

## Identification de populations ovipares de *Lacerta (Zootoca) vivipara* en Italie.

par

Samuele GHIELMI <sup>(1)</sup>, Benoît HEULIN <sup>(2)</sup>, Yann SURGET-GROBA <sup>(3)</sup>  
et Claude-Pierre GUILLAUME <sup>(4)</sup>

<sup>(1)</sup> *Civico Museo Insubrico di Storia Naturale, piazza Giovanni XXIII-  
21056 Induno Olona (Va) (Italy)*

<sup>(2)</sup> *CNRS, UMR 6553, Station Biologique de Paimpont,  
35380 Paimpont (France)*

<sup>(3)</sup> *CNRS, UMR 6553, Laboratoire de Parasitologie Pharmaceutique,  
Av. du Pr. Léon Bernard, 35043 Rennes (France)*

<sup>(4)</sup> *EPHE, Laboratoire Biogéographie et Ecologie des Vertébrés, cc 094, UM2,  
34095 Montpellier (France)*

**Résumé** - Le lézard *Lacerta (Zootoca) vivipara* présente un mode de reproduction vivipare dans la plupart de ses populations. Plusieurs groupes de populations ovipares de cette espèce ont cependant précédemment été identifiés, en bordure méridionale de son aire de répartition. Nous présentons ici de nouvelles observations d'un mode de reproduction ovipare chez des femelles provenant de 3 populations du nord-ouest de l'Italie et de 2 populations du nord-est de l'Italie. Les populations ovipares du NE de l'Italie sont adjacentes au groupe ovipare précédemment identifié en Slovénie et dans les Alpes Carniques au sud de l'Autriche, tandis que les populations ovipares du NW de l'Italie en sont très éloignées. Nous soulignons la nécessité d'un échantillonnage complémentaire permettant d'établir s'il existe - ou non - d'autres populations ovipares entre celles du NW et du NE de l'Italie. La possibilité d'un contact géographique entre populations ovipares et vivipares dans les Alpes italiennes est également discutée.

**Mots-clés** : *Lacerta (Zootoca) vivipara*. Oviparité. Viviparité. Biogéographie.

**Summary** - Identification of oviparous populations of *Lacerta (Zootoca) vivipara* in Italy. The lizard *Lacerta (Zootoca) vivipara* breeds viviparously in most of its populations. However, oviparous populations have been found in southernmost parts of its range. Oviparous females are reported from two populations in northeastern, and three in northwestern Italy. Oviparous populations in northeastern Italy are very close to those previously identified in Slovenia and in the Carnic Alps of southern Austria, whereas those in northwestern Italy are very far from this group. Further sampling is required to determine whether other oviparous populations are present between northeastern and northwestern Italy, and the possibility of a contact zone between oviparous and viviparous populations in the Italian Alps is discussed.

**Key words** : *Lacerta (Zootoca) vivipara*. Oviparity. Viviparity. Biogeography.

## I. INTRODUCTION

Le lézard *Lacerta* (*Zootoca*) *vivipara* est une espèce caractérisée par une bimodalité de reproduction, c'est-à-dire par la coexistence de populations ovipares et de populations vivipares. La plupart des populations de cette espèce, depuis la France et les Iles Britanniques, jusqu'en Scandinavie et jusqu'à l'est du continent Eurasiatique (Iles de Sakhaline et Hokkaido) sont vivipares. Des populations ovipares relictuelles ont cependant été identifiées en bordure méridionale de l'aire de répartition de *L.(Z.) vivipara*, d'abord dans la région Pyrénéo-cantabrique et en Aquitaine (Lantz 1927, Braña & Bea 1987, Heulin 1988, Heulin & Guillaume 1989) puis, plus récemment, en Slovénie et dans les Alpes Carniques au Sud de l'Autriche (Böhme *et al.* 1999, Vogrin *et al.* 1999, Heulin *et al.* 2000, Mayer *et al.* 2000).

