

## EXTENSION GÉOGRAPHIQUE DES POPULATIONS OVIPARES DE *LACERTA VIVIPARA*

Benoît HEULIN\* et Claude GUILLAUME\*\*

Au sein du groupe des reptiles s'est produit à plusieurs reprises dans des taxons différents, une évolution conduisant d'un mode de reproduction ovipare à un mode de reproduction vivipare (1). Se fondant sur les données phylogénétiques Blackburn (1982) a notamment pu estimer que, au minimum, la viviparité est apparue en 45 occasions distinctes au sein du phylum des lézards. Considérant cette manifestation évolutive répétée, il semble intéressant de rechercher les éventuelles espèces clés où cette évolution est encore tangible, c'est-à-dire notamment les espèces qui présenteraient encore simultanément les deux modes de reproduction.

Le lézard *Lacerta vivipara* (Jacquin, 1787) est une espèce qui, comme l'indique son nom, présente généralement un mode de reproduction vivipare : ses œufs ne sont entourés que d'une très fine membrane transparente et la totalité du développement embryonnaire s'effectue dans les utérus maternels où se constitue un allanto-placenta rudimentaire (Panigel, 1956). Toutefois, on a pu constater que, paradoxalement, certaines populations de cette même espèce présentent au contraire un mode de reproduction ovipare : les œufs, protégés par une coquille épaisse, sont pondus et incubés dans le milieu naturel (Lantz, 1927 ; Bea, 1978 ; Mellado *et al.*, 1981 ; Brana, 1986 ; Heulin, 1988). Le mode de reproduction vivipare est très largement prédominant puisqu'il est signalé dans la quasi-totalité de l'aire de répartition, depuis l'URSS jusqu'aux Iles Britanniques (Jacquin, 1787 ; Rollinat, 1934 ; Panigel, 1956 ; Gislen et Kauri, 1959 ; Nikolskii, 1963 ; Fukada, 1965 ; Avery, 1975 ; Van Nuland et Strijbosch, 1981 ; Xavier, 1982 ; Clerx et Broers, 1983 ; Pilorge *et al.*, 1983 ; Bauwens et Verheyen, 1985 ; Heulin, 1985a, Pilorge, 1986). En revanche, c'est exclusivement au nord-ouest de l'Espagne (Monts cantabriques et Pays basque) et dans la région pyrénéenne que le mode de reproduction ovipare a été observé (Lantz, 1927 ; Brana et Bea, 1987 ; Heulin, 1988).

Considérant cette bimodalité de reproduction de *Lacerta vivipara*, la région Française est particulièrement intéressante dans la mesure où les deux modes de reproduction sont susceptibles d'y être représentés. On sait que de la Bretagne et de la Normandie jusqu'au Massif Central les populations de l'espèce sont vivipares (Collin De Plancy, 1877 ; Joseph-Lafosse, 1891 ; Olivier, 1903 ; Panigel,

---

\* Station Biologique de Paimpont, F-35380 Plélan-le-Grand.

\*\* EPHE, Laboratoire de Biogéographie et Ecologie, Université de Montpellier II, F-34060 Montpellier.

(1) Le terme d'ovo-vivipare qui a parfois été utilisé tend actuellement à tomber en désuétude.

1956 ; Dufaure et Hubert, 1961 ; Pilorge *et al.*, 1983 ; Heulin, 1985a ; Pilorge, 1986). En revanche, mis à part l'observation de Lantz (1927) signalant une population pyrénéenne ovipare, on ne disposait jusqu'à présent d'aucune information sur le mode de reproduction des populations situées au sud et à l'ouest du Massif central. Nous avons donc, au cours des saisons 1987 et 1988, prospecté 17 populations localisées dans le Sud-ouest de la France. Dans chacune de ces populations 1 à 4 femelles ont été capturées et ramenées au laboratoire afin d'en déterminer le mode de reproduction. Des données comparatives des deux modes de reproduction ovipare et vivipare ont déjà été exposées (Heulin, 1988) et nous nous contenterons donc de présenter ici les données relatives à la localisation géographique et écologique des populations échantillonnées.

