

Cycle de reproduction des femelles de *Podarcis vaucheri* (Reptilia : Lacertidae) du Djurdjura, nord Algérie

par

Rabah MAMOU⁽¹⁾, Elara N. MOUDILOU⁽¹⁾, Adel GHOUL⁽²⁾ &
Jean-Marie EXBRAYAT⁽¹⁾

⁽¹⁾ UMRS 449 « Biologie générale – Reproduction et développement comparé »
Université Catholique, EPHE/PSL, 10 Place des Archives, F-69288 Lyon Cedex 02
⁽²⁾ Laboratoire de biologie cellulaire et moléculaire (BCM), Matrice extracellulaire,
Faculté des sciences biologiques (FSB), USTHB, El Alia, Alger (Algérie).
rabah.mamou@etu.ephe.fr

Résumé – Dans ce travail, nous présentons les premières données sur le cycle de reproduction des femelles du lézard des murailles *Podarcis vaucheri* (Boulenger, 1905) du Djurdjura. Les études macroscopique et histologique des ovaires ont montré l'existence d'un cycle de reproduction discontinu, caractérisé par une période d'activité sexuelle (avril à juin), suivie d'une longue période de repos (juillet à octobre). Une analyse histochimique a été effectuée afin de préciser la nature des composants des tissus ovariens. L'étude immunohistochimique a montré une variation saisonnière de la présence des hormones stéroïdes, avec une fonction stéroïdogène des cellules folliculaires et des cellules de la thèque conjonctive. En tenant compte des travaux précédents réalisés sur les mâles, l'activité sexuelle des femelles semble synchronisée avec le développement des testicules, ce qui nous a permis de classer le cycle de reproduction de *P. vaucheri* dans le type saisonnier associé.

Mots-clés : Biologie de la reproduction, Lacertidae, *Podarcis vaucheri*, Tala Guilef, Djurdjura.

Summary – **Reproductive cycle of female wall lizard *Podarcis vaucheri* in the Djurdjura, northern Algeria.** In this work, we present the first data on the reproductive cycle of the wall lizard females *Podarcis vaucheri* (Boulenger, 1905) in Djurdjura mountains. The macroscopic and histological study of the ovaries showed the existence of a discontinuous reproductive cycle, characterized by a sexual activity period (from April to June), followed by a long rest period (from July to October). Histochemical analysis was performed to clarify the nature of ovarian tissue compounds. The immunohistochemical study showed a seasonal variation of the steroid hormones, with a steroidogenic function of follicular and conjunctive theca cells. Based on previous work on males, females' sexual activity appears to be synchronized with testes development, which has allowed us to classify the *P. vaucheri* reproductive cycle into the associated seasonal type.

Key-words: Reproductive biology, Lacertidae, *Podarcis vaucheri*, Tala Guilef, Djurdjura.

I. INTRODUCTION

La reproduction est un des processus les plus importants parmi les composantes de l'histoire de vie d'un organisme (Gillis & Ballinger 1992). Les études antérieures menées sur l'écologie de la reproduction des lézards ont montré que les traits les plus importants dans l'histoire de vie des reptiles sont: l'âge et la taille à la maturité sexuelle, la taille des pontes, la fréquence des pontes, la phénologie de la reproduction et la période de l'activité sexuelle (Licht 1972, Licht 1973, Galan 1996, 1997). L'un des indicateurs les plus importants de la

biologie de la reproduction est le cycle de reproduction (Fitch 1970). Les organismes doivent ainsi ajuster les différents événements de reproduction à la saisonnalité de leur environnement (Hau 2001). La naissance doit coïncider avec les meilleures conditions environnementales possibles (température, disponibilité en nourriture, faible pression de prédation) pour le développement des jeunes (Rutberg 1987).

Les lézards présentent trois types de cycles de reproduction : continu, associé et dissocié (Whittier & Crews 1987, Pough *et al.* 2004). La reproduction saisonnière regroupe les deux derniers types : associé et dissocié (Torki 2007). De ce point de vue, le cycle de vie des Lacertidae méditerranéens semble immuable (Carretero 2006). Les variations saisonnières des conditions environnementales qui caractérisent les régions tempérées, contraignent les lézards à adopter une reproduction saisonnière, en alternant la saison de reproduction qui se déroule au printemps et début de l'été, et une période de quiescence durant les mois plus froids (Fitch 1970, Pianka & Vitt 2003, Carretero 2006).

Le genre *Podarcis* (Wagler 1830) est un groupe de lézards qui a évolué et s'est diversifié dans le bassin méditerranéen (Arnold *et al.* 2007). *Podarcis vaucheri* qui est connu en Afrique du Nord et en péninsule Ibérique (Busack *et al.* 2005) avec une population isolée découverte dans le sud-est de l'Espagne (Renoult *et al.* 2010), est considérée aujourd'hui comme un complexe d'espèces (Oliverio *et al.* 2000, Busack *et al.* 2005), et les populations du Djurdjura appartiennent ainsi à la lignée marocaine proche de celles de la péninsule Ibérique.

Plusieurs études antérieures ont déjà fourni des données sur la systématique, l'écologie et la physiologie de *Podarcis vaucheri*, mais la biologie de la reproduction reste encore peu connue. Une seule étude a traité le cycle de reproduction des mâles (Mamou *et al.* 2017).

Dans le but de compléter les connaissances sur la stratégie reproductrice de *P. vaucheri*, ce présent travail propose une description du cycle de reproduction des femelles basée sur l'étude histologique des ovaires en précisant les variations des tissus gonadiques impliqués dans la régulation endocrinienne de la reproduction.

II. MATÉRIEL ET MÉTHODES

A. Site d'étude

Le parc national du Djurdjura est situé au Nord-Est de l'Algérie dans une région montagneuse très accidentée entre les villes de Bouira et Tizi-Ouzou, s'étendant sur une superficie de 18 500 ha. Le Djurdjura de la Kabylie est le plus élevé des massifs littoraux de l'Algérie (Lespès 1909), son point culminant est Lalla Khadidja, situé à 2 308 mètres d'altitude. Sous l'influence de la mer Méditerranée, le Djurdjura présente un climat subhumide frais et une végétation dominée par les forêts (*Quercus canariensis*, *Q. suber*, *Q. ilex*, *Pinus halepensis* et *Cedrus atlantica*) (Hamdine *et al.* 1993, Carretero *et al.* 2011, Amroun *et al.* 2014). Le secteur de Tala Guilef est localisé dans la partie nord du versant nord du Djurdjura (36°39' N, 4°01' E) et dépend de la commune de Boghni. Il est situé à 45 km au sud-ouest de la wilaya de Tizi Ouzou et 145 km environ à l'est d'Alger.

Pour le suivi de la population de *P. vaucheri*, nous nous sommes limités à deux types de milieux : un milieu rocailleux et un cours d'eau qui semblent attractifs pour cette espèce (pour plus de détails sur la description du site d'étude, voir Mamou 2016, Mamou *et al.* 2016, 2017).

B. Méthodologie et analyse des données

L'étude a été réalisée du mois d'avril au mois d'octobre 2014. Cette période correspond à l'activité biologique de *P. vaucheri* qui hiberne pendant quatre à cinq mois, de novembre à mars. Une fois détectés, les individus ont été capturés à la main ou au lasso, et transportés ensuite au laboratoire. Au total, 21 femelles adultes ont été sacrifiées, à raison de trois femelles chaque mois. Les individus ont été préalablement mesurés du bout du museau au cloaque (SVL), avec un pied à coulisse électronique ($\pm 0,01$ mm). Après dissection, les gonades gauches ont été pesées en utilisant une balance de précision ($\pm 0,0001$ g), et immédiatement fixées dans le formaldéhyde à 10 % pendant 24 h. Elles ont ensuite été conservées dans de l'éthanol à 70 %. Leur déshydratation a été réalisée par le passage des tissus dans des bains d'éthanol de concentrations croissantes (70 %, 95 % et 100 %), suivi d'un bain de butanol. À cette étape, les organes ont été inclus dans la paraffine et des coupes transversales de 5 μ m d'épaisseur ont été réalisées et colorées à l'azan modifié. Des colorations à l'APS (acide périodique-Schiff) et au bleu alcian-APS ont également été appliquées sur certaines coupes, afin de détecter la présence des mucopolysaccharides dans les ovaires.

