à chaque espèce d'autre part (Fig. 4). Ainsi les espèces comptant sur des déplacements rapides pour fuir leurs ennemis verraient nécessairement leur RCM réduite par rapport à des espèces cryptiques.

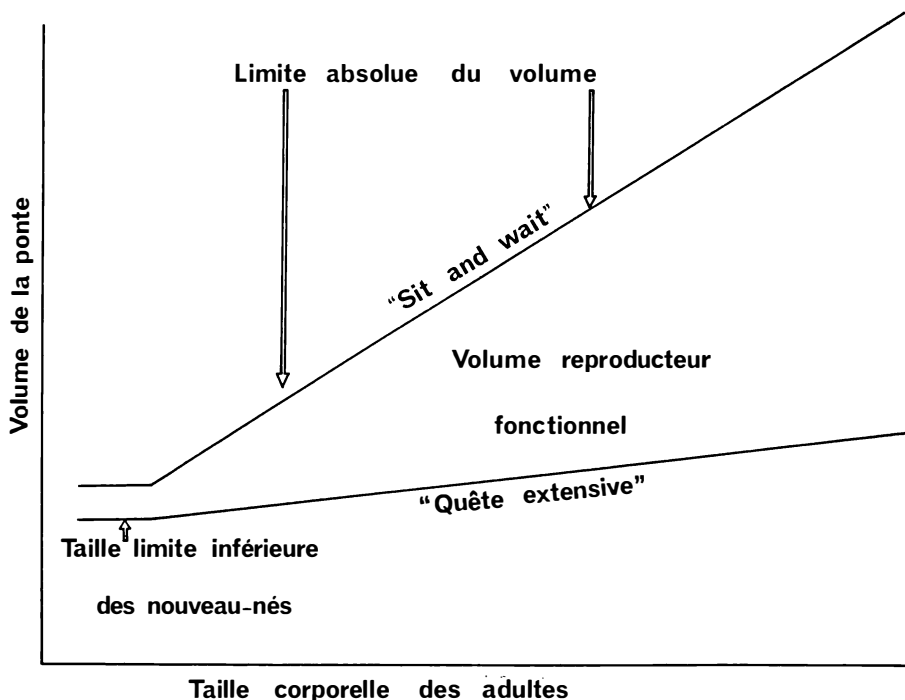


Figure 4. — Relations entre volume et taille corporelle des adultes selon les comportements de chasse. Simplifié d'après Vitt et Congdon (1978).

De même Shine (1980) suggère que les femelles gravides seraient plus vulnérables à la prédation. Or Bauwens et Thoen (1981) ont montré que tel n'était pas le cas chez l'espèce vivipare *Lacerta vivipara*. En effet les femelles gravides n'apparaissent pas plus vulnérables que les autres individus, en tout cas vis-à-vis d'un prédateur exclusivement visuel (oiseau par exemple). A ce sujet, si l'on peut, comme l'ont fait Bauwens et Thoen (1981), critiquer les expériences de Shine (1980) réalisées en laboratoire (mais comment procéder autrement ?), il faut souligner que cet auteur a utilisé des serpents, prédateurs chez lesquels la détection olfactive et thermique joue souvent un rôle primordial dans la capture des proies (Naulleau, 1964, 1965).

Il semble maintenant bien clair que la RCM ne constitue en aucune façon un indice valable de l'effort de reproduction *sensu* Williams (1966), comme l'ont déjà souligné bien d'autres auteurs (voir Vitt et Congdon, 1978 ; Seigel et Fitch, 1984). En fait, elle apparaît plutôt comme le résultat d'un compromis entre les capacités reproductives de l'espèce et les pressions sélectives auxquelles elle est soumise. Chez les lézards, ces contraintes évolutives seraient d'une part d'origine intrinsèque et liées au comportement alimentaire des individus, d'autre part d'origine extrinsèque et dues au mode d'évitement des prédateurs (Vitt et Congdon, 1978 ; Vitt et Price, 1982). Les connaissances actuelles — plus restreintes il est vrai — n'ont pas permis de mettre en évidence de relation entre le volume relatif de la ponte et ces mêmes pressions sélectives chez les serpents (Seigel et Fitch, 1984).