## RÉSULTATS ET DISCUSSION

### A) Localisation et mode de reproduction des populations

Les populations que nous avons échantillonnées en Aquitaine (n° 1 à 4) et dans les Pyrénées (n° 5 à 15) sont toutes caractérisées par un mode de reproduction ovipare, tandis que les populations localisées dans les monts de l'Espinouse et du Caroux (n°s 16 et 17) sont au contraire vivipares (Tab. I, Fig. 1). Du point de vue du mode de reproduction, les populations d'Aquitaine et des Pyrénées françaises se rattachent donc à l'ensemble des populations ovipares connues en Espagne depuis les Pyrénées et le Pays basque jusqu'aux Monts cantabriques (Brana et Bea, 1987), tandis que les populations de l'Espinouse et du Caroux se rattachent à l'ensemble des populations vivipares connues plus au nord dans le Massif central (Olivier, 1903 ; Panigel, 1956 ; Dufaure et Hubert, 1961 ; Pilorge *et al.*, 1983 ; Pilorge, 1986).

La répartition altitudinale des populations ovipares s'étend depuis moins de 50 m en Aquitaine jusqu'à plus de 2 000 m dans les Pyrénées (Tab. I). Ceci est tout à fait comparable à la distribution altitudinale des populations vivipares qui ont été signalée, par exemple, de 50 m d'altitude en Belgique (Bauwens et Verheyen, 1985) jusqu'à 2 200 m en Autriche (Clerxs et Broers, 1983). Les habitats où nous avons pu observer les populations ovipares sont fréquemment situés à l'intérieur, ou en lisière, de formations végétales hygrophiles comme les tourbières et les zones herbacées humides des bords de marécages et de ruisseaux (Tab. I). Ceci est particulièrement marqué dans la région Aquitaine où les populations sont nettement inféodées aux abords de certains étangs et dépressions marécageuses qui, dans la toponymie locale, sont désignées par le terme de « lagune ». Cette particularité écologique est également connue dans les populations vivipares de l'espèce qui, en particulier au sud de l'aire de répartition et à basse altitude, tendent elles-aussi à s'établir préférentiellement dans les tourbières ainsi que dans les landes et prairies hygrophiles (Arnold *et al.*, 1978 ; Glandt, 1979 ; Parent, 1979 ; Heulin, 1985b).

Les résultats de notre prospection montrent ainsi, qu'en ce qui concerne la distribution altitudinale et les biotopes fréquentés, il ne semble pas exister de différence écologique importante entre les populations ovipares et les populations vivipares de *Lacerta vivipara*. En fait, les populations ovipares se singularisent

TABLEAU I

*Localisation et mode de reproduction des populations prospectées.*

N : Nombre de femelles prélevées

Populations	Altitude (mètres)	Biotopes	N	Reproduction
1 Lagunes de Saint-Raphaël	40	Fossés forestiers de drainage	2	OVIPARE
2 Lagunes de Saint-Symphorien	73	Zones herbacées à <i>Molinia caerulea</i> en bord de marécage	2	OVIPARE
3 Lagunes de Ligautenx	60	Zones herbacées à <i>Molinia caerulea</i> en bord de marécage	2	OVIPARE
4 Marais de l'anguille	103	Zones herbacées à <i>Molinia caerulea</i> en bord de marécage	1	OVIPARE
5 Plateau du Bénou	*850	Landes rases à <i>Ulex sp.</i>	3	OVIPARE
6 Louvie-Juzon	380	Tourbière à <i>Sphagnum sp.</i> , <i>Molinia caerulea</i> , <i>Eriophorum sp.</i>	3	OVIPARE
7 Flanc est de l'Aubisque	1 700	Landes rases à <i>Calluna vulgaris</i> et <i>Juniperus sp.</i> en bordure de ruisselets	3	OVIPARE
8 Col des Palomières	800	Landes rases à <i>Calluna vulgaris</i> et <i>Ulex sp.</i>	4	OVIPARE
9 Flanc ouest du Tourmalet	1 950	Bord de cascades, landes rases à <i>Calluna vulgaris</i> et à <i>Vaccinium myrtillus</i>	1	OVIPARE
10 La Traverse, Moulis	700	Prairie pâturée en bord de ruisseau	2	OVIPARE
11 Col de Pause	1 450	Zone à graminées, à <i>Equisetum sp.</i> et <i>Ranunculus sp.</i> en bord de ruisseau	2	OVIPARE
12 Col de Port	1 250	Zone à graminées et à <i>Juncus sp.</i> en bord de ruisseau	2	OVIPARE
13 Estats, Source du Mounicou	1 950	Zones herbacées d'une cuvette marécageuse	2	OVIPARE
14 Bélesta	880	Tourbière exploitée, à <i>Sphagnum sp.</i> , <i>Molinia caerulea</i> et <i>Calluna vulgaris</i>	2	OVIPARE
15 Lac des Bouillouses	2 017	Zones herbacées en bord de ruisseau	2	OVIPARE
16 Massif de l'Espinouse	970	Tourbière à <i>Sphagnum sp.</i> , <i>Molinia caerulea</i> , <i>Narthecium ossifragnum</i> et <i>Calluna vulgaris</i>	2	OVIPARE
17 Mont du Caroux	1 045	Tourbière à <i>Sphagnum sp.</i> , <i>Molinia caerulea</i> , <i>Eriophorum angustifolium</i> et <i>Calluna vulgaris</i>	2	OVIPARE