Afin de rechercher les hormones stéroïdes (progestérone et 17β -œstradiol) à différentes périodes du cycle sexuel de *P. vaucheri*, nous avons utilisé la technique d'immunohistochimie par amplification. C'est une méthode indirecte utilisant le complexe avidine-biotine-peroxydase. L'anticorps secondaire biotinylé (couplé à une molécule de biotine) reconnaît l'espèce ayant produit l'anticorps primaire. Il est ensuite fixé au complexe avidine-peroxydase qui a une forte affinité pour la biotine. La présence de multiples sites de reconnaissance pour la biotine sur la molécule d'avidine va permettre sa fixation sur l'anticorps secondaire biotinylé et par conséquent l'intensification du signal. Pour ce faire, plusieurs dilutions d'anticorps primaire ont été ainsi testées : 1/25, 1/50, 1/100, 1/200 et 1/400 pour l'anti-œstradiol ; 1/50, 1/100, 1/200, 1/400 et 1/800 pour l'anti-progestérone. Des témoins négatifs ont été réalisés par omission de l'anticorps primaire ou de l'anticorps secondaire.

Les préparations histologiques ainsi obtenues ont été examinées et photographiées en utilisant un microscope photonique Nikon Eclipse E400, équipé d'une caméra Nikon digital DXM1200, reliée à un ordinateur de bureau comportant le logiciel Nis-Element BR 3.1 (Lucia software).

Les comparaisons entre les différentes mesures effectuées sur les individus ont été réalisées en utilisant le test non paramétrique de Kruskal-Wallis.

III. RÉSULTATS

A. Variation mensuelle du poids des ovaires

Le poids des ovaires de *P. vaucheri* présente une variation significative durant le cycle d'activité (Kruskal-Wallis test, $H = 15,91$; $P = 0,014$; Fig. 1). Les valeurs maximales sont enregistrées au mois d'avril, ce qui correspond au début de la vitellogénèse. Nous assistons ensuite à une sévère réduction de ce paramètre en juillet, qui se traduit par une libération des œufs dans l'oviducte. Cette période de régression ovarienne persiste jusqu'à l'entrée en hibernation (en novembre).

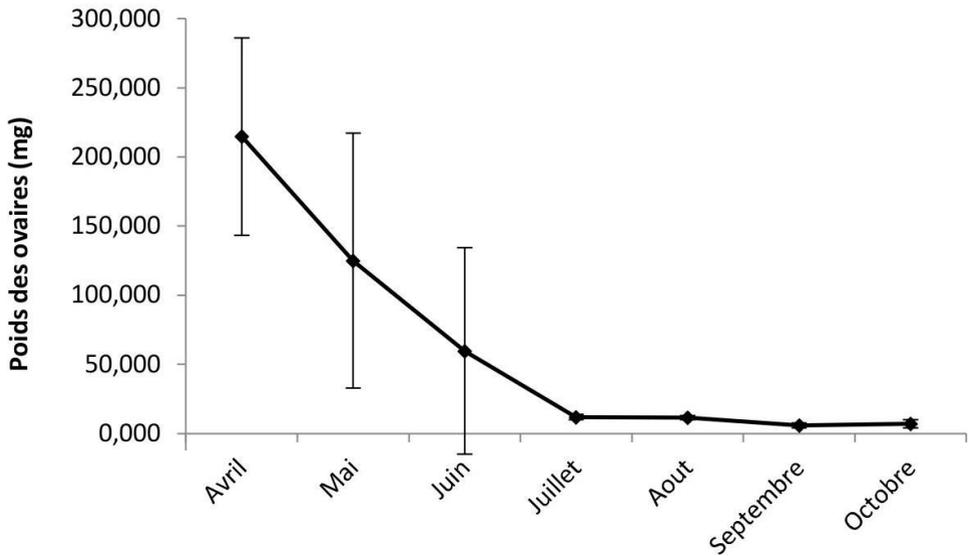


Figure 1 : Variation mensuelle du poids des ovaires de *Podarcis vaucheri*.
 Figure 1: Monthly variation of ovaries mean weight in *Podarcis vaucheri*.

B. Structure de l’ovaire et dynamique du cycle ovogénétique

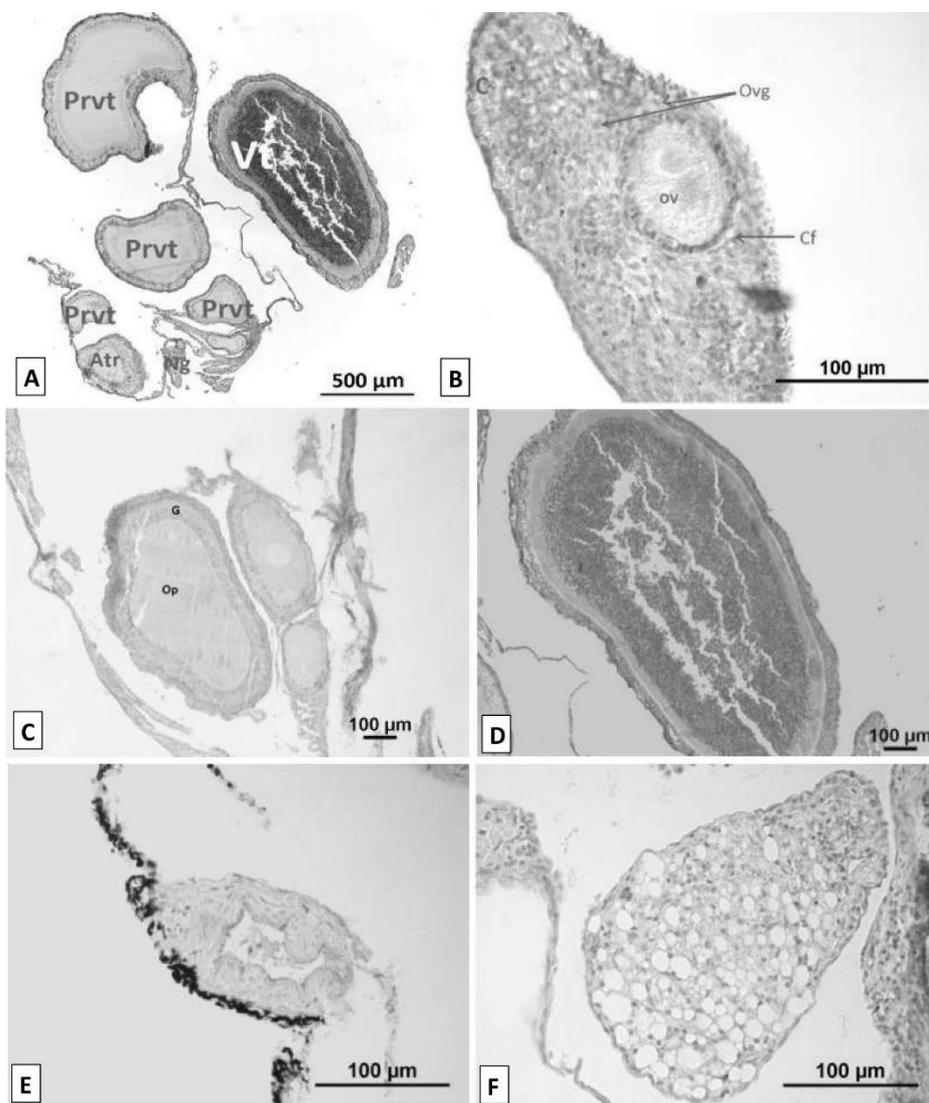
Au printemps l’ovaire de *P. vaucheri* est composé de plusieurs follicules en développement (Ovg, Ov, Prvt et Vt), de follicules atrétiques (Atr), de corps jaunes et d’un nid (ou lit) germinatif (Ng) (Fig. 2A). Les ovogonies (Ovg) sont observées au niveau de l’épithélium germinatif et évoluent en ovocytes primaires qui seront projetés vers la partie centrale du nid germinatif. À ce stade, l’enveloppe folliculaire (G) des ovocytes primaires est constituée d’une seule rangée de cellules disposées de manière irrégulière (Fig. 3A).