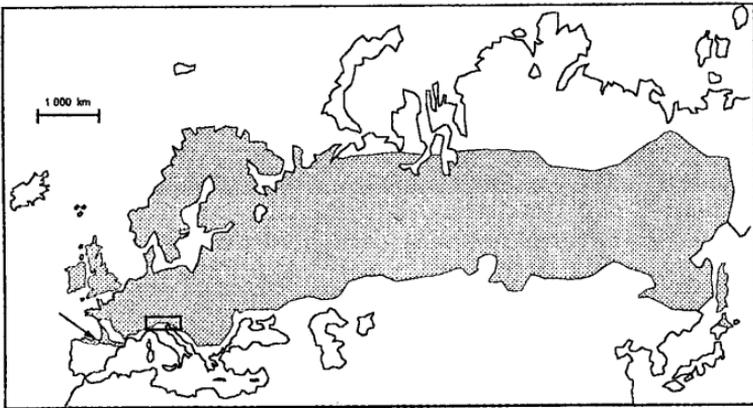
Cette distribution géographique particulière reflète vraisemblablement l'existence d'une différence adaptative entre les deux formes reproductrices : la possibilité d'accélérer le développement embryonnaire grâce à la thermorégulation comportementale maternelle pourrait conférer un avantage adaptatif aux populations vivipares sous les climats les plus froids (de haute latitude et/ou haute altitude) imposant des saisons d'activité courtes; tandis que la possibilité de réaliser plusieurs pontes successives chaque année pourrait conférer un avantage adaptatif aux populations ovipares sous les climats plus cléments permettant une saison d'activité plus longue (Heulin *et al.* 1991, 1997, et voir Shine 1985 pour une revue de la question). Le fait biogéographique le plus marquant en faveur d'une telle interprétation est l'extraordinaire extension septentrionale, jusqu'à 69° de latitude Nord, de la souche vivipare de *L. (Z.) vivipara* (Borkin *et al.* 1984). Plusieurs autres faits obligent cependant à nuancer l'idée d'une limite éco-climatique (latitudinale et/ou altitudinale) tranchée des deux formes reproductrices de *L. (Z.) vivipara*. Ainsi sait-on d'une part que la forme ovipare peut s'établir jusqu'à plus de 2000m d'altitude dans les Pyrénées (Heulin & Guillaume 1989) et, d'autre part, que les populations vivipares de Bulgarie sont localisées à des latitudes comparables à celles des populations ovipares Pyrénéennes, et même inférieures à celle des populations ovipares de Slovénie (Guillaume *et al.* 1997, Heulin *et al.* 2000). Il est donc vraisemblable qu'en plus des facteurs adaptatifs, divers aléas de l'histoire biogéographique de l'espèce ont pu contribuer à modeler les limites actuelles de répartition de ses populations ovipares et vivipares. L'hypothèse actuellement en vigueur est que les populations ovipares de *L. (Z.) vivipara* pourraient s'être isolées précocement dans certains refuges méridionaux au cours des glaciations du Pléistocène, tandis que les populations vivipares se seraient différenciées dans une autre zone refuge puis auraient (re)colonisé les contrées septentrionales au cours des périodes interglaciaires (Heulin *et al.* 1993, 1999, Guillaume *et al.* 2000, Surget-Groba *et al.* 2001)

Il est donc essentiel, dans le cadre de cette problématique biogéographique, d'étudier précisément les limites d'extension des populations ovipares et vivipares sur la bordure méridionale de l'aire de répartition. Nous ne

dispositions jusqu'à aujourd'hui que d'une connaissance extrêmement limitée des caractéristiques reproductives et génétiques des populations italiennes de *L. (Z.) vivipara*. Il s'agissait d'une part de deux observations de parturition de femelles révélant l'existence d'un mode de reproduction vivipare à Valle Formaza dans les Alpes du Tessin (Andreone & Sindaco 1998) et à Pramollo dans les Alpes Carniques (Lapini comm. pers.), et d'autre part de nos données de phylogénie moléculaire indiquant l'existence de populations vivipares dans deux autres stations des Alpes italiennes (Surget-Groba *et al.* 2001). Nous présentons ici des données révélant l'existence de populations ovipares de *L. (Z.) vivipara* dans deux régions distinctes d'Italie.

