

Vanessa Gagnon-Chantereau

7956811

Effet de la latitude sur le dimorphisme sexuel et l'écologie spatiale des serpents

BIO4009

Projet de recherche

Superviseur: **Gabriel Blouin-Demers**

Université d'Ottawa

Département de Biologie

21 avril 2017

Effet de la latitude sur le dimorphisme sexuel et l'écologie spatiale des serpents

Résumé

Nos connaissances à propos de l'influence de l'environnement sur l'écologie spatiale et la sélection sexuelle des serpents sont limitées. Les causes de la taille corporelle et du dimorphisme sexuel sont encore incertaines. Cette étude vise à quantifier comment le dimorphisme sexuel, la taille corporelle et la taille des domaines vitaux des serpents varient à travers les latitudes. Pour ce faire, une banque de données a été créée à partir de données brutes déjà récoltées par la communauté scientifique. Il n'y avait pas de corrélation entre le dimorphisme sexuel et la latitude, de même qu'entre la taille des domaines vitaux et la latitude. Aucune interaction significative entre le sexe et la longueur des serpents dans l'analyse des domaines vitaux n'a été trouvée. La taille des domaines vitaux des mâles et des femelles varient de la même manière en fonction de la latitude. De plus, la longueur des serpents augmente avec la latitude. Cette étude suggère donc que la taille des domaines vitaux n'est pas reliée à la latitude, mais qu'elle est reliée à la taille corporelle et que celle-ci soit positivement corrélée à la latitude.

Introduction

La compétition intraspécifique augmente l'intensité des traits sexuels au sein d'une population et ces traits permettent aux animaux d'accéder aux ressources et/ou aux partenaires sexuels (Andersson, 1994). Ces caractéristiques sexuelles peuvent être physiques ou comportementales. Les femelles choisissent les mâles les plus gros, donc le succès reproducteur des mâles est relié à leur taille corporelle (Andersson, 1994), c'est pourquoi ce sont eux qui en général développent des caractéristiques sexuelles spécifiques. Par contre, chez les serpents, il a été démontré que chez la majorité des espèces, les femelles sont plus grosses que les mâles (Greene 2000), hormis pour quelques familles telles que les Elapidae et les Colubrinae (Blanckenhorn & al., 2006). La disponibilité de ressources serait le facteur limitant le plus important de la taille corporelle des femelles, puisqu'elles doivent dépenser une grande quantité d'énergie dans la production de petits (Trivers 1972, Reiss 1989). La productivité primaire est positivement corrélée au potentiel d'évapotranspiration qui celui-ci diminue avec l'augmentation de latitude (Rosenzweig, 1968; Leith 1975; Currie et Fritz, 1993). Puisque la disponibilité de ressources diminue avec la latitude (Currie et Fritz, 1993) et qu'elle contrôle la taille corporelle des femelles (Trivers 1972, Reiss 1989), les femelles seraient plus affectées que les mâles avec une augmentation de latitude. Conséquemment, la latitude devrait avoir un effet différent entre les mâles et les femelles, puisque les femelles nécessitent une quantité d'énergie supérieure aux mâles pour la production d'œufs (Trivers 1972, Reiss 1989), l'intensité du dimorphisme sexuel diminuera en fonction de la latitude.

La loi de Bergmann stipule une association positive entre la taille corporelle des animaux et le climat froid, donc l'hypothèse propose que la taille corporelle tend à augmenter avec la latitude. Bergmann a d'abord élaboré cette hypothèse au niveau interspécifique (James 1970; Blackburn et al. 1999; Clauss et al. 2013) et à ensuite été réinterprétée par Rensch (1938) et Mayr (1956) qui stipulent que le modèle devrait s'appliquer au niveau intraspécifique ou parmi un groupe de sous-espèces. La plupart des analyses supportent le modèle de Bergmann au niveau intraspécifique pour les mammifères et les oiseaux (James 1970; Zink et Remsen 1986; Ashton et al. 2000; Ashton 2002). Concernant les squamates, les scientifiques sont encore en désaccord. Alors que certaines études supportent la loi de Bergmann (Lindsey 1966; Van Voorhies 1996, 1997; Atkinson et Sibly 1997; Mousseau 1997), d'autres la contestent (Cowles 1945; Allee et al. 1949; Mousseau 1997). Ces études n'arrivent pas à s'accorder sur la tendance de la taille corporelle des serpents à travers le monde et il est encore incertain si la loi de Bergmann peut s'appliquée aux serpents. Dans cette étude, on s'intéresse à la variation spatiale de la taille corporelle des serpents au niveau interspécifique, puisqu'il y a peu de données sur ce modèle à grande échelle. Bergmann propose une corrélation positive entre la taille corporelle et la latitude, par contre il est probable que la taille corporelle des serpents diminue en fonction de la latitude dû aux ressources qui sont en quantité limitante (Rosenzweig, 1968; Leith 1975; Ashton et Feldman 2003).

