



UFR SCIENCES ET TECHNIQUES COTE BASQUE
Université de Pau et des Pays de l'Adour
Licence Biologie des Organismes

Suivi du volume caudal au cours de la reproduction : effets du mode reproducteur et de la condition climatique chez une espèce à reproduction bimodale : *Zootoca vivipara* (Jacquin 1787).



BONNIN Axelle

**Stage effectué du 20 Mai au 11 Juillet 2014
au Centre d'Etudes Biologiques de Chizé
sous la direction scientifique de Thomas Foucart et Olivier Lourdais**



« Le présent rapport constitue un exercice pédagogique qui ne peut en aucun cas engager la responsabilité de L'entreprise ou du Laboratoire d'accueil. »

Remerciements

Je remercie le Centre d'Etudes Biologiques de Chizé pour m'avoir accueillie durant ces deux mois de stage.

Plus précisément, je tiens à remercier Mr Xavier Bonnet, Directeur du Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, Mr Olivier Lourdaïs, membre de l'équipe d'écophysiologie et chargé de recherche et Mr Thomas Foucart, doctorant, pour la confiance qu'ils m'ont accordée en me confiant ce stage ainsi que pour l'aide qu'ils m'ont apportée.

Je tiens aussi à remercier tous les stagiaires présents durant mon stage, pour l'aide qu'ils ont pu m'apporter et pour avoir entretenu une ambiance conviviale de travail chaque jour.

Contexte général de l'étude

Le stage que j'ai réalisé fait partie d'une expérimentation plus générale visant à évaluer les coûts et bénéfices de la viviparité chez une espèce de lézard (*Zootoca vivipara*) à reproduction bimodale (i.e. avec des populations ovipares et d'autres vivipares). Les données récoltées serviront à l'écriture d'une thèse et de publications scientifiques. Ainsi nous avons mis en place une expérimentation en condition climatique contrôlée permettant de tester l'effet de la température, ou bien de tester uniquement l'effet du mode reproducteur et leurs conséquences sur les coûts et bénéfices de la reproduction. Les femelles de chaque mode reproducteur ont été disposées dans des enceintes climatiques mimant les températures d'un site de ponte (condition froide) et les températures d'une femelle gestante qui thermorégule (condition chaude). A la ponte des ovipares, les œufs ont été divisés en deux lots : un qui est resté dans la condition de la mère et un qui a changé de condition thermique.

En effet une des hypothèses de l'apparition de la viviparité est celle des « climats froids ». La rétention des œufs dans les voies utérines de la femelle permet une accélération du développement du fait d'une exposition plus importante aux températures optimales de développement, grâce à la thermorégulation comportementale de la mère. De plus certains auteurs ont émis l'hypothèse que la viviparité accélère le développement mais peut aussi améliorer les conditions de développement des jeunes. Ainsi les jeunes naissent plus tôt et ont donc plus de chance de survie après leur premier hiver, mais peuvent aussi être de meilleur qualité.

Cette manipulation avait pour but :

- 1) de comparer les deux régimes thermiques au sein d'un même mode reproducteur
- 2) de comparer les deux modes reproducteurs au sein d'une même condition thermique
- 3) de comparer les besoins thermiques embryonnaires avant et après ponte chez la forme ovipare c'est à dire entre une période avec une majorité d'organogénèse et une période avec une majorité de croissance des tissus embryonnaires.

Nous avons donc manipulé les températures auxquels les embryons ont été exposés et mesurés :

σ Pour la femelle

- la fécondité en termes de nombre de jeunes produits et en termes de nombre de jeunes vivants
- la phénologie, c'est à dire le temps nécessaire au développement depuis la date d'ovulation jusqu'à la naissance du jeune
- les taux de corticostéroïdes dans le sang de la femelle au cours de la reproduction par des comptages leucocytaires et dosage direct
- les mesures biométriques de variation du volume de queue au cours de la reproduction en tant que proxy des réserves lipidiques de l'individu.

σ Pour les jeunes

- le poids, la taille
- des comptages d'écailles car des défauts de l'écaillure seraient des signes de mauvaises conditions embryonnaires
- l'endurance, l'agressivité ainsi que la tendance à l'exploration des jeunes à la naissance
- la survie et croissance avant l'hiver et après l'hiver en enclos extérieurs

En ce qui me concerne, j'ai été chargée d'évaluer les variations de volumes caudaux au cours de la reproduction, soit un seul point cité ci-dessus, mais j'ai aussi participé à la récolte des autres données et à l'entretien des terrariums. La stagiaire me précédant a travaillé sur la condition chaude me permettant d'accéder au jeu de données complet. Pour ma part, j'ai fait les mesures de la condition froide. Ce choix est dicté par les dates de stage et les durées de reproduction supposées. Dans mes analyses, j'ai ainsi pu utiliser et comparer les deux modes reproducteurs et les deux conditions thermiques.

Contenu

Remerciements	2
Contexte général de l'étude	3
Introduction	6
Matériels et Méthodes	11
Modèle d'étude : <i>Zootoca vivipara</i> , Jacquin, 1787	11
Conditions d'élevage	13
Design expérimental	13
Acquisition des données biométriques	15
Le volume de queue, le poids et la taille	15
La condition corporelle	15
Analyses statistiques.....	15
Résultats	18
1) Condition initiales (BM, SVL, BC, volume caudaux)	18
2) Suivi du volume caudal au cours du temps (Ancova).....	18
Analyse des 4 lots.....	18
Analyses des lots intra modes reproducteurs	20
Analyses des lots intra conditions climatiques.....	20
3) Comparaison avant/après reproduction de la BM et BC.....	20
Discussion	21
Statistiques descriptives.....	21
Suivi du volume caudal au cours de la reproduction.....	21
Comparaison de masse puis de condition corporelle, avant et après reproduction	22
Perspectives	23
Bibliographie.....	24
Annexes	27
Abstract	31

Introduction

La reproduction est une activité fondamentale qui permet la transmission des gènes et le maintien de la diversité génétique. La reproduction engendre des coûts et des bénéfices variables entre les espèces mais aussi entre les individus qui mènent à des compromis physiologiques et écologiques (Angelini and Ghiara 1984). Les coûts de reproduction sont souvent plus forts chez les femelles que chez les mâles. En effet selon les espèces les femelles peuvent investir plus ou moins dans la production d'un des œufs et le support de la vie embryonnaire (Reznick, 1992 ; Harshman & Zera, 2007 ; Crespi & Semeniuk, 2004). L'effort reproducteur correspond à la quantité d'énergie investie dans la reproduction par unité de temps en fonction de la masse de l'adulte (Le Henanff, 2011). La reproduction, ovipare comme vivipare, impose des besoins énergétiques importants pour la production des jeunes (vitellus, coquille, embryon) mais aussi les activités associées (thermorégulation, recherche alimentaire, protection, soins aux jeunes) (Le Henanff, 2011) ainsi les femelles doivent éventuellement puiser dans leurs réserves lipidiques pour réaliser leur reproduction. La théorie du « soma jetable » est basée sur la place centrale que prennent les compromis d'allocation de l'énergie dans l'évolution des traits d'histoire de vie (Stearns, 1992). Elle insiste sur le fait qu'un organisme ne peut pas investir à un niveau optimal dans la réparation de son organisme (maintenance somatique) et dans la reproduction (Kirkwood, 1977) de manière simultanée.

Chez les espèces à croissance continue, l'investissement de la femelle dans la reproduction se fait aux dépens de sa propre croissance afin d'octroyer l'énergie nécessaire et suffisante à sa reproduction (Angelini and Ghiara 1984). Un compromis existe donc entre le nombre de descendants que peut produire une femelle et l'énergie en réserve dont elle dispose et qu'elle peut investir dans chacune de ses reproductions (Pollux & Reznick, 2011). Mais selon l'hypothèse de l'investissement terminal, les jeunes femelles ont intérêt à continuer leur croissance pour accroître leur probabilité de survie et leur future fécondité. Au contraire, les femelles plus âgées ont tout intérêt à se reproduire et au détriment de leur survie (Le Henanff, 2011; Pollux & Reznick, 2011). Par exemple, chez le lacertidé, *Takydromus tachydromoides*, les femelles de deux ans ont trois fois plus de lipides disponibles au moment de la reproduction que les femelles de un an (Telford 1970). Le stockage de lipides est plus conséquent chez les grands et plus vieux animaux (Avery 1974). Les performances de reproduction sont ainsi, fortement corrélées à l'âge des individus chez la plupart des êtres vivants (Reznick, 1992 ; Le Henanff, 2011). Par conséquent, les besoins énergétiques élevés que nécessite la reproduction induisent des compromis évolutif majeurs. Ainsi, il existe une allocation très variable des ressources selon les espèces et les modes reproducteurs et notamment entre l'oviparité et la viviparité qui sont les modes de reproduction des vertébrés (Blackburn, 1999a, (Blackburn 2000) (Mathies and Andrews 2000).

