

Revue trimestrielle : ISSN 0778-7103  
ISBN : 2.9600363-0-1  
Distribution : 1<sup>er</sup> trimestre 2003  
Dépôt Liège 2

Volume 21, fascicule 1-2-3-4  
Année 2001

# Cahiers d'Ethologie

fondamentale et appliquée, animale et humaine

Collection «Enquêtes et Dossiers» n° 27



**Avantages sélectifs d'un phénotype  
hétérochronique.**

**Eco-éthologie des populations  
pédomorphyques du triton alpestre,  
*Triturus alpestris*  
(Amphibia, Caudata).**

par

**Mathieu DENOËL**

Édités par le Laboratoire de biologie du comportement : Ethologie et Psychologie animale  
Institut de Zoologie de l'Université de Liège Quai Van Beneden, 22, B-4020 Liège BELGIQUE  
Tél. : 32-(0)4/366 50 81 • Fax : 32-(0)4/366 51 13 ou 366 50 10 • Email : J.C.Ruwet@ulg.ac.be

Publiés avec l'aide financière du Ministère de l'Éducation, de la Recherche et de la Formation de la  
Communauté française de Belgique et de la Fondation Universitaire, et avec l'appui de la Région wallonne

Revue trimestrielle ISSN 0778-7103  
ISBN 2-9600363-0-1  
Distribution : 2<sup>ème</sup> trimestre 2003

Volume 21, fascicule 1-2-3-4  
Année 2001  
Dépôt Liège 2

# Cahiers d'Ethologie

fondamentale et appliquée, animale et humaine  
Collection «Enquêtes et Dossiers» n° 27

## **Avantages sélectifs d'un phénotype hétérochronique. Eco-éthologie des populations pédomorphiques du Triton alpestre, *Triturus alpestris* (Amphibia, Caudata)**

par

MATHIEU DENOËL

## **Selective advantages of a heterochronic phenotype. Eco-ethology of paedomorphic populations of the Alpine newt, *Triturus alpestris* (Amphibia, Caudata)**

Édités par l'Unité de Biologie du Comportement : Ethologie et Psychologie animale  
Institut de Zoologie de l'Université de Liège, Quai Van Beneden, 22, B-4020 Liège BELGIQUE

Publiés avec l'aide financière du Ministère de l'Éducation, de la Recherche et de la Formation  
de la Communauté française de Belgique, et avec l'appui de la Région wallonne

**Dépôt légal : D/2002/0480/23**  
**ISSN : 0778-7103**  
**ISBN : 2-9600363-0-1**

# Table des matières

<b>Problématique de la thèse</b>	3
<b>Remerciements</b>	5
<b>Summary</b>	7
<b>Résumé</b>	11
<b>Chapitre 1 : Introduction générale : l'hétérochronie</b>	15
1.1. Plasticité phénotypique	15
1.2. Hétérochronie	18
1.2.1. Historique	18
1.2.2. Les processus hétérochroniques	20
1.2.3. Un débordement de définitions	22
1.2.4. Hétérochronie et évolution	28
1.3. Pédomorphose chez les urodèles	30
1.3.1. Etendue de la pédomorphose	30
1.3.2. Facteurs abiotiques et biotiques influençant la réponse pédomorphique	33
1.3.3. Base génétique de la pédomorphose	36
1.3.4. Traits d'histoire de vie	37
1.3.5. Partage des ressources	39
1.3.6. Comportement sexuel	40
1.3.7. Locomotion	40
1.3.8. Evolution de la pédomorphose : modèles évolutifs	41
1.4. La métamorphose chez les amphibiens	41
<b>Chapitre 2 : Présentation du modèle biologique : le triton alpestre</b>	45
2.1. Description générale	45
2.1.1. Description de l'adulte métamorphosé	45
2.1.2. Dimorphisme sexuel	45
2.1.3. Description des larves et des pédomorphes	46
2.2. Différenciation et répartition	47
2.2.1. La sous-espèce nominative, <i>Triturus alpestris alpestris</i> (LAURENTI, 1768)	47
2.2.2. <i>Triturus alpestris apuanus</i> (BONAPARTE, 1839)	48
2.2.3. <i>Triturus alpestris cyreni</i> WOLTERSTORFF, 1932	49
2.2.4. <i>Triturus alpestris inexpectatus</i> DUBOIS & BREUIL, 1983	50
2.2.5. <i>Triturus alpestris lacusnigri</i> (SELISKAR & PEHANI, 1935)	50
2.2.6. <i>Triturus alpestris veluchiensis</i> (WOLTERSTORFF, 1935)	50
2.2.7. Les sous-espèces «douteuses» ou invalidées	51
2.2.8. Relations entre les taxons	52
2.3. Cycle de vie	53
2.4. Habitat	54
2.5. Structures d'âge	56
2.6. Utilisation des ressources	56

2.7. Comportement prédateur	58
2.8. Comportement sexuel	58
2.9. Perception de l'environnement	66
2.9.1. La vue	66
2.9.2. L'odorat	67
2.9.3. La mécanoréception et l'électroréception	67
<b>Chapitre 3 : Biogéographie, habitat et structure des populations pédomorphiques</b>	<b>69</b>
3.1. Introduction	69
3.2. Matériels et Méthodes	75
3.2.1. Prospection	75
3.2.2. Sujets d'étude	75
3.2.3. Recensement	76
3.2.4. Localisation géographique	78
3.2.5. Caractéristiques des habitats	79
3.3. Résultats	79
3.3.1. Site A : Lac de la Cabane (France)	79
3.3.2. Site B : Parana (Italie)	82
3.3.3. Site C : Drakolimni – Tymphi (Grèce)	83
3.3.4. Site D : Drakolimni – Smolikas (Grèce)	84
3.3.5. Site E : Mont-Megna (Italie)	86
3.3.6. Site F : Colorio (Italie)	87
3.3.7. Site G : La Pianca (Italie)	88
3.3.8. Site H : Fontanelle (Italie)	89
3.3.9. Site I : Valtos (Grèce)	91
3.3.10. Site J : Pra di Lama – Station thermale (Italie)	92
3.3.11. Site K : Lago dei due Uomini (Italie)	93
3.3.12. Site L : Nompatrie (Italie)	94
3.3.13. Site M : Farmaki (Grèce)	96
3.3.14. Autres sites étudiés	97
3.3.15. Comparaison des différents sites connus	100
3.4. Discussion	107
<b>Chapitre 4 : Utilisation des ressources spatiales et alimentaires</b>	<b>113</b>
4.1. Introduction	113
4.2. Matériels et méthodes	117
4.2.1. Sites étudiés	117
4.2.2. Sujets d'étude	117
4.2.3. Occupation de l'espace	121
4.2.4. Régime alimentaire	123
4.2.5. Performances prédatrices	126
4.2.6. Condition corporelle	127
4.2.7. Procédures statistiques	127
4.3. Résultats	128
4.3.1. Utilisation des micro-habitats	128

4.3.2. Régime alimentaire	140
4.3.3. Performances prédatrices	162
4.3.4. Condition corporelle	163
4.4. Discussion	166
<b>Chapitre 5 : Structures d'âge et de taille</b>	<b>175</b>
5.1. Introduction	175
5.2. Matériels et Méthodes	178
5.2.1. Sites et sujets étudiés	178
5.2.2. Echantillonnage	178
5.2.3. Squeletteochronologie	180
5.2.4. Croissance	181
5.2.5. Suivi longitudinal des tritons	182
5.2.6. Procédures statistiques	183
5.3. Résultats	183
Population A : Lac de la Cabane (France)	183
Population B : Parana (Italie)	188
Population C : Drakolimni – Tymphi (Grèce)	189
Population D : Drakolimni – Smolikas (Grèce)	190
Population E : Mont-Megna (Italie)	191
Population F : Colorio (Italie)	192
Population G : La Pianca (Italie)	193
Population H : Fontanelle (Italie)	193
Population I : Valtos (Grèce)	194
Comparaison des populations	194
5.4. Discussion	197
5.4.1. Processus hétérochroniques	197
5.4.2. Hétérochronie en mosaïque	199
5.4.3. La taille : un faible indicateur de l'âge pour la détermination des processus hétérochroniques	200
5.4.4. Hétérochronie intraspécifique vs. interspécifique	200
5.4.5. Gains obtenus par une absence de métamorphose	202
5.4.6. L'âge : une cible de la sélection	203
5.4.7. Optimisation sur l'âge vs. la fécondité	203
5.4.8. Influence des conditions écologiques locales	204
5.4.9. La pédomorphose facultative : tactique fixée vs. réversible	206
5.4.10. Caractéristiques générales des structures d'âge et de taille	207
<b>Chapitre 6 : Interactions sexuelles</b>	<b>211</b>
6.1. Introduction	211
6.2. Matériels et méthodes	215
6.2.1. Sujets d'étude	215
6.2.2. Maintien des animaux	215
6.2.3. Protocole expérimental	215
6.2.4. Détermination des caractères sexuels secondaires	218
6.2.5. Encodage des données	218

6.2.6. Analyse des données lors des rencontres dyadiques	220
6.2.7. Analyse des données lors des rencontres triadiques	223
6.2.8. Procédures statistiques	223
6.3. Résultats	224
6.3.1. Caractères sexuels secondaires des deux formes	224
6.3.2. Description qualitative des comportements lors des rencontres dyadiques	226
6.3.3. Aspects quantitatifs du comportement de cour lors des rencontres dyadiques	232
6.3.4. Description des comportements lors des rencontres triadiques	241
6.4. Discussion	245
6.4.1. Caractéristiques générales du comportement sexuel	245
6.4.2. Interactions sexuelles homotypiques vs. hétérotypiques	248
<b>Chapitre 7 : Influence de l'environnement</b>	<b>255</b>
7.1. Introduction	255
7.2. Matériels et Méthodes	259
7.2.1. Sujets d'étude et protocole	259
7.2.2. Procédures statistiques	262
7.3. Résultats	263
7.3.1. Influence de la quantité de nourriture	263
7.3.2. Influence d'un faible niveau d'eau et d'un assèchement temporaire avec substrat argileux	268
7.3.3. Influence de l'assèchement total	268
7.3.4. Influence de l'assèchement et de la densité à long terme	270
7.3.5. Influence de l'assèchement et de la densité à court terme avec possibilité de migration	270
7.4. Discussion	273
<b>Chapitre 8 : Discussion générale : signification adaptative de la pédomorphose</b>	<b>279</b>
8.1. Polymorphisme génétique vs. polyphénisme environnemental	280
8.2. Utilisation d'indices environnementaux vs. production de phénotypes au hasard	281
8.3. L'adéquation d'une tactique développementale par l'intermédiaire des hormones du stress	283
8.4. Maintien du polymorphisme comme stratégie optimale d'utilisation des ressources	284
8.5. La pédomorphose : stratégie de croissance néoténique vs. progénétique	286
8.6. La pédomorphose facultative : spéciation sympatrique vs. maintien du polymorphisme	286
8.7. Pédomorphose : même scénario pour les deux sexes, divergence ou corrélation génétique	289
8.8. Pédomorphose facultative : modèles évolutifs, bénéfiques et coûts	289
<b>Glossaire des termes majeurs</b>	<b>293</b>
<b>Articles issus de la thèse</b>	<b>295</b>
<b>Références bibliographiques</b>	<b>297</b>

*AMBLYSTOMA'S a giant newt who rears in swampy  
waters,  
As other newts are wont to do, a lot of fishy daughters:  
These Axolotls, having gills, pursue a life aquatic,  
But, when they should transform to newts, are naughty and  
erratic.*

*They change upon compulsion, if the water grows too foul,  
For then they have to use their lungs, and go ashore to  
prowl:  
But when a lake's attractive, nicely aired, and full of food,  
They cling to youth perpetual, and rear a tadpole brood.*

*And newts Perennibranchiate have gone from bad to worse:  
They think aquatic life is bliss, terrestrial a curse.  
They do not even contemplate a change to suit the weather,  
But live as tadpoles, breed as tadpoles, tadpoles altogether!*

Walter GARSTANG,  
poème de 1922,  
voire antérieur,  
publié dans  
«*Larval Forms and Other  
Zoological Verses*» (1951)



## Problématique de la thèse

L'hétérochronie concerne les changements de chronologie ou de vitesse relative d'apparition de processus développementaux entre un ancêtre et son descendant. La modification de la structure des espèces peut être marquée sans pour autant entraîner de larges changements au niveau génétique. L'hétérochronie est ainsi considérée comme importante dans les processus macro-évolutifs. Une voie de validation de cette hypothèse est de rendre compte du caractère adaptatif de l'hétérochronie au niveau micro-évolutif. L'étude relève ainsi de la plasticité phénotypique au sein d'une même espèce. Le contexte théorique et descriptif de cette problématique est présenté dans le **premier chapitre** ainsi que dans les introductions des **chapitres 3 à 7** de cette thèse.

Un grand nombre d'espèces d'amphibiens urodèles présente un cycle de vie complexe, incluant une vie aquatique et terrestre séparée par une métamorphose. Cependant, certaines espèces ou individus ont opté pour une vie aquatique sans se transformer complètement : il s'agit d'un processus hétérochronique dénommé pédomorphose. Les larves deviennent ainsi adultes tout en gardant des attributs larvaires comme les fentes branchiales.

Le triton alpestre (*Triturus alpestris*) est une espèce d'urodèle répandue sur presque toute l'Europe et occupant des milieux diversifiés. Certaines de ces populations contiennent les deux phénotypes adultes : les pédomorphes aux attributs larvaires et les métamorphes. La pédomorphose est alors dénommée facultative. Ces populations constituent des modèles de choix pour l'étude de la signification adaptative de la pédomorphose. En effet, les comparaisons de succès entre les deux formes peuvent ainsi se faire sur des animaux au passé évolutif identique et confrontés, d'une manière globale, à un même environnement. Une monographie synthétique de cette espèce est donnée au **chapitre 2**.

Nous avons ainsi étudié différents aspects de l'écologie et de l'éthologie des tritons provenant de telles populations mixtes afin de mettre en évidence l'étendue des coûts et bénéfices d'un phénotype alternatif. La thèse repose sur l'étude de cinq thèmes principaux : le suivi des populations et les caractéristiques de leur habitat et de leur localisation géographique (**chapitre 3**), l'utilisation des ressources trophiques et spatiales ainsi que les performances prédatrices (**chapitre 4**), les structures d'âge et de taille ainsi que le suivi longitudinal d'animaux marqués (**chapitre 5**), les interactions sexuelles en présence et en absence de compétiteurs (**chapitre 6**) et l'influence de différentes variables environnementales : l'assèchement, la disponibilité en nourriture et la densité (**chapitre 7**). Cette analyse repose sur des observations et prélèvements de ter-

rain, des analyses de laboratoire et des expériences en environnement contrôlé. La pedomorphose étant un processus complexe, dépendant de facteurs génétiques et environnementaux, nous avons mené cette thèse en prenant en compte différentes populations situées en France, Italie et Grèce. L'interprétation des résultats et leur comparaison pourront ainsi se faire à la lumière des caractéristiques des habitats et des populations. Nous discutons finalement, d'une manière générale et sur base de nos résultats, la problématique de la signification adaptative de la pedomorphose (**chapitre 8**).