Un autre comportement qui peut différer entre les sexes est l'espace utilisé. Il a été démontré que les femelles ont tendance à avoir un plus grand espace vital que les mâles dû à leurs conditions de reproduction lorsqu'elles doivent pondre (Reinert 1993, Blouin-Demers & Weatherhead 2001). Par contre, il a été démontré que les mâles parcourent de plus grandes distances en recherche de partenaires sexuels durant la saison de reproduction (Gregory & al. 1987). La disponibilité de ressources peut également être un facteur qui contrôle la taille des domaines vitaux des serpents. La quantité de ressources est inférieure aux latitudes élevées (Rosenzweig, 1968; Leith 1975; Currie et Fritz, 1993), de ce fait, on devrait observer que la taille des domaines vitaux des mâles et des femelles augmentent avec la latitude, puisqu'ils parcourent une plus grande distance à la recherche de partenaires et de ressources.

Méthodes

Des articles de la littérature primaire rapportant les valeurs de taille des serpents (faisant référence à la longueur du museau jusqu'au cloaque (LMC) et des domaines vitaux ont été utilisés pour créer notre banque de données. La recherche d'articles a été faite par l'entremise de *Google Scholar*, *Web of Science* et *University of Ottawa Library Search*. La banque de donnée a été créée à partir d'une série de deux termes clés de recherche. La liste des premiers termes de recherche utilisés est la suivante : "spatial ecology, telemetry, home range, habitat utilization, Minimum convex polygon, Kernel density, movement pattern, body size, sexual dimorphism". Les

deuxièmes termes de recherche ajoutés sont : “snakes, colubrid, elapid, *specific name group of snakes as rattlesnake, viper, boa, python, etc.*, Reptiles, squamatas”.

Lorsque tous les articles ont été lus ou qu’aucun article utile pour ma recherche n’a été trouvé, de nouveaux termes de recherche ont été utilisés. Le fichier utilisé contenait majoritairement des articles qui fournissaient la taille des domaines vitaux (ha) calculés par la méthode du *100% minimum convex polygon*, la taille corporelle (cm), le sexe et la latitude à laquelle l’étude en question a été faite. D’autres renseignements tels que le poids (kg), la taille d’échantillon utilisée dans chacune des études, la durée de l’étude, l’écart-type et l’erreur standard sont inclus dans la base de données.

Lorsqu’un article n’avait pas toutes les variables importantes pour l’analyse statistique, la base de données a été complétée à l’aide de guides de terrain ou d’autres articles. Le dimorphisme entre les mâles et les femelles a été calculé en pourcentage (mâles/femelles) de sorte que les mâles sont plus gros lorsque le pourcentage est négatif et que les femelles sont plus grosses lorsque le pourcentage est positif.

L’effet de la latitude, de la longueur des serpents, du sexe et de l’interaction entre ces variables sur la grosseur des domaines vitaux a été testé par une ANCOVA et plusieurs régressions simples ont été faites afin de bien observer les liens entre les variables. Lorsqu’il n’y avait pas d’interaction entre les variables, le modèle statistique a alors été simplifié. L’effet de la latitude et du sexe sur la longueur des serpents a également été testé à l’aide d’une ANCOVA. Puis afin de tester la relation entre le dimorphisme sexuel et la latitude, une régression simple a été faite. Si les régressions n’étaient pas linéaires et que les conditions d’applications n’étaient pas rencontrées, une modification log ou polynomiale a été faite, puis un test de permutations si les résidus ne suivaient toujours pas une distribution normale.

Résultats

Dimorphisme sexuel

Les résidus provenant des données du dimorphisme sexuel déviaient d’une distribution normale même en effectuant une transformation log et polynomiale ($p < 0.05$). Concernant la variabilité des résidus, le test Breush-Pagan a été non-significatif, donc l’hypothèse alternative d’homoscédasticité des résidus a été acceptée ($p > 0.05$). On a accepté l’hypothèse alternative de linéarité des résidus ($p > 0.05$) et l’hypothèse d’indépendance des résidus ($p > 0.05$). Un test de permutation a été fait et l’analyse du dimorphisme sexuel en fonction de la latitude a démontré que la relation n’était pas significative (pente \pm ET= -0.1536 ± 0.0911 , $R^2 = 0.0113$, $F_{1,160} = 2.8440$, $p > 0.05$, fig. 1).

En poursuivant avec un test de permutation pour une régression polynomiale (fig. 1), l’effet de la latitude au premier et au deuxième degré sur le dimorphisme sexuel des serpents étaient non-

significatifs ($R^2 = 0.0255$, $F_{2, 159} = 3.11$, $p > 0.05$, fig. 1). Le dimorphisme sexuel ne suit pas une relation linéaire ou curvilinéaire en fonction de la latitude.