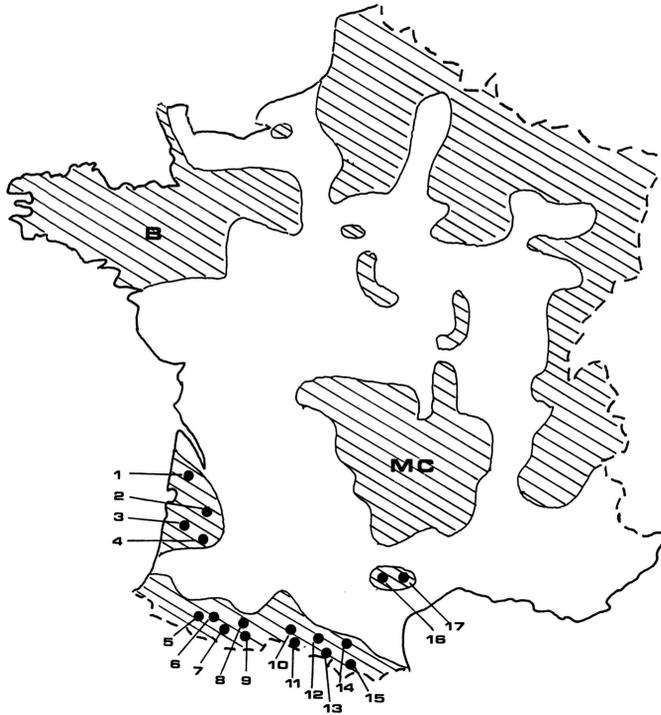


Figure 1. — Localisation géographique des 17 populations échantillonnées (voir aussi le Tableau I). M.C. : populations vivipares du Massif central ; B. : populations vivipares de Bretagne. En hachuré, répartition de *Lacerta vivipara* en France, d'après l'Atlas (1989).

essentiellement par leur localisation géographique à l'extrême sud-ouest de l'aire de répartition de l'espèce (Fig. 2). A ce sujet il faut souligner que, dans l'état actuel de nos connaissances, il ne semble pas exister de zones de contact entre les populations ovipares et vivipares. En effet les résultats de l'enquête de répartition des reptiles et amphibiens de France (ATLAS 1989, *sous presse*) ont permis d'établir que *Lacerta vivipara* n'a jamais été observé entre le sud du Massif central (Populations 16 et 17 de la Fig. 1) et les Pyrénées, ni non plus entre le Massif central et l'Aquitaine, ni enfin entre l'Aquitaine et la Bretagne (Fig. 1).

### B) Hypothèses explicatives

Le fait que les populations ovipares de *Lacerta vivipara* soient isolées géographiquement laisse supposer que, chez cette espèce, l'acquisition de la viviparité a probablement dû se faire après apparition d'une discontinuité, c'est-à-dire d'une fragmentation de l'aire initiale de répartition. A titre d'hypothèse, et selon un schéma relativement classique, on peut suggérer qu'une telle fragmentation de l'aire aurait pu se produire lors de l'avancée des glaciers vers le sud au cours du Quaternaire (voir les reconstitutions paléoclimatiques et paléogé-

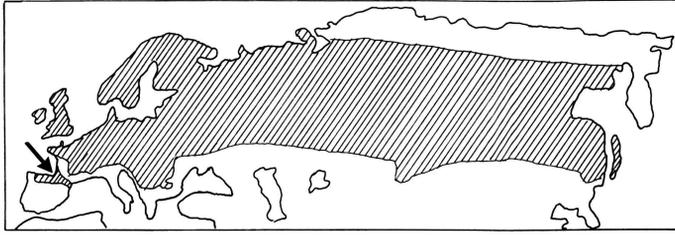


Figure 2. — Aire de répartition de *Lacerta vivipara* (en hachuré, d'après Arnold *et al.*, 1978). La flèche indique la zone de localisation des populations ovipares.

cologiques de Flint, 1957). En outre, corrélativement à l'avancée des glaciers, les modifications climatiques auraient alors effectivement pu favoriser l'acquisition et la propagation de la viviparité dans certaines populations de l'espèce. En effet de nombreux auteurs s'accordent à reconnaître que, chez les reptiles, le raccourcissement de la durée de la saison favorable à la reproduction est une des principales pressions sélectives favorables à l'évolution de la viviparité (voir par ex. : Tinkle et Gibbons, 1977 ; Shine et Bull, 1979 ; Shine, 1983 ; Pilorge et Barbault, 1982).