Des analyses phylogénétiques ont montrées que la viviparité est apparue par évolution convergente 168 fois chez les animaux dont au moins 142 fois dans l'histoire des vertébrés (Blackburn, 1999). Chez les reptiles squamates (lézards et serpents), plusieurs théories de l'évolution de la viviparité non exclusive existent. Néanmoins, le climat et les effets maternels sont reconnus comme étant les forces évolutives majeures de la viviparité (Bleu, 2011). Ce qui est déterminant pour comprendre l'évolution de la viviparité est leur importance relative, qui peut d'ailleurs varier selon la biologie des espèces et les conditions environnementales. La

théorie la plus courante est cependant l'adaptation aux climats froids (Blackburn, 2006 ; Angelini and Ghiara, 1984). L'hypothèse des « climats froids » repose sur les avantages conférés par un contrôle maternel du temps de développement embryonnaire plus court (Shine, 1983) : les embryons à des températures élevées dans l'organisme maternel se développent plus rapidement. Ce raccourcissement limite aussi le risque d'un échec du développement et permet une saison d'activité plus longue (avantages sur la croissance et survie des juvéniles). Chez les squamates, par exemple, la viviparité est le mode de reproduction le plus commun dans les climats froids, et des origines récentes de viviparité dans ce groupe sont aussi associées à des climats froids (Lynch, 2009). Néanmoins, l'hypothèse des climats froids ne s'applique pas aux espèces vivipares dans les tropiques. Cette hypothèse est appuyée par de nombreux résultats expérimentaux (*e.g.* Braña & Ji 2007; Radder et al. 2008; Wapstra et al. 2010; Rodríguez-Díaz & Braña 2011) et l'observation que les espèces vivipares sont souvent dans des endroits plus froids, à des latitudes ou à des altitudes plus élevées (Shine 1983; Tinkle & Gibbons 1977; Guillette 1993). D'autres part, l'hypothèse de manipulation maternelle soutient que la thermorégulation active des femelles pendant la gestation peut conférer un avantage lors du développement embryonnaire non pas parce que le développement est accéléré mais parce qu'il est amélioré, les jeunes naissent avec un meilleur phénotype (Shine, 1995). Cette hypothèse est également supportée par des résultats expérimentaux (*e.g.* Qualls & Andrews 1999; Ji et al. 2007; Li et al. 2008), et d'ailleurs n'est pas opposée à l'hypothèse des climats froids : les femelles peuvent sélectionner des températures qui à la fois accélèrent et améliorent le développement des jeunes (Rodríguez-Díaz et al. 2010).

Le passage à la viviparité induit de fortes contraintes, conduisant la femelle à faire différents compromis présents chez les ovipares et intensifiés chez les espèces vivipares, notamment concernant l'allocation d'énergie. Par exemple, l'encombrement corporel dû à la gestation réduit la capacité de locomotion de la femelle réduisant ainsi sa capacité de fuite et de recherche alimentaire (Crespi and Semeniuk, 2004 ; Schwarzkopf & Shine, 2006). Ainsi les femelles en gestation ont un comportement plus cryptique, sont plus sensibles à la prédation et limitent leur alimentation (Crespi and Semeniuk, 2004 ; Schwarzkopf & Shine, 2006 ; Meylan et al., 2002). Au sein des espèces vivipares il existe plusieurs stratégies d'allocation des ressources au développement embryonnaire. Il existe principalement deux extrêmes le long d'un gradient : les formes lécithotrophes et matrotrophes (Blackburn, 1992). La lécithotrophie est une forme de développement où l'embryon reçoit les nutriments par le vitellus contenu initialement dans l'œuf. Les espèces ovipares sont le plus souvent lécithotrophes (vitellus très abondant) et caractérisent ainsi les Archosauriens, les Chéloniens et une grande partie des squamates (Blackburn, 1999a). Dans le cas de la placentotrophie (forme de matrotrophie), l'embryon est alimenté grâce à un transfert des nutriments entre la mère et lui-même par un placenta (Blackburn, 1994 ; Blackburn, 1999a ; Girling, 2002). Chez les squamates, il existe plusieurs complexités de placenta, en partie associées au mode de nutrition des jeunes (Stewart & Thompson, 2000). La plupart des espèces de squamates vivipares sont lécithotrophes avec un placenta de type I (terminologie de Stewart & Thompson, 2000). Cependant il existe quelques espèces qui ont des placentas plus complexes et mêmes certaines qui sont matrotrophes (Stewart & Thompson, 2000). Suivant le type de nutrition embryonnaire, l'effort d'allocation de la mère n'est pas le même entre l'avant et l'après fécondation.

La majorité des transitions vers la viviparité (100) se sont produits chez les squamates (c'est à dire les lézards et serpents) (Shine, 1985). La viviparité y est très diversifiée et est apparue à différents niveaux phylogénétiques, comme le genre, la famille et dans certains cas, l'espèce (niveaux phylogénétiques bas). Une de ces dernières origines daterait du Pléistocène, et concernerait l'espèce, *Zootoca vivipara* (plus ancienne partie du quaternaire, entre 2,6 millions d'années et 12 000 ans avant le présent) (Blackburn, 1999a). Seules 3 voire 4 espèces dans le monde présentent cette bi modalité reproductive (les scinques : *Lerista bougainvillii* et *Saiphos equalis*, le lézard vivipare : *Zootoca vivipara*, et les Phrynosomatidés : *Sceloporus aeneus* et *S.bicanthalis*).

Zootoca vivipara est une espèce de lézard de la famille des lacertidés, aussi appelé lézard vivipare. Cette espèce a la particularité de présenter une reproduction bimodale (ovipare ou vivipare). Les femelles ont la capacité de former des réserves lipidiques hépatiques, abdominales mais aussi dans la section caudale (Doughty & Shine, 1998 ; (Chapple and Swain, 2002 ; Chapple, McCoull, and Swain, 2002 ; Bateman & Fleming, 2009). En effet, la queue a une double fonction métabolique, d'une part elle sert de réserve d'énergie quand l'animal ne peut pas se nourrir (hibernation) et d'autre part, elle est une source d'énergie avec une synthèse rapide d'éléments nutritifs en cas de jeûne (Avery, 1970). De plus, il est utile de savoir que les réserves lipidiques stockées dans l'abdomen fluctuent de la même manière que celles stockées entre les muscles épaxiaux de la queue et la vertèbre caudale (Avery, 1970; Avery, 1974). La condition caudale est une composante importante qui peut fournir une estimation de la condition corporelle indépendante de la masse et de la taille de l'individu (Le Henanff, 2011).

Ainsi, dans cette étude, les femelles seront soumises à deux conditions climatiques différentes, l'une dite chaude et l'autre dite froide. La condition froide pourrait mimer un printemps plus froid que ceux de d'autres années. Cette condition de contrainte pourrait engendrer une dépense énergétique plus conséquente pour assurer la reproduction.

Le but de cette étude est de mettre en évidence l'utilisation des réserves caudales lors de la reproduction par le suivi du volume caudal au fil des stades reproducteurs selon deux modes reproducteurs (ovipares et vivipares) et deux conditions climatiques différentes (Froide et Chaude).

Les prédictions suivantes ont été émises :

1) Une diminution du volume caudal est attendue au cours de la reproduction, aussi bien chez les ovipares que chez les vivipares. Toutefois, cette diminution serait plus substantielle chez les ovipares durant la vitellogenèse à cause de la production d'une coquille plus épaisse. Au contraire, elle serait plus conséquente chez les vivipares durant leur gestation qui est plus longue que celle des ovipares.

2) Une différence de volume caudal est attendue entre les femelles soumises à la condition Froide et Chaude. Une baisse plus marquée du volume de la queue chez les femelles Froides serait attendue. En effet, la condition froide est supposée être plus contraignante pour les femelles en augmentant la durée de la reproduction et possiblement une plus grande utilisation des réserves caudales.

3) Une baisse de la masse corporelle ainsi que de la condition corporelle sont attendues. En effet, la reproduction étant un coût énergétique important au cours de la vie d'un individu, un impact de l'investissement énergétique sur la condition corporelle de l'animal est attendu.

