

Comparaison électrophorétique de quelques espèces de Lacertidés Méditerranéens, *Genera Podarcis* et »*Archaeolacerta*«

Claude-P. Guillaume¹ et Benedetto Lanza²

¹ Laboratoire de Biogéographie et Ecologie des Vertébrés E.P.H.E. Place Eugène Bataillon, 34060 Montpellier cedex, France (et laboratoire de Génétique du C.E.R.E.M., U.S.T.L., même adresse)

² Istituto di Anatomia Comparata, Biologia Generale e Genetica, Museo Zoologico dell'Università di Firenze „La Specola“, Via Romana 17, 50 125 Firenze Italia.

Abstract. An electrophoretic investigation of 17 gene loci in 11 populations of Mediterranean lacertids (*Podarcis muralis*, *P. tiliguerta*, *P. hispanica*, *P. sicula*, „*Archaeolacerta*“ *bedriagae*) completed with a dendrogram after unweighted pair groups' arithmetic average cluster analysis of Nei genetic identity values, show:

- important differences between *Podarcis muralis* and *Podarcis tiliguerta*, apparently sufficient to justify the maintenance of this taxon at the specific level;
- important differences between animals of *Archaeolacerta*, *Podarcis* and *Lacerta* s. str. (Mayer et Tiedemann, 1982) which would allow to raise *Archaeolacerta* at a generic statute.

This study allows equally to establish the diminution of percentage of polymorphic loci for micro-insular *P. tiliguerta* populations according to the removal from Sardinia and the estimate separation's time. A tentative phylogenetic explanation is done by the authors.

Résumé. L'étude électrophorétique de 17 locus de 11 populations de petits Lacertidés méditerranéens (*Podarcis muralis*, *P. tiliguerta*, *P. hispanica*, *P. sicula*, „*Archaeolacerta*“ *bedriagae*), complétée par un dendrogramme établi en fonction des coefficients d'identité génétique de Nei, met en évidence:

- des différences importantes entre les *Podarcis muralis* et les *Podarcis tiliguerta* qui semblent devoir justifier le maintien de ce taxon au rang spécifique;
- des différences suffisamment importantes entre les animaux du groupe *Archaeolacerta*, les *Podarcis* et les *Lacerta* s. str. (Mayer et Tiedemann, 1982) pour amener à relever *Archaeolacerta* à un statut générique.

Cette étude permet également de constater la diminution du pourcentage de locus polymorphes, chez les *P. tiliguerta* micro-insulaires, en fonction de l'éloignement par rapport à la Sardaigne et du temps de séparation estimé. Une tentative d'explication phylogénétique est faite par les auteurs.

Introduction

L'étude du genre *Podarcis* qui présente un polymorphisme intra-spécifique important, et dont l'aire de répartition est très vaste, nécessite pour sa parfaite compréhension l'utilisation simultanée de nombreuses techniques.

Suite à la publication de LANZA et al. (1977), et à titre de vérification à la demande de l'auteur, le présent travail expose les résultats obtenus par électrophorèse sur gel d'amidon, sur 164 animaux de 11 populations.

Animaux et méthodes

Notre échantillonnage est décrit entièrement dans le tableau 1, lequel indique également les abréviations qui seront utilisées dans la suite du texte.

Tous les animaux ont été traités de façon identique.

— Après anesthésie à l'éther, le sang est prélevé par ponction carotidienne, centrifugé 10 minutes à 2 000 tours \cong 2 500 g (dans une centrifugeuse »SORVALL« réfrigérée) pour séparer le plasma. Après trois rinçages du culot par une solution de NaCl 8,5 % isotonique, l'hémolyse est provoquée par addition d'une quantité d'eau distillée égale au volume du sang recueilli.

— Les organes, disséqués, sont broyés séparément avec un microbroyeur »VORTEX« dans une solution de broyage isotonique (1,2 g de Tris, 0,37 g EDTA 2H₂O, 4 ml NADP 1 %, 11 H₂O; pH 6,8 ajusté au NaCl 1N), puis centrifugés 15 minutes à \cong 12 000 g. Les foies nécessitent le plus souvent une centrifugation supplémentaire en présence de toluène pour les dégraisser.

Plasma, hémolysat et surnageants d'organes sont conservés à — 80 °C, dégelés seulement lors des électrophorèses qui ont été conduites par séries afin d'éviter des décongélation multiples.

Les électrophorèses ont été faites sur gel d'amidon à 12 %, utilisant les techniques de coloration de SELANDER et al. (1971) adaptées à notre matériel. Les comparaisons pour chaque locus ont nécessité douze gels au moins, sur chacun desquels étaient répartis 20 échantillons et un témoin permanent (*P.m.m.* n° 750 ou 751, préalablement testés comme étant homomorphes à tous les locus). Le tableau 2 résume les méthodes utilisées en fonction des organes et des locus étudiés.

Sur l'ensemble des phénogrammes obtenus, nous avons pu retenir 17 locus exploitables pour toutes les espèces, et 15 pour les *Archaeolacerta* (Tabl. 1).

Les résultats ont donné lieu à un calcul de coefficient d'identité génétique moyen \bar{I} entre les espèces, deux par deux, selon la méthode de calcul de NEI (1972):

$$\bar{I} = \frac{I_{XY}}{(I_X \cdot I_Y)},$$

formule dans laquelle I_{XY} représente la moyenne arithmétique pour tous les locus de la somme des produits des fréquences de chaque allèle entre les échantillons X et Y; I_X et I_Y représentent la moyenne arithmétique pour tous les locus de la somme des carrés des fréquences alléliques au sein de chaque échantillon.