Cette thèse de doctorat a été réalisée au sein du Laboratoire d'Ethologie des Poissons et Amphibiens du Service d'Ethologie et de Psychologie animale de l'Université de Liège (Prof. J.Cl. RUWET et Prof. P. PONCIN), spécialisé dans les problèmes d'hybridation et d'adaptation aux environnements variables, et lors de stages au Laboratoire d'Ecologie des Hydrosystèmes Fluviaux de l'Université Claude-BERNARD Lyon I (Prof. P. JOLY), spécialisé dans l'écologie des communautés d'amphibiens et à la Section de Zoologie (Dr. F. ANDREONE) du Musée des Sciences Naturelles de Turin, spécialisée dans l'étude des amphibiens.

## Remerciements

Je tiens, tout d'abord, à exprimer ma profonde gratitude à Monsieur le Professeur Jean-Claude RUWET pour m'avoir accueilli dans son service et m'avoir ainsi laissé la possibilité de poursuivre l'étude d'un sujet qui me tenait à cœur.

Je voudrais également témoigner ma plus vive reconnaissance à mon directeur de thèse, le Docteur Pascal PONCIN, pour sa disponibilité continue et ses conseils avertis. Sans son soutien, je n'aurais pu mener cette étude.

Je souhaiterais de même adresser mes sincères remerciements au Professeur Pierre JOLY (Lyon) pour m'avoir accueilli dans son laboratoire et guidé tout au long de mes recherches, depuis le recueil des données jusqu'à leur discussion théorique.

Pour leur collaboration à l'étude écologique des tritons du Smolikas (Grèce) et le dosage des lipides, je tiens à remercier respectivement les Docteurs Robert SCHABETSBERGER (Salzburg) et Frédéric HERVANT (Lyon).

Merci aussi au Docteur Franco ANDREONE (Turin) pour m'avoir accueilli dans son musée et m'avoir ainsi permis d'étudier les populations italiennes dans de bonnes conditions.

Je tiens également à remercier le Professeur Michel CHARDON pour sa présence au sein du jury de mon doctorat et pour la sympathie qu'il m'a manifestée tout au long de mes études.

Mes remerciements s'adressent aussi aux Professeurs Fernand BAGUET (Louvain) et Jacques M. PASTEELS (Bruxelles) pour avoir accepté de faire partie du jury de mon doctorat ainsi que pour leurs suggestions fructueuses lors de mes entretiens au FRIA.

Je remercie aussi le Professeur Jean-Pierre THOMÉ pour avoir accepté de présider le jury de mon doctorat.

Toute ma sympathie s'adresse également à Madame Odile GROLET (Lyon) pour m'avoir initié à la squelettochronologie sur os d'amphibiens.

Je voudrais aussi remercier le Professeur James K. LINDSEY et Marie-Hélène DELSEMME pour leur aide et leurs suggestions judicieuses en matière de modèles statistiques.

Je n'oublie pas non plus Mesdames Anne-Marie MASSIN et Véronique MAES pour la réalisation des dessins au trait, ainsi que Monsieur Pascal DUMONT pour son aide et ses conseils de mise en page.

Pour leurs discussions et commentaires toujours fructueux relatifs aux articles issus de cette thèse, je tiens également à remercier Messieurs Stevan J. ARNOLD (Covallis), Jacques CASTANET (Paris), Christopher C. CAUDIL (Atlanta), Dan COGALNICEANU (Bucharest), Alex DE ROBERTIS (Hatfield), Georg DZUKIC (Beograd), Caitlin GABOR (San Marios), Richard A. GRIFFITHS (Kent), Robert JEHLE (Vienna), Milos KALEZIC (Beograd), Mike LEIGH (College Park), Stefano MAZZOTTI (Ferrara), Frédéric MENU (Lyon), Claude MIAUD (Chambéry), Pawel MICHALAK (Krakow), Eric PATTEE (Lyon), Brian SHEA (Chicago), Max SPARREBOOM (Amsterdam), Marc SZTATECSNY (Vienna), Paul A. VERRELL (Pullman) et Howard H. WHITEMAN (Murray).

Pour leur soutien logistique et le prêt de matériel, je tiens aussi à remercier : A. ALBERT, A. CAUDRON, M. BOCKIAU, D. CASEAU, P. COMPERE, Y. CORNET, A. DERNIER, J.-P. DONNAY, M. DUPONT, M. FRANKIGNOULLE, G. GOFFINET, S. HOUBART, F. HUBERT, J.-L. HUGLA, P. HUMPERTS, C. JOAQUIM-JUSTO, M. KERSSCHIETER, C. KEULEN, N. LECLoux, M. LOUVET, R. MARECHAL, Y. MARNEFFE, C. MICHEL, J. NINANE, S. NIZET, V. ROUXHET, M. THIRY, J.-P. THOMÉ, E. THOMAS, J. VOSS, M. YLIEFF et W. ZORZI (Liège), S. ALLOUCHE, L. CAILLERE, P. GAUDIN, C. HENRY, N. HOURIEZ, R. LAURENT, P. LEROY, J.-M. OLIVIER et J.-L. REYGRABELLET (Lyon), P. MARMONIER et R. MARTIN (Chambéry), J.P. RADOUX (Strasbourg), M. DACCORDI, E. GAVETTI, C. GIACOMA (Turin), A. SANDINI (Le Lauzet), K. SOTIROPOULOS (Athènes), J. PARADISIS et M. DIMITRIA (Ioannina) ainsi que T. NAKOS et D. ZIKOS (Konitsa). J'adresse aussi tous mes remerciements à D. VERGOS du département forestier de Ioannina pour avoir mis la maison forestière de Kalpaki à ma disposition durant le séjour en Grèce.

Je remercie également G. DZUKIC et M. KALEZIC (Beograd), S. MAZZOTTI (Ferrara), F. ANDREONE, S. BOVERO et C. GIACOMA (Turin), M. BREUIL et R. DUGUET (Paris), M. FASOLA (Pavia), K. GROSSENBACHER (Bern), K. HENLE (Leipzig), N. BRESSI & S. DOLCE (Trieste) et G.-H. PARENT (Arlon) pour m'avoir indiqué la localisation précise des stations à tritons pédomorphiques.

Pour leur aide sur le terrain, un grand merci à F. ANDREONE, S. BOVERO, G. HAUSEDER, F. HOURLAY, P. JOLY, P. PETITFRERE, L. ROLLIN, U. SCHIFTNER et A. TRONEL. Je n'oublie pas non plus J.-M. IZOARD, E. KAMTSIOU, N. KOSIAS et J.-L. PRIEUR pour avoir si gentiment amené mon matériel en 4x4 sur les sites d'études.

Dans le cadre des autorisations d'accès aux sites d'études ou de capture d'animaux protégés, je suis reconnaissant à Messieurs M. BARBEY et R. CLAIRIN (ONF) et à Messieurs les maires de Montclar, Le Lauzet, Ferrière et Pieve Fosciana, ainsi qu'aux Ministères de l'Environnement de la Belgique, de la France et de la Grèce ainsi qu'à la Province de la Spezia et à la Région du Piémont (Italie).

Je tiens à remercier les revues scientifiques, les éditeurs et les maisons d'éditions qui ont accepté la reproduction de documents publiés dans cette thèse : Academic Press, Archiv für Hydrobiologie, Blackwell Publishing, Harvard University Press, N.R.C. Press, Paleobiology, Societas Europaea Herpetologica, Springer-Verlag, and The Royal Society.

Un grand merci à mes parents et à Fred, Julie, Laurence et Paul pour leur soutien tout au long de ces études.

Mes remerciements s'adressent également au F.R.I.A. sans l'aide duquel je n'aurais pu poursuivre cette thèse. Pour leur intervention dans les frais de matériel ou de séjours à l'étranger, je tiens également à remercier le Service d'Ethologie et de Psychologie animale de l'Université de Liège, le Laboratoire d'Ecologie des Hydrosystèmes Fluviaux de l'Université Claude-Bernard de Lyon, le F.N.R.S., la Communauté Française de Belgique, le Patrimoine de l'Université de Liège, le Concours des Bourses de Voyage ainsi que les Fondations LEFRANC et Camille HELA.

# Summary

---

Facultative paedomorphosis is a polyphenism that has important evolutionary implications in promoting morphological differentiation and habitat use variation, and has occurred in several urodele species throughout the world. Several hypotheses based on life-history theory have been proposed to explain the wide range of habitats where facultative paedomorphosis occurs, suggesting multiple causes. In populations experiencing facultative paedomorphosis, some individuals metamorphose and mature (metamorphs), while others attain sexual maturity while still retaining traits of larval somatic morphology (paedomorphs). The paedomorphic process by which the development of somatic and reproductive organs is shifted between related individuals is assumed to significantly contribute to macro-evolutionary processes. Indeed, it implies large phenotypic variations in the absence of deep genetic changes. A way to explain the importance of these developmental heterochronies is to show their adaptive value in the micro-evolutionary stage. The aim of this thesis is to determine the advantages gained by an individual that adopts a paedomorphic developmental pathway rather than a metamorphic one. To do this, we studied five factors: habitat use; resource partitioning; age and size structures; sexual compatibility; and the effect of environmental factors.

The ecological and ethological characteristics of several mixed populations (composed of both paedomorphic and metamorphic individuals) of the Alpine newt *Triturus alpestris* (Amphibia, Salamandridae) were investigated from 1997 to 2000. These populations were located in France, Italy and Greece.

The habitats occupied by dimorphic populations of the Alpine newt are highly variable. We have found the two morphs in syntopy in deep permanent lakes, and in small shallow and temporary ponds. Aquatic habitats were surrounded by various terrestrial habitats. As a result, it was not possible to correlate any particular environment type with the maintenance of the polymorphism in natural populations. The only common trait of the paedomorphic populations was that they were located at the southern margin of the range of the species (Italy, the Balkan peninsula, and southeastern France). Such a restriction of the distributional range of paedomorphosis suggests that this trait is maintained by genes which are shared only by these populations. Such a restriction may be due to Holocene colonizations from Pleistocene refugia, in which case paedomorphosis may have appeared in these refugia during the last glaciations. Nevertheless, as long as the phylogeny of the group remains uncertain, we cannot reject the possibility of an earlier origin of paedomorphosis.

The two morphs primarily differed in space use and feeding habits. These differences were particularly marked in deep alpine aquatic habitats, where the paedomorphs occupy deep waters devoid of competitors, such as fish. In such waters, the

paedomorphs were more abundant on the bottom and in the water column, whereas the metamorphs mainly occupied the water surface and shore. The paedomorphs primarily ingested plankton, while the metamorphs mainly foraged on terrestrial prey that had fallen on the water surface. Although these feeding habits depend on newt habitats – plankton being more abundant in the water column, and terrestrial prey at the water surface – the trophic spectrum in each habitat still differed. While the energetic values of the prey eaten by the two morphs strongly differed, by ingesting a large number of planktonic organisms, the paedomorphs attained similar or even larger caloric intake rates than metamorphs. The paedomorphs' superior body condition suggests that they may have higher long-term success than the metamorphs. Differences in body condition may also reflect the terrestrial life habit of the metamorphs, since metamorphosed individuals are able to avoid competition with reproductive adults and larvae by leaving the water. In the paedomorphic populations, several size-structured cohorts of larvae coexist, and competition among these cohorts is lowered by size-selective predation, since small larvae catch smaller prey than larger larvae and paedomorphs. Although this difference in diet was in part due to gape-size limitation, the gilled individuals also size-selected prey among a range of catchable items. Resource partitioning then favoured the coexistence of the two adult morphs, and their gilled descendants, which coexist with them.

The two morphs also differed in feeding performance. Whereas the paedomorphs were better predators than metamorphs on water fleas, metamorphs were more adept at capturing large terrestrial invertebrates (flies). These differences in feeding performances were caused by the morphological particularities of the two morphs. Paedomorphs had a fish-like feeding structure with a unidirectional water flow passing through the oral cavity, and then being expelled through gill slits on the posterior side of the head. In contrast, metamorphs had a smaller oral cavity and a bidirectional water flow due to closed gill slits. Although the metamorphic structure produces less suction, it allows for catching bigger prey because of a larger gape-size (biting rather than sucking). Our measures of feeding performances confirmed the data from natural populations, with each of the morphs preferentially eating their predicted prey. The particular use of micro-habitats by the two morphs is also in agreement with optimality models predicting predation in the more profitable patches.

In the Alpine newt, paedomorphosis can be produced by two main processes: neoteny and progenesis. In some populations, the two morphs reached sexual maturity at the same age (neoteny); in other populations, sexual maturity was reached earlier by paedomorphs (progenesis). Progenesis was observed in unstable water habitats. Pond drying suppressed the possibility of late maturation, which is characteristic of a neotenic developmental pathway. On the other hand, the precocious sexual maturation of paedomorphs favoured the fast colonization of new habitats, owing to a high intrinsic rate of natural increase. Neoteny was typical of permanent waters with harsh constraints on growth. By forgoing metamorphosis, larvae also avoid the cost of changing of structure (decrease in body weight in our experiments). Progenetic paedomorphosis appears then as a major trait that can be selected due to the advantages of earlier maturation.

The two morphs are sexually compatible; thus, metamorphs can "exchange" genes with paedomorphs at each generation. While the two morphs markedly differ in

their secondary sexual characteristics, females did not show any preference related to these characteristics. The absence of sexual isolation between the morphs shows that they are not involved in a sympatric speciation process. The maintenance of the polymorphism is more advantageous than the formation of two isolated species. Paedomorphosis occurs in aquatic habitats where total drying can occur, and where the maintenance of facultative paedomorphosis is maintained by metamorphs that have paedomorphic genes but do not (permanently) express them. In such habitats, the sexual isolation of the two morphs would lead to the extinction of paedomorphosis in the event of pond drying or similar catastrophe.

Because the environment can modify the ontogenetic pathway, paedomorphosis in the Alpine newt can be considered a polyphenism. Indeed, restricting the amount of water or food available induces paedomorphs to metamorphose. The marking of individual paedomorphs in a natural population proved that metamorphosis also occurs in the field. However, salamander density and progressive drying of aquaria did not have any apparent effect on paedomorph metamorphosis. When the possibility of a short migration across dry land was given, paedomorphs moved towards an available water basin and maintained their larval somatic characters during the migrations. By being able to migrate on land towards permanent water, paedomorphs are able to retain a feeding morphology that favors them in microhabitats where plankton is abundant.

Facultative paedomorphosis in the Alpine newt allows populations to cope with environmental variability, and is adaptive in allowing precocious maturation or a larger use of resources in spatially heterogeneous environments. Thus, it is not surprising that paedomorphosis can evolve in such dissimilar environments as lowland temporary ponds and highland deep lakes. In such places, paedomorphosis appears to be the best solution as long as fish predation is relaxed. The introduction of fish throughout Europe is thus a serious problem, and has resulted in the extinction of several large paedomorphic populations. If this trend is not stopped rapidly, paedomorphosis in the Alpine newt – and in other species – will belong to the past.