L’analyse des coupes histologiques réalisées sur les ovaires a révélé la coexistence de nombreux stades de développement ovocytaire au niveau d’un même ovaire, depuis l’ovogonie jusqu’aux stades avancés. Mais leur fréquence fait objet d’une variation, au cours du cycle d’activité de l’animal, qui dépend de l’activité reproductrice. Le nombre de follicules vitellogéniques est de deux par ovaire et peut atteindre trois chez certaines femelles.

Nous avons défini cinq stades folliculaires: (i) Stade non vitellogénique qui correspond aux ovocytes primordiaux et primaires, (ii) stade prévitellogénique dont on peut distinguer plusieurs tailles, caractérisé par une apparition de l’ooplasm (Op) et une augmentation de l’épaisseur de l’enveloppe folliculaire (G), (iii) stade vitellogénique avec une apparition du vitellus, (iv) Stade mature durant lequel les follicules atteignent leur taille maximale et enfin (v) stade post-ovulatoire où des œufs sont observés au niveau des oviductes.

C. Variations morphologiques et fonctionnelles de l’épithélium folliculaire

L’observation des coupes histologiques révèle que la structure de l’épithélium folliculaire change beaucoup au cours du développement ovocytaire. Durant les premiers stades, l’épithélium folliculaire est cubique simple, la thèque est représentée par une mince couche formée de fibroblastes entourés de faisceaux de fibres de collagène, et la zone pellucide (Zp) commence à être distincte (Figs 3A, 3B). [Suite page 14]



Figures 2 : Eléments constitutifs de l'ovaire et les différents stades folliculaires.

A : Coupe histologique de l'ovaire de *P. vaucheri* (mai 2014) ; **B :** Nid germinatif (octobre 2014) ; **C :** Ovaire constitué que d'ovocytes prévitellogéniques (juillet 2014) ; **D :** Follicule vitellogénique (mai 2014) ; **E :** Corps jaune (août 2014) ; **F :** Follicule atrétique bien avancé (août 2014).

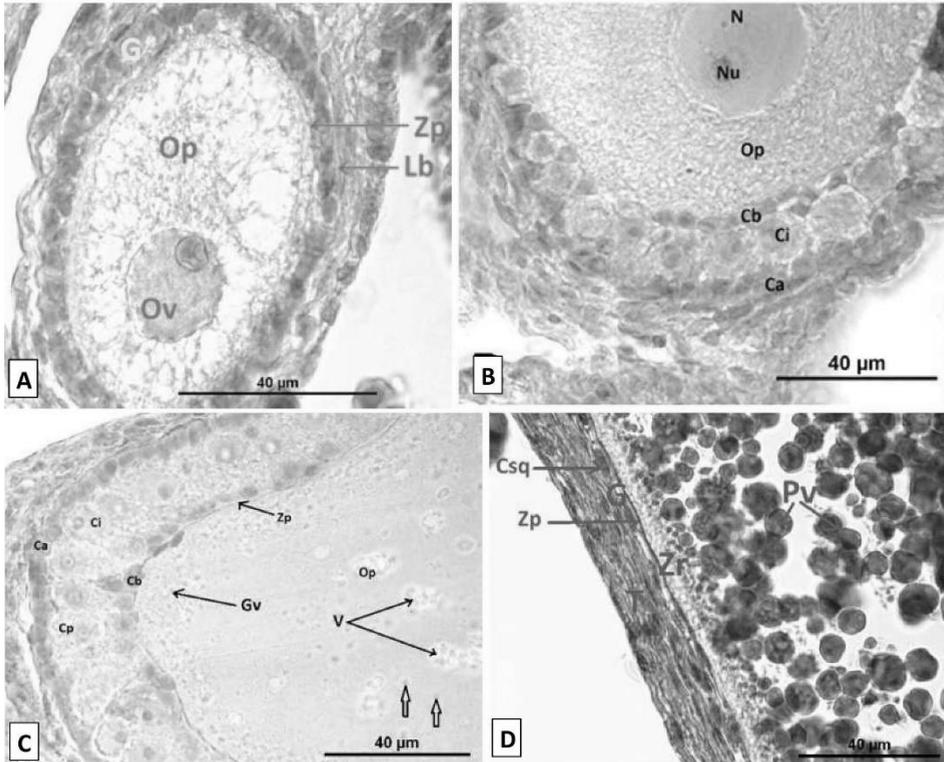
(**Ng :** nid germinatif ; **Prvt :** ovocyte prévitellogénique ; **Vt :** ovocytevitellogénique ; **Atr :** follicule atrétique ; **C :** cortex ; **Cf :** cellules folliculaires commençant à s'accoler autour de l'ovocyte ; **Ovg :** ovogonie ; **Ov :** ovocyte primaire ; **G :** granulosa ; **Op :** ooplasme).

Figures 2: Components of the ovary and the different follicular stages.

A : Histological section of *P. vaucheri*'s ovary (May 2014) ; **B :** Germinative nest (October 2014) ; **C :** Ovary only consisting of previtellogenic oocytes (July 2014) ; **D :** vitellogenic follicle (May 2014) ; **E :** Yellow body (August 2014) ; **F :** well advanced atretic follicle (August 2014).

(**Ng :** germinal bed ; **Prvt :** previtellogenic oocyte ; **Vt :** vitellogenic oocyte ; **Atr :** atretic follicle ; **C :** cortex ; **Cf :** follicular cells beginning to bunch around the oocyte ; **Ovg :** oogonia ; **Ov :** primary oocyte ; **G :** granulosa ; **Op :** ooplasm).

Au cours du processus de maturation des follicules prévitellogéniques, le nombre de cellules folliculaires augmente et de grandes cellules vésiculaires rondes (cellules piriformes, Cp) apparaissent et par conséquent, l'épithélium acquiert une organisation stratifiée et polymorphe (Fig. 3C). À ce stade, des vacuoles (V) et des granulations vitellines (Gv) apparaissent dans la masse de l'ooplasm (Fig. 3C). À la fin du stade prévitellogénique, lors de la transition vers des follicules vitellogéniques, nous observons une réduction considérable de la granulosa (G). De plus, dans les follicules vitellogéniques matures, les cellules piriformes sont plus petites et l'épithélium folliculaire devient simple et monomorphe, composé essentiellement de cellules minces et plates, les cellules squamosales (Csq) (Fig. 3D).



Figures 3 : Organisation de l'épithélium folliculaire au cours du développement ovocytaire chez *P. vaucheri*. **A :** Follicule primaire ; **B :** Etape transitoire entre le follicule primaire et prévitellogénique ; **C :** Follicule prévitellogénique, début d'apparition des cellules piriformes ; **D :** Follicule vitellogénique.