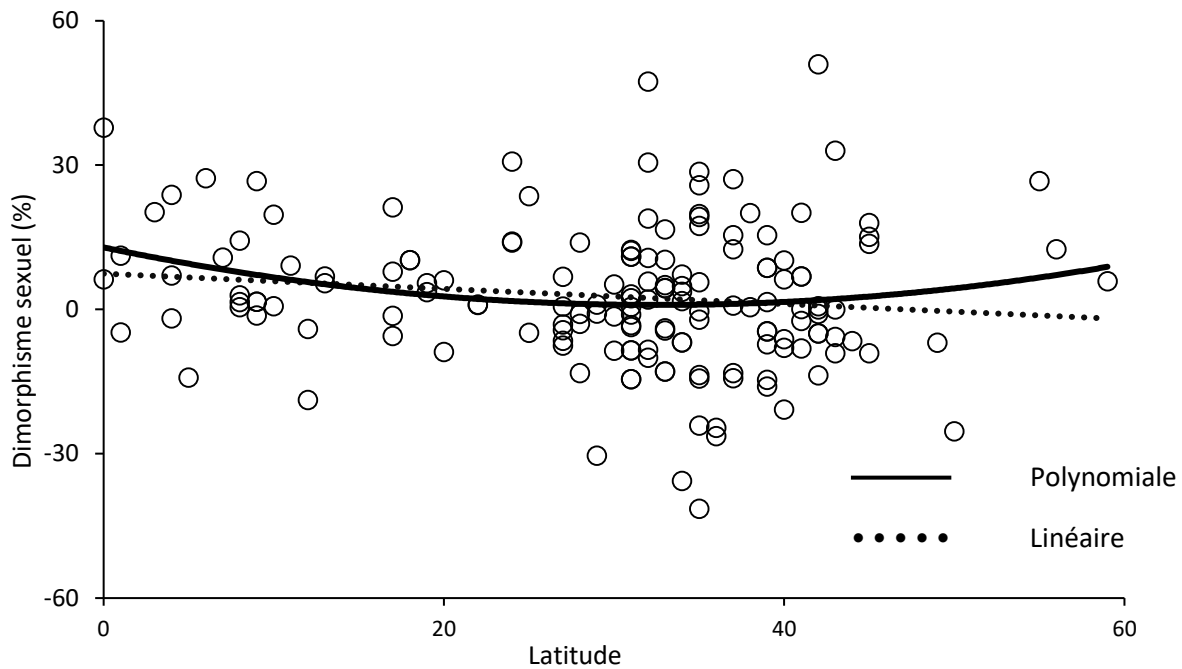


Figure 1. Dimorphisme sexuel en fonction de la latitude chez différentes espèces de serpents à travers le monde. Une régression linéaire ($R^2 = 0.0113$, ligne pointillé) et polynomiale ($R^2 = 0.0255$, ligne pleine) a été ajustée aux 162 observations. Un ratio négatif indique un dimorphisme sexuel où les mâles sont plus gros que les femelles et un ratio positif indique que les femelles sont plus grosses.

Taille corporelle

Les résidus des données pour l'analyse de la longueur des serpents en fonction de la latitude déviaient d'une distribution normale ($p < 0.05$), la condition d'homoscédasticité n'était pas remplie ($p < 0.05$), les résidus étaient hétéroscédastiques et on a rejeté l'hypothèse d'indépendance des résidus ($p < 0.05$). De ce fait, un test de permutation a été effectué. Les résultats du test d'ANCOVA a établi que les pentes ne changeaient pas entre les sexes pour la régression linéaire entre la LMC et la latitude ($p > 0.05$, fig. 2), soit une interaction non-significative. J'ai poursuivi avec une ANOVA en enlevant le terme d'interaction et l'ordonnée à l'origine ne différait pas entre les sexes ($p > 0.05$, fig. 2). Par contre, on remarque que la longueur museau-cloaque des serpents varie selon la latitude peu importe le sexe (pente \pm ET = -0.8145 ± 0.1914 , $R^2 = 0.0426$, $F_{1, 384} = 18.11$, $p < 0.05$, fig. 3).