# Résumé

---

La pédomorphose facultative est un polyphénisme qui a d'importantes implications évolutives en favorisant la différenciation morphologique et le changement d'habitat. Il se rencontre chez de nombreuses espèces d'urodèles à travers le monde. Plusieurs hypothèses ont été proposées pour expliquer son occurrence dans une grande gamme d'habitats, laissant suggérer une implication multi-factorielle. Le processus mène à la coexistence de deux formes développementales dans les populations naturelles : d'une part les pédomorphes, atteignant la maturité sexuelle tout en conservant une morphologie somatique larvaire et, d'autre part, les métamorphes, pleinement métamorphosés. Le processus pédomorphique par lequel le développement des organes somatiques et reproducteurs est déplacé entre des individus apparentés est supposé contribuer de manière significative aux processus macro-évolutifs. En effet, cela implique de grandes variations phénotypiques sans changement génétique profond. Une manière de valider ces hétérochronies est de montrer leur valeur adaptative au stade micro-évolutif. L'objectif de cette thèse de doctorat est dès lors de déterminer les avantages gagnés par un individu qui adopte une voie de développement pédomorphique plutôt que métamorphique. A cette fin, cinq thèmes principaux ont été explorés : l'habitat et la biogéographie, le partage des ressources, les structures d'âge et de taille, la compatibilité sexuelle et l'effet de facteurs environnementaux.

Les caractéristiques écologiques et éthologiques de plusieurs populations mixtes, c'est-à-dire composées d'individus pédomorphiques et métamorphiques, du triton alpestre *Triturus alpestris* (Amphibia, Salamandridae) ont été étudiées de 1997 à 2000. Ces populations sont situées en France, Italie et Grèce.

Chez le triton alpestre, les habitats occupés par des populations dimorphiques sont très variables. Il peut s'agir de profonds lacs d'altitude, mais aussi de mares peu profondes, parfois temporaires, situées à basse altitude. Divers types de milieux terrestres bordent ces différents sites de reproduction. Ainsi, il n'est pas possible d'identifier des environnements types qui pourraient expliquer le maintien du polymorphisme dans les populations naturelles. Le seul point commun de ces populations pédomorphiques est d'être situées au sud de l'aire de répartition de l'espèce (sud-est de la France, Italie et péninsule balkanique). Une telle restriction géographique suggère que la pédomorphose a une base génétique en permettant l'expression. Elle est due aux colonisations Holocènes depuis les refuges Pléistocènes. La pédomorphose a pu apparaître au sein de ces refuges durant les dernières glaciations. Toutefois, tant que la phylogénie du groupe ne sera pas mieux comprise, il n'est pas possible de rejeter l'hypothèse d'une origine plus ancienne.

Les deux formes occupent différemment leur habitat et ont des habitudes alimentaires contrastées. Ces différences sont particulièrement marquées dans des lacs alpins profonds où les pédomorphes occupent des eaux profondes dépourvues de compétiteurs et prédateurs, tels des poissons. Dans ces milieux, les pédomorphes sont particulièrement abondants au sein de la colonne d'eau et sur le fond tandis que les métamorphes sont davantage cantonnés en périphérie, à la surface de l'eau ou le long des rives. Les pédomorphes ingèrent principalement du plancton; les métamorphes, des proies terrestres, tombées dans l'eau. Quoique ces particularités alimentaires dépendent de l'habitat des tritons – le plancton étant plus abondant dans la colonne d'eau et les invertébrés exogènes à la surface des points d'eau – le spectre trophique au sein de chaque micro-habitat diffère également. Les contenus énergétiques des proies consommées par les deux formes sont fort différents. Cependant, en ingérant une grande quantité de petits organismes planctoniques, les pédomorphes ont de similaires voire supérieurs apports énergétiques que les métamorphes. Leur plus grande condition corporelle montre aussi qu'ils ont un succès à long terme plus important que celui des métamorphes. Cette variation de condition peut venir du régime alimentaire mais aussi du mode de vie terrestre des métamorphes. Au sein des populations métamorphiques, les juvéniles quittent l'eau et évitent ainsi d'entrer en compétition avec les adultes reproducteurs et les larves. Mais dans les populations pédomorphiques, plusieurs cohortes de larves coexistent. Leur compétition est réduite par une prédation des proies selon leur taille. Les petites larves consomment des proies plus petites que celles choisies par les plus grandes larves. Quoique ce régime soit en partie dû à une limitation causée par l'ouverture de la bouche, les larves sélectionnent aussi spécifiquement des proies parmi des petites proies capturables. Le partage des ressources favorise ainsi la coexistence des deux formes adultes mais aussi de leurs descendants branchiés avec lesquels ils cohabitent.

Les deux formes diffèrent également par leur performance prédatrice. Tandis que les pédomorphes capturent avec davantage de succès les daphnies que les métamorphes, ces derniers sont davantage performants dans la capture de grand invertébrés terrestres (mouches). Ces différences de performances trophiques sont causées par les particularités morphologiques des deux formes. En effet, les pédomorphes ont un appareil de prise de nourriture de type poisson avec un flux d'eau unidirectionnel, lequel passe à travers la cavité buccale avant d'être expulsé vers l'arrière à travers les fentes branchiales. Quoique la structure métamorphique produise une basse performance de succion, sa grande taille permet de capturer des proies plus volumineuses. Les mesures de succès de capture confirment les données obtenues dans les populations naturelles. En effet, les deux formes consommaient surtout les proies pour lesquelles elles étaient les plus performantes. L'utilisation de micro-habitats particuliers est aussi en accord avec les modèles d'optimalité prédisant la prédation dans des milieux favorables.

La pédomorphose peut être produite par deux processus chez le triton alpestre : la néoténie et la progenèse. Ainsi dans certaines populations les deux formes atteignent la maturité sexuelle au même âge (néoténie), mais dans d'autres, les pédomorphes se reproduisent à un plus jeune âge (progenèse). La

progenèse se rencontre dans des habitats instables. L'assèchement des points d'eau élimine la possibilité de maturité tardive, typique d'une voie développementale néoténique. D'un autre côté, la maturité sexuelle précoce favorise la colonisation rapide de nouveaux habitats suite à un haut taux intrinsèque d'augmentation naturelle. La néoténie est typique dans les milieux permanents et ne permettant pas une croissance rapide. En renonçant à la métamorphose, les larves évitent aussi le coût d'un changement de structure. La pédomorphose progénétique apparaît ainsi comme un trait majeur pouvant être sélectionné par l'avantage d'une maturité précoce.

Les deux formes sont sexuellement compatibles. Ainsi, les métamorphes peuvent "échanger" leurs gènes avec les pédomorphes à chaque génération. Cependant, les caractères sexuels secondaires des deux formes sont fort différents. Les femelles ne montrent toutefois pas de préférence pour ces caractères épigamiques. L'absence d'isolement sexuel entre les formes ne supporte pas les hypothèses de spéciation sympatrique. Le maintien du polymorphisme présente plus d'avantages que la formation de deux espèces isolées. En effet, chez le triton alpestre, la pédomorphose se rencontre dans des habitats aquatiques qui peuvent s'assécher complètement. Dans de tels habitats, le maintien de la pédomorphose facultative est seulement permis par les métamorphes qui ont des gènes permettant l'expression phénotypique pédomorphique, mais sans toutefois les exprimer. En cas d'isolement sexuel entre les formes, le moindre assèchement mènerait à l'extinction totale du phénomène.

L'environnement pouvant modifier la voie de développement pédomorphique, la pédomorphose chez le triton alpestre peut être considérée comme un polyphénisme. En effet, le manque d'eau ou de nourriture peut induire les pédomorphes à entreprendre une métamorphose. Le marquage individuel de pédomorphes dans une population naturelle montre que le changement ontogénétique peut aussi avoir lieu dans le milieu naturel. Cependant, la densité et la diminution du niveau d'eau ne semblent pas avoir d'effet sur la métamorphose des pédomorphes de la population étudiée. Quand une possibilité de migration terrestre est laissée aux pédomorphes, ceux-ci empruntent la voie terrestre pour rejoindre un milieu aquatique proche. En étant capable de migrer sur terre en direction d'eaux permanentes, ils conservent leur structure trophique favorable dans des microhabitats où le plancton est abondant.

La pédomorphose facultative chez le triton alpestre permet aux populations de faire face à la variabilité de l'environnement. Selon les habitats, le processus est adaptatif en permettant une maturité précoce ou une utilisation plus ample des ressources dans des environnements spatialement hétérogènes. Il n'est donc pas étonnant que la pédomorphose ait pu évoluer dans des milieux aussi contrastés que des mares temporaires de basse altitude et des lacs alpins profonds. Dans ces milieux, la pédomorphose apparaît comme étant la meilleure solution aussi longtemps que les pressions biotiques (prédation par des poissons) sont levées. Les introductions généralisées de poissons à travers l'Europe constituent donc un problème majeur, ayant déjà entraîné l'extinction de plusieurs populations pédomorphiques. Si cette tendance n'est pas arrêtée rapidement, la pédomorphose chez le triton alpestre, mais aussi chez d'autres espèces, finira par appartenir au passé.

## **Box 1. Phenotypic plasticity, Heterochrony and Paedomorphosis**

**Topic of this work** Facultative paedomorphosis.

**Summary** As small changes in the genetic control of ontogeny can induce large phenotypic variation, heterochronies are suspected to play an important role in both micro- and macro-evolutionary processes. Heterochronies consist of shifts in the relative timing or development of a given biological trait. In this respect, developmental heterochronies may produce new morphotypes which are able to occupy adaptive peaks that differ from those of ancestral morphs. Paedomorphosis corresponds to the slowing down of the development of somatic traits relatively to the ontogenetic course of ancestor individuals. In newts and salamanders, paedomorphosis is defined as the retention of larval traits such as gills and gill slits in sexually reproductive paedomorphic phenotypes. Among the salamander families, four are considered as obligate paedomorphs because they have lost the ability to undergo complete metamorphosis. In the other families, paedomorphosis results from phenotypic plasticity as it is expressed by only a part of a population (facultative paedomorphosis). Plasticity is an adaptive response to environmental variability by allowing a genotype to cope with a broader range of ecological conditions, particularly in heterogeneous habitats. Because plasticity produces phenotypic variation exposed to natural selection, the interplay between plasticity and selection may secondarily lead to differentiation of innovative life history tactics such as the appearance of new morphotypes able to occupy new ecological niches. Facultative paedomorphosis in newts provides an opportunity to investigate cost-benefit implications of heterochronic plasticity in natural populations. Experimental studies have investigated how genotype x environment interactions modulate the expression of paedomorphosis. However, the adaptive significance of alternative morphs has been poorly explored. The aim of the present study was then to explore this topic by addressing five main themes : habitat use and biogeography, resource partitioning, age structures, sexual selection and the effect of environmental factors on developmental shifts.

**Key words** General introduction – Heterochrony – Paedomorphosis – Metamorphosis – Phenotypic plasticity – Terminology

# Chapitre 1

---

## Introduction générale L'hétérochronie

### 1.1. Plasticité phénotypique

La plasticité phénotypique est la possibilité pour un organisme de modifier sa morphologie, sa physiologie et son comportement en réponse à des changements environnementaux (SCHLICHTING 1986). Ce phénomène a été initialement décrit car perturbant, mais est maintenant largement reconnu en biologie et écologie évolutive (WEST-EBERHARD 1989). Ainsi gènes et environnements contribuent ensemble à induire des processus ontogénétiques particuliers (SCHEINER 1993). La plasticité phénotypique peut ainsi résulter de processus hétérochroniques, c'est-à-dire de changements dans la chronologie ou le taux d'événements développementaux entre des organismes apparentés (MCKINNEY & MCNAMARA 1991). Elle peut être continue ou discontinue. Le premier type concerne une étendue continue de phénotypes selon les environnements, tandis que le second est exprimé comme deux ou plusieurs phénotypes discontinus (Scheiner 1993). Une profusion de termes, dont les définitions s'interpénètrent plus ou moins, relève de la théorie de la plasticité phénotypique. Ainsi, le polyphénisme fait référence à des phénotypes induits par l'environnement, tandis que le polymorphisme pris au sens large sous-entend l'existence d'alternatives distinctes, qu'elles soient induites par l'environnement ou par les gènes (WEST-EBERHARD 1989). Mais pour certains auteurs (STEARNS 1989), le polymorphisme impose une différence génétique. Dans le même ordre d'idées, alors que certains auteurs réservent le terme «norme de réaction» pour les cas de plasticité continue (STEARNS 1989), d'autres l'emploient, que la plasticité soit continue ou non (SCHLICHTING & PIGLIUCCI 1998).

Les exemples de variation phénotypique sont nombreux. Ils regroupent les polymorphismes trophiques (SMITH & SKULASON 1996), que ce soit chez les poissons (MEYER 1990), les amphibiens (MARET & COLLINS 1997) et les oiseaux (SMITH 1991) ; les castes (HARVELL 1994), le dimorphisme des ailes (ROFF 1986) et le polymorphisme cryptique saisonnier (ROSKAM & BRAKEFIELD 1999) chez les insectes ; le dimorphisme des coquilles chez les balanes (LIVELY 1986) ; les spécialisations polymorphiques chez les cnidaires coloniaux (HARVELL 1994) ; la production d'épines chez les rotifères (GILBERT &

STEMBERGER 1984) ; la forme de la crête des daphnies (GRANT & BAYLY 1981) et la pédomorphose facultative chez les amphibiens urodèles (WHITEMAN 1994). Les variations peuvent aussi être d'ordre comportemental. Il en est ainsi des stratégies reproductrices alternatives chez les poissons, amphibiens, oiseaux et mammifères (CONVEY 1989, GROSS 1996, HALLIDAY & TEJEDO 1996, HENSON & WARNER 1997, STOCKLEY *et al.* 1996) ; de la date de métamorphose des têtards d'anoures (NEWMAN 1992, DENVER 1997a, MORAND *et al.* 1997, LAURILA & KUJASALO 1999) et des migrations de reproduction (SEMLITSCH *et al.* 1993).

L'adoption d'un phénotype particulier n'est pas nécessairement définitive. En effet, un tel phénomène peut être réversible, principalement au niveau comportemental (où il peut l'être de nombreuses fois) (GROSS 1996, VERRELL 1989b), mais aussi au niveau morphologique. Ainsi, certains urodèles peuvent passer d'une tactique «typique» qui ne consomme pas de conspécifiques à une tactique cannibale (MARET & COLLINS 1994), ou d'une tactique pédomorphe, c'est-à-dire à reproduction dans un *habitus* larvaire, à métamorphe, c'est-à-dire métamorphosée (DUMÉRIL 1867, SEMLITSCH 1987) et des poissons d'un système de dents pharyngiennes papilliformes, à dents molariformes (MEYER 1990).