#### *Bilans énergétiques et stratégies de reproduction*

Dans l'état actuel des recherches, on se heurte à trois difficultés dans l'analyse des bilans énergétiques :

1. — La rareté des études de budgets énergétiques complets chez les lézards (à notre connaissance la totalité d'entre eux est présentée dans le tableau IV).
2. — La disparité des méthodes mises en œuvre pour les obtenir. Ainsi Congdon *et al.* (1982) précisent que la période pour laquelle sont calculés leurs budgets énergétiques est l'année qui commence avec la naissance la première année et avec la sortie d'hibernation les années suivantes, alors que Nagy (1983) utilise l'année civile. En outre, Tinkle et Hadley (1975) calculent les contenus caloriques par unité de poids de matière sèche sans les cendres, tandis que Congdon *et al.* (1982) évaluent les contenus énergétiques rapportés à des poids de matière sèche cendres comprises. En outre, dans le cas de *Sceloporus jarrovi*, bien que dans les deux dernières études les auteurs prétendent s'appuyer sur les données démographiques de Ballinger (1973), aucune comparaison ne peut être effectuée tant que l'on ne saura pas si les budgets énergétiques calculés par Congdon *et al.* (1982) concernent les animaux à maturité précoce ( $\approx 5$  mois) comme dans le travail de Tinkle et Hadley (1975) ou des individus à maturité tardive ( $\approx 16-17$  mois). Cette dernière éventualité pourrait peut-être expliquer non seulement les différences de valeur absolue de l'énergie assimilée en particulier la première année, mais aussi la différence de cinétique de l'énergie investie dans la croissance au cours de la vie (Tab. IV). Toutefois cette hypothèse ne peut être retenue en

ce qui concerne *S. graciosus* qui ne semble pas, d'après les données disponibles (Tinkle, 1973), présenter un tel polymorphisme démographique.

TABLEAU IV

*Bilans énergétiques annuels des femelles reproductrices de quelques espèces de lézards.*

A = énergie assimilée ; R = respiration ; Pcr = production de croissance ; Pr = production de reproduction ; Pq = énergie investie dans la régénération de la queue ; S = énergie mise en réserve ; Pr/A = effort de reproduction ; 1°, 2° et 3° = première, deuxième et troisième années de reproduction. Les quantités d'énergie sont exprimées en kiloJoules. Noms des genres : A = *Anolis* ; S = *Sceloporus* ; U = *Urosaurus* ; L = *Lacerta* ; *Uta stans.* = *stansburiana*.

Espèce	A	R	Pcr	Pr	Pr/A	S	Auteurs
<i>A. limifrons</i>	137,4	102,7	2,7	31,9	0,23	—	Andrews, 1979
<i>S. jarrovi</i>							
1°	109,2	90,8	7,8	10,6	0,10	—	
2°	276,2	196,6	49,2	30,4	0,11	—	Tinkle et Hadley, 1975
3°	381,7	301,8	29,8	50,0	0,13	—	
1°	337,6	264,8	46,1	12,0	0,035	12,7	
2°	395,7	349,6	15,8	32,0	0,081	3,7	Congdon <i>et al.</i> , 1982
3°	465,2	412,6	7,2	45,0	0,095	1,5	
<i>S. graciosus</i>							
1°	125,2	96,3	0,4	28,5	0,23	—	
2°	150,4	111,4	3,0	36,1	0,24	—	Tinkle et Hadley, 1975
3°	168,7	127,7	2,0	39,8	0,23	—	
1°	171,2	127,6	9,8	24,7	0,14	9,2	
2°	214,6	175,5	3,4	33,4	0,16	2,3	Congdon <i>et al.</i> , 1982
<i>S. merriami</i>							
1°	150,0	116,8	16,1	11,6	0,08	5,6	
2°	171,2	144,7	1,1	24,7	0,14	0,8	Congdon <i>et al.</i> , 1982
3°	174,7	148,6	0,5	25,1	0,14	0,5	
<i>U. ornatus</i>							
1°	157,4	128,0	11,8	12,7	0,08	5,0	
2°	192,7	164,7	2,6	24,5	0,13	0,9	Congdon <i>et al.</i> , 1982
3°	211,9	182,1	1,9	27,2	0,13	0,7	
<i>Uta stans.</i>							
1°	166,9	129,7	4,8	32,4	0,19	—	
2°	183,0	145,0	2,9	35,1	0,19	—	Tinkle et Hadley, 1975
1°	133,0	106,0	7,0 *	20,0	0,15		
2°	132,0	113,0	3,0 *	16,0	0,12	* Pcr + S	Nagy, 1983
<i>L. vivipara</i>							
1°	147,7	123,6	16,3	4,3	≈ 0,029	Pq = 8,4	
2° et 3°	176,6	149,4	≈ 0	16,8	≈ 0,095	Pq = 10,4	Pilorge, 1982

3. — Outre d'éventuels polymorphisme et plasticité démographiques tel que celui évoqué précédemment (voir aussi Bradshaw, 1971), les variations interannuelles de l'énergie ingérée et assimilée sont rarement prises en considération. Or il est évident que de telles fluctuations peuvent modifier sensiblement le coût réel de l'effort de reproduction par rapport aux autres chapitres d'utilisation de l'énergie (cf. Tuomi *et al.*, 1983).