Cela nous a conduit ensuite à rassembler nos données dans une matrice, sur laquelle

Tableau 1. Lacertidés méditerranéens soumis à l'électrophorèse pour l'étude des isozymes. Mediterranean lacertids examined by the electrophoretic method.

Taxons	ECHANTILLONS — SAMPLES			Nombre de	
	Origine — Origin	Récolteurs — Gatherers	Nombre d'individus — Number of individuals	locus étudiés — Number of loci studied	Abréviations — Shortenings
1. <i>Podarcis tiliguerta tiliguerta</i> (GMELIN, 1789)	Punta Falcone (N. Sardaigne)	M. Borri et al.	29	17	<i>P. t.</i>
2. <i>Podarcis tiliguerta tiliguerta</i> (GMELIN, 1789)	Ile Molara (N.E. Sardaigne)	M. Borri et al.	24	17	<i>P. t. i.</i>
3. <i>Podarcis tiliguerta ranzii</i> (LANZA, 1966)	Ilot Molarotto (<i>Ibid.</i> Cf. fig. 1)	M. Borri et al.	20	17	<i>P. t. r.</i>
4. <i>Podarcis muralis</i> cf. <i>muralis</i> (LAURENTI, 1768)	Moissac (France)	Orsini P.	5	17	<i>P. m. m.</i>
5. <i>Podarcis muralis merremia</i> (RISSE, 1826)	Montpellier (France)	Cl.P. et G. Guillaume	23	17	<i>P. m. me.</i>
6. <i>Podarcis hispanica vaucheri</i> (BOULENGER, 1905)	Dougga (Tunisie)	Cl. P. Guillaume	8	17	<i>P. h. v.</i>
7. <i>Podarcis sicula campestris</i> (DE BETTA, 1857)	Florence (Italie)	P. Malenotti et P. Agnelli	24	17	<i>P. s. c.</i>
8. <i>Podarcis sicula</i> cf. <i>sicula</i> (RAFINESQUE, 1810)	Roccarainola (Naples, Italie)	D. Capolongo	12	17	<i>P. s.</i>
9. <i>Archaeolacerta bedriagae ferrerae</i> (STEMMLER, 1962)	Punta Falcone (N. Sardaigne)	M. Borri et al.	8	15	<i>A. b. f.</i>
10. <i>Archaeolacerta bedriagae paessleri</i> (MERTENS, 1927)	Monte Limbara (N. Sardaigne)	M. Borri et al.	6	15	<i>A. b. p.</i>
11. <i>Archaeolacerta bedriagae bedriagae</i> (CAMERANO, 1885)	Mont-Velaco (Corse)	B. Lanza	5	15	<i>A. b. b.</i>

Tableau 2. Organes et tampons utilisés pour l'étude des isozymes de Lacertidés méditerranéens. Tissues and buffers used for the study of isozymes of Mediterranean lacertids.

P = Plasma; H = Hemolysat - Red cells content; F = Foie - Liver; R = Rein - Kidney; C = Coeur - Heart.

SYSTEME - System	Numero de la Commission internationale d'enzymes. Enzyme Commission Number.	LOCUS	Extrait utilisé. Tissue extract.	Conditions électrophorétiques. Electrophoretic conditions.
Lactico-deshydrogénases	1 . 1 . 1 . 28 .	LDH (A et B)	H. F, R, C.	Tris-HCl; pH 8,5; 6 V/cm; 4 H. (= A) Tris-citrate, pH 6,7; 5,5 V/cm; 6H. (= B) Tris-citrate, pH 8; 7 V/cm; 5 H. (= C)
Glutamate-oxalo-transaminases	2 . 6 . 1 . 1 .	GOT (1 et 2)	F, R.	^{»A} Tris-HCl, pH 8,5.
Phosphoglucose-isomérases	5 . 3 . 1 . 9 .	PGI	H. F, R.	^{»B} Tris-citrate, pH 6,7.
Phosphoglucomutases	2 . 7 . 5 . 1 .	PGM (1 et 2)	H. F, R.	Tris-malate, pH 6,9; 5,5 V/cm; 10 H. (= D) ^{»B} Tris-citrate, pH 6,7.
α-Glycero-phosphate-deshydrogénases	1 . 1 . 1 . 8 .	α-GPDH	F, R.	^{»C} Tris-citrate, pH 8.
6-Phosphoglucose-deshydrogénases	1 . 1 . 1 . 44 .	6-PGDH (1 et 2)	F, R.	^{»C}
Isocitrate deshydrogénases	1 . 1 . 1 . 42 .	IDH (1 et 2) = ICD	F, R.	^{»B} Tris-citrate, pH 6,7.
Malate deshydrogénases	1 . 1 . 1 . 37 .	MDH	H. F.	^{»D} Tris-malate, pH 6,9. ^{»B} Tris-citrate, pH 6,7.
Estérases	3 . 1 . 1 . 1 .	EST (1 et 2)	R. H. F, R.	^{»C} Tris-citrate, pH 8. ^{»A} Tris-HCl, pH 8,5.
Esterases, avec inhibition au „Dursban“		EST 3	P. (F), R.	LiOH; pH 8,1; 12 V/cm; 7 H. (= E) ^{»E} „Poulik“, pH 8,2; 10 V/cm; 8 H. LiOH
Carbamyl-anhydrases	4 . 2 . 1 . 1 .	CAR	P. (F), (R).	^{»A} Tris-HCl, pH 8,5. ^{»E} LiOH

nous avons également noté les valeurs de distance génétique moyenne, $\bar{D} = -\log.$ népérien de \bar{I} .