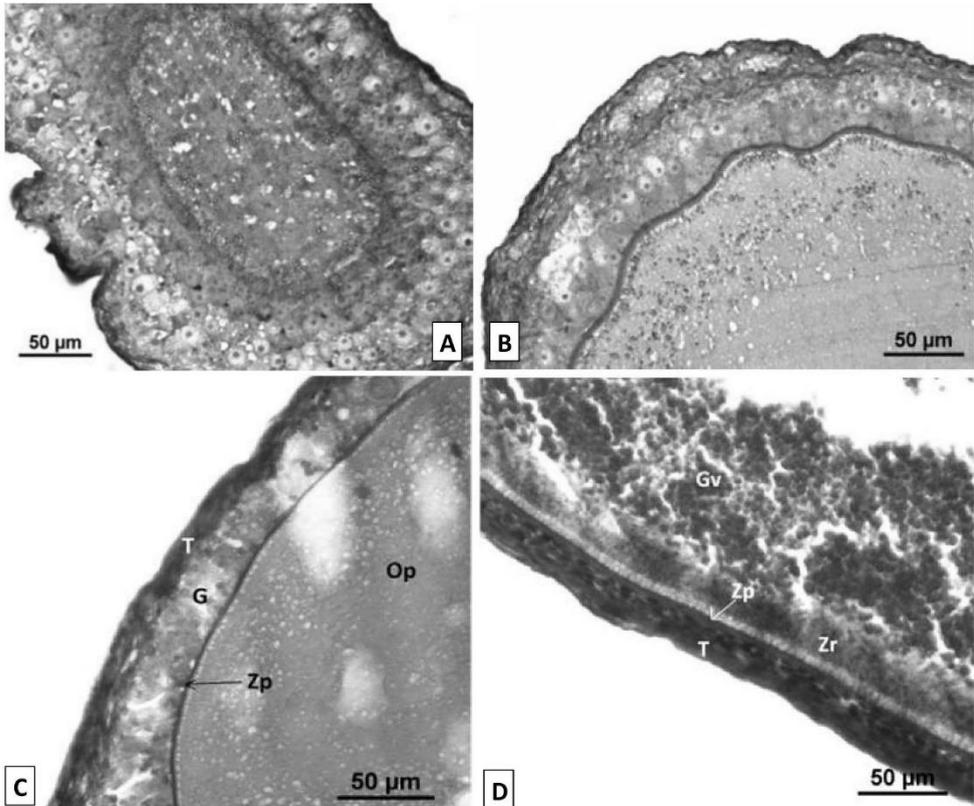
(**Zp :** zone pellucide ; **Zr :** zona radiata ; **Lb :** lame basale ; **Op :** ooplasm ; **N :** noyau ; **Nu :** nucléole ; **Ca :** cellule apicale ; **Cb :** cellule basale ; **Ci :** cellule intermédiaire ; **Cp :** cellule piriforme ; **V :** vacuole ; **Gv :** granulations vitellines ; **T :** thèque ; **Pv :** plaquettes vitellines ; **Csq :** cellule squamosale. Les flèches indiquent la présence d'inclusions acidophiles).

Figures 3: Organization of the follicular epithelium during oocyte development in *P. vaucheri*. **A :** primary follicle ; **B :** Transient stage between primary and previtellogenic follicle ; **C :** previtellogenic follicle, early appearance of piriform cells ; **D :** vitellogenic follicle.

(**Zp :** zona pellucida ; **Zr :** zona radiata ; **Lb :** basal lamina ; **Op :** ooplasm ; **N :** nucleus ; **Nu :** nucleolus ; **Ca :** apical cell ; **Cb :** basal cell ; **Ci :** intermediate cell ; **Cp :** pyriform cell ; **V :** vacuole ; **Gv :** yolk vesicles ; **T :** theca ; **Pv :** yolk platelets ; **Csq :** squamous cell. Arrows indicate acidophilic inclusions.)

D. Détection des glucides dans les ovaires

Les premiers stades du développement folliculaire révèlent une faible réaction à l'APS (Fig. 4A), alors que les stades les plus avancés de prévitellogénèse et vitellogénèse montrent une réaction APS positive au niveau de la thèque, de la zone pellucide et des granules corticaux (Fig. 4B), accompagnée d'une coloration rouge de l'ooplasse qui correspond aux plaquettes vitellines APS positives.



Figures 4 : Analyse histochimique des différents stades folliculaires de l'ovaire de *P. vaucheri*.

- Détection des polysaccharides simples par l'APS. **A :** Follicule primaire ; **B :** Follicule au début de prévitellogénèse.
- Mise en évidence des mucopolysaccharides par la coloration Bleu alcian-APS. **C :** Follicule prévitellogénique ; **D :** Follicule vitellogénique. (**Gc :** granules corticaux).

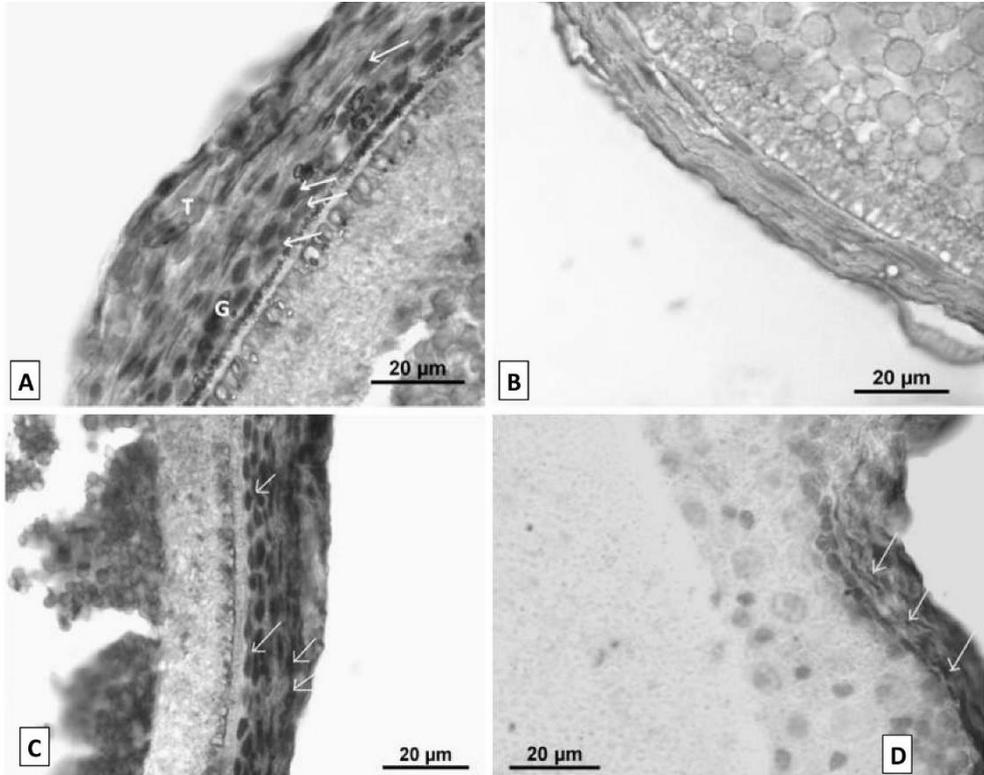
Figures 4: Histochemical analysis of the different follicular stages of the ovary of *P. vaucheri*.

- Single polysaccharide detection by PSA. **A:** primary follicle; **B:** follicle at the beginning of previtellogenesis.
- Evidence of mucopolysaccharides by Alcian Blue-APS staining. **C:** previtellogenic follicle; **D:** Vitellogenic follicle. (**Gc:** cortical granules).

L'association bleu alcian-APS (Figs 4C, 4D) montre une réaction positive de plusieurs structures folliculaires dès les premiers stades de prévitellogénèse. La détection des protéoglycanes par le bleu alcian donne une coloration bleuté mélangée avec du rose au niveau de la couche externe de la zone pellucide. Les granules corticaux de nature glucidique carboxylée et la thèque conjonctive riche en collagène sont ainsi colorés en violet.