Dans notre hypothèse, la persistance de populations ovipares au sud-ouest de l'aire de répartition serait dû d'une part à la possibilité de conditions locales moins rigoureuses au cours du quaternaire, et d'autre part à la persistance de barrières d'isolement qui, jusqu'à l'heure actuelle, auraient empêché une remise en contact avec les populations vivipares. En ce qui concerne la persistance actuelle de barrières d'isolement au niveau de la France, plusieurs hypothèses peuvent être avancées. Par exemple, la présence de grands fleuves comme la Garonne aurait pu jouer un rôle d'obstacle s'opposant à la progression des populations ovipares après les glaciations. De même, il se pourrait que l'absence de biotopes humides favorables à l'espèce ait limité les possibilités de colonisation de certaines régions. Enfin, considérant que l'espèce évite les régions à climat chaud et notamment celles à climat méditerranéen (Figs. 1 et 2), il se peut qu'en dépit de leur proximité aucun échange n'ait été possible entre les populations vivipares du sud du Massif central et les populations ovipares des Pyrénées orientales.

Au cours des prochaines années nous nous efforcerons de mieux cerner ces hypothèses relatives à la bimodalité de reproduction de *Lacerta vivipara*. Toutefois, en l'absence de données paléontologiques, seules des approches indirectes pourront être mises en œuvre. En premier lieu nous vérifierons plus précisément l'absence de contact géographique entre ovipares et vivipares, en prospectant systématiquement les biotopes potentiellement favorables localisés entre la région Pyrénées-Aquitaine et la bordure du Massif central. Il sera également intéressant de vérifier le mode de reproduction d'autres populations méridionales de *Lacerta vivipara*, notamment en Yougoslavie (Fig. 2), car il n'est pas exclu que d'autres isolats ovipares aient pu s'individualiser dans les parties les plus méridionales de l'aire. Des expériences d'hybridation entre ovipares et vivipares actuellement en cours, devraient permettre d'apprécier quelles ont pu être les possibilités de propagation du « caractère vivipare » après son apparition. Enfin, des études génétiques également en cours devraient permettre de connaître le degré de divergence entre populations ovipares et vivipares et peut-être, indirectement, d'apprécier l'ancienneté de cette divergence.

## SUMMARY

In the north-west of Spain and in the south-west of France (Aquitaine and Pyrénées) *Lacerta vivipara* is oviparous. These oviparous populations seem to be isolated from the viviparous populations located further north in France (Massif central and Brittany). The authors suggest that the ecological changes that took place during the quaternary glaciations could well explain the evolution of viviparity and the occurrence of isolated oviparous populations in *Lacerta vivipara*.

## REMERCIEMENTS

Nous remercions Pascal Grisser et Michel Breuil de nous avoir communiqué leurs observations de *L. vivipara* en Aquitaine. Ce travail a bénéficié de l'aide financière de l'URA 97 et du GRECO 82 du C.N.R.S.