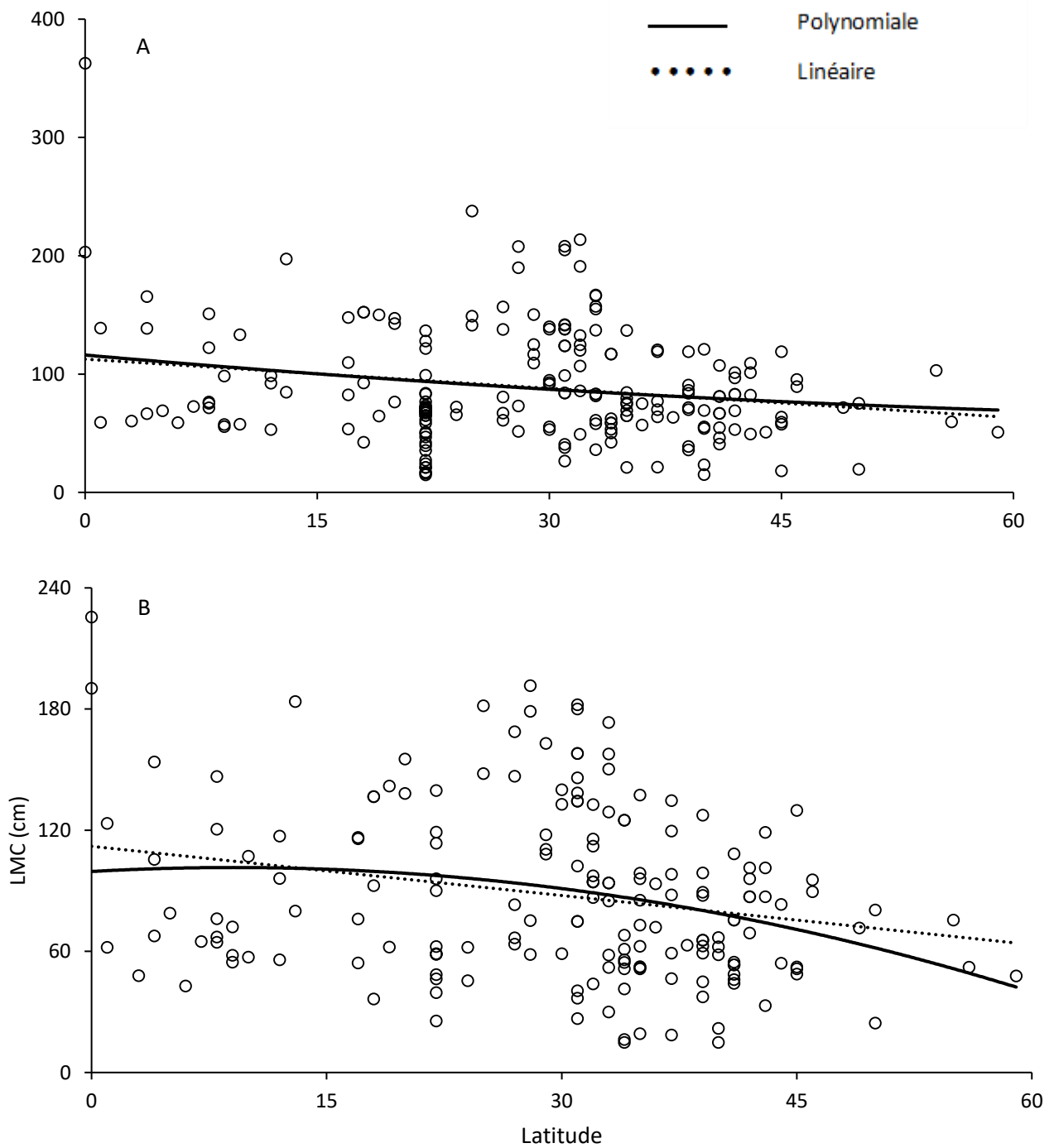


Figure 2. Longueur museau-cloaque (LMC) fonction de la latitude chez différentes espèces de serpents à travers le monde. (A) Une régression linéaire ($R^2 = 0.0344$, ligne pointillé) et polynomiale ($R^2 = 0.0413$ ligne

pleine) ont été ajustées aux 206 observations des femelles. (B) Une régression linéaire ($R^2 = 0.0481$, ligne pointillé) et polynomiale ($R^2 = 0.0413$, ligne pleine) ont été ajustées aux 183 observations des mâles.

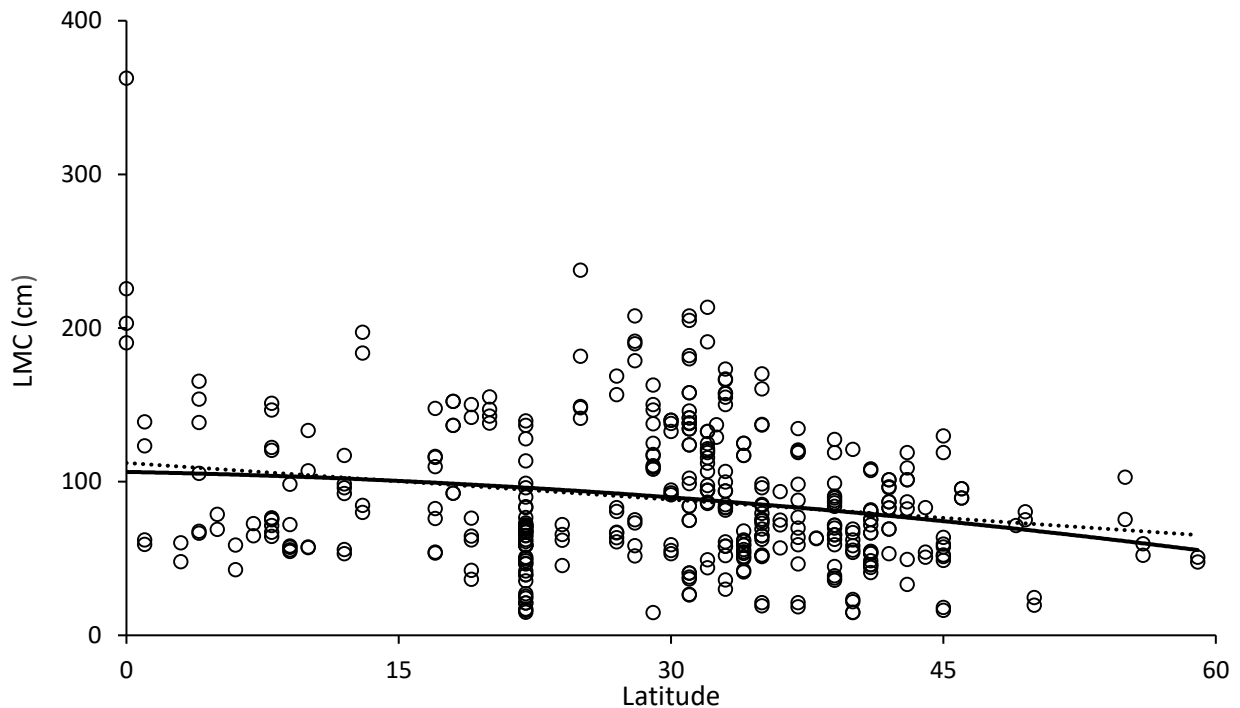


Figure 3. Longueur museau-cloaque (LMC) fonction de la latitude chez différentes espèces de serpents mâles et femelles à travers le monde. Une régression linéaire ($R^2 = 0.0426$, ligne pointillé) et polynomiale ($R^2 = 0.0444$ ligne pleine) ont été ajustées aux 393 observations.