E. Détection des hormones dans les ovaires

La présence de 17β -œstradiol a été détectée dans les cellules folliculaires de la granulosa et les cellules de la thèque conjonctive des follicules prévitellogéniques et vitellogéniques pendant la période de reproduction, allant d'avril à mai (Fig. 5A). Par contre, le marquage est faible ou disparaît complètement dans les follicules matures (Fig. 5B) et également dans les follicules prévitellogéniques observés durant la période ovulatoire et post-reproduction, qui s'étale de juin jusqu'à la fin du cycle d'activité de l'espèce, en octobre.



Figures 5: Immunolocalisation de 17β -œstradiol et de la progestérone dans l'ovaire de *P. vaucheri*.

A : Follicule vitellogénique avec marquage intense à l'œstradiol (mai) ; **B :** Follicule mature sans marquage à l'œstradiol (avril) ; **C :** Follicule vitellogénique avec marquage à la progestérone dans la granulosa et la thèque (mai) ; **D :** Follicules prévitellogéniques avec la thèque immunoréactive à la progestérone (août). Les flèches indiquent les sites de marquage.

Figures 5: Immunolocalization of 17β -estradiol and progesterone in the ovary of *P. vaucheri*.

A: Vitellogenic follicle with intense estradiol markings (May); **B:** mature follicle without estradiol markings (April); **C:** Vitellogenic follicle with progesterone markings in granulosa and theca (May); **D:** previtellogenic follicles with immunoreactive progesterone theca (August). The arrows indicate the marking sites.

Durant la période de reproduction, la thèque et la granulosa des follicules prévitellogéniques, vitellogéniques et matures sont immunoréactives à la progestérone (Fig. 5C). En revanche, au cours de la période post-reproduction, seuls les follicules prévitellogéniques persistent, en plus des jeunes follicules (primordiaux et primaires), et produisent la progestérone, qui est localisée seulement au niveau de la thèque (Fig. 5D).

IV. DISCUSSION

La morphologie de l'ovaire est hautement conservée chez les lézards malgré leur grande diversité (Ramírez-Pinilla *et al.* 2014, Siegel *et al.* 2014). Le nid germinatif constitue le site de multiplication et de formation des ovocytes primordiaux (Guraya & Varma 1978). Comme déjà mentionné chez *Podarcis s. sicula* (Raucci & Di Fiore 2010), l'ovaire de *P. vaucheri* reprend son activité au printemps et plusieurs ovocytes sont ainsi observés ; deux à trois dans chaque ovaire deviennent de plus en plus jaunes, pour atteindre le stade mature et être ovulés par la suite. Le cycle sexuel de *P. vaucheri* est caractérisé par une période de vitellogenèse de trois mois, qui commence en avril, comme le rapportent plusieurs auteurs pour quelques espèces de lézards (Bauwens & Verheyen 1985, Castilla & Bauwens 1990, Díaz *et al.* 1994, Torki 2007, Raucci & Di Fiore 2010, Mojibi & Hojati 2014, Malekmohammadi-Kalahroudi & Hojati 2015). Mais des différences sont constatées chez d'autres espèces de lézards. (i) La vitellogenèse commence un peu plus tôt avec des follicules en mars. C'est le cas par exemple du lézard des murailles *Podarcis muralis* de la Rochelle (France) (Saint Girons & Duguy 1970), de *Podarcis bocagei* au nord-ouest de l'Espagne (Galan 1996) et de l'agame nord-africain *Agama impalearis* (El Mouden *et al.* 2001), ou (ii) La vitellogenèse commence un peu plus tard en mai, comme chez *Lacerta agilis* du sud-ouest des Pyrénées (Amat *et al.* 2000) et *Acanthodactylus schreiberi syriacus* de la région littorale de Tyre au Liban (Akiki *et al.* 2015).

Au stade post-ovulatoire en juin, les ovaires sont composés chacun d'un ovocyte mature (ou de deux si l'ovaire a développé trois ovocytes vitellogéniques), et d'ovocytes prévitellogéniques. En juillet, les ovocytes matures et vitellogéniques se désintègrent, et seuls les stades prévitellogéniques sont présents, et cela jusqu'au mois d'octobre. Cependant, nous notons l'existence d'une seule génération de follicules vitellogéniques chez *P. vaucheri*, donnant vraisemblablement lieu à une ponte unique durant la saison de reproduction. L'atrésie folliculaire s'avère rare chez les Lacertidae (Carretero 2006), comme le montre la présente étude et chez *Agama impalearis* (El Mouden *et al.* 2001).

La structure, le développement et la différenciation de l'épithélium folliculaire varient considérablement selon les groupes de reptiles. Chez *P. vaucheri* du Djurdjura, l'épithélium folliculaire est une structure qui change de morphologie et de fonction avec la croissance et la maturation du follicule. La différenciation de la granulosa est caractérisée par la formation de trois catégories cellulaires (grandes cellules piriformes, cellules intermédiaires et petites cellules) (Motta *et al.* 1996, Hammouche & Gernigon-Spychalowicz 1996, El Mouden *et al.* 2001, Raucci & Di Fiore 2010, Ramírez-Pinilla *et al.* 2014). L'augmentation de l'épaisseur de l'épithélium folliculaire au cours de la prévitellogenèse est liée au nombre accru de petites cellules (basales et apicales) et à l'élargissement supplémentaire des cellules différenciées (cellules intermédiaires et piriformes) (Filosa *et al.* 1979, Raucci & Di Fiore 2010). Selon Van Wyk (1984), les cellules piriformes dériveraient des cellules intermédiaires qui dériveraient à leur tour des petites cellules. Si l'épaississement de la granulosa durant la phase prévitellogénique est en relation avec l'augmentation du nombre des cellules piriformes, l'amincissement paraît être le résultat de la dégénérescence de ces cellules au début de la vitellogenèse (El Mouden *et al.* 2001). Motta *et al.* (1996) ont déterminé le mécanisme de régression des cellules intermédiaires et piriformes et le devenir de leurs différents constituants cellulaires. Ils ont conclu que le remodelage de l'épithélium folliculaire est associé à la mort cellulaire programmée (apoptose). Ils ont également prouvé qu'au cours de la régression, les constituants cytoplasmiques des cellules intermédiaires et piriformes sont transférés dans l'ovocyte tandis que les restes des noyaux sont recyclés par les petites cellules.

Le rôle des cellules de la granulosa a déjà été rapporté (Bons 1972, Van Wyk 1984, Callard *et al.* 1972, Motta *et al.* 1995, 1996, Hammouche *et al.* 2007, Raucci & Di Fiore 2010). Les cellules intermédiaires et piriformes jouent un rôle fondamental dans l'ovogenèse en synthétisant l'ARN et différents matériaux, qui sont ensuite transférés à l'ovocyte *via* des ponts intercellulaires (Motta *et al.* 1995, 1996).

Comme le rapportent Raucci et Di Fiore (2010) chez *Podarcis s. sicula*, nos résultats chez *P. vaucheri* montrent que plusieurs structures des follicules prévitellogéniques révèlent une réaction positive à l'APS. Par ailleurs, dans les follicules en vitellogenèse et matures, le cytoplasme est envahi par des plaquettes vitellines riches en glycogène. Elles montrent ainsi une réaction positive à la réaction de l'APS, mais en combinant l'APS avec le bleu alcian, elles restent colorées en rouge, ce qui indique qu'elles sont composées de glucides neutres et de protéines (Serclerat *et al.* 2013). La nature mucopolysaccharidique de la zone pellucide est aussi mise en évidence par la réaction au bleu alcian-APS. Cela corrobore les résultats obtenus chez *Podarcis s. sicula* (Raucci & Di Fiore 2010) et les amphibiens comme : *Boulengerula taitanus* (Raquet *et al.* 2006) et *Amietophrynus (Bufo) mauritanicus* de la zone humide de Béni-Belaïd à Jijel (Kisserli *et al.* 2011, Kisserli & Exbrayat 2013).