## RÉFÉRENCES

- ARNOLD, E.N., BURTON, J.A. et OWENDEN, D.W. (1978). — *Tous les Reptiles et Amphibiens d'Europe*. Elsevier Séquoia.
- ATLAS de répartition des Reptiles et Amphibiens de France. 1989, sous-presse. Société Herpétologique de France.
- AVERY, R.A. (1975). — Clutch size and reproductive effort in the lizard *Lacerta vivipara*. *Oecologia*, 19 : 165-170.
- BAUWENS, D. et VERHEYEN, R.F. (1985). — The timing of reproduction in the lizard *Lacerta vivipara* : differences between individual females. *J. Herpetol.*, 19 : 353-364.
- BEA, A. (1978). — Nota sobre *Lacerta vivipara* en la Peninsula Iberica. *Bull. Inst. Cat. Hist. Nat.*, 42 : 123-126.
- BLACKBURN, D.G. (1982). — Evolutionary origins of viviparity in the Reptilia. *Amphibia-Reptilia*, 3 : 185-207.
- BRANA, F. (1986). — Ciclo reproductor y oviparismo de *Lacerta vivipara* en la Cordillera Cantabrica. *Rev. Esp. Herpetol.*, 1 : 273-291.
- BRANA, F. et BEA, A. (1987). — Bimodalité de la reproduction chez *Lacerta vivipara*. *Bull. Soc. Herpetol. Fr.*, 44 : 1-5.
- COLLIN DE PLANCY, M.V. (1877). — L'accouplement et la ponte chez les lézards de France. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 2 : 325-358.
- CLERX, P.M. et BROERS, J.L. (1983). — Oecologisch onderzoek aan *Lacerta vivipara*, de levende barende hagedis, in het Oostenrijks hooggebergte. *Lacerta*, 41 : 77-92.
- DUFAURE, J.P. et HUBERT, J. (1961). — Table de développement du lézard *Lacerta vivipara*. *Arch. Anat. Micr. Morph. Exp.*, 50 : 309-328.
- FUKADA, H. (1965). — Breeding habits of some Japanese reptiles. *Bull. Kyoto Gakugei Univ.*, 27 : 65-82.
- FLINT, R.F. (1957). — *Glacial and Pleistocene geology*. New York, John Wiley and Sons.
- GISLEN, T. et KAURI, H. (1959). — Zoogeography of the Swedish amphibians and reptiles. *Act. Vertebr.*, 1 : 201-383.
- GLANDT, D. (1979). — Beitrag zur habitat-ökologie von *Lacerta agilis* und *Lacerta vivipara* im nordwestdeutschen Tiefland. *Salamandra*, 15 : 13-30.
- HEULIN, B. (1985a). — Maturité sexuelle et âge à la première reproduction dans une population de plaine de *Lacerta vivipara*. *Can. J. Zool.*, 63 : 1773-1777.

- HEULIN, B. (1985b). — Densité et organisation spatiale des populations de *Lacerta vivipara* dans les landes de la région de Paimpont. *Bull. Ecol.*, 16 : 177-186.
- HEULIN, B. (1988). — Données nouvelles sur les populations ovipares de *Lacerta vivipara*. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 306 : 63-68.
- JACQUINI, J.F. (1787). — Sur la viviparité d'un lézard. *Nota acta Helvetica*, 1 : 33.
- JOSEPH-LAFOSSE, P. (1891). — Le Lézard Vivipare et le Lézard des Murailles en Normandie. *Bull. Soc. Linn. Normandie* : 169-172.
- LANTZ, L.A. (1927). — Quelques observations nouvelles sur l'herpétologie des Pyrénées centrales. *Bull. Hist. Nat. Appliq.*, 8 : 54-61.
- MELLADO, J., OLMEDO, G. et FERNANDEZ QUIROS, C. (1981). — Datos sobre la reproducción de *Lacerta vivipara* en la Cordillera Cantabrica. *Doñana Acta Vertebr.*, 8 : 300-302.
- NIKOLSKII, A.M. (1963). — *Fauna of Russia and Adjacent Countries*. Israël Program of Scientific Translations, Jérusalem.
- OLIVIER, E. (1903). — Une ponte extraordinaire de *Lacerta vivipara*. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 28 : 180-181.
- PANIGEL, M. (1956). — Contribution à l'étude de la viviparité chez les reptiles : gestation et parturition chez le Lézard Vivipare *Zootoca vivipara*. *Ann. Sc. Nat.*, 13 : 569-668.
- PARENT, G.H. (1979). — Atlas provisoire commenté de l'herpétofaune de la Belgique et du Luxembourg. *Naturalistes Belges*, 60 : 251-333.
- PILORGE, T. (1986). — Reproductive tactics of three *Lacerta vivipara* populations. *Studies in Herpetology*, Rocek (ed.) Prague : 459-466.
- PILORGE, T. et BARBAULT, R. (1982). — La viviparité chez les lézards : évolution et adaptation. *Acta Oecol., Oecol. Gen.*, 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*. *Holarctic Ecol.*, 6 : 381-386.
- ROLLINAT, R. (1934). — *La Vie des Reptiles de la France Centrale*. Delagrave, et réédition en 1980. Société Herpétologique de France.
- SHINE, R. (1983). — Reptilian viviparity in cold climates : testing the assumptions of an evolutionary hypothesis. *Oecologia*, 57 : 397-405.
- SHINE, R. et BULL, J.J. (1979). — The evolution of live-bearing in lizards and snakes. *Amer. Nat.*, 6 : 905-923.
- 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.
- VAN NULAND, G.J. et STRIJBOSH, H. (1981). — Annual rhythmicity of *Lacerta vivipara* and *Lacerta agilis* in the Netherlands. *Amphibia-Reptilia*, 2 : 83-95.
- XAVIER, F. (1982). — Progesterone in the viviparous lizard *Lacerta vivipara* : ovarian biosynthesis, plasma levels and binding to transcortin protein during the sexual cycle. *Herpetologica*, 38 : 62-70.