Nous avons auparavant pris soin de vérifier que la taille de nos échantillons et le nombre de locus étudiés ne nécessitaient pas l'emploi de la méthode de calcul pondéré décrite par NEI (1978).

Enfin, à partir de la matrice, une analyse de rassemblement par moyenne arithmétique non pondérée de groupes pairs (U.P.G.M.A. in FERGUSON, 1980) nous a permis la construction d'un dendrogramme.

Résultats

Nous avons réuni dans le tableau 3 l'ensemble des résultats obtenus, en indiquant pour chaque population la fréquence (en %) de chaque allèle. Les allèles ont été individualisés par la vitesse en migration relative de leurs protéines correspondantes en prenant pour base „100“ la distance mesurée chez les témoins (cf. supra), de *Podarcis muralis* (Moissac, Tarn-et-Garonne, France) généralement rapportés à la sous-espèce nominale.

Sur l'ensemble des locus observés, seul le locus LDH-B semble fixé de façon identique pour toutes les espèces. Le locus IDH-2 semble également fixé pour l'ensemble des *Podarcis*, mais diffère de façon notable chez les *Archaeolacerta*, puisque la protéine correspondante migre dans le sens opposé (cathodique). Le locus MDH-1 peu variable dans la majorité des espèces étudiées est cependant différent chez *P. hispanica vaucheri*; de même, le locus GOT-2 ne se singularise que chez *P.h.v.* et les *Archaeolacerta*, et le locus PGM-1 n'est différent que chez les *Archaeolacerta*.

Les locus présentant le plus grand nombre d'allèles, souvent rapprochés et d'examen difficile ont été ceux des 6-PGD et des EST (sauf chez *P. sicula* et le groupe des *Archaeolacerta*).

Les fréquences alléliques (Tableau 3) nous ont permis de dresser la matrice du tableau 4. Sur celle-ci, les données sont disposées par »groupes« d'espèce: *P. tiliguerta*, *P. muralis*, *P. hispanica*, *P. sicula* et *Archaeolacerta*. Les coefficients d'identité les plus élevés ainsi que les coefficients de distance génétique les plus faibles sont soulignés. Ils correspondent, ce qui est normal, aux valeurs »intra-groupes«.

a) L'hypothèse de départ de ce travail était la confirmation électrophorétique des données de LANZA et al. (1977), tendant à faire entre autres de *Podarcis tiliguerta* une sous-espèce de *Podarcis muralis*, et l'examen de la matrice révèle une importante différence génétique entre ces deux groupes. Il semble donc que l'on doive en revenir aux considérations antérieures (LANZA, 1966) et conserver comme bonne l'espèce *tiliguerta*.

Effectivement, on notera que les *Podarcis t. tiliguerta* de Sardaigne et de l'île Molarra ne sont pratiquement pas différenciés ($\bar{I} = 0,933$), alors que *P. t. ranzii* s'éloigne légèrement de ces deux lots ($\bar{I} =$ respectivement 0,890 et 0,814), et que les trois échantillons semblent n'avoir que des ressemblances lointaines avec ceux de *P. muralis* (\bar{I} variant de 0,493 à 0,538).

Il est également intéressant de constater (Fig. 1) pour ces espèces la décroissance du pourcentage de locus polymorphes depuis la Sardaigne jusqu'à l'île Molarotto. Il s'agit là d'un exemple d'un phénomène connu, expliqué en 1961 par LAMOTTE: le »principe

Tableau 3. Fréquences alléliques pour 17 locus dans quelques populations de Lacertidés méditerranéens. — Alleles frequencies at 17 loci in some Mediterranean lacertids.

LOCUS et ALLELES:	<i>P.l.</i> (1)	<i>P.t.i.</i> (2)	<i>P.l.r.</i> (3)	<i>P.m.m.</i> (4)	<i>P.m.me.</i> (5)	<i>P.h.v.</i> (6)	<i>P.s.c.</i> (7)	<i>P.s.</i> (8)	<i>A.b.f.</i> (9)	<i>A.b.p.</i> (10)	<i>A.b.b.</i> (11)
LDH — B + 100 :	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100
LDH — A + 68 :	74	27	100	—	—	56	—	4,2	100	100	100
+ 100 :	22,5	73	—	100	100	44	100	95,8	—	—	—
+ 106 :	3,5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
GOT — 2 + 35 :	—	—	—	—	—	100	—	—	—	—	—
+ 100 :	100	100	100	100	100	—	100	100	—	—	—
+ 140 :	—	—	—	—	—	—	—	—	100	100	100
GOT — 1 + 70 :	—	—	—	—	—	—	—	—	100	100	80
+ 100 :	—	4,2	—	100	100	—	—	4,2	—	—	—
+ 170 :	100	95,8	100	—	—	100	—	—	—	—	—
+ 190 :	—	—	—	—	—	—	95,8	95,8	—	—	—
+ 200 :	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	20
+ 240 :	—	—	—	—	—	—	4,2	—	—	—	—
PGI (—) 87 :	100	100	100	—	—	—	—	—	—	—	—
100 :	—	—	—	100	100	100	100	100	—	—	—
120 :	—	—	—	—	—	—	—	—	12,5	—	100
130 :	—	—	—	—	—	—	—	—	87,5	100	—
PGM — 1 + 100 :	100	100	100	100	100	100	100	100	—	—	—
+ 125 :	—	—	—	—	—	—	—	—	100	100	100
PGM — 2 + 95 :	12	17	—	—	100	—	4,2	—	?	?	?
+ 100 :	—	—	—	100	—	100	—	100	?	?	?
+ 105 :	21	56	—	—	—	—	95,8	—	?	?	?
+ 108 :	67	27	100	—	—	—	—	—	?	?	?
a-GPDH + 85 :	—	—	—	—	100	100	—	—	—	—	—
+ 92 :	11,5	15	—	—	—	—	—	—	—	—	—
+ 95 :	—	—	—	—	—	—	—	8,3	—	—	—
+ 100 :	65,4	70	57,8	100	—	—	100	91,7	87,5	33	100
+ 105 :	23,1	15	42,2	—	—	—	—	—	—	67	—
+ 113 :	—	—	—	—	—	—	—	—	12,5	—	—