Il est clair que l'évolution morphologique des follicules s'accompagne de modifications structurales de l'épithélium folliculaire qui sont aussi liées à son activité endocrinienne, puisque les hormones stéroïdes sont détectées au niveau des cellules thécales et folliculaires. Cependant, chez le lézard Agamidae *Uromastix acanthinura*, Hammouche *et al.* (2007) rapportent que la granulosa est le seul siège de la biosynthèse de l'œstradiol, en particulier au niveau des cellules piriformes.

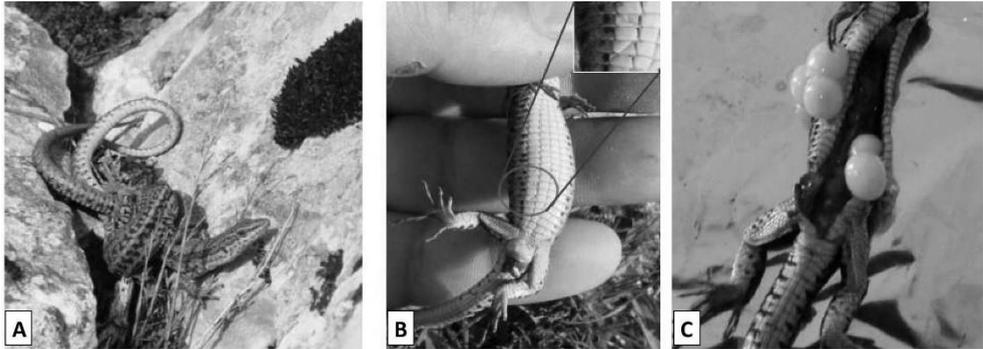
Plusieurs études portées sur la détection des hormones stéroïdes au niveau de l'ovaire et leur concentration plasmatique ont rapporté l'augmentation des taux d'œstradiol durant la période de reproduction et une diminution au cours de la période post-reproduction chez les lézards (Carnevali *et al.* 1991, Díaz *et al.* 1994, Hammouche *et al.* 2007, Heulin *et al.* 2008, Al-Amri *et al.* 2012). Cela s'explique par le fait que l'œstradiol joue un rôle clé dans la synthèse hépatique de la vitellogénine et pour le développement des follicules et de l'oviducte (Ho *et al.* 1982, Paolucci 1989, Carnevali *et al.* 1991, Ciarcia *et al.* 1993). Par ailleurs, les femelles de *Pogona barbata* au Queensland (Australie), présentent de faibles concentrations en œstradiol durant la période de reproduction, ce qui laisse supposer qu'une autre hormone est utilisée pour stimuler la vitellogenèse (Amey & Whittier 2000).

Nos observations révèlent également une variation saisonnière dans l'expression du marquage de la progestérone. De plus, une différence est constatée au niveau des sites de production de cette hormone comparée à l'œstradiol. Les niveaux élevés de progestérone durant la période de reproduction, semblent participer à la maturation des follicules et à l'ovulation, mais aussi au maintien de la vascularisation de l'oviducte (Callard *et al.* 1972, Ho *et al.* 1982). Le maintien de sa production même après reproduction semble jouer un rôle dans l'inhibition de la production de l'œstradiol et la vitellogenèse (Yaron & Widzer 1978, Ho *et al.* 1982, Díaz *et al.* 1994).

Il est à noter que la fonction endocrinienne des cellules folliculaires a été aussi démontrée chez plusieurs espèces de vertébrés, tels que l'amphibien *Boulengerula taitanus* (Raquet *et al.* 2015) ; l'amphibien *Amietophrynus mauritanicus* (Kisserli *et al.* 2011, Kisserli & Exbrayat 2013) ; le lézard *Uromastix acanthinura* (Hammouche *et al.* 2007) ; les gerbilles (rongeurs) *Meriones libycus* de Beni Abbas (Smaï-Hamdidouche *et al.* 2013) et *Psammomys obesus* de Beni Abbas (Boubekri *et al.* 2007).

Caractérisation du cycle de reproduction de *P. vaucheri*

Le cycle sexuel des femelles paraît plus facile à caractériser que celui des mâles (Saint Girons & Duguy 1970, Carretero 2006). Dans le cas de *P. vaucheri*, l'activité sexuelle chez les femelles est observée au printemps (avril – mai) et au début de l'été (juin), comme chez les mâles (Mamou *et al.* 2017).



Figures 6 : **A :** Position d'accouplement ; **B :** trace de morsure d'un mâle sur une femelle capturée et **C :** observation des follicules matures après dissection d'une femelle capturées en mai 2014.

Figures 6: **A :** Mating position; **B :** bite mark of male on a captured female and **C :** observation of mature follicles after dissection of *P. vaucheri* female captured in May 2014.

À ces périodes d'accouplement, des femelles portant des traces de morsure de mâles ainsi que des femelles gravides sont observés sur le terrain (Fig. 6). Les données histologiques obtenues révèlent alors la présence d'ovocytes matures dans les ovaires et des œufs dans les oviductes en mai – juin (voir ci-dessus). Les femelles d'avril ne sont en revanche pas gravides. Ces données permettent de classer le cycle de reproduction de *P. vaucheri* comme cycle associé, typique des espèces des régions tempérées (Hraoui-Bloquet 1985, James & Shine 1985, Hraoui-Bloquet & Bloquet 1988, Carretero & Llorente 1997, Amat *et al.* 2000, Roig *et al.* 2000, Carretero *et al.* 2006). À partir du mois de mai, l'ovulation débute chez certaines femelles et des œufs sont retrouvés au niveau de l'oviducte, et ce jusqu'au mois de juillet. La période de juin à juillet correspond à la période de ponte et août à la période d'éclosion. Fin août et septembre, des nouveau-nés commencent à être observés sur le terrain. Par ailleurs, aucune recrudescence ovarienne n'est constatée en automne avant l'entrée en hibernation. Ainsi, nous pouvons considérer juillet-août-septembre-octobre comme période de repos sexuel des femelles.

Une légère différence est constatée dans la phénologie de la reproduction des femelles de *P. vaucheri* du Djurdjura, comparée à *P. bocagei* d'Espagne, dont la période d'ovulation s'étend de mi-avril à mi-juillet et la ponte de mai à juillet (Galan 1996).

Les résultats obtenus sont en accord avec la description précédemment rapportée du cycle de reproduction des lézards méditerranéens, avec une saison de reproduction au printemps et début été, la ponte en fin printemps et début de l'été et l'éclosion en fin été et début automne (Castilla & Bauwens 1990, Galan 1996, Carretero & Llorente 1997, Carretero 2006, Mojibi & Hojati 2014, Malekmohammadi-Kalahroudi & Hojati 2015).