Tableau 1. Taxonomie de *Zootoca vivipara*

Taxonomie de l'espèce	
Règne	Animalia
Embranchement	Chordata
Sous-embranchement	Vertebrata
Classe	Reptilia
Sous-classe	Lepidosauria
Ordre	Squamata
Sous-ordre	Sauria
Infra-ordre	Scincomorpha
Famille	Lacertidae
Genre	<i>Zootoca</i>



Figure 1. Répartition géographique mondiale de *Zootoca vivipara*

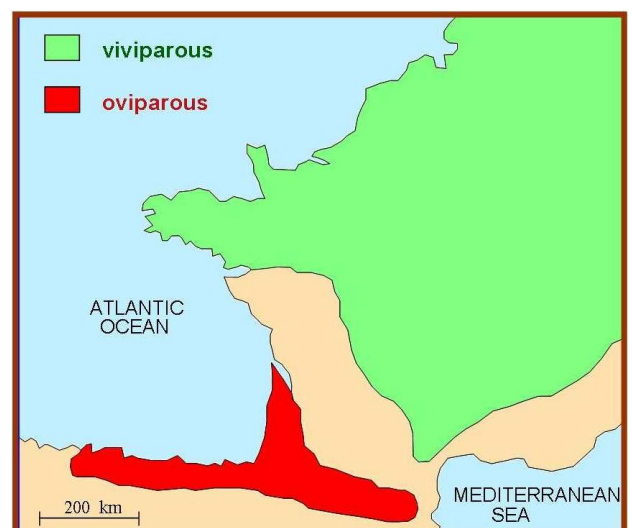


Figure 2. Répartition géographique de *Z. vivipara* en France

Matériels et Méthodes

Modèle d'étude : *Zootoca vivipara*, Jacquin, 1787

Zootoca vivipara (ou *Lacerta vivipara*, Jacquin 1787) est l'unique représentant du genre *Zootoca* (Tableau 2). Cette espèce est classée au statut de préoccupation mineure (LC) sur la liste rouge de l'IUCN de même que sur la liste rouge des reptiles de France métropolitaine (2008). C'est une espèce de lézard de petite taille, comprise entre 45 et 75 mm (Heulin *et al.*, 2002). Les femelles sont en moyennes plus longues que les mâles. Les juvéniles quant à eux atteignent les 20 mm et sont noirs à la naissance. Il existe un dimorphisme sexuel, en effet, les femelles ont un corps plus long que celui des mâles mais leur queue, membres et museau sont moins développés (Heulin, 1984).

Z. vivipara présente une reproduction bimodale, les différentes populations peuvent être vivipares ou ovipares (Figure 2). Les lignées ovipares et vivipares sont différenciables grâce à des analyses phylogénétiques effectuées (Mayer *et al.*, 2000). Les populations ovipares et vivipares sont généralement allopatriques, mais une zone de contact naturelle a été mise en évidence récemment au sud de l'Autriche (Lindtke *et al.*, 2010). Mais, il n'y a pas de contact connu entre les populations en France (Heulin, 1984). Les individus ovipares et vivipares sont capables de s'hybrider expérimentalement (Arrayago *et al.*, 1996) et naturellement (Lindtke *et al.*, 2010). La répartition géographique varie selon le mode de reproduction. En effet, sur la majeure partie de son aire de répartition l'espèce est vivipare. Les populations ovipares se trouvent dans la région englobant la chaîne pyrénéo-cantabrique, en Aquitaine, ainsi que dans la Nord de l'Italie, le Sud de l'Autriche, en Slovénie et en Croatie. La limite sud de l'aire de répartition de l'espèce correspond à la limite nord des climats secs (Figure 1, Figure 2). Cette limite serait partiellement déterminée par des préférences de niches écologiques (Heulin *et* Guillaume, 2010).

En effet, cette espèce se rencontre des zones littorales jusqu'à 2000 m d'altitude. L'habitat de prédilection est composé de tourbières acides à sphaignes ou de zones herbacées humides (Heulin *et* Guillaume, 2010). La sortie d'hibernation diffère selon l'habitat et le sexe de l'individu. Les mâles sortent de l'hibernation au mois de mars / avril et les femelles au mois d'avril / mai. La période d'accouplement débute trois semaines après la fin de l'hibernation des femelles. Les femelles vivipares produisent une portée par an et la mise-bas se fait entre début juillet et mi-août. Les femelles ovipares effectuent une première ponte entre début juin et mi-juillet et l'éclosion se produit entre début juillet et mi-août. Les femelles vivipares et ovipares produisent en moyenne le même nombre de jeunes (cinq à six). Les deux modes reproducteurs sont lécithotrophes au sein de cette espèce nous donnant ainsi accès à un modèle exceptionnel pour l'étude de l'évolution de la viviparité au sein des squamates. On peut distinguer les deux formes en fonction de la structure de l'œuf et du stade de développement auquel les œufs sont pondus. Les coquilles résultent surtout de sécrétion protéiques des glandes utérines de la femelles immédiatement après l'ovulation (Heulin *et al.*, 2008). Les œufs des ovipares ont une coquille épaisse et sont pondus aux stades 30-34 tandis que ceux des vivipares ont une coquille plus fine et sont pondus au stade 40, c'est-à-dire complètement développés (Heulin 1990, 1992 ; Dufaure *et* Hubert, 1961).

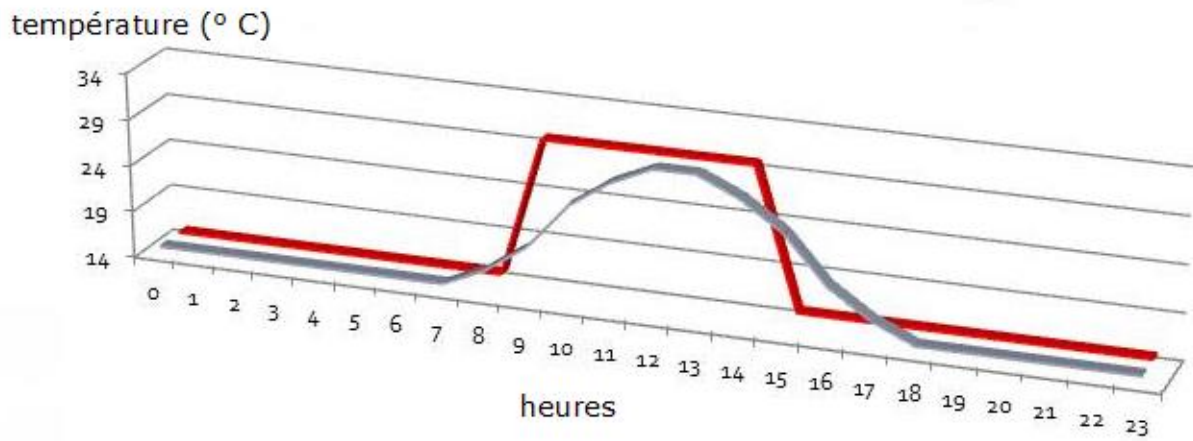


Figure 3. Schéma de l'accès aux températures en fonction des heures de la journée dans chaque condition thermique. Courbe rouge : condition Chaude ; courbe bleue : condition Froide.

Conditions d'élevage

L'étude porte sur 16 femelles vivipares et 17 femelles ovipares de l'espèce *Zootoca vivipara*. Des mâles ont aussi été capturés pour permettre la reproduction en février. Les individus vivipares ont été capturés en fin août/début septembre dans des tourbières française près de Paimpont, en Bretagne (48°01'N, 2°10'W, el. 155m) et les ovipares, près de Louvie, Pyrénées (43°06N, 0°23'W, et. 370m). Une fois capturés, les individus ont été transportés à la station biologique de Paimpont. Puis ils ont été mis à hiberner selon le protocole de Benoit Heulin et al. (2005), c'est-à-dire mis en chambre noire dans des boîtes contenant un lit de sable recouvert d'une couche épaisse de sphaignes arrosées toutes les semaines. Après l'hibernation, les femelles ont été accouplées (plusieurs mâles pour une femelle) sur la période du 14 au 28 février puis transportées au Centre d'Etude Biologique de Chizé le 3 mars, avant leur ovulation, où elles ont été placées individuellement dans un terrarium. Chaque terrarium contient un abri, un petit ballot de paille et une éponge humide nécessaire à la ponte et la mise-bas des femelles. Les individus ont été nourris et abreuvés *ad libitum* comme précédemment.

Design expérimental

Les terrariums ont été mis en enceintes thermiques avec deux conditions thermiques distinctes (Figure 4). La première condition, ou condition chaude permet un temps d'accès de 6 heures à la température choisie par la mère (T set) soit 31°C (Rodriguez Diaz and Brana, 2011). Les 6 heures programmées ici entrent dans la gamme moyenne de temps d'accès à la température optimale que peut réaliser une femelle vivipare en conditions naturelles. La seconde condition ou condition de contrainte ne permet un temps d'accès à la température optimale que de 1 heure. Ce régime thermique est basé sur les températures des sites naturels où l'on trouve des œufs. Le but de la condition de contrainte est de voir si la température a un effet sur la reproduction des femelles.

L'objectif est de tester s'il existe une variation du volume caudal des lézards au cours de la reproduction et ce avec une différence entre les modes de reproduction et les conditions climatiques des enceintes. Quatre stades ont ainsi été déterminés : 1) La posthibernation (sortie de l'hibernation), 2) l'ovulation, 3) la prépartition (précède de quelques jours la parition dans l'idéal) et 4) la postpartition (lendemain de la parition). On utilise le terme parition désignant à la fois la ponte et la parturition (Blackburn, 1992). Suite aux accouplements, le moment de l'ovulation a ensuite été repéré par un suivi hebdomadaire des femelles grâce à un échographe à haute définition (Micromaxx, Sonosite, Inc. USA).

Acquisition des données biométriques

Le volume de queue, le poids et la taille

A chaque stade défini précédemment, les femelles ont été pesées et scannées sur la face ventrale avec une échelle de taille. Les images ainsi obtenues ont été traitées sur le logiciel Inkscape. Sur ces images, différents paramètres ont été mesurés. A chaque stade, la queue a été mesurée puis fractionnée en 9 segments dont la longueur a été mesurée (Figure 4). Ces différents segments ont ensuite servi au calcul du volume caudal en sommant le volume de 8 cônes tronqués et un cône normal. La précision de la mesure est de l'ordre du centième de millimètre.