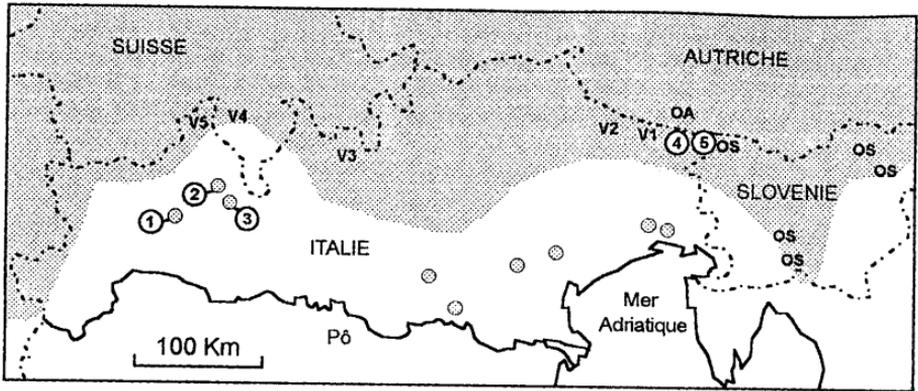
## II. MATERIEL- METHODES

Des femelles adultes de *L. (Z.) vivipara* ont été capturées en avril-mai 2000. Ces femelles présentaient au moment de leur capture les traces caractéristiques d'accouplement, laissées par la morsure du mâle lors de la copulation. Elles ont été gardées individuellement en terrarium jusqu'à l'obtention des pontes, dans des conditions d'élevage de laboratoire identiques à celles utilisées lors de nos recherches précédentes (Heulin 1988, Heulin *et al.* 2000). Un premier échantillon a été récolté au NW de l'Italie, en limite du Piémont et de la Lombardie : 1 femelle à Oropa (45°37'N, 7°58'E, alt. 1180m), 1 femelle à Mottarone (45°52'N, 8°29'E, alt. 850m), 2 femelles dans la région de Varese au Palude de Brabbia (45°47'N, 8°42'E, alt. 240m). Un deuxième échantillon a été récolté au NE de l'Italie, dans les Alpes Carniques : 1 femelle à Tarvisio (46°30'N, 13°36'E, alt. 800m) et 2 femelles à Fusine (46°29'N, 13°40'E, alt. 875m). En outre, 2 mâles adultes de Varese et un mâle adulte de Mottarone ont également été gardés en captivité.



**Figure 1 :** Aire de répartition de *Lacerta (Zootoca) vivipara*.

La flèche indique la localisation des populations ovipares du sud-ouest de la France et du nord de l'Espagne. La partie encadrée correspond à la carte détaillée (Italie du Nord - Slovénie) présentée sur la figure 2.



**Figure 2 :** Bordure méridionale de l'aire de répartition de *Lacerta (Zootoca) vivipara* en Italie et Slovénie.

Aire principale de répartition (zone grisée) et populations disjointes (points gris), d'après Giovine 1989, Richard & Semenzato, 1992, Tome 1996.

- Localisation des populations ovipares italiennes étudiées : 1 Oropa, 2 MottaroneVarese, 3 Varese, 4 Tarvisio, 5 Fusine.

- Autres populations où un mode de reproduction ovipare a été observé : en Slovénie OS (d'après Böhme *et al.* 1999, Heulin *et al.* 2000) et dans les Alpes Carniques Autrichienne OA (d'après Mayer *et al.* 2000).

- Populations vivipares : identifiées par observation de parturition pour Valle Formaza V5 (Andreone & Sindaco 1998) et Pramollo V1 (Lapini comm. pers.) et d'après des données de phylogénie moléculaire pour Paluzza V2, Chiareggio V3 et Valle Piumogna V4 (voir texte).

La position de la zone d'étude par rapport à l'aire de répartition de l'espèce est présentée sur la carte de la figure 1, et l'emplacement des populations italiennes échantillonnées est présenté plus précisément sur la carte de la figure 2. Cette dernière carte répertorie aussi les populations de Slovénie et du sud de l'Autriche où un mode de reproduction ovipare a précédemment été observé (obtention de pontes en élevage) (Böhme *et al.* 1999, Heulin *et al.* 2000, Mayer *et al.* 2000), ainsi que quelques populations vivipares proches (voir discussion).

Une inspection fréquente des terrariums (4 fois par jour) nous a permis de collecter les pontes de chaque femelle juste après l'oviposition. Les femelles F5 et F6 de Varese et la femelle F7 de Mottarone ont été mises en présence de mâles et se sont ainsi ré-accouplées (présence de nouvelles traces de morsures d'accouplement) au cours de la semaine suivant l'oviposition. Plusieurs pontes successives ont été obtenues pour ces femelles (voir Tableau I).

Chaque ponte a été pesée, et le poids moyen des oeufs a été calculé en faisant le rapport du poids total de la ponte sur le nombre d'oeufs. Un oeuf de chaque ponte a été disséqué, pour déterminer le stade de développement embryonnaire (table de Dufaure & Hubert 1961), au moment de l'oviposition. Certains oeufs ont été fixés et conservés en collection pour d'autres analyses

**Tableau I.** Caractéristiques des pontes de *Lacerta (Zootoca) vivipara* déposées par des femelles provenant de 5 populations du nord de l'Italie. LMC : longueur museau cloaque de la femelle; N : nombre d'oeufs pondus; P : poids moyen des oeufs, calculé en faisant le rapport du poids de la ponte sur le nombre d'oeufs; E : stade de développement embryonnaire (table de Dufaure & Hubert 1961) déterminé sur un oeuf disséqué au moment de la ponte; ni : nombre d'oeufs incubés; D : durée d'incubation; T : température d'incubation : température constante de 22°C pour les pontes des femelles F1 à F3; température moyenne journalière  $\pm$  écart-type, pour les pontes des femelles F5 à F7.