Remerciements – Cette étude a été réalisée avec l'aval de la direction du Parc national du Djurdjura. À cet effet, nous tenons à remercier les agents du secteur de Tala Guilef, en particulier Moussa et Mohand qui nous ont beaucoup assisté sur le terrain. Nous remercions aussi le Dr Mamou Merzouk pour son aide et pour nous avoir reçu dans son laboratoire de chimie analytique du complexe biomédical de Tizi Ouzou. Enfin nous n'oublions pas de remercier Monsieur Claude Pieau et un référé anonyme pour leurs relectures attentives.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Akiki Y.S., Saadé J.H., Hokayem M.L., Hraoui-Bloquet S. & Nassar F. 2015 – Female reproductive cycle of the lacertid lizard *Acanthodactylus schreiberi syriacus* (Reptilia: Squamata) from Lebanon. *Herpetol. Notes*, 8: 439-443.
- Al-Amri I.S., Mahmoud I.Y., Waring C.P., Alkindi A.Y., Khan T. & Bakheit C. 2012 – Seasonal changes in plasma steroid levels in relation to ovarian steroidogenic ultrastructural features and progesterone receptors in the house gecko, *Hemidactylus flaviviridis*, in Oman. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 177: 46-54.
- Amat F., Llorente G.A. & Carretero M.A. 2000 – Reproductive cycle of the sand lizard (*Lacerta agilis*) in its southwestern range. *Amphib.-Reptil.*, 21: 463-476.
- Amey A.P. & Whittier J.M. 2000 – Seasonal Patterns of Plasma Steroid Hormones in Males and Females of the Bearded Dragon Lizard, *Pogona barbata*. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 117: 335-342.
- Amroun M., Bensidhoum M., Delattre P. & Gaubert P. 2014 – Feeding habits of the common genet (*Genetta genetta*) in the area of Djurdjura, north of Algeria. *Mammalia*, 78 (1): 35-43.
- Arnold E.N., Arribas Ó. & Carranza S. 2007 -Systematics of the Palaearctic and Oriental lizard tribe Lacertini (Squamata: Lacertidae: Lacertinae), with descriptions of eight new genera, Auckland, N.Z.: Magnolia Press. *Zootaxa*, 1430: 1-85.
- Bauwens D. & Verheyen R.F. 1985 – The Timing of Reproduction in the Lizard *Lacerata vivipara*: Differences between Individual Females. *J. Herpetol.*, 19(3): 353-364.
- Bons N. 1972 – Variations histophysiologicals du tractus génital femelle du lézard *Acanthodactylus erythrurus lineomaculatus* Duméril et Bibron au cours du cycle annuel. *Bull. Soc. Sci. Nat. Phys., (Maroc)*, 52: 59-120.
- Boubekri A., Gernigon-Spychalowicz T., Khammar F. & Exbrayat J.M. 2007 – Histological and immunohistological aspects of the ovarian cycle of the algerian wild sand rat, *Psammomys obesus* Cretzschmar, 1828. *Folia Histochem. Cytobiol.*, 45: 41-40.
- Busack S.D., Lawson R. & Arjo W.M. 2005 – Mitochondrial DNA, allozymes, morphology and historical biogeography in the *Podarcis vaucheri* (Lacertidae) species complex. *Amphib.-Reptil.*, 26: 239-256.
- Callard I.P., Bayne C.G. & McConnell W.F. 1972 – Hormones and reproduction in the female lizard *Sceloporus cyanogenys*. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 18: 175-194.
- Carnevali O., Mosconi G., Angelini F., Limatola E., Ciarcia G. & Polzonetti-Magni A. 1991 – Plasma vitellogenin and 17 β -estradiol levels during the annual reproductive cycle of *Podarcis s. sicula* Raf. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 84: 337-343.
- Carretero M.A. 2006 – Reproductive cycles in Mediterranean lacertids: plasticity and constraints. Pp. 33-54 in Corti C., Lo Cascio P. & Biaggini M. (éds). *Mainland and insular lacertid lizards: a Mediterranean perspective*. Firenze: Firenze University Press. 220 p.
- Carretero M. A. & Llorente G. A. 1997 – Reproduction of *Psammmodromus algirus* in coastal sandy areas of NE Spain. *Amphib.-Reptil.*, 18: 369-382.
- Carretero M. A., Ribeiro R., Barbosa D., Sá-Sousa P. & Harris D. J. 2006 – Spermatogenesis in two Iberian *Podarcis* lizards: relationships with male traits. *Anim. Biol.*, 56: 1-12.

- Carretero M.A., Roca V., Larbes S., Ferrero A. & Jorge F. 2011 – Intestinal Helminth Parasites of Wall Lizards, *Podarcis vaucheri* Complex (Sauria: Lacertidae) from Algeria. *J. Herpetol.*, 45: 385-388.
- Castilla A.M. & Bauwens D. 1990 – Reproductive and fat body cycles of the Lizard, *Lacerta lepida*, in Central Spain. *J. Herpetol.*, 24: 261-266.
- Ciarcia G., Paolucci M. & Di Fiore M.M. 1993 – Changes in ovarian follicles and in vitro sex hormone release in the lizard *Podarcis sicula sicula*. *Mol. Reprod. Dev.*, 35: 257-260.
- Díaz J.A., Alonso-Gómez A.L. & Delgado M.J. 1994 – Seasonal variation of gonadal development, sexual steroids, and lipid reserves in a population of the lizard *Psammodromus algirus*. *J. Herpetol.*, 28: 199-205.
- El Mouden E.H., Znari M. & Francillon-Vieillot H. 2001 – Variations histologiques de l'ovaire au cours du cycle reproductif annuel chez *Agama impalearis* Boettger, 1874 (Reptilia: Agamidae). *Belg. J. Zool.*, 131: 17-30.
- Filosa S., Tadde C. & Andreuccetti P. 1979 – The differentiation and proliferation of follicle cells during oocyte growth in *Lacerta sicula*. *J. Embryol. Exp. Morphol.*, 54: 5-15.
- Fitch W.M. 1970 – Distinguishing Homologous from Analogous Proteins. *Syst. Biol.*, 19: 99-113.
- Galan P. 1996 – Reproductive and fat body cycles of the lacertid lizard *Podarcis bocagei*. *Herpetol. J.*, 6: 20-25.
- Galan P. 1997 – Reproductive ecology of the lacertid lizard *Podarcis bocagei*. *Ecography*, 20: 197-209.
- Gillis R. & Ballinger R.E. 1992 – Reproductive ecology of Red-Chinned Lizards (*Sceloporus undulatus erythrocheilus*) in Southcentral Colorado: Comparisons with Other Populations of a Wide-Ranging Species. *Oecologia*, 89: 236-243.
- Guraya S.S. & Varma S.K. 1978 – Histochemistry of ovarian changes in the house lizard, *Hemidactylus flaviviridis*. *Acta Morphol. Neerl. Scand.*, 16: 199-223.
- Hamdine W.H., Thévenot M., Sellami M. & De Smet K. 1993 – Régime alimentaire de la Genette (*Genetta genetta* Linné, 1758) dans le Parc national du Djurdjura, Algérie. *Mammalia*, 57: 9-18.
- Hammouche S. & Gernigon-Spychalowicz T. 1996 – La folliculogénèse chez le lézard *Uromastix acanthirunus* (Sauria, Agamidae). *Bull. Soc. Herp. Fr.*, 78: 29-33.
- Hammouche S., Gernigon-Spychalowicz T. & Exbrayat J-M. 2007 – Immunolocalization of estrogens and progesterone receptors within the ovary of the lizard *Uromastix acanthinura* from vitellogenesis to rest season. *Folia Histochem. Cytobiol.*, 45: 23-22.
- Hau M. 2001 – Timing of breeding in variable environments: tropical birds as model systems. *Horm. Behav.*, 40: 281-290.
- 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*. *Amphib.-Reptil.*, 29: 135-139.
- Ho S.M., Kleis S., McPherson R., Heisermann G.J. & Callard I.P. 1982 – Regulation of vitellogenesis in Reptiles. *Herpetologica*, 38: 40-50.
- Hraoui-Bloquet S. 1985 – Le cycle sexuel des mâles chez *Lacerta laevis* (Reptilia, Lacertidae) dans les montagnes du Liban. *Amphib.-Reptil.*, 6: 217-227.