Bon nombre d'exemples de plasticité phénotypique peuvent être considérés comme adaptatifs : ils permettent à l'animal de faire face aux variations de son environnement. L'hétérogénéité environnementale favorise ainsi le maintien de la plasticité phénotypique (KAPLAN & COOPER 1984, SEMLITSCH 1987, WEST-EBERHARD 1989, KAPLAN 1992, SCHLICHTING & PIGLIUCCI 1995). Ainsi, des rotifères (GILBERT 1966, GILBERT & STEMBERGER 1984), des daphnies (GRANT & BAYLY 1981, KRUEGER & DODSON 1981) et des carpes (BRÖNMARK & MINER 1992) peuvent développer des structures de défense dans un milieu contenant des prédateurs. Des larves de salamandre peuvent opter pour une tactique cannibale lorsqu'elles sont mises en présence de conspécifiques (LOEB *et al.* 1994) et ce, particulièrement lorsque la compétition pour les ressources est intense (MARET & COLLINS 1997). Les larves d'urodèles peuvent aussi se métamorphoser plus rapidement en cas de facteurs de stress tels la haute densité et l'assèchement (SEMLITSCH 1987). Certains cichlidés, quant à eux, peuvent, selon l'abondance de certaines proies, développer des dents pharyngiennes molariformes et un comportement benthique (MEYER 1990). L'occupation de niches libres de compétition interspécifique est aussi un argument en faveur de l'existence de formes spécialisées (SKULASON & SMITH 1995).

La plasticité de la forme de la coquille des balanes est aussi adaptative en liaison à la prédation. Néanmoins cette plasticité a un prix : l'énergie allouée pour la coquille est corrélée avec une diminution du taux de croissance et de la reproduction (LIVELY 1986). Le même type de coût a été constaté chez des bryozoaires broutés par des nudibranches (YOSHIOKA 1982, HARVELL 1986). Chez les carpes, la forme induite par les prédateurs diminue les capacités nataires (BRÖNMARK & MINER 1992).

Il pourrait aussi être avantageux de produire, par le seul jeu du hasard,

différents phénotypes, certains adaptés et d'autres pas. Ce processus dénommé «*coin-flipping*» («lancement de pièce») (KAPLAN & COOPER 1984) ou «*bet-hedging*» («pari sur la répartition des risques») (MENU & DEBOUZIE 1993, HOPPER 1999) assurerait la pérennité des espèces capables de plasticité dans des environnements imprévisibles.

Signalons néanmoins que toutes les variations phénotypiques ne sont pas adaptatives. En effet, le développement des organismes est contraint par les matériaux ou les facteurs extérieurs qui leur sont nécessaires. En cas de carence, la réponse des organismes sera modifiée. Il y aura plasticité phénotypique, mais celle-ci sera dès lors non adaptative (STEARNS 1989). La plasticité phénotypique peut aussi être «maladaptative» dans une population. En effet, elle peut être provoquée par un flux de gènes provenant d'une population occupant un environnement différent dans lequel elle est adaptative (STEARNS & SAGE 1980).

L'estimation du succès des différents phénotypes s'est faite de manière quantitative et ce, principalement en regard du comportement reproducteur avec la théorie du jeu et ses concepts associés telle la stratégie évolutivement stable (MAYNARD-SMITH 1982). Dans ce cas, les alternatives représentent souvent différentes solutions pour obtenir un partenaire reproducteur (HENSON & WARNER 1997). Selon la classification de GROSS (1996), la diversité phénotypique peut être sous le contrôle de trois stratégies différentes : alternative, mixte et conditionnelle. La première implique un polymorphisme génétique tandis que les deux autres sous-entendent un monomorphisme génétique. La stratégie mixte mène à des tactiques de succès égales dues à une sélection dépendante de la fréquence, contrairement à la stratégie conditionnelle, qui dépend de la condition d'un individu (GROSS 1996). Dans un sens plus large, conditionnel peut aussi référer à une dépendance de conditions environnementales (WEST-EBERHARD 1989). KAPLAN & COOPER (1984) décrivent également les stratégies mixtes en référence au processus stochastique de production des phénotypes, dit du «lancement de pièce» (*coin-flipping*). Un tel processus peut alors être biaisé et ainsi amener à des fréquences phénotypiques différentes. Mais, au contraire du concept de stratégie mixte développé par MAYNARD-SMITH (1982) et GROSS (1996), seuls certains phénotypes seront adaptés.

Les polymorphismes peuvent être sous le contrôle d'allèles de différente dominance (CORDERO 1990). Il ne s'agit donc pas de plasticité phénotypique au sens strict car celle-ci implique une réponse directe à l'environnement (SCHLICHTING 1986). Plasticité phénotypique et variabilité génétique ne sont toutefois pas nécessairement exclusives (HAZEL *et al.* 1987, HINDAR & JONSSON 1993). La plasticité phénotypique pourrait aussi évoluer indépendamment de la valeur moyenne du trait (SCHEINER & LIMAN 1991). Cependant, ce serait une vue plus vraisemblable des gènes de plasticité qu'ils soient des gènes modificateurs avec des effets dépendant de l'environnement (VIA 1993). D'une manière générale, deux types de contrôle génétique peuvent ainsi agir : la sensibilité allélique et la plasticité régulatoire. Dans la sensibilité allélique, l'expression de gènes est altérée par des conditions extérieures. Par contre, dans la plasticité

régulateur, des gènes détectent des changements dans les conditions extérieures et altèrent alors l'expression d'autres gènes (SCHLICHTING & PIGLIUCCI 1995). Chez les amphibiens, la tendance de larves à devenir pédomorphes (SEMLITSCH *et al.* 1990) et la vitesse de développement des têtards de grenouilles (BERVEN *et al.* 1979) sont des traits pour lesquels de la variation génétique inter-populationnelle a été démontrée. La base génétique apparemment simple de certains polymorphismes suggère que de simples mutations ont permis de traverser des vallées dans le paysage adaptatif (SMITH 1993). Le partage des ressources spatiales, le comportement et les caractères morphologiques des différentes formes d'une espèce peuvent être responsables d'un flux de gènes réduit. Cet isolement suggère une divergence génétique et une fixation phénotypique qui pourraient, entre autres, expliquer l'évolution rapide de différents complexes d'espèces, tels les cichlidés, par spéciation sympatrique (WEST-EBERHARD 1989, MEYER 1990, BUSH 1994, SKULASON & SMITH 1995).

## 1.2. Hétérochronie

### 1.2.1. Historique

L'historique de l'hétérochronie a été présenté en détail dans les ouvrages de DE BEER (1930, 1940, 1951), GOULD (1977), MCKINNEY & MCNAMARA (1991) et MCNAMARA (1997). Ce premier paragraphe, présentant les premiers pas de la relation entre ontogénie et phylogénie, se réfère à ces précédents historiques. Au 19<sup>ème</sup> siècle, le concept de *récapitulation* était généralement considéré comme inévitable : durant leur développement, les formes de vie les plus «hautes» passaient par les stades adultes des formes de vie les plus basses, l'homme étant considéré au sommet de l'échelle de complexité. Ainsi, OKEN (1847) proposait une classification des animaux basée sur une addition linéaire d'organes durant le développement. Cette théorie eut ses opposants, tel VON BAER (1828), qui ne considérait pas les stades embryonnaires comme des stades adultes de formes inférieures. Les êtres vivants ne vont pas vers la perfection en se développant, mais d'un état généralisé à un état spécialisé. Ainsi, l'embryon d'un animal «plus élevé» ressemble en fait seulement à la forme embryonnaire d'un animal «plus bas». Deux principes étaient sous-jacents au principe de récapitulation : *l'addition terminale* (les changements évolutifs ont lieu par additions successives d'étapes à une ontogénie ancestrale inaltérée) et la *condensation* (la longueur de l'ontogénie ancestrale doit être raccourcie au cours de l'évolution de la lignée). En 1866, ERNST HAECKEL proposait la *loi biogénétique*, encore dénommée *théorie de la récapitulation*. Il considérait ainsi que l'ontogénie était la récapitulation courte et rapide de la phylogénie. Ainsi, selon lui la phylogénie serait la cause mécanique de l'ontogénie. Il dénommait la répétition d'étapes phylogénétiques passées dans les stades ontogénétiques des descendants, la *palingénèse*. Contrairement à VON BAER, HAECKEL voyait dans les stades jeunes des descendants les stades adultes de leur ancêtre. Haeckel admettait l'apparition de nouvelles caractéristiques non-

terminales dans la séquence ontogénétique, mais les considérait comme des exceptions, qu'il dénommait *caenogenèse*. Ces nouveaux stades imbriqués ne seraient alors qu'une condition inévitable imposée par le mode de vie juvénile du descendant. HAECKEL introduisait également le terme *hétérochronie* qu'il définissait comme le déplacement dans le temps d'organes particuliers vis-à-vis d'autres organes. Selon COPE (1874), en plus de l'addition terminale, il y a *accélération* (cas général) et *ralentissement* (exceptions). Lors de l'accélération, les stades de croissance ancestraux sont répétés à des intervalles de plus en plus courts, tandis que lors du ralentissement, c'est l'inverse.

GARSTANG (1922) considérait qu'en fait l'ontogénie créait la phylogénie et non l'inverse. La *pédomorbose* est ainsi la rétention d'une morphologie juvénile par des adultes. Mais le même fait avait été développé sous le terme *néoténie* par KOLLMAN (1884a,b) en considération de la rétention de caractères juvéniles chez l'axolotl. En 1887, GIARD proposait le terme *progenèse* pour indiquer le processus par lequel le jeu de la maturation sexuelle était précoce, relativement à l'ancêtre. DE BEER, tout d'abord dans son ouvrage «*Embryology and evolution*» publié en 1930, puis dans «*Embryos and ancestors*» publié en 1940 et révisé en 1951, tentait d'établir que l'embryologie était une force puissante dans la théorie évolutive. Son approche de l'hétérochronie était relativement compliquée : il la divisait en 8 catégories (en fait neuf, car il en subdivise une en deux : néoténie et pédogenèse), dont la *pédogenèse*, la *néoténie*, l'*hypermorphose* et l'*accélération*. Les autres processus décrits sont en fait des apparitions de nouvelles structures (*caenogenèse*, *déviations*, *variation adulte*). Il nommait aussi *réduction* et *retardation*, la réduction vestigiale de caractères. Il regroupe les processus de pédogenèse et néoténie sous le terme de *pédomorbose* (introduction de caractères juvéniles chez les adultes) et les processus d'hypermorphose et d'accélération sous le terme de *gérontomorbose* (modification de caractères déjà présents chez les adultes). Les deux premiers donneraient de l'anti-récapitulation tandis que les deux derniers donneraient de la récapitulation. Sa division de la pédogenèse et de la néoténie reste cependant un peu floue. Ainsi, alors qu'il utilise "correctement" les deux termes pour montrer des choses différentes (maturité précoce dans le cas de la pédogenèse, ralentissement du développement du soma dans la néoténie), il les classe aussi en un même processus et emploie le terme de néoténie comme synonyme de pédomorbose, englobant donc la néoténie et la pédogenèse. L'aspect macro-évolutif de la pédomorbose apparaît clairement dans un recueil de poèmes écrits par GARSTANG, mais publié après son décès en 1949 sous le titre «*Larval forms and other zoological verses*» (1951). GARSTANG y présentait, cas par cas, tous les exemples qu'il estimait être des cas de pédomorbose entre des espèces ou groupes différents.

GOULD, en 1977, a relancé l'intérêt de la modification de l'ontogénie dans la phylogénie avec son ouvrage «*Ontogeny and phylogeny*». Il y présente de manière claire et conceptuelle l'intérêt évolutif de l'hétérochronie. Il suit les processus hétérochroniques stricts décrits par DE BEER mais renomme sa *pédogenèse*, *progenèse*, c'est-à-dire l'accélération des organes reproducteurs.

L'*accélération sensu stricto* était celle des caractères somatiques. La *néoténie* était alors associée à des caractères somatiques retardés et l'*hypermorphose* à un développement tardif des organes reproducteurs.

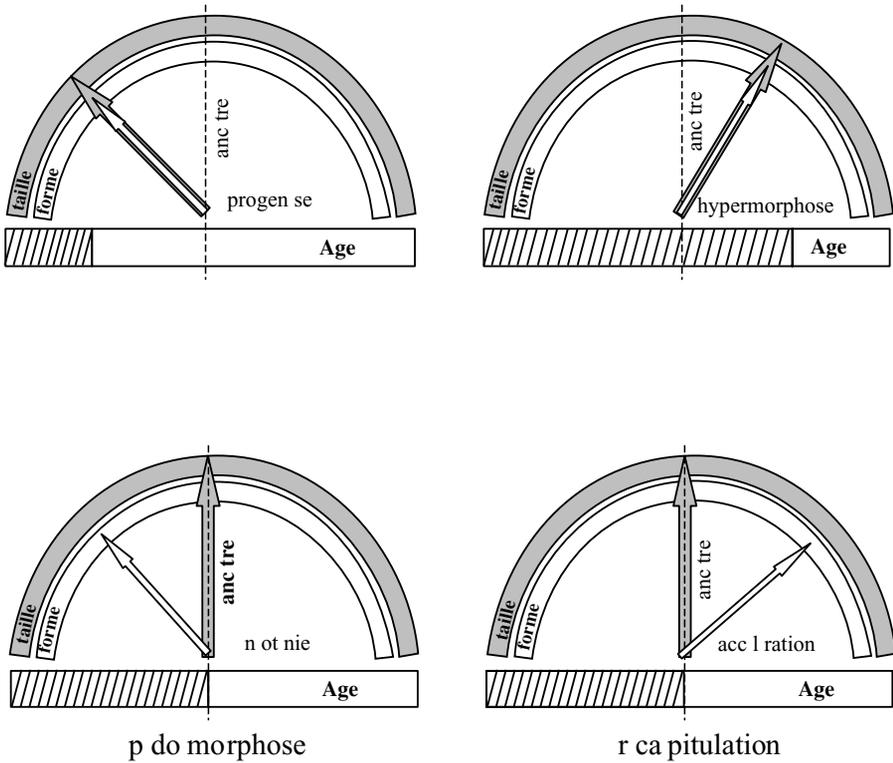
Une approche un peu plus complexe a été introduite par ALBERCH, GOULD, OSTER & WAKE en 1979 sur base des idées développées par GOULD (1977). Le développement entre l'ancêtre et le descendant peut être réduit (*pédomorphose*) ou augmenté (*péramorphose*), mais chacun de ces résultats peut être produit par trois processus. Dans le cas de la *pédomorphose*, la *néoténie*, le *post-déplacement* et la *progenèse*. Pour la *péramorphose*, l'*accélération*, le *pré-déplacement* et l'*hypermorphose* (cf. *infra* pour détails). Le terme *hypomorphose* (*de temps*) est introduit par SHEA (1983) à la place de *progenèse* pour lui donner la même terminaison que le processus opposé, l'*hypermorphose* (*de temps*).

C'est enfin à MCKINNEY et MCNAMARA que l'on doit les approches les plus récentes de l'importance de l'hétérochronie dans l'évolution et ce, dans divers ouvrages tels «*Heterochrony. The evolution of ontogeny*» (MCKINNEY & MCNAMARA 1991), «*Evolutionary change and heterochrony*» (édité par MCNAMARA en 1995) et «*Shapes of time. The evolution of growth and development*» (MCNAMARA 1997).