Tableau 3 (suite)

LOCUS et ALLELES:	Pt. (1)	Pt.i. (2)	Pt.r. (3)	P.m.m. (4)	P.m.me. (5)	P.h.v. (6)	P.s.c. (7)	P.s. (8)	A.b.f. (9)	A.b.p. (10)	A.b.b. (11)
6-PGD - 1 + 95 :	20,7	18,75	5	60	10	—	—	—	—	—	—
+ 100 :	65,5	68,75	90	—	55	37,5	—	100	100	100	100
+ 105 :	—	—	—	—	—	—	100	—	—	—	—
+ 110 :	13,8	12,5	5	40	35	62,5	—	—	—	—	—
6-PGD - 2 + 90 :	19	10,4	—	10	70	—	—	—	—	—	—
+ 100 :	75,9	73	52,5	50	17,5	19	—	—	—	—	—
+ 110 :	—	—	—	—	—	—	100	100	—	—	—
+ 115 :	5,1	16,6	47,5	40	12,5	56	—	—	—	—	—
+ 135 :	—	—	—	—	—	25	—	—	100	100	100
IDH - 1 + 50 :	—	—	—	—	—	—	—	—	100	100	100
+ 95 :	—	—	—	—	—	—	100	100	—	—	—
+ 100 :	—	—	—	100	100	100	—	—	—	—	—
+ 125 :	100	100	100	—	—	—	—	—	—	—	—
IDH - 2 - 100 :	—	—	—	—	—	—	—	—	100	100	100
+ 100 :	100	100	100	100	100	100	100	—	—	—	—
MDH - 1 + 95 :	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
+ 100 :	100	100	100	100	100	12,5	—	100	100	100	100
+ 105 :	—	—	—	—	—	87,5	—	—	—	—	—
EST - 1 + 85 :	—	—	—	—	—	—	—	—	100	100	100
+ 100 :	33,5	—	—	100	100	—	—	—	—	—	—
+ 103 :	44,8	58,3	100	—	—	—	—	—	—	—	—
+ 105 :	41,4	25	—	—	—	12,5	—	—	—	—	—
+ 107 :	10,3	17	—	—	—	87,5	—	—	—	—	—
+ 110 :	—	—	—	—	—	—	100	100	—	—	—
EST - 2 + 95 :	—	29	—	—	—	—	—	—	?	?	?
+ 100 :	76	71	100	100	100	—	—	—	?	?	?
+ 105 :	24	—	—	—	—	62,5	100	100	?	?	?
+ 108 :	—	—	—	—	—	37,5	—	—	?	?	?

Tableau 3 (suite)

LOCUS et ALLELES:	<i>P.i.</i> (1)	<i>P.t.i.</i> (2)	<i>P.t.r.</i> (3)	<i>P.m.m.</i> (4)	<i>P.m.me.</i> (5)	<i>P.h.v.</i> (6)	<i>P.s.c.</i> (7)	<i>P.s.</i> (8)	<i>A.b.f.</i> (9)	<i>A.b.p.</i> (10)	<i>A.b.b.</i> (11)
EST - 3	5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
+ 60 :	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
+ 70 :	—	—	—	—	71	—	—	—	—	—	—
+ 80 :	—	—	—	—	—	100	—	—	—	—	—
+ 90 :	95	37	100	—	—	—	—	—	—	—	—
+ 95 :	—	63	—	—	—	—	—	—	—	—	—
+ 100 :	—	—	—	100	29	—	39,6	54,2	—	—	—
+ 120 :	—	—	—	—	—	—	—	—	100	—	—
+ 150 :	—	—	—	—	—	—	60,4	45,8	—	100	100
CAR	—	—	—	100	100	—	—	—	—	—	—
A :	—	—	—	—	—	100	—	—	—	—	—
A' :	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
B :	—	—	—	—	—	—	—	—	—	100	—
B' :	—	—	—	—	—	—	—	—	100	—	100
C :	—	—	—	—	—	—	100	—	—	—	—
C' :	—	—	—	—	—	—	—	100	—	—	—
D :	100	100	—	—	—	—	—	—	—	—	—
D' :	—	—	100	—	—	—	—	—	—	—	—
Moyenne d'hétérozygotie:	3,8	5,2	0,3	1,2	2,1	3	2,2	4,9	0	0	2,7
Mean heterozygosity:											
% de locus polymorphes:	35	29	6	6	6	18	6	23	0	0	7
% of polymorphic loci:											