On ne peut donc tirer aucune conclusion sérieuse de la confrontation de tous les résultats présentés dans le tableau IV. On peut néanmoins tenter quelques déductions de l'analyse des données de Congdon *et al.* (1982) concernant 4 espèces d'Iguanidae (Tab. V). A considérer les variations des différents

TABLEAU V

*Variations du bilan énergétique de quatre espèces d'Iguanidae au cours de leur vie reproductive.*

*S.j.* = *Sceloporus jarrovi* ; *S.g.* = *S. graciosus* ;  
*S.m.* = *S. merriami* ; *U.o.* = *Urosaurus ornatus*.  
 Pour les autres abréviations, voir le Tableau 4.

	A	R	Pcr	Pr	Stock
<i>S.j.</i>					
2-1	13 883	20 262	— 7 241	4 779	— 2 151
3-2	16 607	15 054	— 2 055	3 107	— 526
<i>S.g.</i>					
2-1	10 370	11 445	— 1 530	2 079	— 1 648
<i>S.m.</i>					
2-1	5 066	6 667	— 3 584	3 130	— 1 147
3-2	836	932	— 144	96	— 72
<i>U.o.</i>					
2-1	8 434	8 769	— 2 199	2 819	— 980
3-2	4 588	4 159	— 167	645	— 48

termes du bilan énergétique au cours de la vie reproductive de chaque espèce, on remarque que, hormis entre les deuxième et troisième saisons de reproduction chez *S. jarrovi* et *U. ornatus*, les dépenses de maintenance (R) augmentent plus que la quantité d'énergie assimilée. Ainsi la diminution de l'effort de croissance (Pcr), en général, ne s'explique pas seulement par l'augmentation de l'effort de reproduction (Pr) mais aussi par l'accroissement du rapport R/A. Enfin, l'augmentation la plus importante de l'énergie investie dans la reproduction a lieu entre la première et la deuxième saison de reproduction. Cette variation va de pair avec un accroissement similaire du rapport Pr/A (Tab. IV), c'est-à-dire de l'importance relative de la reproduction dans le budget énergétique de l'animal.

Nous ne nous lancerons pas, comme l'ont fait Congdon *et al.* (1982) — en s'appuyant sur l'exemple d'une tortue, *Chrysemys picta* — dans une critique de la validité de la théorie de la sélection *r-K*. En effet, outre que l'échantillon est trop faible pour se livrer à ce genre d'exercice, cette polémique nous semble maintenant dépourvue d'intérêt. Si cette théorie a depuis longtemps atteint ses limites, elle a aussi foncièrement renouvelé l'approche écologique des systèmes vivants. En cela elle est, en son principe, à la source même de toute nouvelle théorie que l'on pourrait proposer pour comprendre l'adaptation des êtres vivants à leurs milieux.

Quoi qu'il en soit, l'interprétation que l'on peut faire de tels budgets a aussi ses limites, notamment du point de vue démographique et évolutionniste qui est le nôtre. En effet, la valeur sélective d'un individu dépend fondamentalement du nombre et de la taille des jeunes produits, et l'adaptation d'une population à son environnement repose également en partie sur la variabilité interindividuelle et la plasticité individuelle de ces compromis énergétiques et démographiques (Barbault et Blandin, 1980 ; Stearns, 1980).

Si l'équilibre entre les trois compartiments « classiques », croissance, reproduction et maintenance, est certes important à considérer, il semble que l'on ait beaucoup trop négligé deux autres postes d'allocation des ressources, à savoir la mise en réserve d'énergie sous forme de lipides et l'énergie investie dans la croissance de la queue et sa régénération.

### *Les réserves énergétiques*

Les lipides mis en réserve sont essentiellement utilisés lors de la reproduction, la quantité nécessaire au repos saisonnier chez les espèces hivernantes — ou estivantes — ne représentant généralement qu'une faible proportion du budget énergétique : 11 % chez *Sceloporus jarrovi*, 5 % chez *S. graciosus*, 3 % chez *S. merriami*, 3 % chez *Urosaurus ornatus* (d'après Congdon *et al.*, 1982).

Partant de l'étude de deux espèces de *Sceloporus*, Derickson (1976) a avancé une hypothèse générale pour expliquer la quantité et l'utilisation des lipides stockés, dans le cadre de la théorie des stratégies démographiques *r* et *K*. D'après cet auteur, les lézards stratèges *r* devraient accumuler plus de lipides que les stratèges *K*. La grande quantité d'énergie ainsi immédiatement disponible à la sortie de l'hibernation permettrait aux espèces de type *r* d'être totalement indépendantes de la nourriture présente dans le milieu à ce moment-là ; ces espèces pourraient donc commencer à se reproduire plus tôt dans la saison, et consentir un effort de reproduction global potentiellement plus élevé. Celui-ci « se paierait » par une rétroaction négative sur la longévité. A l'opposé, les espèces *K* accumuleraient moins de lipides de réserve, et se trouveraient donc dépendantes de l'énergie ingérée pour la production des œufs ; il en découlerait une reproduction plus tardive et un plus petit nombre de pontes, compensés par une longévité plus grande que chez les espèces *r*. En outre, les espèces à réserves lipidiques importantes les consommeraient plus rapidement en cas de disette, en dévolueraient une part moins importante au métabolisme et dépenseraient moins d'énergie par jeune que les espèces *K*. Ces considérations théoriques de Derickson sont discutables, et pas seulement du fait de sa définition *a priori* des deux espèces comparées comme *r* et *K* sur la base des seuls profils démographiques observés. Sa conception de stratégies *r*