Domaines vitaux

Les résidus des données pour l'analyse des domaines vitaux ne respectaient pas la condition d'application de normalité ($p < 0.05$), d'homoscédasticité ($p < 0.05$), de linéarité des résidus ($p < 0.05$) et d'indépendance des résidus ($p < 0.05$) pour les données transformées. Une fois la transformation log effectuée, les résidus étaient distribués normalement (pente $p > 0.05$). En poursuivant donc avec une ANCOVA pour une régression logarithmique, il n'y avait pas d'interaction entre le sexe ($p > 0.05$) et la longueur des serpents et entre le sexe et la latitude ($p > 0.05$). L'effet du sexe et de la latitude sur la taille des domaines vitaux était non-significatif ($p > 0.05$). Par contre, l'effet de la taille corporelle avait un effet significatif sur l'espace utilisé par les serpents ($p < 0.05$). En enlevant les termes non-significatifs, la relation linéaire entre la taille des domaines vitaux et la taille corporelle était encore significative (pente \pm ET = 1.5894 ± 0.3144 , $R^2 = 0.144$, $F_{1, 145} = 25.56$, $p < 0.05$, fig. 4).

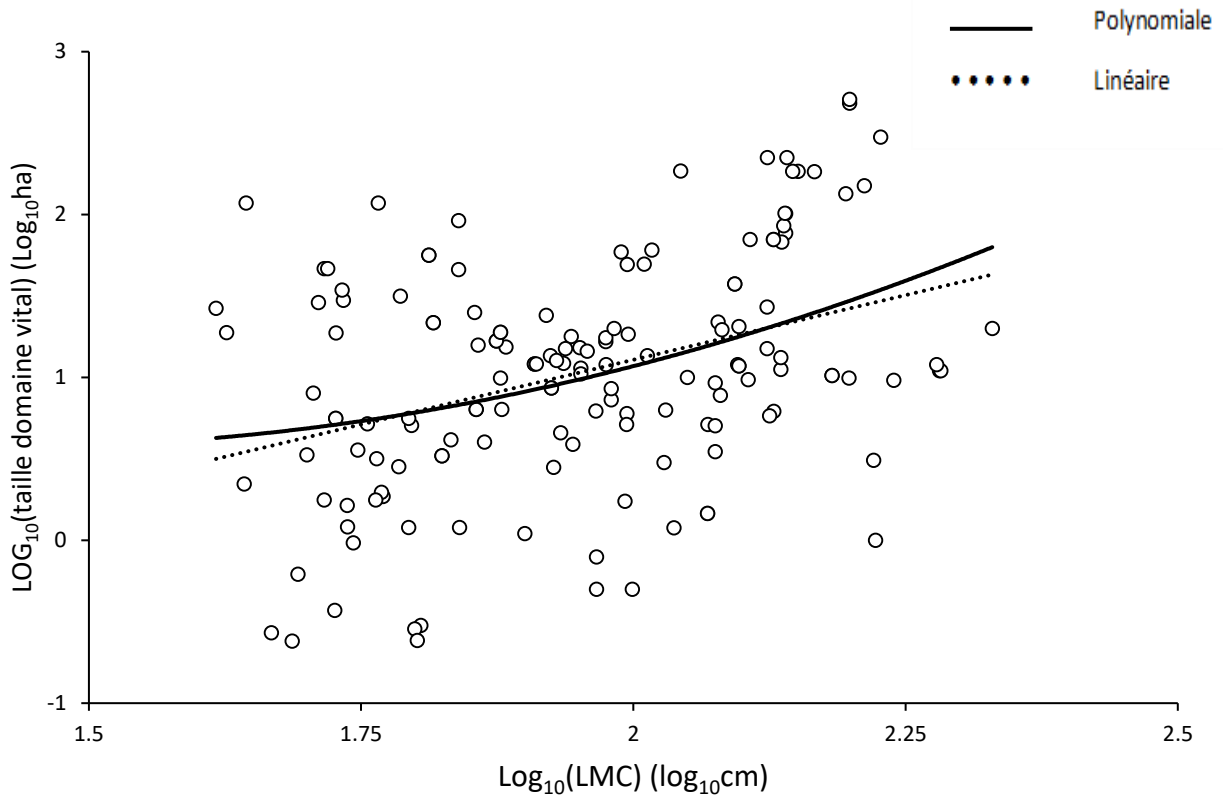


Figure 4. Superficie du domaine vital des serpents en fonction de leur longueur (LMC). Une transformation log a été effectuée pour les 153 observations. Une régression linéaire ($R^2 = 0.144$, ligne pointillé) et polynomiale ($R^2 = 0.141$, ligne pleine) a été ajustées aux données.