Une révision des processus hétérochroniques a été récemment menée par REILLY, WILLEY & MEINHARDT (1997). Ces auteurs considèrent qu'il est nécessaire de séparer les processus micro-évolutifs des processus macro-évolutifs. Ils distinguent ainsi les comparaisons intraspécifiques des comparaisons interspécifiques. La *pédomorphose* interspécifique devient ainsi de la *pédogenèse* intraspécifique et la *péramorphose*, de la *péragenèse*. Ils décrivent également, l'isomorphose, l'hétérochronie sans changement final de forme et nomment la néoténie d'ALBERCH *et al.* (1979), la *décélération*, tandis qu'ils utilisent le terme *hypomorphose* défini par SHEA (1983).

### 1.2.2. Les processus hétérochroniques

**Le modèle en horloge de GOULD (1977) : figure 1.** Il fait la distinction entre des changements de forme, de taille et d'âge. La référence utilisée pour les comparaisons est l'âge à la maturité sexuelle. La rétention d'une forme juvénile chez le descendant adulte est une *pédomorphose*. Celle-ci peut résulter d'une *progenèse* : le descendant s'arrête de croître à un âge plus jeune, et acquiert ainsi la maturité à la taille et forme sous-développée de l'ancêtre juvénile. Dans la *néoténie*, la *pédomorphose* a lieu en diminuant le changement de forme seulement (l'âge et la taille suivent le patron ancestral). L'*hypermorphose* est l'opposé de la *progenèse* en ce que la croissance s'arrête plus tard et que la taille et la forme vont au-delà de celle de l'ancêtre. L'*accélération* est l'opposé de la *néoténie* en ce que le changement de forme seulement va au-delà de la situation ancestrale. Aller au-delà de la situation ancestrale correspond à ce que GOULD appelle une *récapitulation*, mais un terme plus approprié est *péramorphose* (ALBERCH *et al.* 1979).



**Fig. 1.** Modèle en horloge des processus hétérochroniques (redessiné d'après GOULD 1977). Rétention de caractères juvéniles ancestraux chez le descendant adulte : pédormorphose (progénèse et néoténie) et développement de traits au-delà de la condition ancestrale : «récapitulation» = pérormorphose (hypermorphose et accélération). Le trait vertical pointillé représente la condition ancestrale ; le rectangle hachuré, la période juvénile et le rectangle blanc, la période adulte chez le descendant.

*Clock model for the types of heterochrony: paedomorphosis (progenesis and neoteny) and «recapitulation» = peramorphosis (hypermorphosis and acceleration). Broken vertical line: ancestral situation; hatched rectangle: juvenile phasis in the descendant; open rectangle: adult phasis in the descendant. Reprinted by permission of the publishers from *Ontogeny and Phylogeny* by Stephen J. Gould Cambridge, Mass.: The Belknap Press of Harvard University Press, copyright © 1997 by the President and fellows of Harvard College.*

**Le modèle d'ALBERCH, GOULD, OSTER & WAKE (1979) : figure 2.** Ce modèle considère trois paramètres :

1. L'arrêt du développement (*offset parameter*) désigne le moment où la croissance stoppe. Il réfère ainsi à la progenèse et à l'hypermorphose, lesquelles sous-entendent respectivement des perturbations négatives et positives de cette caractéristique. Un organisme ou un organe progénétique grandit durant un temps plus court de telle sorte que sa taille ou sa forme soit plus petite, et inversement, un organisme ou un organe hypermorphique grandit durant un temps plus long de telle sorte que sa taille ou sa forme soit plus grande.

2. Le taux de développement (*rate parameter*) désigne un taux (vitesse relative) de changement de forme, c'est-à-dire la néoténie (perturbation négative) et l'accélération (perturbation positive).

3. L'initiation du développement (*onset parameter*) : dans le pré-déplacement (perturbation négative), le processus (changement de taille et ou de forme) commence plus tôt ; et dans le post-déplacement, il débute plus tard.

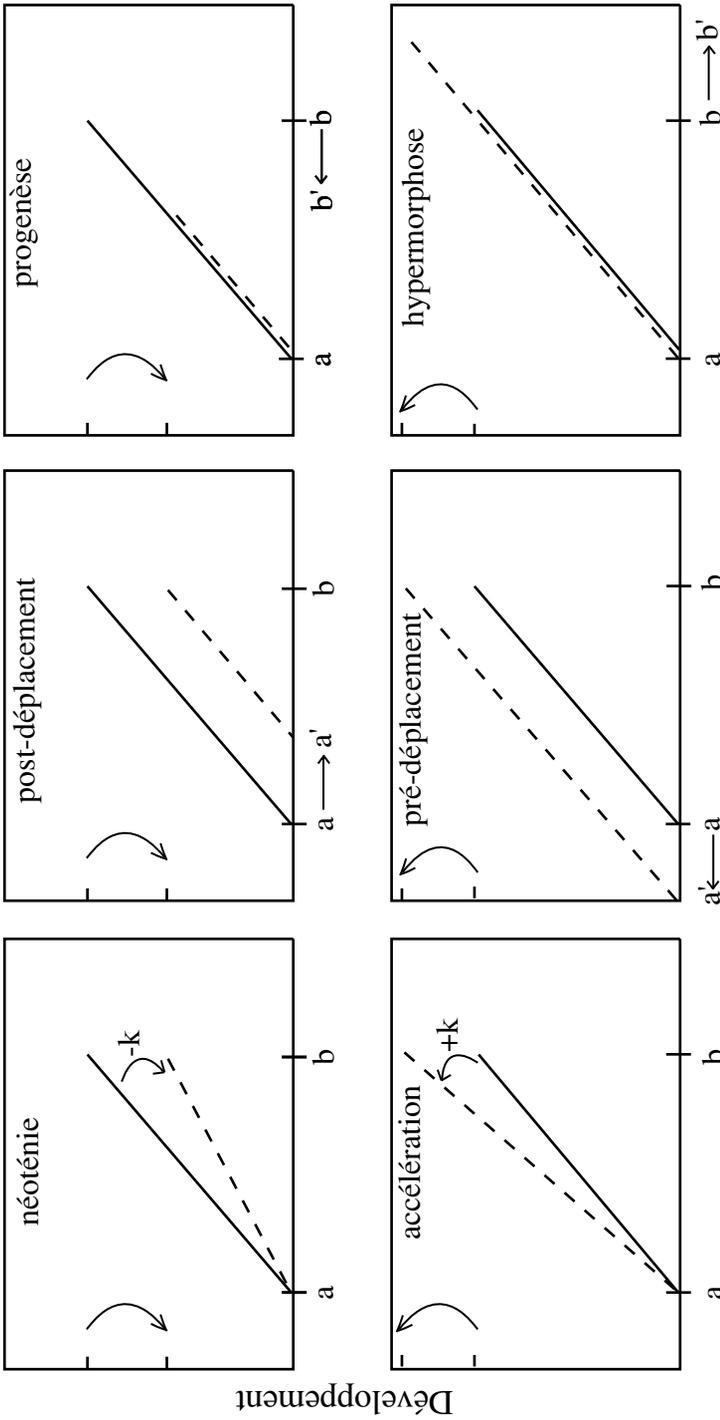
La pédomorphose est causée par une croissance plus faible (néoténie), une initiation tardive (post-déplacement) ou une fin précoce de la croissance (progenèse). La pérarmorphose est le patron opposé, avec les processus opposés : accélération, pré-déplacement et hypermorphose.

Hétérochronie et allométrie sont étroitement liées : l'hétérochronie aborde le changement d'un trait au cours du temps tandis que l'allométrie concerne le changement de ce trait vis-à-vis d'autres traits. Ainsi, l'allométrie compare les résultats hétérochroniques à d'autres : c'est le patron créé par les processus hétérochroniques.

Un problème fréquent dans la détermination des processus hétérochroniques tient en la polarité entre ancêtres et descendants. En paléontologie, les formes ancestrales peuvent être trouvées dans des couches plus anciennes (MCKINNEY & MCNAMARA 1991), mais pour de nombreux groupes, la rareté des fossiles rend difficile de telles comparaisons. Certains auteurs préconisent ainsi l'utilisation de reconstructions phylogénétiques, mettant en jeu des groupes extérieurs pour déterminer quels sont les caractères ancestraux (FINK 1982, 1988).

### 1.2.3. Un débordement de définitions

Comme il ressort déjà des précédentes sections, de nombreux termes sont venus au cours du temps étoffer la thématique de l'hétérochronie. Les auteurs plus récents ont suivi telle ou telle définition et ont aussi apporté des termes supplémentaires. Il en résulte un réseau de termes interdépendants des plus confus ; certains d'entre eux désignent des caractéristiques identiques tandis que d'autres, des caractéristiques différentes. Le **tableau 1** reprend les principales définitions employées, avec un regard particulier face aux travaux relatifs aux salamandres et aux tritons.



**Fig. 2.** Représentation linéaire des processus hétérochroniques (redessiné d'après ALBERCH *et al.* 1979) : pédomorphose (néoténie, post-déplacement, progénèse) et paramorphose (accélération, pré-déplacement, hypermorphose). La trajectoire ancestrale est représentée en trait plein tandis que la trajectoire du descendant est représentée en trait discontinu. *k*, taux de croissance ; *a-a'*, début du développement, *b-b'*, fin du développement ; acquisition de la maturité sexuelle.  
*Heterochronic processes* (redrawn by permission from *Paleobiology, Size and shape in ontogeny and phylogeny*, by ALBERCH *et al.* 1979): *paedomorphosis* (neoteny, post-displacement, progenesis) and *paramorphosis* (acceleration, pre-displacement and hypermorphosis). Thick line: ancestral pathway; broken line: descendant pathway. *k*, growth rate; *a-a'*, onset of growth; *b-b'*, offset of growth; onset of sexual maturity.

**Tableau 1.** Terminologie de la pédomorphose chez les urodèles.  
*Terminology of paedomorphosis in urodèles.*

Terme	Cat.	Définition	Auteurs	Commentaires	Util.
<b>Anechronie</b>	R	- changement dans la chronologie ou le taux de tous les événements développementaux entre un ancêtre et son descendant	Dubois 1985	- irréaliste, lui préférer le terme "hétérochronie"	-
<b>Décélération</b>	P	- plus bas taux de développement chez le descendant	Reilly <i>et al.</i> 1997	- bonne idée, mais équivaut au processus néoténique ; inutile donc	-
<b>Hétérochronie</b>	R	- changement dans la chronologie ou le taux d'événements développementaux entre un ancêtre et son descendant	McKinney & McNamara 1991	- terme adéquat	--
<b>Hypomorphose</b>	P	- fin de croissance et maturité précoce chez le descendant	Reilly <i>et al.</i> 1997, Ryan & Semlitsch 1998	- bonne idée, mais équivaut au processus progénétique ; inutile donc	-
<b>Néosystolie</b>	P	- pédomorphisme dû à une accélération du développement (l'opposé de la néoténie au sens large)	Dubois 1985	- équivaut à la progénèse lorsqu'il y a maturité sexuelle ; terme à éviter	-
	P	- pédomorphose produite par un retard du développement somatique du descendant	Bruce 1958, Gould 1977, Raff 1996		-
	P	- plus bas taux d'événements développementaux chez le descendant ; produit des traits pédomorphiques chez l'adulte	McKinney & McNamara 1991, Ryan & Semlitsch 1998	- définitions similaires pour un terme adéquat	-
<b>Néoténie</b>	P	- perturbation négative du taux de croissance produisant un descendant pédomorphique	Alberch <i>et al.</i> 1979		-
	R	- reproduction à l'état de larve	Kollman 1884a,b, Dodd & Dod 1976, Roček 1995	- définition acceptable, mais à éviter pour distinguer le résultat du processus	-
	R	- métamorphose facultative	Wilbur & Collins 1973	- définition incorrecte du terme	-
<b>Néoténie accidentelle (géographique)</b>	R	- la prolongation de l'état larvaire avec reproduction n'est pas la règle générale de l'espèce et ne se produit que localement	Hourdry & Beaumont 1985	- définition ambiguë : lui préférer le terme de pédomorphose facultative	-
<b>Néoténie complète</b>	R	- reproduction à l'état de larve	Kollman 1884a,b, Dodd & Dodd 1976,	- à éviter pour distinguer du processus	-
<b>Néoténie facultative</b>	R	- la métamorphose et la reproduction larvaire sont possibles au sein de la même espèce	Hourdry & Beaumont 1985	- définition ambiguë : lui préférer le terme de pédomorphose facultative	-
<b>Néoténie labile</b>	R	- la néoténie peut apparaître de façon importante dans une population, puis s'éteindre	Fuhn 1963	- définition acceptable, mais à éviter pour distinguer du processus	-
<b>Néoténie obligatoire</b>	R	- espèce ne se métamorphosant jamais	Dodd & Dodd 1976, Hourdry & Beaumont 1985	- définition acceptable, mais lui préférer le terme de pédomorphose obligatoire	-

Terme	Cat.	Définition	Auteurs	Commentaires	Uti.	
Néoténie partielle	R	- simple retard de métamorphose sans se multiplier	Kollman 1884a,b	- à éviter pour distinguer du processus opposé à Kollman, à rejeter ; de plus : à éviter pour distinguer du processus	-	
	R	- présence de certains organes juvéniles à l'état adulte	Dubois 1979	- définition confuse à rejeter ; de plus : à éviter pour distinguer du processus	-	
	R	- certains traits somatiques présentent une métamorphose alors que d'autres non	Hourdry & Beaumont 1985	- définition acceptable, mais à éviter pour distinguer du processus	-	
Néoténie sporadique	R	- individus isolés néoténiques au sein d'une population normale	Fuhn 1963	- opposé au terme proche de néoténie complète de Kollman, à rejeter	-	
Néoténie totale	R	- maintien d'un phénotype larvaire sans maturité sexuelle	Dubois 1979	- définition inégaliste à rejeter	-	
	R	- aucun trait somatique n'entreprend une métamorphose	Hourdry & Beaumont 1985	- correspond au terme de néoténie partielle de Kollman, à rejeter	-	
Néoténie temporaire	R	- retard de métamorphose sans atteinte de la maturité	Dubois 1979	- correspond simplement à la néoténie (complète) ; de plus : à éviter pour distinguer du processus	-	
Néoténie sens strict	P	- pédogenèse (= pédomorphisme avec maturité sexuelle) due à un retard de développement	Dubois 1985		-	
	P	- reproduction larvaire via un développement somatique retardé	Pierce & Smith 1979		-	
Néoténie sens large	P	- pédomorphisme dû à un retard du développement (il y a ou non maturité sexuelle)	Dubois 1985	- complice inutilement la nomenclature	-	
	R	- existence de caractères juvéniles chez le descendant adulte (=pédomorphisme avec maturité sexuelle du descendant)	Pierce & Smith 1979	- à éviter pour distinguer du processus	-	
Pédogenèse	R	- atteinte de la maturité sexuelle chez des animaux qui exhibent des caractères larvaires	Dubois 1985	- confusion avec le terme de "pédogenèse de de Beer" ; le terme "pédomorphose" est à préférer	-	
	R	- fixation génétique de caractères larvaires chez les adultes	Sprules 1974a		-	
	R	- rétention d'une morphologie larvaire à l'état adulte au niveau intraspécifique	Wilbur & Collins 1973		- outre une confusion avec d'autres définitions, séparer l'intra de l'interspécifique est tendancieux	-
	P	- Maturation précoce (accélération du développement sexuel) d'un organisme encore dans un stade morphologique juvénile	Reilly <i>et al.</i> 1997, Djorovic & Kalezac 2000 De Beer 1951, Bruce 1979, Pierce & Smith 1979		- équivalent au terme de "progenesc"	-