La condition corporelle

Par ailleurs, pour comparer l'état corporel (lié à la quantité de réserves) des individus ovipares et vivipares, une mesure de la condition corporelle (BC) a été réalisée. Elle est obtenue par le calcul des résidus de la régression de la Masse corporelle (Body Mass, BM) en fonction de la SVL (Snout-Vent-Lenght).

Analyses statistiques

Les analyses ont été faites sur le logiciel R (R development Core Team, 2011, version 2.15.3). Le jeu de données contient n=33 femelles, à quatre stades reproducteurs successifs soit 132 individus statistiques. Les données sont considérées comme appariées car elles proviennent des mêmes individus mais à différents stades de leur reproduction (mesures répétées). Le jeu de données est divisé selon 2 facteurs : la Condition climatique et le Mode reproducteur. Ceci donne quatre lots : Vivipares Chaudes, Vivipares Froides, Ovipares Chaudes, Ovipares Froides. On cherche à savoir si les quatre lots d'individus, sont similaires et donc comparables entre eux. Pour cela, des analyses de la variabilité (Anova et test post-hoc) entre les lots pour la BM, SVL et BC ont été faites avant la reproduction (au stade de posthibernation).

Pour réaliser les ANOVA et ANCOVA pour mesures répétées, des modèles de régression linéaire simple et mixtes ont été créés (fonction lm et lmer, package lme4). Tous les tests post hoc ont été réalisés par la méthode HSD Tukey¹ (package multcomp). On a vérifié que le modèle choisi s'ajustait bien aux données (Annexe 2) et qu'il était le plus performant en comparant les AIC obtenues pour chaque modèle (Annexe 3, Annexe 4).

¹ Méthode HSD Tukey :Tukey Honestly Significant Difference. Il s'utilise en complément d'une Anova ou d'une Ancova pour trouver les moyennes qui sont significativement différentes.

Pour étudier la variation du volume caudal, une ANCOVA² a été réalisée sur le volume de la queue à tous les stades reproducteurs avec une pondération par la SVL, mise en co-variable. Afin de linéariser la relation $\text{Volume_queue} \sim \text{SVL}$ les données ont été log-transformées, ce choix est guidé par une comparaison des AIC³ de chaque modèle testé (Annexe 3). Par la suite, l'analyse est affinée, en faisant une ANCOVA que sur une condition climatique ou un mode reproducteur.

Pour voir s'il y a un changement de masse ou d'état corporel après la reproduction, une Anova puis un test post-hoc sont réalisés pour comparer la BM puis la BC entre les stades posthibernation et post parition.

² ANCOVA = Anova avec une Co-variable, comparaison de plusieurs droites de régressions c'est-à-dire comparaison de moyennes pondérées par la Co-variable.

³ AIC = Akaike Information Criterion. (Sugiura N., 1978) Pour que la différence entre les modèles soit significative, ΔAIC doit être égal ou supérieur à 2. Dans ce cas, le modèle ayant l'AIC le plus faible est considéré comme le mieux ajusté aux données.

		BM (mg)	SVL (mm)
Ovipares	Froides	2841 ± 689.44	49.14 ± 3.65
	Chaudes	2783 ± 495.3	45.10 ± 5.34
Vivipares	Froides	3409.83 ± 586.03	53.31 ± 3.21
	Chaudes	3407.1 ± 415.73	52.80 ± 2.48

Tableau 2. Statistiques descriptives de BM et SVL

	Volume Caudal (mm ³)			
	Ovipares		Vivipares	
	Cold	Hot	Cold	Hot
Posthibernation	662.32 ± 235.15	443.51 ± 167.91	820.38 ± 336.10	884.99 ± 169.79
Ovulation	652.04 ± 204.82	489.91 ± 208.46	784.93 ± 212.10	902.05 ± 181.09
Préparation	638.45 ± 249.99	482.52 ± 162.59	880.83 ± 261.96	972.63 ± 203.87
Postpartition	596.54 ± 156.43	464.70 ± 169.55	856.79 ± 300.06	966.31 ± 230.03

Tableau 3. Volume caudal moyen des femelles (moyenne ± écart-type) selon le mode reproducteur et la condition climatique au cours de la reproduction

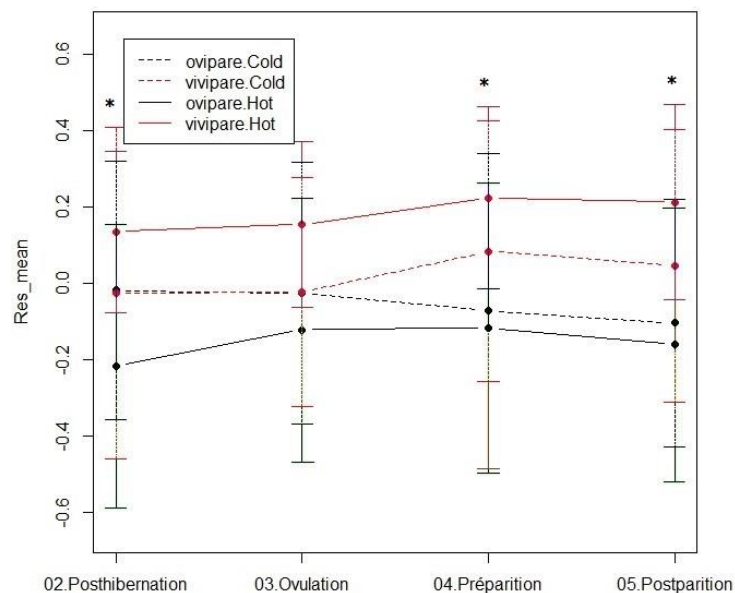


Figure 5. Suivi des résidus du volume caudal pondéré par la SVL au cours de la reproduction pour chaque mode reproducteur et condition thermique.

Résultats

1) Condition initiales (BM, SVL, BC, volume caudaux)

Il y a une différence significative de masse corporelle (BM) entre les modes reproducteurs (ANOVA, $F_{1, 29} = 10.3951$; $p\text{-value} = 0.003$). Les femelles ovipares sont en moyenne plus légères que les vivipares. Pour les femelles en condition Chaude, seule une tendance à cette différence apparaît entre les ovipares et les vivipares (ovipares Chaudes : 2783 ± 495 mg; vivipares Chaudes : 3407 ± 415 mg; test post hoc HSD Tukey, $p\text{-value} = 0.0645$).

Il y a un effet du mode reproducteur sur la SVL (ANOVA, $F_{1, 29} = 21.4036$; $p\text{-value} < 0.001$). Pour l'Anova sur la SVL, les ovipares et les vivipares Chaudes sont significativement différents ainsi que les ovipares Chaudes et les vivipares Froides (ovipares Chaudes : 45 ± 5 mm; vivipare Chaudes : 52 ± 2 mm; test post-hoc HSD Tukey, $p\text{-value} < 0.001$; ovipares Chaudes : 45 ± 5 mm; vivipares Froides : 53 ± 3 mm; test post-hoc HSD Tukey, $p\text{-value} = 0.00185$).

En utilisant les variables BM et SVL, les quatre lots ne sont pas significativement identiques et ne sont ainsi donc pas comparables. Par conséquent, on cherche à voir si ces 4 lots pourraient être comparables en utilisant les résidus de la BM par la SVL, la Body Condition BC au stade Posthibernation.

La SVL a une influence sur la BM (ANCOVA, $F_{1, 28} = 5.3141$; $p\text{-value} = 0.02878$). Enfin, l'analyse de la BC ne montre aucune différence entre les lots expérimentaux (test post-hoc HSD Tukey, $p\text{-value} > 0.05$). Ils sont donc significativement identiques et sont donc comparables statistiquement parlant.

2) Suivi du volume caudal au cours du temps (Ancova)

Analyse des 4 lots

Sur la Figure 5, qui représente le suivi du volume caudal des 4 lots au cours de la reproduction, aucune différence significative n'apparaît ($p\text{-value} > 0.05$). Seuls les ovipares et vivipares en condition Chaude sont significativement différents à tous les stades sauf à l'ovulation (test post-hoc HSD, $p\text{-value} < 0.05$) (Figure 5).

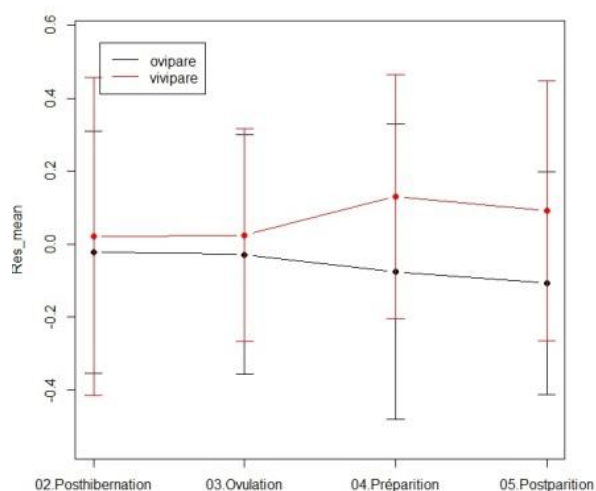


Figure 6. Suivi du volume caudal des femelles en condition Froide pour chaque mode reproducteur.