accumulant des réserves avant l'hibernation et de stratégies *K* qui ne le feraient pas est une généralisation hâtive qui demande plus qu'à être nuancée — et discutée, à tout le moins, par rapport à la disponibilité des ressources et sa variabilité. Ballinger (1977) a bien montré combien pouvaient varier, pour une même population d'*Urosaurus ornatus*, et la quantité de réserves accumulées et la production de reproduction, en fonction des précipitations et de la disponibilité des proies que celles-ci déterminent (Fig. 2). Cette plasticité de réponse aux facteurs de l'environnement, observée également chez des rongeurs déserticoles, a conduit certains auteurs à définir un nouveau type de stratégie, ni *r* ni *K*, les *temporally dynamic reproductive strategies* (Nichols *et al.*, 1976).

Il n'en est pas moins évident que l'étude approfondie du métabolisme des lipides apporterait un éclairage nouveau et intéressant sur le concept d'effort de reproduction et la signification adaptative des phénomènes observés chez les lézards... et d'autres organismes.

#### *La queue, organe vital.*

Il convient enfin d'insister ici sur la part de l'allocation d'énergie consacrée à la croissance et à la régénération éventuelle de la queue et sur sa grande signification adaptative chez les lézards. On sait que la régénération de la queue peut avoir une influence sensible sur la croissance corporelle, la reproduction et la survie de l'animal, bien que ce phénomène soit rarement pris en considération dans les budgets énergétiques. Quelques exemples en situent l'ampleur. Vitt *et al.* (1977) ont montré, pour quatre espèces présentant des modes de vie différents, que l'allocation énergétique consentie à la régénération de la queue représentait entre 24,7 % et 56,5 % de la totalité de l'énergie consacrée à la croissance. Chez *Coleonyx brevis*, les femelles qui ont été amputées expérimentalement de leur queue ont un budget énergétique sensiblement modifié (Dial et Fitzpatrick, 1981). Bien qu'il soit globalement plus important, l'énergie mise en réserve et celle allouée à la reproduction se voient considérablement réduites. En particulier, les œufs produits par les femelles « sans queue » sont plus légers et énergétiquement plus pauvres que ceux des femelles « intactes ». Enfin, chez *Lacerta vivipara*, la proportion de l'énergie consacrée à la régénération de la queue par rapport à l'énergie assimilée passe de 3 % chez les juvéniles à 12 % chez les adultes (Pilorge, 1982). Cet accroissement de l'effort de régénération de la queue chez les adultes de *L. vivipara* est d'ailleurs à mettre en parallèle avec le fait que les lipides de réserve, chez cette espèce, sont principalement utilisés lors de la reproduction. Selon qu'elle sert à la mise en réserve de lipides, à la défense contre les prédateurs — notamment par autonomie — ou encore qu'elle facilite le déplacement et la fuite, l'énergie dévolue à ce poste varie beaucoup, mais la signification adaptative de cette allocation doit être prise en considération (Vitt *et al.*, 1977 ; Vitt, 1983).

#### *Effort de reproduction et facteurs physiques*

L'effort de reproduction des lézards (et des organismes en général !), comme les autres caractéristiques reproductives dont il dépend, apparaît donc soumis à un ensemble complexe de pressions sélectives. Tracy (1982) a tenté d'y voir clair en élaborant un « modèle » reliant les unes aux autres (Fig. 5). D'après cet auteur, les facteurs de l'environnement agissent principalement sur quatre adaptations essentielles : 1) les caractéristiques de la coquille, 2) la