Discussion

Dimorphisme sexuel

Il n'y avait pas de relation linéaire ou polynomiale entre le dimorphisme sexuel et la latitude. La taille d'échantillon est très grande, soit 162 observations. Ma banque de données contient des valeurs sur les Elapidae et les Colubrinae, c'est pourquoi il y avait des valeurs négatives de dimorphisme sexuel. Il est courant que chez ces familles de serpents les mâles soient plus gros que les femelles (Blanckenhorn & al. 2006). Puisque c'est la tendance générale qui m'intéressait, les valeurs des espèces de ces deux familles n'ont pas été exclues. L'hypothèse où la latitude a un effet plus grand chez la taille corporelle des femelles en raison des demandes énergétiques plus élevée n'est pas soutenue dans cette étude. Rensch propose alternativement que le dimorphisme sexuel des mâles augmente et que celui des femelles diminuent avec la taille corporelle (Abouheif and Fairbairn 1997; Fairbairn 1997; Blackenhorn et al. 2006). Étant donné que nous avons observé une diminution significative de la taille corporelle en fonction de la latitude, il aurait été en accord avec Rensch d'observer une augmentation du dimorphisme sexuel en fonction de la latitude, puisqu'aux basses latitudes les mâles seraient plus gros et la valeur du

dimorphisme serait négative. Par contre, aucune tendance dans cette étude concernant le dimorphisme sexuel n'a été trouvée.

Taille corporelle

En analysant les 392 observations pour tester la variation spatiale de la taille corporelle des serpents, les mâles et les femelles ont la même pente. La latitude a le même effet négatif sur la LMC des serpents chez les mâles et les femelles (fig. 2) et il n'y avait pas de différence de taille significative entre les mâles et les femelles. Mes résultats n'ont démontré aucune tendance significative du dimorphisme sexuel et aucune tendance de la taille corporelle en fonction de la latitude. Selon la littérature (Greene 2000), on aurait dû au moins observer une différence significative entre la taille corporelle des mâles et des femelles. L'hypothèse générale que la latitude aura un effet négatif sur la taille corporelle des serpents dû aux ressources moins abondantes aux extrémités des latitudes est supportée, la taille corporelle diminue en fonction de la latitude. On réfute alors l'hypothèse de Bergmann. Bergmann stipule que les animaux vivant dans des climats plus froids auront une taille plus grande, donc un ratio surface : volume plus petit afin d'éviter la perte de chaleur. Ce processus s'applique aux homéothermes, car ceux-ci bénéficient d'une réduction dans le rapport surface : volume. Cependant, le modèle de Bergmann a souvent été testé chez les amphibiens et les squamates. Étant donné que les serpents sont ectothermes et poïkilothermes, ils ne peuvent générer leur propre chaleur, leur température peut facilement varier en fonction de la température extérieure ambiante. Un processus autre que celui proposé par Bergmann devrait expliquer la relation négative entre la taille corporelle et la latitude. Il est possible que le processus soit le même pour tous les groupes taxonomiques, mais qu'il aille un effet différent sur chacun (Ashton et Feldman 2003).

Ce modèle observé de la taille corporelle permet certaines analogies quant aux mécanismes influençant la LMC chez les serpents. Plusieurs mécanismes peuvent expliquer cette variation. Il y a tout d'abord l'hypothèse que les animaux de taille supérieure sont plus aptes à survivre en manque de nourriture en raison de leur capacité à mieux stocker des réserves de nourriture (Lindstedt et Boyce 1985; Cushman et al. 1993). Puisque la fréquence de carence arrive plus souvent aux latitudes élevées, la longueur des serpents devraient être plus élevée. La compétition entre les individus peut être un facteur expliquant la taille corporelle.

Le taux de compétition entre les individus peut avoir différent effet sur les divers groupes d'animaux (Damuth 1993). La compétition entre les organismes diminue avec la latitude (Ashton et Feldman, 2003). De ce fait, les serpents auraient peut-être tendance à diminuer leur taille corporelle lorsque la pression de compétition est plus faible (Ashton et Feldman, 2003). Il est possible que les serpents dans les climats plus froids aient développé une plus petite taille corporelle afin d'augmenter leur ratio surface : volume, afin de diminuer le temps consacré à la thermorégulation (Cowles 1945; Bogert 1949; Stevenson 1985). Dans les climats plus chauds, la thermorégulation n'est pas aussi importante et une taille plus grande permettrait aux individus de consacrer plus d'énergie dans l'alimentation ou la compétition (Ashton et Feldman, 2003). De plus, lorsque les serpents sont exposés à plus de chaleur durant leur croissance, ils ont tendance

à être plus gros (Arnold et Peterson, 1989). Il est naturel d'observer dans cette étude une taille moyenne plus élevée au niveau équatorial.

Domaine vital

Il n'y avait pas d'effet de la latitude sur la taille des domaines vitaux, donc on rejette l'hypothèse que les serpents doivent parcourir de plus grandes distances en recherche de ressources et de partenaires aux latitudes élevées. L'abondance de ressources à différente température ne serait donc pas un problème pour les serpents, contrairement à ce que plusieurs études suggèrent (Tufto et al. 1996, Moyer et al. 2007). Plusieurs autres causes sont responsables de la quantité d'espace utilisée par les serpents. La fragmentation de l'environnement joue un rôle dans l'aire totale du territoire occupé (Dodd and Barichivich, 2007; Breininger et al., 2011). Il serait intéressant de pousser cette étude et d'analyser l'effet de la fragmentation aux diverses latitudes. L'utilisation spatiale de l'environnement dépend également de l'abondance de partenaires sexuels, de la disponibilité de refuges adéquats et d'opportunités de pratiquer la thermorégulation (Gibbons and Semlitsch 1987, Gregory et al. 1987, Macartney et al. 1988). Plusieurs études ont démontré que la taille du domaine vital était reliée à la taille corporelle et que plus la longueur augmente, plus l'espace utilisé augmente (Layne and Steiner 1984; Stevenson et al. 2003, 2009). Cette étude conclue qu'en moyenne la taille des domaines vitaux de diffère pas entre les sexes, mais qu'elle varie positivement en fonction de la taille corporelle.