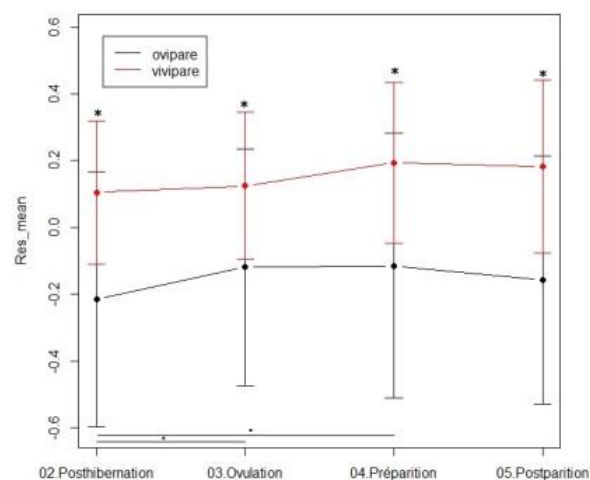


Figure 7. Suivi du volume caudal des femelles en condition Chaude pour chaque mode reproducteur.

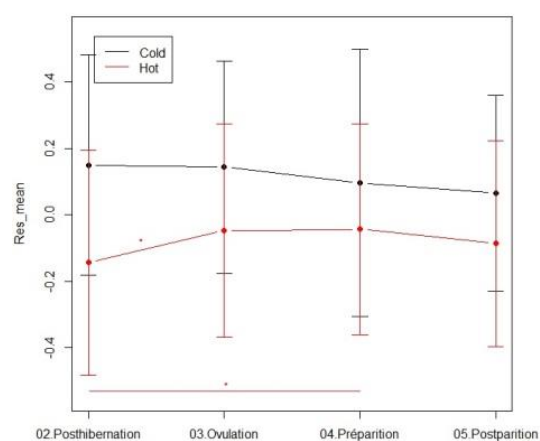


Figure 8. Suivi du volume caudal des femelles Ovipares pour chaque condition thermique.

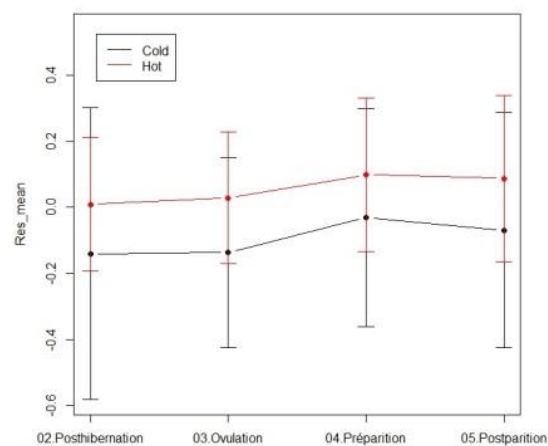


Figure 9. Suivi du volume caudal des femelles Vivipares pour chaque condition thermique.

Analyses des lots intra modes reproducteurs

Chez les ovipares en condition Froide, il n'y a aucune différence significative de volume caudal au cours de la reproduction (Figure 8). En condition Chaude, il y a une tendance à l'augmentation du volume caudal lors de la vitellogenèse puis une stabilisation jusqu'à la ponte (test post-hoc HSD, p-value = 0.0510 ; p-value = 0.0708) (Figure 8). Graphiquement, on observe que le volume caudal de ces ovipares a tendance à augmenter au cours de la vitellogenèse et un peu encore au cours de la gestation.

Chez les vivipares en condition Froide ou Chaude, il n'y a aucune différence significative ou même tendance à la différence du volume caudal (test post-hoc HSD, p-value > 0.05) (Figure 9).

Analyses des lots intra conditions climatiques

En condition Chaude, les volumes caudaux des ovipares et des vivipares sont significativement différents, et ce pour tous les stades reproducteurs (test post-hoc HSD : posthibernation : p-value = 0.00751 ; ovulation : p-value = 0.03368 ; préparation : p-value = 0.00941 ; postpartition : p-value = 0.00487) (Figure 7). Néanmoins cette différence se note dès le stade de posthibernation, ce n'est donc pas une différence à tous les stades, mais juste une différence initiale qui se maintient tout au long de la reproduction. Chez les ovipares en condition chaude, il y a aussi une tendance à l'augmentation du volume de la queue lors de la vitellogenèse puis une stabilisation jusqu'à la parition (test post-hoc HSD : posthibernation/Ovulation : p-value = 0.09713 ; posthibernation/Préparation : p-value = 0.07207) (Figure 7).

En condition Froide, les volumes caudaux des ovipares et vivipares sont significativement identiques (test post-hoc HSD, p-value > 0.05) (Figure 6).

3) Comparaison avant/après reproduction de la BM et BC

Les femelles vivipares ont pris de la masse et ont grandies entre l'avant et l'après reproduction (test post hoc HSD Tukey, p-value= 0.0152 ; p-value < 0.01). Cependant, il n'y a pas de différence de Body Condition avant et après reproduction (test post hoc HSD Tukey, p-value > 0.05).

Discussion

Cette étude a pour but de tester une variation du volume caudal des femelles au cours de la reproduction, suivant différents paramètres tel que le mode reproducteur et la condition climatique subite. Parallèlement, elle permet de savoir s'il existe un changement d'état corporel entre pré et post reproduction.

Statistiques descriptives

Tout d'abord, l'étude des caractéristiques morphologiques des femelles a montré que les vivipares étaient en moyenne initialement plus lourdes mais aussi plus grandes que les ovipares. Il faut savoir que la taille des individus est fortement variable géographiquement selon les populations et dépendante des conditions climatiques ou de l'altitude (Chamaille-James et al., 2006).

Par la suite, les valeurs de masse corporelle (BM) et de volume caudaux ont été pondérées par la SVL afin de s'affranchir de cette différence morphologique, et de permettre la comparaison des lots. Suite à cette pondération, les résultats montrent que les femelles ovipares et vivipares ont une condition corporelle significativement similaire. On a considéré que les femelles ayant en moyenne la même condition corporelle, avaient en moyenne les mêmes réserves (hépatiques, abdominales et caudales). Ainsi, les lots sont similaires et donc comparables statistiquement parlant.

Suivi du volume caudal au cours de la reproduction

Il n'existe pas de variation significative du volume caudal de nos lots entre la sortie de l'hibernation et la fin de la reproduction. Ce résultat est contraire à notre prédiction 1. En effet, on s'attendait à observer une baisse de la condition caudale au cours de la vitellogenèse et de la gestation. En effet, des variations saisonnières dans les volumes caudaux de *P. muralis*, une espèce proche, ont été observées. Les volumes les plus élevés ont été observés au printemps et à l'automne (pré-reproduction) alors qu'une mobilisation significative des réserves a été notée pendant le printemps (phase de production des œufs). Il a même été détecté que la mobilisation caudale est hétérogène et se manifeste principalement dans le tiers le plus proche du cloaque (Le Henanff, 2011). Une possibilité intéressante est que le dispositif expérimental ait fortement réduit voire supprimé les compromis à réaliser pour les femelles, et donc les conséquences métaboliques subites. En effet, mon travail s'est intégré dans le cadre d'une étude principale de l'effet de la température sur la reproduction. Les femelles ont donc été nourries de façon optimale (ad libitum) et donc en supprimant les contraintes existantes en conditions naturelles (temps de recherche de proies). Ceci peut expliquer la stagnation observée du volume caudal. En effet, les femelles ont accès à de la nourriture et à un abri dans le terrarium, il n'y a donc plus de contraintes alimentaires. On peut rajouter que la nourriture fournie (vers de farine) est très riche en lipides (Avery, 1971). Le besoin de déplacement et la dépense énergétique due à l'encombrement sont eux aussi fortement réduits. Ainsi les compromis à faire en conditions naturelles entre la

thermorégulation, l'alimentation et le déplacement sont fortement réduits voir supprimés. Cette possibilité mérite des investigations complémentaires.

Une analyse plus détaillée du volume caudal a été faite et fait apparaître des variations mais uniquement dans certains groupes, notamment les femelles en condition Chaude. Les conditions caudales des femelles ovipares et des femelles vivipares sont significativement différentes à chaque stade reproducteur. Mais il ne s'agit que d'une différence initiale (posthibernation) qui se maintient tout au long de la reproduction.

En se focalisant sur les ovipares des différences sont observées. Plus précisément, chez les ovipares chaudes, il y a une tendance à la différence (non significative) entre les stades posthibernation et prépartition et entre la posthibernation et l'ovulation. Cette tendance se traduit par une prise de volume caudal au cours de la vitellogenèse et de la gestation. Les femelles ovipares chaudes auraient donc pu au cours de leur reproduction constituer des réserves caudales.