Code Femelle	Origine	LMC (mm)	Date de ponte	N	P (mg)	E	ni	D (jours)	T (°C)
F1	Fusine	62	14 juin	6	267	31	3	35	22,5
F2	Fusine	61	21 juin	5	274	32	3	33	22,5
F3	Tarvisio	62	15 juin	6	248	32	3	34	22,5
F4	Oropa	63	13 juin	8	282	31	3	*	*
F5 (1ère ponte)	Varese	60	20 mai	8	214	30	5	41	22,4 $\pm$ 1,9
F5 (2ème ponte)	Varese	"	14 juin	7	250	30	5	38	22,9 $\pm$ 1,3
F5 (3ème ponte)	Varese	"	6 juillet	7	240	30	4	*	*
F6 (1ère ponte)	Varese	58	1 juin	4	200	30	3	36	23,6 $\pm$ 0,8
F6 (2ème-ponte)	Varese	"	21 juin	7	228	30	6	38	22,9 $\pm$ 1,4
F7 (1ere ponte)	Mottarone	53	2 juin	8	175	30	7	33	23,6 $\pm$ 0,7
F7 (2ème ponte)	Mottarone	"	26 juin	8	175	30	7	36	22,8 $\pm$ 1,3

\*= embryons morts pendant l'incubation

(étude de structure microscopique des coquilles en cours). Un nombre variable d'oeufs de chaque ponte (effectifs : voir Tableau I) ont pu être incubés au laboratoire. L'incubation des oeufs a été réalisée dans des boîtes plastiques contenant du sable humidifié permettant de maintenir une humidité relative proche de 100%. Les boîtes d'incubation contenant les oeufs des pontes des femelles F1 à F4 ont été maintenues à température constante de 22.5°C, dans une enceinte thermorégulée. Les boîtes d'incubation contenant les oeufs des femelles F5 à F7 ont été gardées à la température ambiante du laboratoire. Au cours de cette période, les températures moyennes journalières du laboratoire ont oscillé entre 20 et 25°C, avec une amplitude thermique journalière moyenne (différence jour/nuit) de l'ordre de 1°C.

### III. RESULTATS

Toutes les femelles ont pondu au laboratoire, ce qui montre qu'elles proviennent de populations ovipares. Une première ponte de 4 à 8 oeufs a eu lieu entre le 20 mai et le 21 juin. Les femelles F5, F6 et F7 déposèrent une deuxième ponte entre le 14 juin et le 26 juillet et même, pour l'une d'entre elles (F5), une troisième ponte le 6 juillet (Tableau I). Les oeufs fraîchement pondus présentent une coquille blanche parcheminée, ont un poids moyen variant de 175 à 282 mg selon les pontes, et contiennent des embryons ayant atteint les stades de développement 30 à 32 de la table de Dufaure et Hubert (1961). Nos données ne révèlent pas de corrélation significative entre la taille corporelle des femelles et le nombre d'oeufs par ponte, ni non plus entre le poids moyen et le nombre d'oeufs des pontes (tests de corrélation  $r$  de Pearson,  $P > 0,05$  dans tous les cas). Il existe en revanche une corrélation significative entre le poids moyen des oeufs et la taille de la femelle ( $r=0,91$  ;  $P<0,05$ ).

Les 3 oeufs de la femelle F4 et les 4 oeufs de la troisième ponte de la femelle F5 sont morts au cours de la période d'incubation. Tous les autres oeufs incubés ( $n=42$ ) ont éclos dans nos élevages. La durée d'incubation a été de 33 à 35 jours pour les pontes des femelles F1 à F3 incubées à une température constante de 22°C en enceinte thermorégulée, et de 33 à 41 jours pour les pontes des femelles F5 à F7 incubées à la température ambiante (moyennes de 22°C à 23°C) du laboratoire (tab. I).