Cette étude n'a pas pris en compte la phylogénie des espèces. Les tests phylogénétiques permettent d'évaluer une tendance générale au sein d'une classe animal, par exemple, en analysant chaque espèce comme un événement évolutif indépendant l'un de l'autre. Un tel contrôle sert à analyser les observations de manière indépendante. Ne pas avoir fait un tel test peut engendrer des résultats non-exacts (Meiri, 2011). Clauss et al. (2013) ont démontré que les résultats statistiques n'étaient pas significatifs lorsque qu'aucun contrôle sur la phylogénie n'a été fait, car les tests statistiques prenant en compte la phylogénie permet d'éviter les erreurs de type II. L'absence de ce test dans cette étude a de grandes conséquences sur l'interprétation des résultats et sur la règle de Bergmann.

Conclusion

Un test phylogénétique aurait dû être fait, puisque la loi de Bergmann ne peut qu'être véritablement testée au niveau interspécifique qu'en testant la phylogénie (Clauss et al. 2013). Néanmoins, il ne semble pas avoir d'effet de la latitude sur la taille des domaines vitaux et sur le dimorphisme sexuel. Aucune différence de taille entre les mâles et les femelles n'a été observée, par contre, la tendance de la taille corporelle des serpents mâles et femelles varient négativement en fonction des latitudes. La taille des domaines vitaux est positivement corrélée à la longueur museau-cloaque des serpents pour les mâles et les femelles et l'effet de la taille corporelle ne diffère pas.

Références

- Abouheif, E., and D. J. Fairbairn. 1997. A comparative analysis of allometry for sexual size dimorphism: assessing Rensch's rule. *The American Naturalist*. 149:540-562.
- Allee, W. C., O. Park, A. E. Emerson, T. Park, and K. P. Schmidt. 1949. *Principles of animal ecology*. W. B. Saunders, Philadelphia, PA.
- Andersson, M. 1994. *Sexual selection*. (P. U. Press, Ed.) Princeton: Princeton, J.J.
- Arnold, S. J., and C. R. Peterson. 1989. A test for temperature effects on the ontogeny of shape in the garter snake *Thamnophis sirtalis*. *Physiol. Zool.* 62:1316–1333.
- Ashton, K. G. 2002. Patterns of within-species body size variation of birds: strong evidence for Bergmann's rule. 11(6):505-523.
- Ashton, K. G., Feldman, C. R. 2003. Bergmann's rule in nonavian reptiles: Turtles follow it, lizards and snakes reverse it. *Evolution*. 57(5):1151-1163.
- Ashton, K. G., Tracy, M. C., de Queiroz, A. 2000. Is Bergmann's rule valid for mammals? *American Naturalist*. 156(A):390-415.
- Atkinson, D., and R. M. Sibly. 1997. Why are organisms usually bigger in colder environments? Making sense of a life history puzzle. *Trends Ecology. Evolution*. 12:235–239.
- Blackburn, T. M., Gaston, K. J., Loder, N. 1999. Geographic gradients in body size: a clarification of Bergmann's rule. *Diversity and Distribution*. 5:165-174.
- Blackenhorn W. U., Stillwell R. C., Young, K. A., Fox C. W., Ashton K. G. 2006. *When Rensch meets Bergmann: Does sexual dimorphism change systematically with latitude?* *Evolution*. 60 (10):2004-2011.
- Blouin-Demers, G. & Weatherhead, P.J. 2001. *Thermal ecology of black rat snakes (Elaphe obsoleta) in a thermally challenging*. *Ecology*. 82(11):3025-3043.
- Bogert, C. M. 1949. Thermoregulation in reptiles, a factor in evolution. *Evolution* 3:195–211.
- Breininger, D. R., Bolt, M. R., Legare, M. L., Drese, J. H., Stolen, E. D. 2011. Factors Influencing Home-Range Sizes of Eastern Indigo Snakes in Central Florida. *Journal of Herpetology*. 45(4):484-490.
- Clauss, M. Dittmann, M. T., Muller, M. W. H., Meloro, C., Codron, D. 2013. Bergmann's rule in mammals: a cross-species interspecific pattern. *Oikos*. 122(10):1465-1472.
- Collins, and S. S. Novak, editors. *Snakes: ecology and evolutionary biology*. MacMillan, New York, New York, USA.
- Cowles, R. B. 1945. Surface-mass ratio, paleoclimate and heat sterility. *The American Naturalist*. 79:561–567.