Comparaison de masse puis de condition corporelle, avant et après reproduction

Il y a une différence significative de masse corporelle entre les stades posthibernation et postpartition mais seulement chez les vivipares. Les femelles vivipares ont pris significativement de la masse au cours de la reproduction. Par ailleurs, les femelles ont été remesurées en postreproduction. Il en ressort que les femelles ont non seulement pris de la masse mais aussi de la taille ce qui souligne des conditions alimentaires favorables. Ceci est corroboré, car quand on compare les conditions corporelles, pré et post reproduction, il n'y a aucune différence significative ou même tendance. Ainsi, on peut conclure que la prise de masse corporelle des vivipares est due à la croissance de l'animal.

Il se peut que seules les femelles en traitement thermique chaud (ici les ovipares chaudes) tendent à constituer des réserves caudales car elles ne sont pas contraintes par la condition climatique. Elles n'auraient donc que très peu de compromis à faire pour la reproduction. Par ailleurs, le volume caudal des femelles en traitement thermique froid est constant au cours de la reproduction. Ceci voudrait dire que la condition climatique froide est une contrainte qui ne leur permet pas de constituer des réserves supplémentaires. Ainsi l'allocation d'énergie pour la reproduction ne serait pas fixe et fluctuerait en fonction des conditions environnementales.

Il est nécessaire de nuancer nos résultats sur la variation caudale. En effet, il nous est impossible avec les résultats que nous avons, de déterminer s'il s'agit d'un maintien de la condition caudale en eau, lipides ou muscles ou bien encore s'il y a une modification de la répartition des lipides/muscles/eau au cours de la reproduction. Seule la variation globale du volume de la queue est obtenue. Cependant, notre approche en conditions trophiques favorables permet d'invalidier l'hypothèse de contraintes intrinsèques à la reproduction. Par exemple, il a été évoqué que les femelles gestantes réduisent leur alimentation du fait d'un

fort encombrement liés aux embryons. Cet aspect aurait donc pu avoir des conséquences sur la mobilisation des réserves qui n'a pas été mis en évidence ici.

Perspectives

Ainsi, il serait intéressant de poursuivre sur cette thématique avec, par exemple, la méthode d'Avery (1970) pour tester différentes hypothèses. A savoir si la variation observée du volume caudale (dans certains cas, comme chez les ovipares en condition chaude ici) est une variation hydrique, lipidique ou musculaire. Et même si la stagnation observée de manière générale ne serait pas en fait une modification des proportions en eau, lipide et muscle. La méthode d'Avery consiste à peser les lipides extraits directement des zones de stockage suite à la dissection d'individus (Avery, 1970). Mais ce ne serait pas possible de réaliser des mesures répétées sur les mêmes individus avec cette méthode.

De plus, il serait intéressant de voir s'il y a un lien entre l'âge de la femelle et son comportement alimentaire. Classiquement, on peut distinguer deux stratégies d'allocation énergétique : celle de « sur ressource » qui consiste à investir l'énergie récemment acquise par l'alimentation dans la reproduction et celle de la « capitalisation » qui consiste à se reproduire une fois qu'il y a eu accumulation suffisante de réserves corporelles. En pratique, une même espèce peut utiliser voire combiner ces deux stratégies afin de maximiser son effort et son succès reproducteur (Warner et al., 2008 ; Telemeco & Baird, 2011).

Et, toujours sur le thème de stratégie d'allocation énergétique, il serait intéressant d'évaluer la part relative de ces deux stratégies de reproduction et manipuler l'accès à la nourriture en même temps que les conditions thermiques.

Bibliographie

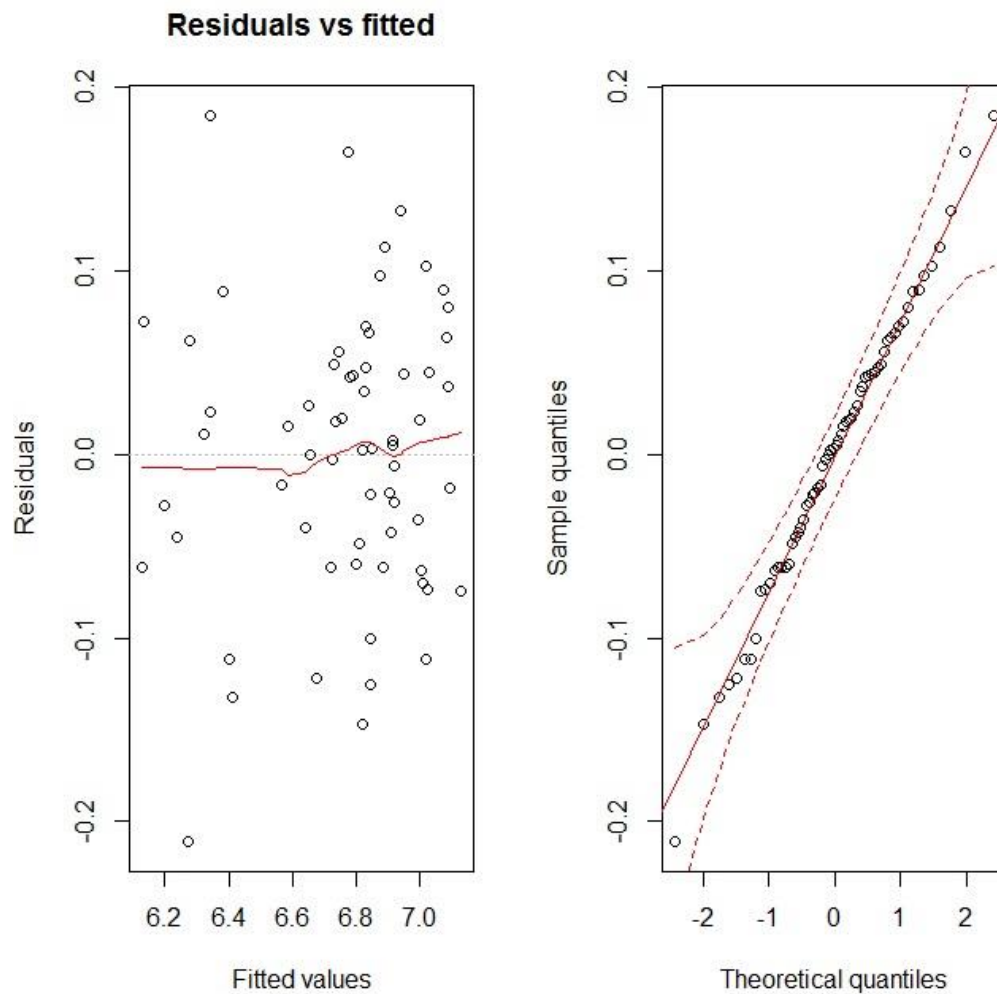
- Akaike H., « Information theory and an extension of the maximum likelihood principle », dans *Second International Symposium on Information Theory*, 1973, 267-281 p.
- Andrew, R.M. 2000. "Evolution of Viviparity in Squamate Reptiles (Sceloporus Spp.): A Variant of the Cold Climate Model." *J. Zool. Lond.* 250: 243–53.
- Angelini, F., and G. Ghiara. 1984. "Reproductive Modes and Strategies in Vertebrate Evolution." *Boll. Zool.* 51: 121–203.
- 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(3), 33-342.
- Avery, R.A. 1970. "Utilisation of Caudal Fat by Hibernating Common Lizards, *Lacerta Vivipara*." *Comparative Biochemistry and Physiology*, no. 37: 119–21.
- Avery R. A., 1971. Estimates of food consumption by the lizard *Lacerta vivipara* Jacquin. *J. anim. Ecol.* 40:351-365.
- Avery. 1974. "Storage Lipids in the Lizard *Lacerta Vivipara* : A Quantative Study." *Journal Zoological Lond.*, no. 173: 419–25.
- Bateman P. W., Fleming P. A., 2008. To cut a long tail short: a review of lizard caudal autotomy studies carried out over the last 20 years. *Journal of Zoology* 277, issue 1, 1-14.
- Beuchat, Carol, and David Vleck. 1990. "Metabolic Consequences of Viviparity in a Lizard, *Sceloporus Jarrovi*." *Physiological Zoology* 3 (63): 555–70.
- Blackburn, D.G. 1992. "Convergent Evolution of Viviparity, Matrotrophy and Specialization for Fetal Nutrition in Reptiles and Other Vertebrates." *Amer. Zool.* 32: 313–21.
- Blackburn. 1994. "Discrepant Usage of the Term Ovoviviparity in the Herpetological Literature." *Herpetol J* 4: 65–72.
- Blackburn D. G.. 1999a. Viviparity and Oviparity: Evolution and Reproductive Strategies. *Encyclopedia of Reproduction* vol 4.
- Blackburn. 2000. "Reptilian Viviparity: Past Research, Future Directions, and Appropriate Models." *Comparative Biochemistry and Physiology A Molecular and Integrative Physiology* 12: 391–409.
- Blackburn. 2006. "Squamate Reptiles as Model Organisms for the Evolution of Viviparity." In , 131–46.
- Bleu J. 2012. Etude expérimentale et intégrative des coûts et bénéfices de la viviparité chez le lézard vivipare. Thèse, Université Pierre et Marie Curie. 166p.
- Brana F., Ji X., 2007. The selective basis for increased egg retention: early incubation temperature determines hatchling phenotype in wall lizards (*Podarcis muralis*). *Biological Journal of the Linnean Society* 92 : 441-447.
- Chamaille-james, S., M. Massot, P. Aragon, and J. Clobert. 2006. "Global Warming and Positive Fitness Response in Mountain Populations of Common Lizards *Lacerta Vivipara*." *Global Change Biology* 12: 392–402.
- Chapple, D.G., C.J. McCoull, and R. Swain. 2002. "Changes in Reproductive Investment Following Caudal Autotomy in Viviparous Skinks (*Niveoscincus Metallicus*): Lipid Depletion or Energetic Diversion?." *Journal of Herpetology* 36: 480–86.
- Chapple, D.G., and R. Swain. 2002. "Distribution of Energy Reserves in a Viviparous Skink: Does Tail Autotomy Involve the Loss of Lipid Stores?." *Austral Ecology* 27: 565–72.
- Crespi, B., and C. Semeniuk. 2004. "Parent-Offspring Conflict in the Evolution of Vertebrate Reproductive Mode." *American Naturalist* 16: 635–53.