Tableau 1. Suite

Terme	Cat.	Définition	Auteurs	Commentaires	Utri.
<b>Pédogenèse obligatoire</b>	R	- permanence des caractères juvéniles chez le descendant adulte (métamorphose totale impossible)	Dubois 1979	- ces définitions dépendent du terme confus de pédogenèse et ne devraient donc pas être utilisés. Toutefois, les adjectifs : obligatoire, quasi-obligatoire, facultative et labile nous paraissent indiqués. Nous les employons associés au terme 'pédomorphose'	-
<b>Pédogenèse quasi obligatoire</b>	R	- presque permanence des caractères juvéniles chez le descendant adulte (métamorphose totale très rare)	Dubois 1979		-
<b>Pédogenèse facultative</b>	R	- Des individus se métamorphosent et d'autres deviennent matures à l'état larvaire	Dubois 1979		-
<b>Pédogenèse labile</b>	R	- une partie des animaux acquiert la maturité à l'état de larve mais se métamorphose par la suite	Dubois 1979		-
	R	- rétention de caractères juvéniles par les stades ontogénétiques plus tardifs des descendants	Gottd 1977		.
	R	- rétention de traits ancestraux subadultes chez le descendant adulte ; sous-développement	McKinney & McNamara 1991		.
	R	- développement somatique du descendant réduit en référence à la maturation des gonades	Raiff 1996	- définitions similaires pour un terme adéquat	-
<b>Pédomorphose</b>	R	- reproduction à l'état larvaire ; rétention d'une morphologie larvaire à l'état adulte	Harris 1987, Semlitsch & Wilbur 1989, Licht 1992, Whiteman 1994, Kalezic <i>et al.</i> 1996, Shafer & Voss 1996		..
	R	- rétention d'une morphologie larvaire à l'état adulte au niveau interspécifique	Reilly <i>et al.</i> 1997, Djorovic & Kalezic 2000	- outre une confusion avec la définition générale de la pédomorphose, séparer l'intra de l'interspécifique est tendancieux	-
	R	- adulte mature avec un phénotype de juvénile post-métamorphique	Roeck 1995	- terme correct dans un sens large, mais mène à des confusions dans le cas des modèles	-
<b>Pédomorphose facultative</b>	R	- les individus deviennent pédomorphiques ou se métamorphosent	Semlitsch & Wilbur 1989, Whiteman 1994, Krenz & Sever 1995, Shafer & Voss 1996	- terme adéquat	.
<b>Pédomorphose larvaire</b>	R	- désigne les cas de pédomorphose où le stade juvénile considéré est le stade larvaire	Ryan & Semlitsch 1998	- terme utile pour différencier les différents types de pédomorphose ; nous le sous-entendons dans cette thèse	-

Terme	Cat.	Définition	Auteurs	Commentaires	Uti.
<b>Pédomorphose obligatoire</b>	R	- permanence des caractères juvéniles chez le descendant adulte (métamorphose totale impossible)	Whiteman 1994, Krenz & Sever 1995, Shaffler & Voss 1996	- terme adéquat	+
<b>Pédomorphose permanente</b>	R	condition pédomorphique génétiquement fixée (métamorphose impossible)	Semlitsch & Wilbur 1989	- synonyme de pédomorphose obligatoire ; terme à éviter	-
<b>Pédomorphisme</b>	R	- existence de caractères juvéniles chez le descendant adulte ou non (supposé être une description d'anomalies dues à l'aneuchromie)	Dubois 1985, Andrienne & Dorc 1991	- acceptable mais nous préférons utiliser le terme "pédomorphose" et considérer le retard apparent de métamorphose comme une simple plasticité de la date de métamorphose	-
<b>Pédomorphisme total</b>	R	- pédomorphisme sans atteinte de la maturité sexuelle (uniquement des caractères juvéniles)	Dubois 1985	- entraîne une confusion supplémentaire avec les termes de néoténie totale et partielle dont le sens est inversé	-
<b>Pédomorphisme partiel</b>	R	- pédomorphisme avec atteinte de la maturité sexuelle (mixture de caractères adultes et juvéniles)	Dubois 1985		-
<b>Pédomorphocline</b>	T	- une séquence évolutive dans laquelle des morphologies adultes deviennent progressivement plus pédomorphiques	McNamara 1983, McKinney & McNamara 1991	- terme adéquat	+
<b>Post-déplacement</b>	P	- imitation tardive d'événements développementaux chez le descendant ; produit des traits pédomorphiques	Alberch <i>et al.</i> 1979, McKinney & McNamara 1991, Raff 1996 ; Ryan & Semlitsch 1998	- terme correct largement utilisé mais pouvant être associé à une néoténie ou le taux de développement varierait avec le temps	-
<b>Progenèse</b>	P	- reproduction sexuée avant l'atteinte du développement complet	Giard 1887		+
	P	- pédomorphose produite par une maturation sexuelle précoce d'un organisme encore dans un stade morphologiquement juvénile	Gould 1977	- définitions similaires pour un terme adéquat	+
	P	- accélération de la maturité sexuelle chez le descendant	Raff 1996		+
	P	- cessation précoce des événements développementaux chez le descendant ; produit des traits pédomorphiques	McKinney & McNamara 1991	- définitions acceptables mais plus restrictives	-
	P	- descendant pédomorphique produit par une diminution de la période de croissance	Alberch <i>et al.</i> 1979	(notion d'arrêt de croissance)	-

cat : catégories (R : résultat, P : processus, T : tendance), Uti. : terminologie utilisée dans cette étude ; + (oui), - (non). Auteurs : articles sélectionnés parmi les principaux auteurs

Dans cette thèse, nous employons le terme *pédomorphose* pour tout phénomène où le développement est tronqué et où des caractères juvéniles se retrouvent chez l'adulte. Nous préférons ce terme à celui pourtant plus ancien de néoténie (KOLLMAN 1884a,b) pour éviter toute confusion car la néoténie représente aussi un des processus menant à la pédomorphose (GOULD 1977). En regard de notre sujet d'étude, les tritons, nous nous référons à la transformation de la larve. Elle peut être normale avec obturation des fentes branchiales durant la métamorphose ou tronquée avec conservation des fentes branchiales à l'état adulte (pédomorphose larvaire : RYAN & SEMLITSCH 1998). Les individus montrant ce type de développement tronqué sont alors dits pédomorphiques. Ce sont des pédomorphes, ce qui les oppose ainsi aux métamorphes, les adultes métamorphosés (SEMLITSCH & WILBUR 1989, WHITEMAN 1994). Les processus menant à ce résultat phénotypique sont principalement de deux types, suivant que la maturation est accélérée (progenèse *sensu lato*) ou inchangée (néoténie) (GOULD 1977, ALBERCH *et al.* 1979). Lorsque la condition pédomorphique est fixée, elle est alors dite obligatoire, tandis qu'elle est dite facultative lorsque les deux traits d'histoire de vie (la pédomorphose et la métamorphose) sont maintenus. Les larves ne se métamorphosant que tardivement ou grandissant en tant que larve à des tailles supérieures à celle où se produit normalement la métamorphose, sont alors décrites comme des juvéniles branchiés. Ces individus peuvent aussi être appelés larves hivernantes.

#### 1.2.4. Hétérochronie et évolution

L'hétérochronie concerne des changements de parcours ontogénétique se produisant sur une échelle temporelle entre ancêtres et descendants. Des modifications hétérochroniques peuvent mener à des différences subtiles mais aussi à des organismes radicalement différents sans nécessiter pour autant de forts remaniements génétiques (WEST-EBERHARD 1986, MCKINNEY & MCNAMARA 1991). Les changements seront d'autant plus importants que l'hétérochronie agit globalement sur l'organisme, qu'ils ont lieu précocement au cours du développement et que les différences de chronologie ou de taux de développement entre ancêtres et descendants sont importantes. Les sauts évolutifs seront particulièrement marqués en réponse à des changements rapides et prononcés de l'environnement. Lorsque les environnements se modifient faiblement, l'évolution peut être plus graduelle. On peut ainsi observer des clines pédomorphiques (les morphologies adultes deviennent de plus en plus pédomorphiques – juvéniles – dans une séquence évolutive) ou péramorphiques (les morphologies adultes deviennent de plus en plus péramorphiques – sur-développées – dans une séquence évolutive). Les hétérochronies de développement sont aussi attendues chez des organismes faiblement canalisés, c'est-à-dire libérés d'une contrainte de développement trop stricte. Lorsqu'ils sont possibles, les changements peuvent ainsi être rapides. Les espèces à cycle de vie complexe, tels les arthropodes, échinodermes ou amphibiens, sont particulièrement prédisposées à montrer des changements radicaux car la maturité acquise par leur stade larvaire ou juvénile peut mener à une forme adulte radicalement différente. L'évolution des espèces par hétérochronie ne s'est pas faite en suivant un chemin

unique dans chacune d'elles. En effet, en considérant tous les éléments d'un organisme, on peut constater des hétérochronies dissociées révélant une évolution en mosaïque. Ainsi, certains éléments peuvent être surdéveloppés (péramorphose), tandis que d'autres peuvent être sous-développés (pédomorphose) chez le même descendant (MCKINNEY & MCNAMARA 1991).

Les exemples d'hétérochronie intra- et interspécifique ont été rapportés pour de nombreuses structures dans la plupart des groupes actuels et éteints. On peut ainsi citer la structure du crâne et la rétention pédomorphique des fentes branchiales des amphibiens branchiosaures (SCHOCH 1995) et de nombreux urodèles actuels (WHITEMAN 1994), la perte de phalanges chez les urodèles menant à des polydactylies variées (ALBERCH & BLANCO 1996), l'apparition précoce des membres chez les anoures à développement direct (ELINSON 1990), la forme des membres chez les anoures (EMERSON 1986, 1987), la pédomorphose du crâne des anoures miniatures (TRUEB & ALBERCH 1985), la structure des dents qui se serait modifiée par initiation précoce de la différenciation des améloblastes chez les vertébrés (SMITH 1995), la pédomorphose de la forme de la queue des dipneustes (BEMIS 1984), la forme de la tête des cichlidés (MEYER 1987), la structure des valves d'ostracodes (OLEMPKA 1989), la forme des rongeurs géomyoïdes (HAFNER & HAFNER 1988), les castes chez les insectes sociaux (HARVELL 1994), la choriogenèse chez les lépidoptères (REGIER & VLAHOS 1988), la structure de la coquille des rudistes (SIMONPIÉTRI & PHILIP 2000) et des ammonites (SWAN 1988) ou encore la complexification péramorphique des plaques phylloïdales (MCNAMARA 1985) et le passage des larves prédatrices à non prédatrices (STHRATHMANN *et al.* 1992) chez les échinoïdes. Parallèlement à la comparaison de trajectoires ontogénétiques, les exemples d'hétérochronies ont aussi été appliqués aux trajectoires astogénétiques chez les bryozoaires (ANSTEY 1987, PACHUT *et al.* 1991).

Tout comme l'hétérochronie a été proposée pour expliquer des transitions d'espèces à espèces, elle l'a aussi été pour les exemples de macro-évolution menant à des groupes plus larges, tels des tyrannosaures depuis leurs ancêtres maniraptors par le surdéveloppement du crâne et des membres postérieurs joints à la réduction des membres antérieurs (LONG & MCNAMARA 1995), des ratites et carinates depuis leurs ancêtres ailés par pédomorphose de la ceinture pectorale (LIVEZEY 1992, 1995) et des hydroïdes sessiles pédomorphiques depuis leurs ancêtres pélagiques (CUNNINGHAM & BUSS 1993). Même des changements de phylum sont supposés s'être produits par hétérochronie (MCKINNEY & MCNAMARA 1991), telle l'apparition des vertébrés depuis des larves de tuniciers devenues adultes par pédomorphose (GARSTANG 1929), des amphibiens depuis des ostéolépiformes par pédomorphose crânienne et péramorphose des membres (LONG 1990), des oiseaux depuis des dinosaures théropodes (LONG & MCNAMARA 1995) ou encore des acanthocéphales depuis des priapulides progénétiques (CONWAY MORRIS & CROMPTON 1982). Les analyses génétiques amèneront certainement des éclaircissements sur ces relations.

Une voie de validation de ces hétérochronies est de rendre compte de leur caractère adaptatif (GOULD 1977, MCKINNEY & MCNAMARA 1991),

quoique certains auteurs considèrent que l'évolution par hétérochronie puisse se produire sans action de la sélection (EMERSON 1986). Parmi les adéquations de nouvelles structures, la signification adaptative de celles liées au système de prise de nourriture sont parmi les plus faciles à montrer. Les pinsons de Darwin présentent différentes allométries de croissance de leur bec, leur conférant des avantages en terme d'utilisation des ressources. Les altérations de leurs parcours ontogénétiques ont produit au cours du temps de nouveaux morphotypes capables d'occuper des pics adaptatifs (MCKINNEY & MCNAMARA 1991), quoique l'hétérochronie ne soit pas toujours évoquée pour rendre compte de ces spécialisations (GRANT 1986). Le rôle de l'hétérochronie a aussi été crucial dans l'occupation de nouvelles niches alimentaires des échinoïdes avec comme exemple particulièrement prononcé, la perte pédomorphique de la lanterne d'Aristote (MCKINNEY & MCNAMARA 1991). Alors que cet appareil est utilisé par les échinoïdes réguliers pour râper des algues, sa réduction chez nombre d'espèces d'échinoïdes irréguliers offre la possibilité de nouvelles stratégies alimentaires. En addition aux adaptations conférant des avantages dans l'utilisation des ressources trophiques, l'hétérochronie peut aussi mener à des formes adaptées à de nouveaux environnements. On constate aussi une tendance pédomorphique chez différentes espèces de brachiopodes rhynchonellides qui aboutit à une augmentation de la taille du pied et une réduction de la taille du lophophore, deux adaptations favorisant la survie sous des régimes hautement hydrodynamiques et ainsi l'occupation de nouveaux habitats, les formes ancestrales se rencontrant dans des zones plus profondes et calmes (MCNAMARA 1983). Des transitions d'habitats sont aussi rencontrées dans d'autres groupes. Il en est ainsi des bivalves chez lesquels une rétention pédomorphique du byssus permet une vie épifaunale (STANLEY 1972). Les ostracodes montrent aussi des variations hétérochroniques liées aux régimes océaniques (zones stables ou fortement variables par *up-wellings* ou sédimentation active) (BERTHOLON 1997). L'évitement des prédateurs semble aussi avoir favorisé des modifications hétérochroniques menant à des morphologies permettant un enfouissement chez les trilobites ou un camouflage chez les ammonoïdes (MCKINNEY & MCNAMARA 1991). Les changements hétérochroniques peuvent aussi être induits par sélection pour des stratégies d'histoire de vie. La progénèse a ainsi été liée à des stratégies plutôt de type r (reproduction précoce, petite taille,...) tandis que la néoténie le serait à des stratégies plutôt de type K (reproduction tardive, grande taille,...) (GOULD 1977).