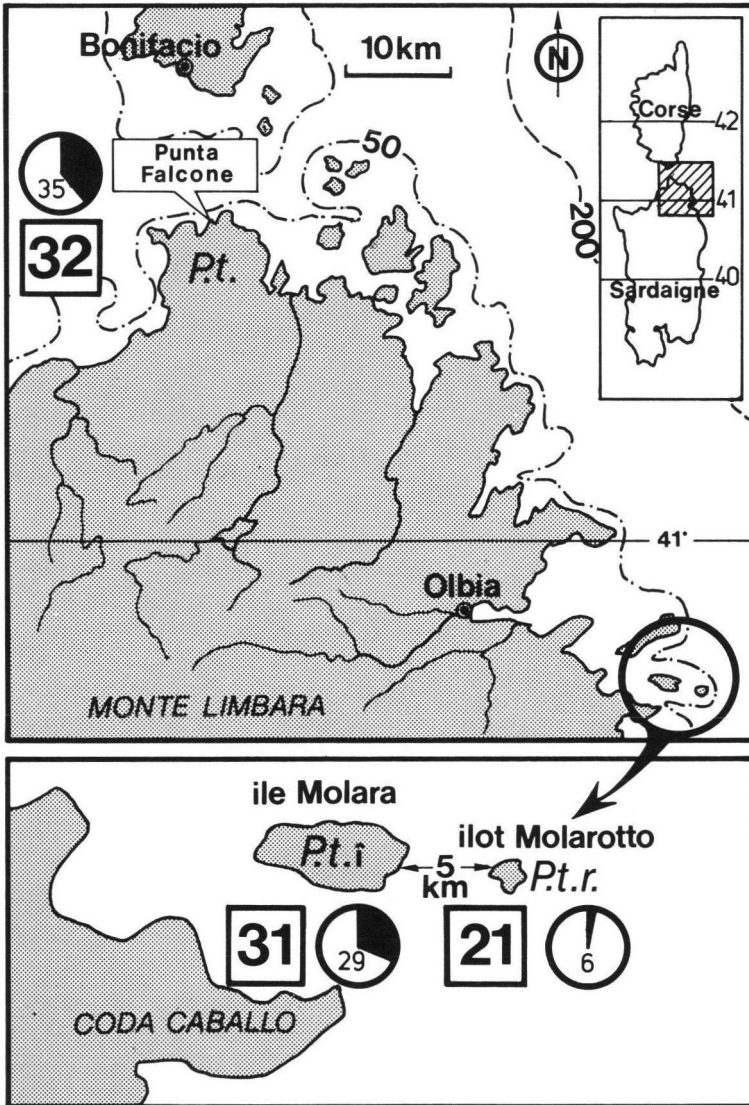


Fig. 1. Comparisons des données génétiques entre les populations de *Podarcis tiliguerta*. Comparison of genetic values between populations of *Podarcis tiliguerta*.

Les chiffres des carrés indiquent le nombre d'allèles observés pour 17 locus; les chiffres des cercles correspondent au nombre de locus polymorphes en %. Squares: Number of observed alleles for 17 loci; Circles: % of polymorphic loci.

des fondateurs« (»(...) le petit nombre d'individus qui sont à l'origine de mainte population insulaire ne sauraient apporter la totalité du stock génique d'une espèce; (...)«) et plus récemment par GORMAN et al. (1975) qui décrivent une forte sélection sur les petites îles, laquelle se ferait par perte d'allèles, »les populations n'étant apparemment pas assez vieilles pour avoir accumulé de nouvelles variations électrophorétiques par mutation«.

b). Le reste de notre matrice semble, en revanche, confirmer les résultats immunologiques de LANZA et al. (1977) au sujet du groupe »*Archaeolacerta*«.

Ce groupe qui apparaissait comme un sous-genre pour MERTENS (1921) et BÖHME (1971) fut intégré par ARNOLD (1973) dans la section II du genre *Lacerta*. LANZA et al. (1977) montraient des pourcentages d'homologie sérologique faibles, de niveau inter-génériques, dans les tests »*Archaeolacerta*« (*bedriagae* et *monticola*) versus *Podarcis* (*muralis* et *sicula*), et »*Archaeolacerta*« versus *Lacerta* s. str. (*lepada* et *viridis*) comparables à ceux mesurés pour *Podarcis* versus *Lacerta* s. str.

Dans le présent travail, nous constatons l'affinité extrêmement faible des »*Archaeolacerta*« *bedriagae* vis-à-vis du genre *Podarcis* (\bar{I} variant entre 0,148 et 0,314), mais nous n'avons pas d'indications vis-à-vis du genre *Lacerta* sensu stricto. Celles-ci nous sont fournies par le travail de MAYER et TIEDEMAN (1982). La comparaison de 4 espèces d'»*Archaeolacerta*« avec 4 espèces de *Podarcis* fournit à ces auteurs une distance génétique moyenne (\bar{D}) de 1 (pour nous même, $1,17 \leq \bar{D} \leq 1,9$ entre *A. bedriagae* et des espèces différentes de *Podarcis*), et la confrontation *Archaeolacerta* versus *Lacerta* s. str. (*viridis* et *agilis*) leur donne $\bar{D} = 1,33$.