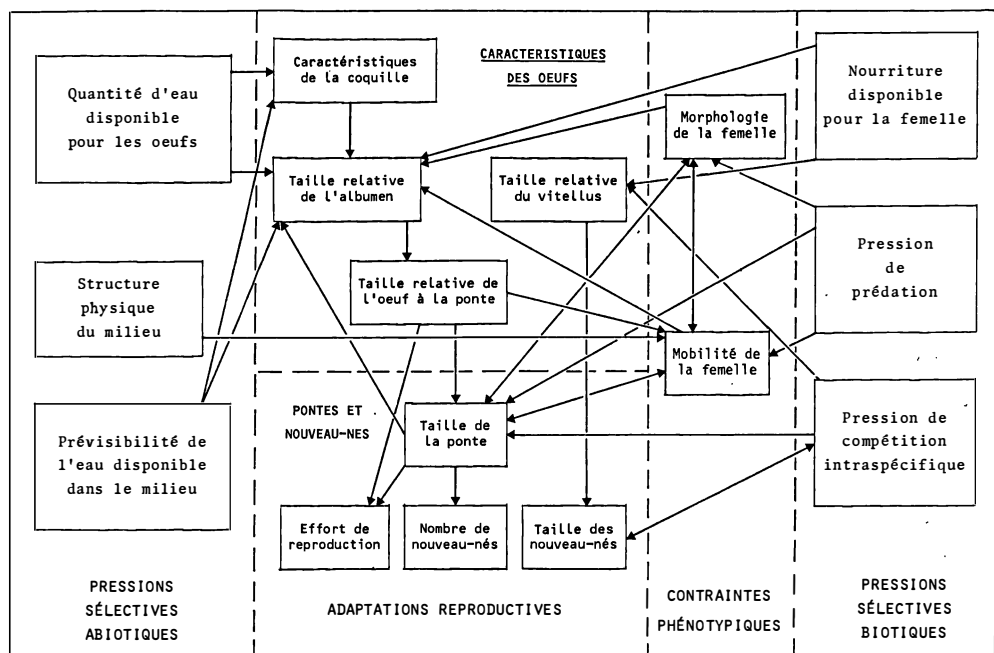


Figure 5. — Modèle hypothétique des relations entre pressions sélectives de l'environnement et caractéristiques reproductives chez les reptiles. Simplifié d'après Tracy (1982).

taille du vitellus, 3) la taille de l'albumen et 4) l'importance de la ponte. Ainsi l'« effort de ponte » ne serait, au moins partiellement, que la résultante de l'état des paramètres précédents. Dans ce modèle Tracy met essentiellement l'accent, en ce qui concerne l'environnement abiotique, sur l'humidité du sol (Fig. 5). Un certain nombre de travaux, réalisés notamment par Packard *et al.* (1980, 1982), Muth (1980) et Tracy (1980), ont en effet mis en évidence le rôle important joué par le potentiel hydrique du sol dans l'effort et le succès de la reproduction chez les lézards ovipares. Les résultats obtenus chez le Lézard vivipare *Lacerta vivipara* (Pilorge *et al.*, 1983 ; Xavier, en prép.) laissent à penser que la disponibilité en eau libre jouerait aussi un rôle dans les variations des caractéristiques reproductives (succès de la reproduction, poids des jeunes à la naissance) et de la croissance des juvéniles chez les espèces vivipares.

Tracy (1982) néglige toutefois, de manière assez incompréhensible, le facteur température. Or la quantité de chaleur reçue par les lézards influe sur la longueur du temps d'activité, la vitesse du développement embryonnaire et les taux de croissance. Noeske et Meier (1983) ont également mis en évidence l'influence de la thermopériode et de la photopériode sur la croissance pondérale, le développement sexuel et le poids des corps gras abdominaux. D'autre part, la température influence sensiblement la vitesse de déplacement et l'ensemble des réactions biochimiques, déterminant donc en partie la quantité d'énergie ingérée et assimilée. Tout ceci a bien entendu un impact sur les caractéristiques reproductives. D'un point de vue évolutionniste, la tempéra-

ture, notamment par l'intermédiaire de la durée, de la variabilité et de la prévisibilité de la saison favorable à la reproduction, a des effets sur le nombre de pontes produites par saison et sur l'évolution du mode, ovipare ou vivipare, de la reproduction (voir à ce sujet les revues de Tinkle et Gibbons, 1977 ; Shine et Bull, 1979 ; Pilorge et Barbault, 1981 ; Shine, 1983 a et 1983 b).

## CONCLUSION

La compréhension des stratégies énergétiques requiert maintenant, après la phase analytique, une approche plus synthétique de la répartition des ressources entre les différents compartiments où elles sont utilisées ou mises en réserve, en relation avec les conditions écologiques. Cette approche, qui nécessite d'élucider la cinétique saisonnière détaillée de l'allocation d'énergie, devrait bénéficier du développement récent de techniques utilisant des éléments marqués — eau doublement marquée HT<sup>18</sup>O (Anderson et Karasov, 1981 ; Congdon et Tinkle, 1982 ; Nagy, 1983 ; Karasov et Anderson, 1984), sodium marqué <sup>22</sup>Na (Gallagher *et al.*, 1983). Ces techniques devraient permettre d'évaluer, dans les conditions naturelles, la quantité d'énergie effectivement prélevée dans le milieu par des individus déterminés ainsi que leur dépenses d'entretien. Il sera alors possible de comparer aussi bien les performances d'espèces différentes ou d'individus de même espèce appartenant à des populations différentes, voire à une même population, que celles d'un même individu au cours de son existence — et cela dans les conditions naturelles !