- Doughty P., Shine R., 1997. Detecting life history trade-offs: measuring energy stores in “capital” breeders reveals costs of reproduction. *Oecologia* 110 : 508–513.
- Dufaure, J.P., and J. Hubert. 1961. “Table de Développement Du Lézard Vivipare: **Lacerta Vivipara**.” *Archives D’anatomie Microscopique et de Morphologie Expérimentale* 50: 309–28.
- Girling, J.E. 2002. “The Reptilian Oviduct : A Review of Structure and Function and Directions for Future Research.” *J. Exp. Zool.* 293: 141–70.
- Guillette, Louis. 1982. “Effect of Gravidity on the Metabolism of the Reproductively Bimodal Lizard, *Sceloporus Aeneus*.” *The Journal of Experimental Zoology*, no. 223: 33–36.
- Guillette Jr LJ. 1993. The evolution of viviparity in lizards. *BioScience* 43:742–751.
- Herczeg, G., T. Kovacs, A. Hettyey, and J. Merila. 2003. “To Thermoconform or Thermoregulate? An Assessment of Thermoregulation Opportunities for the Lizard *Zootoca Vivipara* in the Subarctic.” *Polar Biology* 26: 486–90.
- Heulin, B. 1984. *Contribution À L’étude de La Biologie Des Populations de *Lacerta Vivipara* : Stratégie Démographique et Utilisation de L’espace Dans Une Population Du Massif Forestier de Paimpont.*
- Heulin. 1985. “Maturité Sexuelle et Age À La Première Reproduction, Dans Une Population de Plaine Du Lézard Vivipare.” *Can. J. Zool.* 63: 1773–77.
- Heulin. 1990. “Etude Comparative de La Membrane Coquillière Chez Les Souches Ovipares et Vivipares de **Lacerta Vivipara**.” *Can. J. Zool.* 68: 1015–19.
- Heulin B., Arrayago M. J., Bea A., Brana F. 1992. Caractéristiques de la coquille des œufs chez la souche hybride (ovipare x vivipara) du lézard *Lacerta vivipara*. *Can. J. Zool.* 70 : 2242-2246.
- Heulin, Benoit, J.R. Stewart, Y Surget-Groba, Patricia Bellaud, Florence Jouan, Gérard Lancien, and J Deunff. 2005. “Development of the Uterine Shell Glands During the Preovulatory and Early Gestation Periods in Oviparous and Viviparous *Lacerta Vivipara*.” *Journal Of Morphology*, no. 266: 80–93.
- Heulin B., Ghielmi S., Vogrin N., Surget-Groba Y., Guillaume C. P. 2002. Variation in eggshell characteristics and in intrauterine egg retention between two oviparous clades of the lizard *Lacerta vivipara* : insight into the oviparity-viviparity continuum in squamates. *Journal of morphology* 252:255-262.
- Heulin B., Garnier D., Surget-Groba Y., Deunff J. 2008. Plasma levels of estradiol during vitellogenesis and early gestation in oviparous and viviparous *Lacerta (Zootoca) vivipara*. *Amphibia-Reptilia* 29: 135-139.
- Heulin B. et Guillaume C.-P. , 2010. – *Les reptiles de France, Belgique, Luxembourg et Suisse*. Chapitre : Le lézard vivipare. Biotope, Mèze (Collection Parthénopée) ; Muséum national d’Histoire naturelle, Paris, pp 394 – 401.
- Ji, X., Lin, L., Luo, L., Lu, H., Gao, J., & Han, J. (2006). Gestation temperature affects sexual phenotype, morphology, locomotor performance, and growth of neonatal brown forest skinks, *Sphenomorphus indicus*.
- Kirkwood T.B.L., 1977. Evolution of aging. *Nature* 270 : 301–304.
- Le Henanff M. 2011. Stratégie reproductrice d’une espèce de lézard à pontes multiples (*Podarcis muralis*) dans un environnement contraignant. Thèse, Université de Poitiers, 211p.
- Lindtke D, Mayer W, Böhme W. Identification of a contact zone between oviparous and viviparous common lizards (*Zootoca vivipara*) in central Europe: reproductive strategies and natural hybridization. *Salamandra*. 2010;46:73–82.
- Lynch VJ. Live-birth in vipers (Viperidae) is a key innovation and adaptation to global cooling during the cenozoic. *Evolution* 2009;63(9):2457-65.
- Mathies, T., and R.M. Andrews. 2000. “Does Reduction of the Eggshell Occur Concurrently with or Subsequent to the Evolution of Viviparity in Phrynosomatid Lizards?” *Biol. J. Linn. Soc.* 71: 719–36.

- Mayer, W., W. Bohme, F. Tiedemann, and W. Bischoff. 2000. "On Oviparous Populations of *Zootoca Vivipara* in South-Eastern Central Europe and Their Phylogenetic Relationship to Neighbouring Viviparous and South-West European Populations." *Herpetozoa* 13: 59–69.
- Meylan, S., J. Belliure, J. Clobert, and M. de Fraipont. 2002. "Stress and Body Condition as Prenatal and Postnatal Determinants of Dispersal in the Common Lizard (*Lacerta Vivipara*)." *Hormones and Behavior* 42: 319–26.
- Pilorge, T. 1982. "Stratégie Adaptative D'une Population de Montagne de **Lacerta Vivipara**." *Oikos* 39: 206–12.
- Pollux B. J. A., Reznick D. N. 2011. Matrotrophy limits a female's ability to adaptively adjust offspring size and fecundity in fluctuating environments. *Functional Ecology* 25, 747-756.
- Qualls C. P., Andrews R. M. 1998. Cold climates and the evolution of viviparity in reptiles: cold incubation temperatures produce poor-quality offspring in the lizard, *Sceloporus virgatus*. *Biological Journal of the Linnean Society*. (1999), 67: 353-376.
- Radder R. S., Quinn A. E., Georges A., Sarre S. D., Shine R.. 2008. Genetic evidence for co-occurrence of chromosomal and thermal sex-determining systems in a lizard. *Biology Letters. The royal society*. Apr 23; 4(2):176-178.
- Reznick D.N., 1992. Measuring costs of reproduction. *Trends in Ecology and Evolution* 7 : 42–45.
- Rodriguez-Diaz T., Gonzalez F., Ji X., Brana F. 2010. Effects of incubation temperature on hatchling phenotypes in an oviparous lizard with prolonged egg retention : are the two main hypotheses on the evolution of viviparity compatible ? *Zoology* 113 (2010), 33-38.
- Rodriguez-Diaz T., Brana F. 2011. Shift in thermal preferences of female oviparous common lizards during egg retention : insights into the evolution of reptilian viviparity. *Evol Biol* (2011), 38:352-359.
- Shine R., 1983. Reptilian reproductive modes: the oviparity-viviparity continuum. *Herpetologica* 39 :1–8.
- Shine, R. 1985. "The Evolution of Viviparity in Reptiles: An Ecological Analysis." In *Biology of the Reptilia*, vol.15, edited by C. et Billet F. Gans, 605–94. New york: Wiley.
- Shine, R. (1995) A new hypothesis for the evolution of viviparity in reptiles. *The American Naturalist*, 145, 809-823.
- Stearns S.C., 1992. *The evolution of life histories*. Oxford: Oxford University Press.
- Stewart J. R., Thompson M. B., 2000. Evolution of placentation among squamate reptiles: recent research and future directions. *Comparative biochemistry and physiology* 110, issue 4, 411-431.
- Sugiura N., « Further analysis of the data by Akaike's information criterion and the finite corrections », *Communications in Statistics - Theory and Methods*, vol. A7, 1978, p. 13–26.
- Schwarzkopf L., Shine R. 2006. Costs of reproduction in lizards: escape tactics and susceptibility to predation. *Behav Ecol Sociobiol* (1992) 31:17-25.
- Telemeco R.S., Baird T.A., 2011. Capital energy drives production of multiple clutches whereas income energy fuels growth in female collared lizards *Crotaphytus collaris*. *Oikos* 120 : 915–921.
- Tinkle, D.W. & Gibbons, J.W. (1977) The distribution and evolution of viviparity in reptiles. *Miscellaneous Publications University of Michigan*, 154, 1-55.
- Wapstra E., Uller T., While G. M., Olsson M., Shine R. 2010. Giving offspring a head start in life: field and experimental evidence for selection on maternal basking behavior in lizards. *Journal Evolutionary Biology* 23 (2010) 651-657.
- Warner D.A., Bonnet X., Hobson K.A., Shine R., 2008. Lizards combine stored energy and recently acquired nutrients flexibly to fuel reproduction. *Journal of Animal Ecology* 77 : 1242–1249.