L'ensemble des données actuelles fait donc apparaître, une unité de pensée chez les différents auteurs, consistant à isoler les »*Archaeolacerta*« dans une unité taxinomique séparée.

Discussion

Genre ou sous-genre?

MAYER et TIEDEMANN (1982) estiment que les différents groupes d'espèces doivent être rangés dans le même niveau systématique, et ils proposent le niveau »sub-générique« »pour des raisons pratiques«, tout en reconnaissant que le niveau générique serait aussi possible.

Si l'on se réfère à DUBOIS (1981), en fonction des données connues d'hybridation (cf. ARNOLD (1973) p. 135), de distances génétiques, et d'écologie, il semble effectivement que *Lacerta* s. str., *Archaeolacerta*, *Zootoca* et *Podarcis* puissent être élevés au niveau générique.

Toutefois, il faut reconnaître que l'existence de *L. derjugini* (pour lequel BÖHME (1971) trouve des caractères intermédiaires — bien qu'ARNOLD (1973) le distingue nettement de *Zootoca* —) et de *L. chlorogaster*, empêchent de répondre positivement au critère de l'absence de discontinuité entre sous-genres de DUBOIS (1981). Mais, depuis la révision d'ARNOLD (1973), le genre *Podarcis* est couramment admis, et rien ne semble actuellement justifier sa remise en cause.

En conséquence, nous devrions proposer la classification suivante:

Genre *Lacerta*

- avec les sous-genres: *Lacerta* s. str.
- Archaeolacerta*
- Zootoca*

et genre *Podarcis*

qui est en contradiction avec l'hypothèse du rangement »dans le même niveau systématique«.

Aussi estimons-nous préférable, »pour des raisons pratiques« d'élever *Archaeolacerta* (et par voie de conséquence *Zootoca* et *Lacerta*) au niveau générique, quitte à conserver au sein du genre *Lacerta* une sous-catégorie *Lacerta* s. str. et une autre renfermant les rares espèces pour lesquelles on attend des arguments décisifs permettant de les rattacher à l'un ou l'autre genre.

Relations interspécifique

Afin de mieux visualiser les relations interspécifiques qui découlent de nos résultats, nous avons établi un dendrogramme (fig. 2).

Nous pouvons ainsi distinguer l'éloignement du groupe »*Archaeolacerta*« par rapport au groupe des »*Podarcis*«. Parmi ces derniers, nous constatons à nouveau la séparation

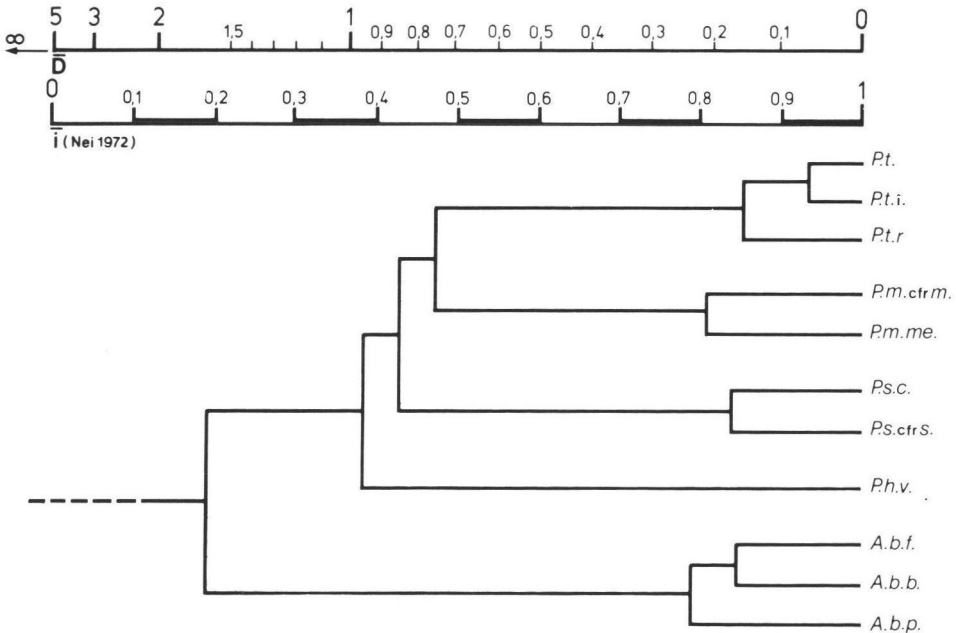


Fig. 2. Dendrogramme – Dendrogram.

très nette des »*P. tiliguerta*« par rapport aux »*P. muralis*«, lesquels sont d'ailleurs très rapprochés de »*P. sicula*«.

En fonction des remarques de BULLINI et SBORDONI (1980) nous avons essayé d'établir un dendrogramme sans tenir compte des locus à évolution rapide (EST, CAR). La disposition générale des espèces reste semblable, et, bien que nous obtenions ainsi une réduction générale des valeurs de \bar{D} , celles-ci demeurent très supérieures aux valeurs obtenues par NASCETTI et al. (1981).

Il n'en reste pas moins que nous demeurons en accord avec ces auteurs sur le statut de bonne espèce de *P. tiliguerta*, résultat démontré également par MAYER (1981).