Enfin, un autre aspect important du problème est de parvenir à faire la part de ce qui est génétiquement déterminé et de ce qui varie au gré des fluctuations d'intensité des facteurs environnementaux, bien que l'amplitude même de la plasticité des réponses d'une population puisse être considérée comme le résultat de l'évolution. Dans cet esprit, les travaux de Ferguson et ses collaborateurs sur la taille des nouveau-nés et leurs taux de croissance chez *Sceloporus undulatus* et *Uta stansburiana* (Ferguson et Brockman, 1980 ; Ferguson et Fox, 1984) ouvrent d'intéressantes perspectives dans un domaine encore presque totalement inexploré de la biologie des populations de lézards.

## RESUME

Le concept d'effort de reproduction occupe une place centrale dans l'étude des stratégies adaptatives, et a suscité notamment une approche bioénergétique du problème. Cependant, l'estimation de l'effort de reproduction présente un certain nombre de difficultés, et requiert en particulier l'établissement de bilans énergétiques complets. Ceci a conduit de nombreux auteurs à utiliser des indices du type RCM (poids relatif de la ponte). Toutefois ceux-ci sont la source de confusions à plus d'un titre, et leur usage apparaît finalement d'un intérêt très limité. Bien qu'encore peu répandus chez les lézards, les études de budgets énergétiques complets semblent beaucoup plus fructueuses, notamment depuis le développement des techniques utilisant des isotopes radioactifs. L'accent est mis sur le rôle essentiel joué d'une part par les réserves lipidiques, d'autre part par la queue — organe vital chez les lézards. Enfin, comme l'ont déjà souligné



divers auteurs, il faut considérer la composante démographique de l'effort de reproduction (répartition de l'énergie entre les nouveau-nés), et situer le problème par rapport au déterminisme à la fois environnemental et génétique des stratégies reproductives.

## SUMMARY

The concept of reproductive effort and the problems associated with its measurement in lizards are reviewed and discussed. Many authors use indices such as the Relative Clutch Mass (R.C.M.) which are of limited value.

Though not yet in common use, the energy budget approach looks promising, especially since field radioisotope techniques are now available.

The role of the energy stored in fat deposits, and of that invested in tail regeneration, is discussed. Both seem able to influence reproductive patterns in lizards.

The demographic component of the reproductive effort (i.e. whether the energy is allocated to a few or many offspring), and the relationships between reproductive strategies and environmental and genetic factors, are also considered.

## BIBLIOGRAPHIE

- ANDERSON, R.A. et KARASOV, W.H. (1981). — Contrasts in energy intake and expenditure in sit-and-wait and widely foraging lizards. *Oecologia* (Berlin), 49 : 67-72.
- ANDREWS, R.M. (1979). — Reproductive effort of female *Anolis limifrons* (Sauria : Iguanidae). *Copeia*, 1979 : 620-626.
- BALLINGER, R.E. (1973). — Comparative demography of two viviparous lizards (*Sceloporus jarrovi* and *Sceloporus poinsetti*). *Ecology*, 54 : 269-283.
- BALLINGER, R.E. (1977). — Reproductive strategies : food availability as a source of proximal variation in a lizard. *Ecology*, 58 : 628-635.
- BARBAULT, R. (1981 a). — *Ecologie des Populations et des Peuplements*. Masson, Paris.
- BARBAULT, R. (1981 b). — Les stratégies de reproduction. Intérêt et limites de la problématique évolutionniste en écologie. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 106 : 445-450.
- BARBAULT, R. et BLANDIN, P. (1980). — La notion de stratégie adaptative : sur quelques aspects énergétiques, démographiques et synécologiques. In : Barbault R., Blandin P. et Meyer J.-A. (éds), *Problèmes d'Ecologie théorique : les Stratégies adaptatives*. Maloine, Paris, pp. 1-27.
- BAUWENS, D. et THOEN, C. (1981). — Escape tactics and vulnerability to predation associated with reproduction in the lizard *Lacerta vivipara*. *J. Anim. Ecol.*, 50 : 733-743.
- BRADSHAW, S.D. (1971). — Growth and mortality in a field population of *Amphibolurus* lizards exposed to seasonal cold and aridity. *J. Zool., Lond.*, 165 : 1-25.
- BROCKELMAN, W.Y. (1975). — Competition, the fitness of offsprings, and optimal clutch size. *Am. Nat.*, 109 : 677-699.
- CALOW, P. (1973). — The relationship between fecundity, phenology and longevity : a system approach. *Am. Nat.*, 107 : 559-574.
- CALOW, P. (1977). — Ecology, evolution and energetics : a study in metabolic adaptation. *Adv. Ecol. Res.*, 10 : 1-62.
- CODY, M.L. (1966). — A general theory of clutch size. *Evolution*, 20 : 174-178.
- CONGDON, J.D., DUNHAM, A.E. et TINKLE, D.W. (1982). — Energy budgets and life histories of reptiles. In : Gans C. et Pough F.H. (eds.), *Biology of the Reptilia*, 13. Academic Press, N.Y., pp. 233-271.