## 1.3. Pédomorphose chez les urodèles

### 1.3.1. Etendue de la pédomorphose

La pédomorphose à laquelle nous ferons référence dans ce paragraphe et le reste de la thèse concerne la rétention d'une morphologie larvaire chez l'adulte reproducteur, en l'occurrence de triton ou de salamandre (GOULD 1977). Le trait juvénile que nous considérons comme primordial chez un adulte pédomorphe est la présence de fentes branchiales.

Chez les urodèles, la pédomorphose est loin d'être un phénomène exceptionnel. Elle se rencontre en effet chez plus d'une cinquantaine d'espèces, soit plus de 10% des espèces recensées (environ 450 espèces selon les relevés de FRANK & RAMUS 1995 et DUELLMAN 1999), sans compter que la majeure partie des espèces ne pourrait être pédomorphique. En effet, elles ne passent pas toutes par une phase de vie larvaire aquatique. Les espèces appartenant aux amphiumidés, protéidés et sirénidés sont toutes pédomorphiques obligatoires. Dans les autres familles (ambystomatidés, cryptobranchidés, dicamptodontidés, hynobiidés, plethodontidés, salamandridés), les genres ou les espèces peuvent montrer différents traits d'histoire de vie : uniquement métamorphique, uniquement pédomorphique ou facultative, exprimant l'un ou l'autre trait selon les populations ou les individus. Chez certaines espèces, la pédomorphose est qualifiée de «presque obligatoire» en ce sens que la métamorphose reste possible, mais exceptionnelle dans la nature. Il en est ainsi du célèbre axolotl (*Ambystoma mexicanum*) du lac Xochimilco du Mexique (**Tableau 2**).

Des fossiles d'urodèles pédomorphes ont également été découverts. Ainsi, en Europe, il existait déjà au Tertiaire des Salamandridés pédomorphes tel *Brachycormus noachicus* (triton proche du genre *Triturus*) (ROCEK 1995, 1996a). D'autres espèces d'amphibiens pédomorphes fossiles ont aussi été identifiées dans des couches plus anciennes (MILNER 1982).



**Fig. 3.** Protée anguillard *Proteus anguinus* (Pivski Rokav, Slovénie, août 1995), un pédomorphe obligatoire.

**Tableau 2** : Occurrence taxonomique de la pédomorphose chez les urodèles.

Statut : F : pédomorphose facultative, O : pédomorphose obligatoire, ~O : pédomorphose presque obligatoire (la métamorphose est exceptionnelle ou doit être provoquée artificiellement ; il est possible que certains *Eurycea* catalogués comme obligatoires soient, en fait, des presque obligatoires).

*Taxonomic occurrence of pedomorphosis in living urodeles.*

Taxon	Répartition	Statut	Références
<b>Ambystomatidae</b>			
<i>Ambystoma altamirani</i>	Vallée de Mexico (Mexique)	F	6
<i>Ambystoma amblycephalum</i>	Michoacan (Mexique)	F	6-29
<i>Ambystoma andersoni</i>	Michoacan (Mexique)	~O	6-29
<i>Ambystoma dumerilii</i>	Michoacan (Mexique)	~O	4-6-29
<i>Ambystoma gracile</i>	Ouest de l'Amérique du Nord	F	17-25-27
<i>Ambystoma lemaensis</i>	Mexico (Mexique)	F	6-29
<i>Ambystoma mexicanum</i>	Distrito Federal (Mexique)	~O	6-29
<i>Ambystoma ordinarium</i>	Michoacan (Mexique)	F	6-29
<i>Ambystoma queretarensis</i>	Mexique	~O	6
<i>Ambystoma rosaceum</i>	Chihuahua (Mexique)	F	6-29
<i>Ambystoma subsalsum</i>	Puebla (Mexique)	F	6
<i>Ambystoma talpoideum</i>	Sud-Est de l'Amérique du Nord	F	24-27-28
<i>Ambystoma taylori</i>	Puebla (Mexique)	~O	6-29
<i>Ambystoma tigrinum</i>	USA, Canada et Mexique	F	12-13-27
<i>Ambystoma velasci</i>	District Fédéral (Mexique)	F	6-29
<b>Amphiumidae</b>			
<i>Amphiuma means</i>	Sud-Est des USA	O	27
<i>Amphiuma pholeter</i>	Sud-Est des USA	O	27
<i>Amphiuma trydactylum</i>	Sud des USA	O	27
<b>Cryptobranchidae</b>			
<i>Cryptobranchus alleganiensis</i>	Moitié-Est de l'Amérique du Nord	O	27
<b>Dicamptodontidae</b>			
<i>Dicamptodon atteri</i>	Idaho et Montana (USA)	F	27
<i>Dicamptodon copei</i>	Washington et Oregon (USA)	~O	27
<i>Dicamptodon ensatus</i>	Californie (USA)	F	27
<i>Dicamptodon tenebrosus</i>	Ouest de l'Amérique du Nord	F	27
<b>Hynobiidae</b>			
<i>Hynobius retardatus</i>	Japon	F	22
<b>Plethodontidae</b>			
<i>Eurycea chisholmensis</i>	Texas (USA)	O	10
<i>Eurycea latitans</i>	Texas (USA)	O	10
<i>Eurycea nana</i>	Texas (USA)	O	11-27
<i>Eurycea naufragia</i>	Texas (USA)	O	10
<i>Eurycea neotenes</i>	Texas (USA)	~O	8-11-23-27
<i>Eurycea pterophila</i>	Texas (USA)	O	10
<i>Eurycea rathbuni</i>	Texas (USA)	O	11-27
<i>Eurycea sosorum</i>	Texas (USA)	O	27
<i>Eurycea tonkawae</i>	Texas (USA)	O	10
<i>Eurycea tridentifera</i>	Texas (USA)	O	11-27
<i>Eurycea troglodytes</i>	Texas (USA)	O	10
<i>Eurycea tynerensis</i>	Centre des USA	~O	23-27
<i>Gyrinophilus pallescens</i>	Tennessee, Géorgie, Alabama (USA)	~O	5-9-27
<i>Gyrinophilus porphyriticus</i>	Est de l'Amérique du Nord	F	9-27
<i>Haideotriton wallacei</i>	Géorgie et Floride (USA)	O	27

Taxon	Répartition	Statut	Références
<b>Protocidac</b>			
<i>Necturus alabamensis</i>	Sud-est des USA	O	27
<i>Necturus beyeri</i>	Sud des USA	O	27
<i>Necturus lewisi</i>	Caroline du Nord (USA)	O	27
<i>Necturus maculosus</i>	Moitié-Est des USA	O	27
<i>Necturus punctatus</i>	Est des USA	O	27
<i>Proteus anguinus</i>	Ex Yougoslavie et Nord Est de l'Italie	O	1-7-30
<b>Salamandridae</b>			
<i>Notophthalmus perstriatus</i>	Sud-Est des USA	F	27
<i>Notophthalmus viridescens</i>	Moitié-Est des USA	F	3-27
<i>Taricha granulosa</i>	Ouest de l'Amérique du Nord	F	27
<i>Triturus alpestris</i>	Europe	F	2-16-20-31
<i>Triturus carnifex</i>	Italie et ex-Yougoslavie	F	20-21-31
<i>Triturus cristatus</i>	Europe	F	15-20-31
<i>Triturus helveticus</i>	Ouest de l'Europe	F	19-20-31-32
<i>Triturus vulgaris</i>	Europe - Asie	F	14-15-16-18-20-26-31
<b>Sirenidac</b>			
<i>Pseudobranchius axanthus</i>	Floride (USA)	O	27
<i>Pseudobranchius striatus</i>	Sud-Est des USA	O	27
<i>Siren intermedia</i>	Moitié-Est des USA et Nord-Est Mexique	O	27
<i>Siren lacertina</i>	Est des USA	O	27

**Références :** <sup>1</sup> ABRAMI 1966, <sup>2</sup> ANDREONE & DORE 1991, <sup>3</sup> BRANDON & BREMER 1966, <sup>4</sup> BRANDON 1976, <sup>5</sup> BRANDON *et al.* 1986, <sup>6</sup> BRANDON 1989, <sup>7</sup> BRIEGLER 1962, <sup>8</sup> BRUCE 1976, <sup>9</sup> BRUCE 1979, <sup>10</sup> CHIPPINDALE *et al.* 2000, <sup>11</sup> CLERGUE-CASEAU 1974, <sup>12</sup> COLLINS 1981, <sup>13</sup> COLLINS *et al.* 1993, <sup>14</sup> DELY 1967, <sup>15</sup> DOLMEN 1978, <sup>16</sup> DZUKIC *et al.* 1990, <sup>17</sup> EAGLESON 1976, <sup>18</sup> FUHN 1963, <sup>19</sup> GABRION *et al.* 1977, <sup>20</sup> GASC *et al.* 1997, <sup>21</sup> KALEZIC *et al.* 1994, <sup>22</sup> KANKI & WAKAHARA 1999, <sup>23</sup> KEZER 1952, <sup>24</sup> KRENZ & SEVER 1995, <sup>25</sup> LICHT 1992, <sup>26</sup> LITVINCHUK *et al.* 1996, <sup>27</sup> PETRANKA 1998, <sup>28</sup> SEMLITSCH *et al.* 1990, <sup>29</sup> SHAFFER & VOSS 1996, <sup>30</sup> SKET & ARNTZEN 1994, <sup>31</sup> THORN 1968, <sup>32</sup> VAN GELDER 1973.

### 1.3.2. Facteurs abiotiques et biotiques influençant la réponse pédomorphique

La pédomorphose est un trait d'histoire de vie extrêmement complexe dont l'apparition et le maintien dans telle ou telle proportion vis-à-vis de la métamorphose peuvent dépendre de nombreux facteurs, tant abiotiques que biotiques, chaque espèce, et même chaque population d'une même espèce ne réagissant pas de la même manière aux mêmes circonstances. L'influence de certains facteurs a été démontrée de façon expérimentale. Elle a aussi été déduite à partir d'observations directes sur le terrain.

**Effet de la densité.** SEMLITSCH (1987) a mis en élevage des larves d'*Ambystoma talpoideum* dans des bacs expérimentaux, à différentes densités depuis leur éclosion. Il a ainsi pu montrer que de basses densités étaient associées à un plus grand nombre de larves devenant pédomorphes (réponse pédomorphique plus importante), du moins lorsque le milieu était permanent. La même tendance a été montrée par HARRIS (1987) chez un salamandridé, *Notophthalmus viridescens*. Cette situation semble donc pouvoir être généralisée.

Ainsi, en situation de basse densité, les larves ont un plus haut taux de croissance, lequel est vraisemblablement dû à une moindre compétition pour les ressources et un nombre d'interactions agressives réduit. Les larves ont ainsi davantage tendance à rester dans le milieu aquatique en tant que larve mature.

**Effet d'un prédateur.** La présence de poissons, en condition expérimentale, diminue la réponse pédomorphique d'*Ambystoma talpoideum* (proportion de larves devenant pédomorphes) mais augmente le nombre d'immatures. Quoiqu'une métamorphose permettrait d'éviter tout risque de prédation, les bénéfices d'une maximalisation de la croissance en condition aquatique pourraient favoriser les individus ne se métamorphosant pas (JACKSON & SEMLITSCH 1993).

**Effet de la nourriture.** Quelle que soit la densité de nourriture, la réponse pédomorphique reste identique chez *Ambystoma gracile* (LICHT 1992) et *Ambystoma talpoideum* (SEMLITSCH 1987). Néanmoins, VOSS (1995) constate une influence du taux de nourriture en déterminant la réponse pédomorphique de descendants de croisements en «retour» (*backcross*) hybride *A. tigrinum* x *A. mexicanum* avec *A. mexicanum* sous différents régimes environnementaux. Ses résultats montrent que les larves fortement nourries avaient plus tendance à devenir métamorphes, du moins lors des traitements où la température était élevée (aucun effet observé à basse température). En présence d'une nourriture abondante, davantage de larves devenaient aussi pédomorphiques dans des expériences menées par SPRULES (1974b) sur la même espèce que celle étudiée par LICHT (1992).

**Effet de l'assèchement.** Davantage de larves d'*Ambystoma talpoideum* deviennent pédomorphiques en milieu artificiel permanent qu'en condition d'assèchement simulé (SEMLITSCH & GIBBONS 1985, SEMLITSCH 1987, SEMLITSCH *et al.* 1990). Même, suite à une sélection artificielle pour la pédomorphose (élimination à chaque génération des descendants métamorphes), lorsque les descendants sont élevés en milieu temporaire, une majorité d'individus se métamorphosent (SEMLITSCH & WILBUR 1989). Des différences inter-populationnelles ont été mises en évidence quant à la tendance à se métamorphoser en conditions stables et instables. Cependant, elles n'ont pas été reliées à l'historique du milieu où avaient été prélevés les animaux (SEMLITSCH *et al.* 1990). Dans une situation où la pédomorphose n'est jamais adaptative, comme, par exemple, dans un étang temporaire, la métamorphose devrait être sélectionnée et la plasticité contre-sélectionnée. Il pourrait ainsi y avoir une fixation de la condition métamorphique, comme chez *Ambystoma maculatum* (SEMLITSCH *et al.* 1990).

**Effet de la température et de la luminosité.** Certains tritons paraissent lucifuges ; tel est le cas de *Triturus alpestris montenegrinus*, qui reste cantonné en grande profondeur durant la journée. L'absence de lumière de ce microhabitat, jointe à une basse température, est considérée comme étant à la base de la pédomorphose dans cette population (BREUIL & THUOT 1983). L'influence des basses températures a aussi été invoquée par BIZER (1978) pour expliquer les cas fréquents de pédomorphose chez les *Ambystoma tigrinum* de haute altitude

(3000 m). Cet auteur considère que les basses températures entraînent un faible taux de croissance et une métamorphose à une plus grande taille que dans les populations de basse altitude. ROCEK (1995, 1996a), quant à lui, constate des parallélismes entre la présence d'espèces pédomorphiques fossiles et le refroidissement général ayant eu lieu durant l'Oligocène supérieur. En condition expérimentale, il a été montré qu'à basse température davantage de salamandres devenaient pédomorphes qu'à haute température (SPRULES 1974b). SVOB (1965) en concluait de même avec *Triturus alpestris* pour de basses températures associées à des conditions d'obscurité, l'obscurité à température plus élevée menant à la mort des animaux.

**Hostilité du milieu terrestre.** Plusieurs espèces ou populations d'urodèles pédomorphiques ont été observées dans des milieux aquatiques entourés d'un habitat terrestre considéré comme hostile. Ainsi, BRUCE (1976) explique la pédomorphose obligée d'*Eurycea neotenes* par l'environnement terrestre extrêmement sec du plateau d'Edwards au Texas. Le même auteur (1979) considère aussi que la pédomorphose peut être une adaptation à la vie cavernicole où le milieu terrestre est inhospitalier. Il se base sur les espèces du genre *Gyrinophilus*, dont une est épigée et se métamorphose normalement, et les deux autres hypogées, une étant pédomorphique et l'autre retardant sa métamorphose et acquérant sa maturité sexuelle juste après. La pédomorphose en altitude serait due à l'avantage du milieu aquatique sur le milieu terrestre hostile (fluctuations de température, basse humidité, absence de couverture arborée) (SPRULES 1974a, WILBUR & COLLINS 1973). Toutefois, des milieux aquatiques peuplés par des pédomorphes sont aussi entourés de milieux terrestres semblant favorables. Ainsi, PATTERSON (1978) constate la présence de pédomorphes *Ambystoma talpoideum* dans des milieux aquatiques bordés d'un environnement terrestre favorable (la plaine côtière du sud-est américain est chaude et humide). BREUIL (1992) fait aussi cette constatation chez *Triturus alpestris* dans le sud de l'Europe.