Nous pouvons tenter d'expliquer l'évolution de ces différentes espèces en fonction des données géologiques.

Il semble maintenant démontré que la Sardaigne et une bonne partie de l'actuelle Corse représentent un fragment de continent qui, autrefois rattachés respectivement au Languedoc et à la Provence, s'en serait détaché entre l'Oligocène Supérieur et le début du Miocène il y a 29×10^6 ans environ. (Les données de BELLON et al. (1977) font apparaître une »translation« de l'île entre 29 et 17 Ma et une »rotation« ultérieure achevée au plus tard à 15 Ma).

A la fin du Miocène, il y a 6 millions d'années environ, la Méditerranée, isolée de l'Océan Atlantique, s'est asséchée, et, pendant plus d'un demi-million d'années, la Méditerranée occidentale deviendra un bassin désertique, occupé par une série de lacs salés (CITA, 1980). Le complexe corso-sarde fut alors en mesure de recevoir des apports faunistiques européens ou africains par une connexion avec les régions septentrionales de la péninsule Italienne. A la fin du Messinien, le rétablissement de la communication avec l'Atlantique imposa le retour du complexe corso-sarde à des conditions insulaires.

Durant le Pliocène supérieur et le Pléistocène, le niveau de la mer oscilla plusieurs fois, au niveau mondial, et, si nous savons peu de choses sur les périodes de séparation et de connexion entre la Corse et la Sardaigne, il est certain que durant le Quaternaire les deux îles furent unies plusieurs fois entre elles. Par ailleurs, il y a un million d'années, la Corse fut sûrement reliée au moins une fois à la Toscane (Elba-Brücke de HOLDHAUS), pendant la régression cassienne.

En fonction de ces éléments, LANZA (en préparation) fait allusion à un peuplement prémiocénique (éléments faunistiques déjà présents sur la microplaque Sarde-Corse avant son détachement et différenciés durant la migration) pour les *Archaeolacerta bedriagae*, et nous pouvons supposer qu'il en fut de même pour *Podarcis tiliguerta*. Mais, *Podarcis tiliguerta* étant apparemment moins différencié des autres espèces de *Podarcis* que *Archaeolacerta bedriagae* des autres espèces d'*Archaeolacerta* (cf. BÖHME (1971), LANZA et al. (1977), MAYER (1981), MAYER et TIEDEMANN (1982), on peut aussi penser que *P. tiliguerta* n'a été définitivement isolé qu'à une époque plus récente, à la fin de la crise de salinité, au début du Pliocène.

De toutes façons, *P. tiliguerta* dériverait de *Podarcis muralis* (ou de *P. hispanica*?). A l'appui de cette hypothèse, ARNOLD (1973) signale (p. 346) que *P. tiliguerta* est présumé avoir été originellement en relation directe avec *P. muralis*, et MICHELOT (1980) rappelle que »ces 2 espèces sont très proches l'une de l'autre, autant par leur aspect que par leur comportement«.

Si l'on se réfère aux travaux de FAIRBRIDGE (1960) ou de LUMLEY (1976), on peut estimer (cf. LANZA, 1972) que l'îlot Molarotto, de 0,03 km² de superficie, situé dans la

Tableau 4. Comparaisons des coefficients d'identité génétique moyens \bar{I} — (NEI, 1972), au-dessus de la diagonale et des coefficients de distance génétique moyens \bar{D} —, au-dessous de la diagonale, entre chaque paire de populations. — Comparisons of NEI's (1972) genetic similarity coefficients, above diagonal, and genetic distance coefficients, below diagonal, between all pairs of populations.
 Valeurs — Values = $\times 10^3$.

Populations	(1)	(2)	(3)	(4)	(5)	(6)	(7)	(8)	(9)	(10)	(11)
<i>P.t.</i>	—	933	890	493	516	366	423	456	287	272	291
<i>P.t.i</i>	70	—	814	538	530	373	474	484	268	247	273
<i>P.t.r.</i>	116	206	—	446	424	349	347	343	310	308	314
<i>P.m. (cf.m.)</i>	707	619	807	—	806	431	520	591	188	153	209
<i>P.m.me.</i>	661	635	858	216	—	463	448	489	181	181	181
<i>P.h.v.</i>	1005	986	1052	841	770	—	328	422	205	155	148
<i>P.s.c.</i>	860	746	1058	654	803	1114	—	835	198	161	206
<i>P.s. (cf.s.)</i>	785	726	1070	526	715	863	180	—	213	234	288
<i>A.b.f.</i>	1248	1316	1171	1671	1709	1584	1619	1546	—	734	842
<i>A.b.p.</i>	1301	1398	1177	1877	1709	1864	1826	1452	309	—	841
<i>A.b.b.</i>	1234	1234	1158	1565	1709	1910	1579	1244	172	173	—

courbe bathymétrique des — 50 m, et que l'île Molarà, de 3,411 km² de superficie, située dans la courbe bathymétrique des — 20 m ont respectivement été isolés il y a 11 000 et 8 000 ans environ (par l'élévation du niveau marin).

Ainsi, les populations de *P. t. ranzii* ont-elles été confrontées depuis plus longtemps et sur une surface réduite à une forte compétition intraspécifique, favorisant les individus robustes, ce qui explique la plus grande taille moyenne de ces individus par rapport aux *P. t. tiliguerta* voisins (ce phénomène est connu pour de nombreuses formes insulaires. cf. par exemple *P. pityusensis* (CIRER, 1981).