- CONGDON, J.D. et TINKLE, D.W. (1982). — Energy expenditure in free-ranging sagebrush lizards (*Sceloporus graciosus*). *Can. J. Zool.*, 60 : 1412-1416.
- DERICKSON, W.K. (1976). — Ecological and physiological aspects of reproductive strategies in two lizards. *Ecology*, 57 : 445-458.
- DIAL, B.E. et FITZPATRICK, L.C. (1981). — The energetic costs of tail autonomy to reproduction in the lizard *Coleonyx brevis* (Sauria : Gekkonidae). *Oecologia* (Berlin), 51 : 310-317.
- FERGUSON, G.W. et BROCKMAN T. (1980). — Geographic differences of growth rate of *Sceloporus* lizards (Sauria : Iguanidae). *Copeia*, 1980 : 259-264.
- FERGUSON, G.W. et FOX, S.F. (1984). — Annual variation of survival advantage of large juvenile side-blotched lizards, *Uta stansburiana* : its causes and evolutionary significance. *Evolution*, sous presse.
- FISHER, R.A. (1930). — *The genetical theory of natural selection*. Clarendon Press, Oxford.
- GADGIL, M. et BOSSERT, W.H. (1970). — Life historical consequences of natural selection. *Am. Nat.*, 104 : 1-24.
- GALLAGHER, K.J., MORRISON, D.A., SHINE, R. et GRIGG, G.C. (1983). — Validation and use of <sup>22</sup>Na turnover to measure food intake in free-ranging lizards. *Oecologia* (Berlin), 60 : 76-82.
- HIRSHFIELD, M.F. et TINKLE, D.W. (1975). — Natural selection and the evolution of reproductive effort. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 72 : 2227-2231.
- HORN, H.S. (1978). — Optimal tactics of reproduction and life-history. In : Krebs J.R. et Davies N.B. (eds.), *Behavioural Ecology : an evolutionary Approach*. Blackwell, Oxford, pp. 411-429.
- HUEY, R.B., PIANKA, E.R. et SCHOENER, T.W. (eds.) (1983). — *Lizard ecology : Studies of a model organism*. Harvard Univ. Press, Cambridge.
- KARASOV, W.H. et ANDERSON, R.A. (1984). — Interhabitat differences in energy acquisition and expenditure in a lizard. *Ecology*, 65 : 235-247.
- MUTH, A. (1980). — Physiological ecology of Desert Iguana (*Dipsosaurus dorsalis*) eggs : temperature and water relations. *Ecology*, 61 : 1325-1343.
- NAGY, K.A. (1983). — Ecological energetics. In : Huey R.B., Pianka E.R. et Schoener T.W. (eds.), *Lizard ecology : Studies of a model organism*. Harvard Univ. Press, Cambridge, pp. 24-54.
- NAULLEAU, G. (1964). — Premières observations sur le comportement de chasse et de capture chez les vipères et les couleuvres. *Terre et Vie*, 18 : 54-76.
- NAULLEAU, G. (1965). — La biologie et le comportement prédateur de *Vipera aspis* au laboratoire et dans la nature. *Bull. Biol. Fr. Belg.*, 99 : 395-524.
- NICHOLS, J.D., CONLEY, W., BATT, B. et TIPTON, A.R. (1976). — Temporally dynamic reproductive strategies and the concept of r- and K- selection. *Am. Nat.*, 110 : 995-1005.
- NOESKE, T.A. et MEIER, A.H. (1983). — Thermoperiodic and photoperiodic influences on daily and seasonal changes in the physiology of the male Green Anole, *Anolis carolinensis*. *J. exp. Zool.*, 226 : 177-184.
- PACKARD, M.J., PACKARD, G.C. et BOARDMAN, T.J. (1980). — Water balance of the eggs of a desert lizard. *Can. J. Zool.*, 58 : 2051-2058.
- PACKARD, M.J., PACKARD, G.C. et BOARDMAN, T.J. (1982). — Structure of eggshells and water relations of reptilian eggs. *Herpetologica*, 38 : 136-155.
- PILORGE, T. (1982). — Ration alimentaire et bilan énergétique individuel dans une population de montagne de *Lacerta vivipara*. *Can. J. Zool.*, 60 : 1945-1950.
- PILORGE, T. et BARBAULT, R. (1981). — La viviparité chez les lézards : évolution et adaptation. *Acta Oecologica, Oecol. Gener.*, 2 : 387-397.
- PILORGE, T., XAVIER, F. et BARBAULT, R. (1983). — Variations in litter size and reproductive effort within and between some populations of *Lacerta vivipara*. *Holarct. Ecol.*, 6 : 381-386.
- SEIGEL, R.A. et FITCH, H.S. (1984). — Ecological patterns of relative clutch mass in snakes. *Oecologia* (Berlin), 61 : 293-301.
- SHINE, R. (1980). — Costs of reproduction in reptiles. *Oecologia* (Berlin), 46 : 92-100.