Les 42 nouveau-nés obtenus présentaient tous la coloration dorsale noire caractéristique des juvéniles de *L. (Z.) vivipara*. Leur longueur museau-cloaque moyenne était de 21,5 mm (écart-type  $sd= 1,2$ ; variation observée : 19 à 24 mm), leur longueur de queue moyenne de 30,6 mm ( $sd=2,9$ ; variation observée : 26 à 36 mm), et leur poids moyen de 255 mg ( $sd= 33$ ; variation observée : 189 à 300 mg).

Le poids moyen (ou la taille moyenne) des nouveau-nés d'une portée n'est pas corrélé au poids moyen des oeufs de la ponte, ni à la taille de la femelle ayant produit cette ponte (test  $r$  de Pearson,  $P > 0,05$  dans tous les cas).

#### IV. DISCUSSION

Les femelles des cinq populations italiennes étudiées pondent des oeufs protégés par une coquille parcheminée, contenant des embryons incomplètement différenciés ; elles ont la faculté de déposer plusieurs pontes successives chaque année. Ces caractéristiques correspondent à celles observées dans les populations ovipares du sud-ouest de la France, d'Espagne et de Slovénie (Braña & Bea 1987, Heulin & Guillaume 1989, Heulin *et al.* 2000); elles sont clairement différentes des caractéristiques observées dans les populations vivipares de l'espèce où les femelles réalisent toujours une seule gestation annuelle et où l'oeuf, enveloppé par une fine membrane transparente, se développe complètement à l'intérieur de l'utérus maternel (Panigel 1956, Heulin *et al.* 1991).

Compte tenu des faibles effectifs de femelles étudiées et du nombre limité de populations italiennes échantillonnées, une comparaison statistique précise des caractéristiques reproductives des populations ovipares d'Italie, de Slovénie et de la région pyrénéo-cantabrique ne peut être effectuée. On mentionnera simplement que les valeurs extrêmes du nombre d'oeufs (4 à 8) par ponte, du poids moyen des oeufs à la ponte (175 à 282 mg), du stade de développement des embryons à l'oviposition (30- 32 de la table de Dufaure & Hubert 1961), et de la longueur museau-cloaque des nouveau-nés (19 à 24 mm) caractérisant les populations ovipares italiennes, sont incluses dans la gamme de variabilité observée pour ces paramètres dans les populations ovipares de la région pyrénéo-cantabrique et de Slovénie (Braña & Bea 1987, Heulin 1988, Braña *et al.* 1991, Heulin *et al.* 2000). On remarquera cependant que la durée d'incubation à température constante de 22.5°C observée pour les pontes de femelles italiennes (33-35 jours) est comparable à celle des pontes de femelles Slovènes (33-37 jours), mais est légèrement supérieure à celle observée pour des pontes de femelles pyrénéennes (27-33 jours) (Heulin *et al.* 2000). La gamme de variabilité du poids des nouveau-nés semble aussi légèrement plus élevée dans les populations d'Italie et de Slovénie (180 à 300mg dans ces deux cas) qu'elle ne l'est (174 à 269 mg) dans les populations pyrénéennes (Heulin *et al.* 2000). On notera enfin que la production de plusieurs pontes annuelles successives ne nécessite pas obligatoirement un ré-accouplement entre chaque ponte chez les femelles ovipares pyrénéennes (Heulin 1988) et qu'il conviendra donc d'évaluer si cette possibilité existe aussi chez les femelles ovipares de Slovénie et d'Italie.

Des nouvelles recherches, portant sur de plus grands échantillons étudiés en conditions standardisées, seront nécessaires pour déterminer s'il existe réellement quelques différences reproductives entre les populations ovipares franco-espagnoles et les populations ovipares slovéno-italiennes. Cette éventualité ne doit pas être négligée car l'on sait d'ores et déjà, grâce aux analyses phylogénétiques moléculaires, qu'il existe une nette différenciation génétique de ces deux groupes ovipares. Les analyses de séquences de l'ADN mitochondrial ont en effet précédemment révélé que les populations ovipares de Slovénie et des Alpes Carniques autrichiennes forment un clade se

branchant à la base de l'arbre phylogénétique de l'espèce, alors que les populations ovipares franco-espagnoles et les populations vivipares correspondent à deux autres clades occupant des branches supérieures de cette arbre phylogénétique (Vogrin *et al.* 1999, Mayer *et al.* 2000, Surget-groba *et al.* 2001). L'analyse récente des séquences d'ADN mitochondrial des cinq populations ovipares italiennes de notre étude a montré que celles-ci sont apparentées aux populations ovipares de Slovénie : elles forment ensemble un clade monophylétique, distinct du clade ovipare franco-espagnol (Surget-Groba, données non publiées).