- Currie, D. J., Fritz, J. T. 1993. Global Patterns of Animal Abundance and Species Energy Use. *Oikos*. 67(1):56-68.
- Cushman, J., Lawton, J. Manly, B. 1993. Latitudinal patterns in European ant assemblages: variation in species richness and body size. *Oecologia*. 95(1):30-37.
- Damuth, J. 1993. Cope's rule, the island rule and the scaling of mammalian population densities. *Nature* 365:748–750.
- DODD, C. K., JR., AND W. J. BARICHIVICH. 2007. Movement of large snakes (*Drymarchon*, *Masticophis*) in north-central Florida. *Florida Scientist* 70:83–94.
- Fairbairn, D. J. 1997. Allometry for sexual size dimorphism: pattern and process in the coevolution of body size in males and females. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 28:659-687.
- Gibbons, J. W., and R. D. Semlitsch. 1987. Activity patterns. Pages 396–421 in R. A. Seigel, J. T.
- Greene. H. W. 2000. *Snakes: The Evolution of Mystery in Nature*. Pp. 123-128. University of California Press. Berkeley. USA.
- Gregory, P. T., J. M. McCartney, and K. W. Larsen. 1987. Spatial patterns and movements. Pages 366–395 in R. A. Seigel, J. T. Collins, and S. S. Novark, editors. *Snakes: ecology and evolutionary biology*. MacMillan, New York, New York, USA.
- James, F. C. 1970. Geographic size variation in birds and its relationship to climate. *Ecology*. 51(3): 365-390.
- Layne, J. N., and T. M. Steiner. 1984. Sexual dimorphism in occurrence of keeled dorsal scales in the eastern indigo snake (*Drymarchon corais couperi*). *Copeia* 1984:776–778.
- Leith, H. 1975. Modelling the primary productivity of the world. - In: Leith, H. and Whittaker, R. H. (eds), *Primary productivity of the biosphere*. - Springer, New York, pp. 237-263.
- Lindsey, C. C. 1966. Body sizes of poikilotherm vertebrates at different latitudes. *Evolution* 20:456–465.
- Lindstedt, S. L. and Boyce, M. S. 1985. Seasonality, fasting endurance and body size in mammals. *The American Naturalist*. 125:873–878.
- Macartney, J. M., P. T. Gregory, and K. W. Larsen. 1988. A tabular study of data on movements and home ranges of snakes. *Journal of Herpetology* 22:61–73.
- Mayr, E. 1956. Geographical character gradients and climatic adaptation. *Evolution* 10: 105-108.
- Meiri, S. 2011. Bergmann's Rule – what's in a name? *Global Ecology and Biogeography*. 20(1):203-207.

Mousseau, T. A. 1997. Ectotherms follow the converse to Bergmann's rule. *Evolution* 51:630–632.

Moyer, M. A., J. W. McCown, and M. K. Oli. 2007. Factors influencing home-range size of female Florida black bears. *Journal of Mammalogy* 88:468–476.

Olson, V., Davies, R.G., Orme, C.D.L., Thomas, G.H., Meiri, S., Blackburn, T.M., Gaston, K.J., Owens, I.P.F. & Bennett, P.M. 2009. Global biogeography and ecology of body size in birds. *Ecology Letters*. 12:249-259

Reiss, M. J. 1989. *The allometry of growth and reproduction*. Cambridge University Press, London, United Kingdom, 182 pp.

Reinert, H. K. 1993. Habitat selection in snakes. Pages 201–240 in R. A. Seigel, and J. T. Collins, editors. *Snakes: ecology and behavior*. McGraw-Hill, Inc., New York, New York, USA.

Rensch, B. 1938. Some problems of geographical variation and species-formation. *Linn. Soc. London*. 150:275-285.

Rosenzweig, M. L. 1968. Net primary productivity of terrestrial communities: predictions from climatological data. - *Am. Nat.* 102: 67-74.

Stevenson, R. D. 1985. Body size and limits to the daily range of body temperature in terrestrial ectotherms. *Am. Nat.* 125: 102–117.

Stevenson, D. J., K. J. Dyer, and B. A. Willis-Stevenson. 2003. Survey and monitoring of the eastern indigo snake in Georgia. *Southeastern Naturalist* 2:393–408.

Stevenson, D. J., K. M. Enge, L. Carlile, K. J. Dyer, T. M. Norton, N. L. Hyslop, and R. A. Kiltie. 2009. An eastern indigo snake (*Drymarchon couperi*) mark-recapture study in southeastern Georgia. *Herpetological Conservation and Biology* 4:30–42.

Trivers, R. L. 1972. Parental investment and sexual selection. Pp. 136-179, in *Sexual selection and the descent of man* (B. Campbell. ed.). Aldine Press, Chicago, Illinois, 378 pp.

Tufto, J., R. Andersen, and J. Linnell. 1996. Habitat use and ecological correlates of home range size in a small cervid: the roe deer. *Journal of Animal Ecology* 65:715–724.

Van Voorhies, W. A. 1996. Bergmann size clines: a simple explanation for their occurrence in ectotherms. *Evolution* 50: 1259–1264.

Van Voorhies, W. A. 1997. On the adaptive nature of Bergmann size clines: a reply to Mousseau, Partridge, and Coyne. *Evolution* 51:635–640. Via, S., R. Gomulkiewicz, G. de Jong, S. M. Scheiner, C. D. Schlichting,

and P. H. Van Tienderen. 1995. Adaptive phenotypic plasticity: consensus and controversy. *Trends Ecol. Evol.* 10:212–217.

Zink, R.M. & Remsen, J.V. Jr (1986) Evolutionary processes and patterns of geographic variation in birds. *Current ornithology*, vol. 4 (ed. by R.F. Johnston), pp. 1–69. Plenum Press, NY.

Annexe A

Voir chiffrier Excel pour toutes les valeurs utilisées dans l'analyse