- SHINE, R. (1983 a). — Reptilian viviparity in cold climates : testing the assumptions of an evolutionary hypothesis. *Oecologia* (Berlin), 57 : 397-405.
- SHINE, R. (1983 b). — Reptilian reproductive modes : the oviparity-viviparity continuum. *Herpetologica*, 39 : 1-8.
- SHINE, R. et BULL, J.J. (1979). — The evolution of live-bearing in lizards and snakes. *Am. Nat.*, 113 : 905-923.
- SMITH, C.C. et FRETWELL, S.D. (1974). — The optimal balance between size and number of offspring. *Am. Nat.*, 108 : 499-506.
- STEARNS, S.C. (1976). — Life-history tactics : a review of the ideas. *Q. Rev. Biol.*, 51 : 3-47.
- STEARNS, S.C. (1980). — A new view of life-history evolution. *Oikos*, 35 : 266-281.
- STEARNS, S.C. (1984 a). — The tension between adaptation and constraint in the evolution of reproductive patterns. In : Engels W. et al. (eds.), *Advances in Invertebrate Reproduction*, 3. Elsevier Sci. Publ. B. V., pp. 387-398.
- STEARNS, S.C. (1984 b). — The effects of size and phylogeny on patterns of covariation in the life history traits of lizards and snakes. *Am. Nat.*, 123 : 56-72.
- STEWART, J.R. (1979). — The balance between number and size of young in the live-bearing lizard *Gerrhonotus coeruleus*. *Herpetologica*, 35 : 342-350.
- TINKLE, D.W. (1973). — A population analysis of the Sagebrush Lizard, *Sceloporus graciosus* in southern Utah. *Copeia*, 1973 : 284-296.
- TINKLE D.W. et GIBBONS, J.W. (1977). — The distribution and evolution of viviparity in reptiles. *Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Michigan*, 154 : 1-47.
- TINKLE, D.W. et HADLEY, N.F. (1975). — Lizard reproductive effort : caloric estimates and comments on its evolution. *Ecology*, 56 : 427-434.
- TRACY, C.R. (1980). — Water relations of Parchment-shelled Lizard (*Sceloporus undulatus*) eggs. *Copeia*, 1980 : 478-482.
- TRACY, C.R. (1982). — Biophysical modeling in reptilian physiology and ecology. In : Gans C. et Pough F.H. (eds.), *Biology of the Reptilia*, 12. Academic Press, N.Y., pp. 275-231.
- TUOMI, J., HAKALA, T. et HAUKIOJA, E. (1983). — Alternative concepts of reproductive effort, costs of reproduction, and selection in life-history evolution. *Amer. Zool.*, 23 : 25-34.
- VITT, L.J. (1978). — Caloric content of lizard and snake (Reptilia) eggs and bodies and the conversion of weight to caloric data. *J. Herpetol.*, 12 : 65-72.
- VITT, L.J. (1981). — Lizard reproduction : habitat specificity and constraints on relative clutch mass. *Am. Nat.*, 117 : 506-514.
- VITT, L.J. (1983). — Tail loss in lizards : the significance of foraging and predator escape modes. *Herpetologica*, 39 : 151-162.
- VITT, L.J. et CONGDON, J.D. (1978). — Body shape, reproductive effort, and relative clutch mass in lizards : resolution of a paradox. *Am. Nat.*, 112 : 595-608.
- VITT, L.J., CONGDON, J.D. et DICKSON, N.A. (1977). — Adaptive strategies and energetics of tail autonomy in lizards. *Ecology*, 58 : 326-337.
- VITT, L.J. et PRICE, H.J. (1982). — Ecological and evolutionary determinants of relative clutch mass in lizards. *Herpetologica*, 38 : 237-255.
- WILLIAMS, G.C. (1966 a). — Natural selection, the cost of reproduction and a refinement of Lack's principle. *Am. Nat.*, 100 : 687-690.
- WILLIAMS, G.C. (1966 b). — *Adaptation and natural selection*. Princeton Univ. Press, Princeton.