L'existence au NE de l'Italie (Tarvisio, Fusine) de populations ovipares apparentées phylogénétiquement aux populations de Slovénie n'est pas un fait surprenant, compte tenu de la proximité géographique de ces deux groupes (moins de 10 km entre la population de Fusine et la population ovipare identifiée au NW de la Slovénie : fig. 2). En revanche, la découverte de populations ovipares au NW de l'Italie étend considérablement vers l'ouest l'aire de répartition de ce clade ovipare. Nous ignorons s'il existe -ou non- d'autres populations ovipares entre celles du NW et celles du NE de l'Italie. En particulier, le mode de reproduction des populations isolées du bassin du Pô et de Vénétié n'est pas connu, et les informations concernant les populations des Alpes italiennes sont elles-mêmes très fragmentaires. On peut signaler l'observation de parturitions de femelles attestant de l'existence d'un mode de reproduction vivipare à Valle Formazza (fig. 2 : population V5) dans les Alpes Tessinoises du Piémont (Andreone & Sindaco 1998) et à Pramollo (fig. 2 : population V1) dans les Alpes Carniques italiennes (Lapini, comm. pers.). Nous disposons aussi de données indirectes (i.e., déduites de la phylogénie moléculaire) révélant l'existence d'autres populations vivipares proches : l'analyse des séquences d'ADN mitochondrial (gène du cytochrome b) a révélé des haplotypes caractéristiques de populations vivipares à Paluzza dans les Alpes Carniques et à Chiareggio dans les Alpes Rhétiques en Italie (Surget-Groba *et al.* 2001), ainsi qu'à Valle Piumogna dans les Alpes du Tessin Suisse (Surget-groba, données non publiée) (voir populations V2 à V4 dans la fig. 2).

Les stations vivipares des Alpes Tessinoises (V4 -V5) et nos stations ovipares du Nord-Ouest de l'Italie (Oropa - Varese - Motaronne) sont relativement proches (environ 70 km), mais sont cependant séparées par une zone (basse vallée du Ticino) où l'espèce semble absente. *Lacerta* (*Zootoca*) *vivipara* présente en revanche une distribution continue dans les Alpes Carniques italiennes (Lapini *et al.* 1999), et l'on peut donc raisonnablement supposer qu'une zone de contact entre ses populations ovipares et vivipares existe dans cette région. On peut à ce propos souligner que la population vivipare de Pramollo mentionnée ci-dessus est seulement distante d'une quinzaine de kilomètres de notre station ovipare de Tarvisio, ainsi que de la station ovipare des Alpes Carniques autrichiennes identifiée par Mayer *et al.* (2000). Une prospection attentive de cette région des Alpes Carniques sera donc nécessaire pour définir avec précision l'étendue des éventuels contacts ovipares/vivipares, et pour établir, à partir de marqueurs nucléaires (ADN et

enzymes) s'il existe des zones d'hybridations entre les deux formes. Cette éventualité mérite d'être considérée avec attention dans la mesure où l'on sait qu'il est possible, en élevage, de réaliser de telles hybridations entre les lézards des populations vivipares françaises et ceux des populations ovipares pyrénéo-cantabriques (Arrayago *et al.* 1996).

D'autres zones d'Italie mériteront également une prospection attentive. C'est notamment le cas des Plaines de Vénétie et du bassin du Pô qui recèlent encore plusieurs petites populations isolées (fig. 2). L'étude de ces populations fragmentées présente un intérêt non seulement pour nos investigations reproductives et phylogéographiques, mais aussi en terme de biologie de la conservation. Ces populations fortement menacées d'extinction sont en effet les derniers témoins d'une aire de répartition beaucoup plus vaste qui, avant les travaux "d'assainissement" de cette région (drainage entrepris en 1940), s'étendait dans l'espace compris entre le Pô et le massif Alpin (De Betta 1857, 1863, Massolongo 1859, Lessona 1878, Camerano 1885, Vandoni 1914, Tortonese 1942, Lugaro 1957, Giovine 1989, Salmaso & Osella 1989 Richard & Semenzato 1992, Baratelli & Ghielmi 1994, Semenzato *et al.* 1996, Lapini *et al.* 1999).

**Remerciements.** Cette recherche s'intègre dans un programme de caractérisation des zones humides de la Ligue italienne de protection des oiseaux (LIPU) et dans un programme de l'Institut Français de la biodiversité ("origine et distribution de la biodiversité"). Elle a également bénéficié d'un soutien financier du CNRS (PICS N°1094), et de l'École Pratique des Hautes études (PPF "populations fragmentées").