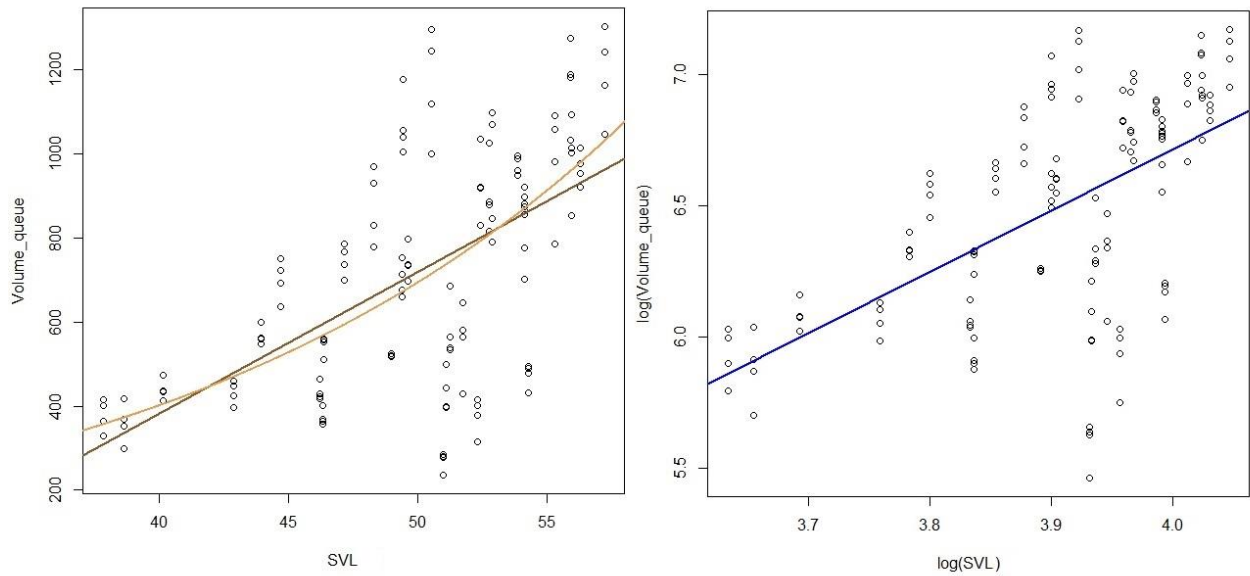
Variables	Description	Unités	Type
Terra	identité de l'individu, une lettre A (vivipare) ou B (ovipare) et un nombre	ex: A1 ou B2	qualitative nominale
ID	Clip utilisé pour identifier les animaux (numéro des doigts sectionnés par patte)	ex: 2/15/1/0	
Sex	Sexe de l'individu	mâle ou femelle	
Mode_repro	Mode reproducteur, Ovipare ou vivipare	ovipare ou vivipare	
Origine	Localité de la population d'origine	Paimpont / Louvie	quantitative
Stade_repro	stade reproducteur de l'animal	01. à 07.	
Condition climatique	condition thermique de l'enceinte, Cold ou Hot	Cold ou Hot	
Date_ponte	Date de la ponte ou de la mise bas	jour/mois/année	
Date	Date de scan de l'animal	jour-mois-année	quantitative
Volume_queue	Volume caudal	mm ³	
scale	échelle de taille		
tête	mesure de la tête (museau au milieu du collier)		
thorax_abdomen	Mesure du thorax/abdomen, du milieu du collier au milieu du bord postérieur de l'écaille cloaquale		
SVL	somme de tête et thorax-abdomen - Snout-vent-length		
queue	du milieu du bord postérieur de l'écaille cloaquale au bout de la queue (c'est à dire mesure de la partie intacte)	mm	
queue_coupé	queue de repousse		
TL	somme de la SVL et de la queue		
H	largeur de queue entre chaque segment, du cloaque au bout de la queue		
LS	longueur d'un segment en mm (9 segments par queue)		continue
BM	2014 : poids de l'animal au plus proche de la mesure (en mg)	mg	
litter-mass	masse des œufs (ovipares) ou masse des juvéniles healthy (vivipares)	g	
Fécondité	nombre d'œufs pondus ou de juvéniles mis bas		
fit-litter-size	nombre de juvéniles healthy	SU	discrète

Annexe 1. Tableau descriptifs des variables du jeu de données



Annexe 2. Ajustement du modèle⁴ (résidus)

⁴ Deux graphiques : l'un représente par une courbe rouge l'homoscédasticité des résidus du modèle. Le second graphique représente la normalité des résidus du modèle et leur répartition dans un intervalle de confiance. Plus la première courbe tend à être d'équation $y=0$, et plus les résidus sont inclus dans l'intervalle de confiance, plus le modèle est ajusté aux données



Annexe 3. Ajustement du modèle aux données, puis aux données log transformées

Modèle	Modèle linéaire	Modèle exponentiel	Modèle linéaire log	Modèle exponentiel log
AIC	1803.523	1798.994	92.83232	92.28851
Δ AIC	4,529		0,54381	

Annexe 4. AIC⁵ pour les différents modèles testés

⁵ AIC = Akaike Information Criterion. (Sugiura N., 1978) Pour que la différence entre les modèles soit significative, Δ AIC doit être égal ou supérieur à 2. Dans ce cas, le modèle ayant l'AIC le plus faible est considéré comme le mieux ajusté aux données.

Annexe 5. Tableau des tâches

Intervenant	Idée originale	Bibliographie	Mise en place du protocole	Collecte de données	Analyses statistiques	Rédaction
Principal	Olivier Lourdais Benoit Heulin	Axelle Bonnin	Thomas Foucart	Axelle Bonnin	Axelle Bonnin	Axelle Bonnin
Secondaires		Thomas Foucart	Axelle Bonnin		Thomas Foucart	Thomas Foucart Olivier Lourdais

Annexes 6. Calendrier du stage

	Semaine 1	Semaine 2	Semaine 3	Semaine 4	Semaine 5	Semaine 6	Semaine 7	Semaine 8
Bibliographie								
Manipulations								
Collecte de données								
Rédaction								
Analyses statistiques								

Abstract

L'investissement énergétique lié à la reproduction est étudié chez une espèce de lézard à reproduction bimodale, *Zootoca vivipara*. Chez cette espèce une partie des réserves lipidiques se trouve dans la queue. Cette étude avait pour principal objectif d'étudier les variations de volume caudal chez les deux modes reproducteurs et dans les deux conditions climatiques imposées (chaude et froide). Une baisse du volume caudal est notamment attendue au cours de la vitellogénèse pour les femelles ovipares, et lors de la gestation pour les femelles vivipares. Une baisse plus forte est attendue chez les femelles en condition climatique de contrainte (froide). Nos résultats ne supportent pas nos prédictions. De manière générale, il y a une stabilité du volume caudal au cours de la reproduction. Le volume caudal a même eu tendance à augmenter chez les ovipares en condition chaude. Ces résultats peuvent être en relation avec les conditions expérimentales, (les femelles ont eu accès non contraint à la nourriture), qui ont pu effacer les compromis entre la recherche alimentaire et les activités de reproduction (thermorégulation).

Reptiles - Evolution de la viviparité - Reproduction bimodale - Trade-off - *Zootoca vivipara*, Jacquin 1787 - Volume caudal

Energetic investment related to reproduction was studied in a reproductively bimodal lizard specie, *Zootoca vivipara*. This specie stores important amount of lipid in the tail. The goal of this work was to study variations of the tail volume in oviparous and viviparous females and to test the effect of contrasted temperatures. A decrease in the tail volume is expected during vitellogenesis for oviparous females, and during gestation in the viviparous one. We also predicted that cold temperature would increase the mobilization of energy stores. Our results contradict our predictions. Generally, tail volume is stable during reproduction. In oviparous females in the hot thermal treatment an increase in tail volume was even detected. Those results are interpreted in the frame of experimental conditions, (females had a free access to food) possibly suppressing trades-off between food acquisition and reproductive activities (thermoregulation).

Reptiles - Evolution of viviparity – Bimodal reproduction – Trade-off – *Zootoca vivipara* Jacquin 1787 – Tail volume