Remerciements: Nous tenons à remercier toutes les personnes nous ayant fourni les animaux qui sont à l'origine de ce travail, avec une mention particulière pour le Ministère italien de l'Instruction publique (Ministero della Pubblica Istruzione (Roma)) qui a financé les recherches du Professeur LANZA et pour »Naturalia et Biologia« qui a contribué au financement de la mission au cours de laquelle GUILLAUME a récolté, entre autres, les *Podarcis hispanica vaucheri*, avec l'aimable autorisation du Ministère des Forêts de Tunisie et le précieux concours de Monsieur MÜLLER.

Bibliographie

- ARNOLD, E. N. (1973): Relationships of the palearctic lizards assigned to the genera *Lacerta*, *Algyroides*, and *Psammotromus* (*Reptilia: Lacertidae*). Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Zool.) **25**: (8): 291–366.
- BELLON, H., COULON, C., EDEL, J. B. (1977): Le déplacement de la Sardaigne. Synthèse des données géochronologiques, magmatiques et paléomagnétiques. Bull. Soc. géol. France **19**, n° 4: 825–831.
- BÖHME, W. (1971): Über das Stachel epithel am Hemipenis lacertider Eidechsen und seine systematische Bedeutung. Z. f. zool. Syst. Evolutionforsch. **9** (3): 187–223.
- BULLINI, L., SBORDONI, V., (1980): Electrophoretic studies of gene enzyme systems: microevolutionary processes and phylogenetic interference. Boll. Zool. **47** (suppl.): 95–112.
- CIRER, A. M. (1981): La lagartija ibicenca y su círculo de razas. 101 p. Cons. d'ècol. i medi ambient Cons. insular d'Eivissa i Formentera. ed. Ibiza.
- CITA, M. B. (1980): Quand la Méditerranée était asséchée. La Recherche. **11**, n° 107: 26–35.
- DUBOIS, A. (1981): Quelques réflexions sur la notion de genre en Zoologie. Bull. Soc. Zool. Fr., Paris **106** (4): 503–513.
- FAIRBRIDGE, R. W. (1960): The changing level of the sea. Scientific American **202**, n° 5: 70–79.
- FERGUSON, A. (1980): Biochemical Systematics and Evolution. Blackie ed., Glasgow & London: 194 p.
- GORMAN, G. C., SOULE, M., YANG, S. Y., NEVO, E. (1975): Evolutionary genetics of insular adriatic Lizards. Evolution **29**: 52–71.
- LAMOTTE, M. (1961): Les mécanismes génétiques à l'origine de la formation des races insulaires in »Le peuplement des îles méditerranéennes et les problèmes de l'insularité«, p. 299–312, C.N.R.S. ed., Paris 7.
- LANZA, B. (1966): Su due nuove razze insulari di *Lacerta sicula* e di *Lacerta tiliguerta*. Archo. zool. ital. **51**: 511–522, pl. 56–58.
- LANZA, B. (1972): The natural history of the Cerbicale Islands (south eastern Corsica) with particular reference to their herpetofauna. Natura, Milan **63**: 245–407.
- LANZA, B., CEI, J. M., CRESPO, E. G. (1977): Immunological investigations on the taxonomic status of some Mediterranean lizards (*Reptilia-Lacertidae*). Monitore zool. ital. (N.S.) **11**: 211–221.
- LANZA, B., CEI, J. M. (1977): Immunological data on the taxonomy of some Italian lizards (*Reptilia-Lacertidae*). Monitore zool. ital. (N.S.) **11**: 231–236.
- LANZA, B. (sous-pressé). Ipotesi sull'origine del popolamento erpetologico della Sardegna. Lavori Soc. ital. Biogéogr.
- LUMLEY, H. (1976): Les lignes de rivage quaternaire. In: La Préhistoire Française, T I: 311–325. C.N.R.S. ed., Paris.
- MAYER, W. (1981): Elektrophoretische Untersuchungen an europäischen Arten der Gattungen *Lacerta* und *Podarcis*. III. *Podarcis tiliguerta*. Art oder Unterart. Zool. Anz., Jena (en cours d'impression).

- MAYER, W., TIEDEMANN, F. (1982): Chemotaxonomical investigations in the collective genus *Lacerta* (*Lacertidae: Sauria*) by means of protein electrophoresis. *Amph. Rept.* **2** (4): 349–355.
- MICHELOT, M. (1980): Quelques notes sur la faune herpétologique de la Corse. *Bull. Soc. herp. France* n° **15**: 27–44.
- NASCETTI, G., CAPULA, M., CAPANNA, E., BULLINI, L. (1981): Differenziamento genetico nel genere *Pardalis* (*Reptilia, Lacertidae*). *Boll. Zool.* **48** (suppl.): 80.
- NEI, M. (1972): Genetic distance between populations. *Amer. Natur.* **106**: 283–292.
- NEI, M. (1978): Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. *Genetics* **89**: 583–590.
- SELANDER, R. K., SMITH, M. H., YANG, S. Y., JOHNSON, W. E., GENTRY, G. B. (1971): Biochemical polymorphism and systematics in the genus *Peromyscus*. I. — Variation in the Old-field Mouse (*Peromyscus polionotus*). *Studies in genetics* 6, Univ. Texas Public. **7103**: 49–90.

Reçu: 8. Avril 1982