## V. REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Andreone F. & Sindaco R. 1998 - Erpetologia del Piemonte e della Valle d'Aosta. Atlante degli anfibi e dei Rettili - Monografie XXVI. - Press Museo Regionale di Scienze Naturali. Torino, 283 p.
- Arrayago M.J., Bea A. & Heulin B. 1996 - Hybridization experiment between oviparous and viviparous strains of *Lacerta vivipara*: a new insight into the evolution of viviparity in Reptiles. *Herpetologica*, 52: 333-342.
- Baratelli D. & Ghielmi S. 1994 - Conferma della presenza di *Lacerta (Zootoca) vivipara* nella palude Brabbia (Lombardia, Varese). *Boll. Soc. Tic. Sci. Natur.*, 82 : 121-126.
- Böhme W., Heulin B., & Bischoff W. 1999 - First data on an oviparous population of the viviparous lizard, *Zootoca vivipara* Jacquin 1787 (Squamata : Lacertidae) from Slovenia. In: 10th Ordinary General Meeting of the Societas Europaea Herpetologica - Book of abstracts. pp 34-35. Natural History Museum of Crete press, Irakleio.
- Borkin L.J., Belimov G.T. & Sedalishchev V.T. 1984 - New data on the distribution of Amphibians and Reptiles in Yakutia. In : Ecology and faunistics of Amphibians and Reptiles of the USSR and adjacent countries, Proceedings of the Zoological Institute, Borkin L.J. (ed.). Vol. 124, p. 89-101. Press of the Zoological Institute, Leningrad, 101 p.
- Braña F. & Bea A. 1987 - Bimodalité de reproduction chez *Lacerta vivipara*. *Bull. Soc. Herpetol. Fr.*, 44 : 1-5.
- Braña F., Bea A. & Arrayago M.J. 1991 - Egg retention in lacertid lizards : relationships with the reproductive ecology and the evolution of viviparity. *Herpetologica*, 47 : 218-226.
- Camerano L. 1885 - Monographia dei Sauri Italiani. *Mem. R. Accad. Sci. Torino*, 27 : 451-591.

- De Betta E. 1857 - Erpetologica delle provincie Venete e del Tirolo meridionale. *Atti Accad. Agric. Comm. Art. Verona*, 35 : 1- 365.
- De Betta E. 1863 - Materiale per una fauna veronese. *Atti Accad. Agric. Comm. Art. Verona*, 42 : 91-235.
- Dufaure J.P. & Hubert J. 1961 - Table de développement du lézard vivipare : *Lacerta (Zootoca) vivipara*. *Arch. Anat. Microscop. Exp.*, 50 : 309-328.
- Giovine G. 1989 - Indagine preliminare su *Lacerta (Zootoca) vivipara* nelle prealpi Bergamesche e nelle aree limitrofe. *Boll. Gruppo R.A.N.A. Italia*, 1989 : 9-18.
- Guillaume C.P., Heulin B. & Bechkov V. 1997 - Biogeography of *Lacerta (Zootoca) vivipara*: reproductive mode and enzymes phenotypes in Bulgaria. *Ecography*, 20 : 240-246.
- Guillaume C.P., Heulin B., Arrayago M.J., Bea A. & Braña F. 2000 - Refuge areas and suture zones in the Pyrenean and Cantabrian regions: geographic variation of the female MPI sex-linked alleles among oviparous populations of the lizard *Lacerta (Zootoca) vivipara*. *Ecography*, 23 : 3-11.
- Heulin B. 1988 - Données nouvelles sur les populations ovipares de *Lacerta vivipara*. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 306 : 63-68.
- Heulin B., Osenegg K. & Lebouvier M. 1991 - Timing of embryonic development and birth dates in oviparous and viviparous strains of *Lacerta vivipara*: testing the predictions of an evolutionary hypothesis. *Acta oecologica*, 12 : 517-528.
- Heulin B. & Guillaume C.P. 1989 - Extension géographique des populations ovipares de *Lacerta vivipara*. *Rev. Ecol.*, 44 : 39-45.
- Heulin B., Guillaume C.P., Bea A. & Arrayago M.J. 1993 - Interprétation biogéographique de la bimodalité de reproduction du lézard *Lacerta vivipara*: un modèle pour l'étude de l'évolution de la viviparité. *Biogeographica*, 69 : 1-11.
- Heulin B., Osenegg K. & Michel D. 1997 - Demography of a bimodal reproductive species of lizard (*Lacerta vivipara*): survival and density characteristics of oviparous populations. *Herpetologica*, 53 : 432-444.
- Heulin B., Surget-Groba Y., Guiller A., Guillaume C.P. & Deunff J. 1999 - Comparisons of mtDNA sequences (16S rRNA Gene) between oviparous and viviparous strains of *Lacerta vivipara*: a preliminary study. *Mol. Ecol.*, 8 : 1627-1631.
- Heulin B., Guillaume C.P., Vogrin N., Surget-Groba Y. & Tadic Z. 2000 - Further evidence of the existence of oviparous populations of *Lacerta (Zootoca) vivipara* in the NW of the Balkan Peninsula. *C.R. Acad. Sci. Paris*, 323 : 1-8.
- Lantz L.A. 1927 - Quelques observations nouvelles sur l'herpétologie des Pyrénées centrales. *Bull. Hist. Nat. Applic.*, 8 : 54-61.
- Lapini L., Dall'Asta A., Bressi N., Dolce S. & Pellarini P. 1999 - Atlante Erpetologico degli anfibi e dei rettili del Friuli-Venezia Giulia. Ed. Museo Friulano di storia Naturale, Udine, 43 : 96-97.
- Lessona M. 1878 - La *Zootoca vivipara* in Piemonte. *Atti R. Acc. Sci. Torino*, 14 : 1135-1140.
- Lugaro G. 1957 - Elenco sistematico dei rettili italiani conservati nella collezione di studio esistente presso il Museo di Storia Naturale de Milano, con brevi note critiche esplicative. *Atti Soc. It. Sci. Nat.*, 96 : 20-36.
- Massalongo A. 1859 - Catalogo dei rettili delle provincie Venete. *Atti Ist. Ven. Sci. Lett. Art.*, 4 : 300-310.
- Mayer W., Böhme W., Tiedeman F. & Bischoff W. 2000 - On oviparous populations of *Zootoca vivipara* in south-eastern central Europe and their phylogenetic relationship to neighbouring viviparous and south-west European oviparous populations. *Herpetozoa*, 13 : 59-69.