- Hraoui-Bloquet S. & Bloquet G. 1988 – Le cycle sexuel des mâles chez *Lacerta laevis* sur la côte du Liban et comparaison avec les lézards de montagne. *Amphib.-Reptil.*, 9: 189-195.
- James C. & Shine R. 1985 – The seasonal timing of reproduction: A tropical-temperate comparison in Australian lizards. *Oecologia*, 67: 464-474.
- Kisserli O. & Exbrayat J-M. 2013 – Histologie et immunohistochimie des organes de reproduction de *Bufo mauritanicus* Schlegel, 1841. *Bulletin de la Société herpétologique de France*, 145-146: 101-112. (Numéro spécial consacré au Congrès Méditerranéen d’Herpétologie [CMH2]).
- Kisserli O., Doumandji S. & Exbrayat J-M. 2011 – Reproductive cycles in *Bufo mauritanicus* (Schlegel, 1841) in a wet area of Beni-Belaïd (Jijel, Algeria). *Basic Appl. Herpetol.*, 25: 65-71.
- Lespès R. 1909 – Le climat de la Kabylie du Djurdjura. *Ann. Géographie*, 18: 24-33.
- Licht P. 1972 – Environmental physiology of reptilian breeding cycles: Role of temperature. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 3, Supplement: 477-488.
- Licht P. 1973 – Influence of temperature and photoperiod on the annual ovarian cycle in the Lizard *Anolis carolinensis*. *Copeia*, 1973: 465-472.
- Malekmohammadi-Kalahroudi M. & Hojati V. 2015 – The female reproductive cycle of the spotted toad-headed Agama, *Phrynocephalus maculatus* (Sauria: Agamidae) in Iran. *Iran. J. Anim. Biosyst.*, 10: 185-194.
- Mamou R. 2016 – Inventaire des Amphibiens et Reptiles du secteur de Tala Guilef (Parc National du Djurdjura), Algérie. *Afr. Sci.*, 12: 191-204.
- Mamou R., Marniche F., Amroun M. & Herrel A. 2016 – Trophic ecology of two sympatric lizard species: the Algerian sand lizard and the wall lizard in Djurdjura, northern Algeria. *Zool. Ecol.*, 26: 256-264.
- Mamou R., Moudilou E., Amroun M. & Exbrayat J-M. 2017 – Reproductive cycle of male wall lizard, *Podarcis vaucheri* (Reptilia: Sauria: Lacertidae), in Djurdjura, Northern Algeria. *Basic Appl. Herpetol.*, 31: 77-89.
- Mojibi F. & Hojati V. 2014 – The female reproductive cycle of the Bedriaga Plate-Tailed Gecko, *Teratoscincus bedriagai* (Sauria: Gekkonidae) in Iran. *Int. J. Zool.*, 2014 1-6.
- Motta C.M., Scanderbeg M.C., Filosa S. & Andreuccetti P. 1995 – Role of pyriform cells during the growth of oocytes in the lizard *Podarcis sicula*. *J. Exp. Zool.*, 273: 247-256.
- Motta C.M., Filosa S. & Andreuccetti P. 1996 – Regression of the epithelium in late previtellogenic follicles of *Podarcis sicula*: A case of apoptosis. *J. Exp. Zool.*, 276: 233-241.
- Oliverio M., Bologna M.A. & Mariottini P. 2000 – Molecular biogeography of the Mediterranean lizards *Podarcis* Wagler, 1830 and *Teira* Gray, 1838 (Reptilia, Lacertidae). *J. Biogeogr.*, 27: 1403-1420.
- Paolucci M. 1989 – Estradiol receptor in the lizard liver (*Podarcis s. sicula*). Seasonal changes and estradiol and growth hormone dependence. *Mol. Cell. Endocrinol.*, 66: 101-108.
- Pianka E.R. & Vitt L.J. 2003 – *Lizards: Windows to the Evolution*. University of California Press, Coll.: Organisms and Environments. 346 p. (ISBN-13: 978-0520234017)
- Pough L.B., Andrews R.H., Cadle J.E., Crump M.L., Savitzky A.H. & Wells K.D. 2004 – *Herpetology* 3rd ed. Pearson Prentice Hall. Upper Saddle River. 736 p. (ISBN-13: 978-0131008496).

- Ramírez-Pinilla M., de Pérez G. & Alvarado-Ramírez C. 2014 – Oogenesis and the ovarian cycle. Pp. 213-252 in Rheubert J.L., Siegel D.S. & Trauth S.E. éd. *Reproductive Biology and Phylogeny of Lizards and Tuatara*, Reproductive Biology and Phylogeny. CRC Press. 748 p.
- Raquet M., Measey G.J. & Exbrayat J-M. 2006 – Premières observations histologiques de l'ovaire de *Boulengerula taitanus* Loveridge, 1935, Amphibien Gymnophione. *Rev. Fr. Histotechnol.*, 19: 9-15.
- Raquet M.A., Measey G.J. & Exbrayat J-M. 2015 – Annual variation of ovarian structures of *Boulengerula taitana* (Loveridge 1935), a Kenyan caecilian. *Afr. J. Herpetol.*, 64: 116-134.
- Rauci F. & Di Fiore M.M. 2010 – The maturation of oocyte follicular epithelium of *Podarcis s. sicula* is promoted by D-aspartic acid. *J. Histochem. Cytochem.*, 58: 157-171.
- Renoult J.P., Geniez P., Beddek M. & Crochet P-A. 2010 – An isolated population of *Podarcis vaucheri* (Sauria: Lacertidae) in south-eastern Spain: genetic data suggest human-mediated range expansion. *Amphib.-Reptil.*, 31: 287-293.
- Roig J.M., Carretero M.A. & Llorente G.A. 2000 – Reproductive cycle in a pyrenean oviparous population of the Common Lizard (*Zootoca vivipara*). *Neth. J. Zool.*, 50: 15-27.
- Rutberg A.T. 1987 – Adaptive hypotheses of birth synchrony in ruminants: An Interspecific Test. *Am. Nat.*, 130: 692-710.
- Saint Girons H. & Duguy R. 1970 – Le cycle sexuel de *Lacerta muralis* en plaine et en montagne. *Bull. Mus. Natl. Histoire Nat.*, 42: 609-625.
- Serclerat H., Measey G.J., Exbrayat J-M. & Chevalier C. 2013 – Détection histochimique des glucides dans l'ovaire d'un amphibien Gymnophione : *Boulengerula boulengeri* pendant la période de reproduction. *Rev. Fr. Histotechnol.*, 26: 89-98.
- Siegel D., Miralles A., Rheubert J. & Sever D. 2014 – Female reproductive anatomy: Cloaca, Oviduct and Sperm Storage. Pp. 144-195 in Rheubert J.L., Siegel D.S. & Trauth S.E. éd. *Reproductive Biology and Phylogeny of Lizards and Tuatara*, Reproductive Biology and Phylogeny. CRC Press. 748 p.
- Smaï-Hamdidouche S., Gernigon-Spychalowicz T., Khammar F. & Exbrayat J-M. 2013 – Ovarian function of the Algerian wild Libyan jird, *Meriones libycus* during seasonal reproductive cycle: histological and immunohistochemical expression. *Histol. Histopathol.*, 28: 101-114.
- Torki F. 2007 – Reproductive cycle of the Snake-eyed Lizard *Ophisops elegans* Ménétriés, 1832 in western Iran. *Herpetozoa*, 20: 57-66.
- Van Wyk J.H. 1984 – Ovarian morphological changes during the annual breeding cycle of the rock lizard *Agama atra* (Sauria: Agamidae). *Navorsinge Van Nas. Mus. Res. Natl. Mus.*, 4: 237-275.
- Whittier J.M. & Crews D. 1987 – Seasonal reproduction: patterns and control. Pp. 385-409 in Norris DO & Jones RE éd. *Hormones and reproduction in fishes, amphibians, and reptiles*. Plenum Press, New York. 612 p.
- Yaron Z. & Widzer L. 1978 – The control of vitellogenesis by ovarian hormones in the lizard *Xantusia vigilis*. *Comp. Biochem. Physiol. A. Physiol.*, 60: 279-284.

Manuscrit accepté le 14 janvier 2019

Possibilité d'insérer une ou deux photos dans cette page