- Panigel M. 1956 - Contribution à l'étude de l'ovoviviparité chez les reptiles : gestation et parturition chez le lézard vivipare *Zootoca vivipara*. *Ann. Sci. Nat.*, 18 : 569-668.
- Richard J. & Semenzato M. 1992 - Nuovi rinvenimenti di *Bombina variegata* (Linnaeus 1758) e *Lacerta (Zootoca) vivipara* Jacquin 1787, nella Pianura Veneta. *Atti Soc. It. Sci. Nat.*, 132 : 181-191.
- Salmaso R. & Osella G. 1989 - Studi sulla palude del Busatello (Veneto-Lombarda). L'erpetofauna. *Mem. Mus. Civ. St. Nat. Verona*, Ser. II, 7 : 237-257.
- Semenzato M., Richard J. & Amato S. 1996 - Boschi e risorgive planiziari : ambienti importanti per il mantenimento della continuità distributiva del popolamento erpetologico tra l'area montana e quella di pianura del Veneto. *Studi.Trent. Sci. Nat. Acta Biol.*, 71 : 33-40.
- Shine R. 1985 - The evolution of viviparity in reptiles: an ecological analysis. In : *Biology of the Reptilia*. Gans C. & Billet F. (eds), Vol. 15, p. 605-694. Wiley, New York, 731 p.
- Surget-Groba Y., Heulin B., Guillaume C.P., Thorpe R.S., Kupriyanova L.M., Vogrin N., Maslak R., Mazzotti S., Venczel M., Ghira I., Odierna G., Leontyeva O., Monney J.C. & Smith N.D. 2001 - Intraspecific phylogeography of *Lacerta vivipara* and the evolution of viviparity. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 18(3) : 449-459.
- Tome S. 1996 - Distribution of reptiles in Slovenia. *Annales for Istrian and Mediterranean studies*, 9 : 217-228.
- Vandoni C. 1914 - I Rettili d'Italia. Hoepli, Milano, 274 p.
- Tortonese E. 1942 - Gli anfibi i rettili Italiani del regio museo zoologico di Torino. *Boll. Musei Zool. Anat. Cop. Torino*, 49 : 203-222.
- Vogrin N., Guillaume C.P., Heulin B. & Surget-Groba 1999 - Ko zivorodna kucarica ni vec zivorodna. *Gea*, 10 : 15-17.

*Manuscript accepté le 22 mai 2001*