**Effet de l'altitude.** SPRULES (1974a) constate que la pédomorphose est plus fréquente dans les populations d'altitude, tel est le cas pour *Ambystoma mexicanum*, *A. ordinarium* et *A. gracile*. Aussi, en élevage, les larves d'*A. gracile* provenant de populations de haute altitude ont moins tendance à se métamorphoser que celles de basse altitude. Cette influence de l'altitude serait à associer à celle d'un environnement terrestre hostile. Cependant, SPRULES signale quand même l'existence de populations pédomorphiques à basse altitude. COLLINS (1981) quant à lui ne constate pas de différence dans la réponse pédomorphique entre populations d'*Ambystoma tigrinum* de basse et haute altitude et LICHT (1992) obtient les mêmes pourcentages de pédomorphes et métamorphes en situation expérimentale que les populations proviennent de basse ou de haute altitude. La liaison à l'altitude ne paraît donc pas claire.

**Effet de la thyroxine.** En présence d'extrait thyroïdien ou de thyroxine, plusieurs espèces d'urodèles pédomorphes entreprennent une métamorphose, que la pédomorphose soit facultative ou apparemment obligatoire : *Eurycea neo-*

*tenes* (KEZER 1952, BRUCE 1976), *Eurycea tynnerensis* (KEZER 1952), *Ambystoma dumerilii* (BRANDON 1976) et *Triturus alpestris* (SVOB 1965). L'absence de métamorphose chez ces espèces est ainsi due à une perturbation de la production de thyroxine et non de la sensibilité des tissus à cette hormone.

L'environnement a ainsi une influence prépondérante sur les parcours de développement des urodèles. Les salamandres et les tritons sont capables d'extraire de leur environnement des indices-clés leur permettant de s'adapter au mieux aux caractéristiques de l'habitat. D'une manière générale, la pédomorphose devrait particulièrement évoluer dans des milieux permanents, dépourvus de poissons, où les densités de conspécifiques sont faibles, à basse température et lorsque l'environnement terrestre est contraignant. Bref, lorsque le milieu aquatique est plus favorable que le milieu terrestre (WILBUR & COLLINS 1973). Cependant, ce modèle ne semble pas général. En effet, la pédomorphose existe également dans des environnements ne présentant pas ces caractéristiques.

### 1.3.3. Base génétique de la pédomorphose

L'existence d'un soubassement génétique de la pédomorphose a été démontrée de différentes manières. Ainsi, en effectuant des croisements entre trois populations contenant des pédomorphes, HARRIS *et al.* (1990) constatent, selon les types de croisements, des différences ou des égalités dans la réponse pédomorphique des descendants. Il y aurait ainsi des seuils pour la métamorphose variables selon les populations. Lorsque ces populations sont croisées, il est ainsi supposé que les distributions de tendance des seuils soient affectées. Ainsi, deux des trois populations étudiées montrent des bases génétiques différentes. Etant donné leur proximité géographique, leur apparition récente et l'absence actuelle de flux migratoire, elles auraient divergé indépendamment à partir d'un ancêtre commun. Il y aurait ainsi eu changement génétique rapide sans changement morphologique. La sélection sur la tendance à se métamorphoser aurait ainsi mené à un changement considéré comme «macro-évolutif» via un mécanisme micro-évolutif (HARRIS *et al.* 1990).

Des croisements entre des espèces pédomorphes presque obligatoires (*Ambystoma mexicanum* et *A. dumerilii*) donnent un certain nombre de larves qui se métamorphosent, reflétant ainsi la ségrégation d'allèles responsables de la pédomorphose chez ces espèces. Ces résultats suggèrent que des mécanismes différents sous-tendent la pédomorphose chez les espèces d'Ambystomes étudiées. Par contre, le croisement de *A. mexicanum* et *A. tigrinum marvotium* ne donne que des pédomorphes, suggérant ainsi que le même mécanisme génétique existe chez ces deux taxons (SHAFFER & VOSS 1996).

Il est supposé que le croisement d'une espèce pédomorphe (*Ambystoma mexicanum*) avec une espèce métamorphe (*A. t. tigrinum*) donne des descendants métamorphes alors que le croisement de ceux-ci avec le parent pédo-

morphe donne des descendants pédomorphes et métamorphes dans un rapport 1 : 1. Cette hypothèse était fondée sur les travaux de TOMKINS (1978) qui montraient que la pédomorphose était due à un gène à l'état homozygote récessif. Néanmoins, VOSS (1995), conduisant ces expériences en modifiant des variables environnementales (la température et le niveau de nourriture), constate, dans un cas, une ségrégation différente du rapport 1 : 1 en croisant les hybrides avec leur parent pédomorphe (haute température/nourriture abondante). Il en déduit ainsi un contrôle polygénique avec au moins deux loci impliqués. Il y aurait un gène à effet majeur et un ou plusieurs autres dépendant de l'environnement. Utilisant des marqueurs génétiques pour ces croisements, VOSS & SHAFFER (1997) confirment l'existence d'un locus de trait quantitatif majeur (QTL) qui contribue à l'expression de modes alternatifs de cycle de vie (pédomorphose vs. métamorphose). Toutefois, menant le même type d'études sur des spécimens sauvages, VOSS & SHAFFER (2000), n'obtiennent pas les mêmes résultats (pas d'association entre un gène majeur et l'échec métamorphique). Ainsi, le mécanisme a pu varier rapidement lors des générations d'élevage en laboratoire. Le modèle génétique pourrait aussi être complexe, de nature polygénique. La fixation d'une condition pédomorphe depuis la condition ancestrale métamorphe sous-entend la fixation d'un allèle récessif avantageux. Celle-ci a pu se faire, à de nombreuses reprises, dans des milieux aquatiques favorables où vivent des populations de faible effectif et où la fidélité au site de reproduction entraîne une endogamie (*inbreeding*) importante, ce qui est souvent une caractéristique des populations d'Ambystomes (VOSS & SHAFFER 1997).

La pédomorphose peut être sélectionnée artificiellement. Ainsi, SEMLITSCH & WILBUR (1989), en sélectionnant les tritons pédomorphiques durant quatre générations (par élimination des tritons métamorphosés), ont constaté une réponse pédomorphique plus prononcée. Celle-ci l'était toujours de façon moindre lors d'expériences d'assèchement du milieu. Ainsi, la capacité à devenir pédomorphe est bien sous contrôle génétique, quoiqu'influencable par les conditions environnementales. Le fait qu'une sélection ait pu agir en seulement quatre générations, montre que l'évolution de la pédomorphose peut être très rapide. Cela pourrait ainsi expliquer les différences inter-populationnelles observées (SEMLITSCH & WILBUR 1989).

Des études génétiques (séquençage du DNA mitochondrial) du complexe d'*Ambystoma tigrinum* ont montré que la pédomorphose est un caractère très labile qui aurait évolué plusieurs fois dans cette lignée (SHAFFER & VOSS 1996).

### 1.3.4. Traits d'histoire de vie

**Maturité sexuelle.** *Eurycea neotenes*, un pléthodontidé pédomorphe (presque) obligatoire, est mature «précocement», à l'âge de deux ans, et présente une haute fécondité vis-à-vis de plusieurs autres espèces du genre *Eurycea*. Cette (prétendue) progénèse (dénommée pédogénèse par l'auteur) et cette haute

fécondité seraient des adaptations à l'habitat aquatique incertain, entouré d'un milieu terrestre hostile, que représente le Plateau d'Edwards au Texas. Elles permettraient ainsi une restructuration rapide des populations (BRUCE 1976).

L'étude de pédomorphes facultatifs comme *Notophthalmus viridescens* a permis de montrer qu'en adoptant la tactique pédomorphique un triton pourrait acquérir sa maturité à un âge estimé de 2 ans (selon les distributions de taille) en situation naturelle au lieu de 4-5-6 ans pour les métamorphosés passant par un stade juvénile terrestre. Cette progénèse serait avantageuse, suite à la destruction d'une grande partie de la population ou la colonisation d'un habitat vierge, en (r)établissant rapidement la structure de la population. Il y a ainsi un taux élevé d'augmentation intrinsèque de la population (HEALY 1974). Malheureusement, ces résultats sont incertains. En effet, ils sont basés sur la taille des tritons, un faible estimateur de leur âge. Une fois la population reformée, les hautes densités contre-sélectionneraient la pédomorphose (HARRIS 1987). Ainsi, la progénèse permettrait de renforcer les populations lors de périodes favorables et serait maintenue suite à des épisodes catastrophiques réguliers. En situation expérimentale, HARRIS (1987) n'a, par contre, pas pu mettre en évidence un processus progénétique plutôt que néoténique, car les pédomorphes acquéraient une maturité à 7 mois comme les métamorphes vivant dans l'eau, mais plus tôt que les métamorphes menant une vie juvénile terrestre. Aucune différence de structure d'âge n'a été mise en évidence entre des pédomorphes et métamorphes d'une population de *Triturus alpestris* et d'une autre de *T. vulgaris*, toutes deux situées en altitude au Monténégro (KALEZIC *et al.* 1996). SMIRINA & SOFIANIDOU (1985) ne constatent pas non plus de différences dans la structure d'âge des pédomorphes et métamorphes d'une population de *Triturus alpestris veluchiensis*, mais la taille de leur échantillon était faible.

**Fécondité.** La fécondité des deux formes diffère. Ainsi, tandis que les femelles pédomorphes d'une population de *T. vulgaris* produisent de plus gros oeufs que les métamorphes, c'est la situation inverse que l'on rencontre dans une population de *T. alpestris* (KALEZIC *et al.* 1996). Ces auteurs interprètent ces caractéristiques comme une adaptation à un habitat aquatique favorable et terrestre dur chez *T. vulgaris* et à un habitat aquatique non favorable entouré d'un milieu terrestre adéquat chez *T. alpestris*.

**Période reproductrice.** Adoptant une tactique pédomorphique, les *Ambystoma talpoideum* peuvent se reproduire plus tôt, non pas en terme d'années comme cela a été supposé chez différentes espèces (*cf. supra*), mais en terme de saison. Ainsi, les pédomorphes de cette espèce se reproduisent déjà en automne (à l'âge de 7 mois) alors que les métamorphes, terrestres, n'entreprennent leur migration reproductrice qu'en hiver. Ainsi, les pédomorphes se reproduisent entre eux et produisent des jeunes qui pourront commencer à se développer avant ceux des métamorphes (KRENZ & SEVER 1995). Toutefois, les pédomorphes sont plus petits que les métamorphes lorsqu'ils se reproduisent. Or, le nombre et le diamètre des oeufs sont fonction de la taille. Une reproduction précoce a ainsi, quand même, le désavantage d'une fécondité diminuée (SEMLITSCH 1985).

**Fréquence des évènements reproducteurs.** Chez *Ambystoma tigrinum nebulosum*, l'intervalle entre les périodes reproductrices diffère entre les deux formes et ce, de manière opposée chez les deux sexes. WHITEMAN (1997) attribue cette caractéristique à un avantage différent de devenir métamorphe ou pédomorphe pour chaque sexe. Cette caractéristique est ainsi en faveur du maintien du polymorphisme.

### 1.3.5. Partage des ressources

Se reproduisant dans les mêmes sites, des espèces différentes ou, par extension, les deux formes d'une même espèce entrent en compétition. Morphologiquement différenciées, les espèces sont supposées occuper des niches différentes. La syntopie serait alors possible. Ainsi, FASOLA (1993) a constaté de petites différences au niveau des dimensions de niche écologique dans une population de *Triturus alpestris apuanus* se reproduisant dans différentes mares. Il y a un recouvrement relativement important de l'occupation de l'espace, de la période d'activité et de la sélection des proies selon leur taille. Cependant, en prenant en compte la niche «complète», c'est-à-dire celle qui intègre ces différentes dimensions, il constate en fait une ségrégation relativement importante permettant ainsi la syntopie des deux formes et des autres espèces de tritons présentes sur le site. Malheureusement, les données associées sur différents sites rendent ces résultats difficilement interprétables. BREUIL (1986, 1992) a également observé une tendance des pédomorphes de *Triturus alpestris* à être davantage pélagique que les métamorphes restant, quant à eux, sur le fond des lacs.



**Fig. 4.** Triton alpestre *Triturus alpestris* pédomorphe (lac de la Cabane, France, mai 1998).

Chez *Notophthalmus viridescens* (REILLY & LAUDER 1988) et *Ambystoma tigrinum* (WHITEMAN *et al.* 1996), l'appareil de prise de nourriture semble plus performant chez les individus à courant d'eau uni-directionnel (larves et pédomorphes : entrée d'eau par la bouche et sortie par les fentes branchiales) que chez ceux à courant d'eau bi-directionnel (métamorphes : entrée et sortie de l'eau par la bouche). Cependant la performance varie selon le type de proie.

### 1.3.6. Comportement sexuel

Lors du comportement de cour des tritons alpestres, le mâle est parfois amené à arrêter de parader pour aller respirer en surface. En situation naturelle, il n'a alors que peu de chance de retrouver son partenaire sexuel et perd alors tout son investissement (HALLIDAY 1977a). La possession de branchies pourrait ainsi favoriser les pédomorphes. Cependant, en situation expérimentale, les *Triturus alpestris apuanus* pédomorphes vont apparemment autant respirer en surface, durant la cour, que les métamorphes (BOVERO *et al.* 1994).

La livrée nuptiale des mâles de tritons favorise leur sélection par les femelles (HEDLUND 1990, GREEN 1991, GABOR & HALLIDAY 1997). Les mâles pédomorphes présentent des caractères épigamiques moins prononcés que les mâles métamorphes. Ils pourraient ainsi être désavantagés lors des interactions sexuelles. L'intérêt de devenir pédomorphe pourrait dès lors être plus élevé pour une femelle que pour un mâle. Le rapport des sexes (*sex-ratio*) biaisé en faveur des femelles pédomorphes dans plusieurs populations pourrait ainsi être partiellement dû à ce possible désavantage des mâles (BOVERO 1991). Etant donné que les femelles pédomorphes fécondées d'*Ambystoma talpoideum* ne se montrent que rarement réceptives aux mâles et, qu'au début de la période de reproduction, seuls les mâles pédomorphes sont présents, il en résulte que les accouplements sont en majorité homomorphiques. Ils pourraient ainsi contribuer à une diminution de la tendance à se métamorphoser des descendants (KRENZ & SEVER 1995). Cette observation est opposée à celle de la population étudiée par WHITEMAN (1997) où les accouplements seraient plutôt hétéromorphiques.

### 1.3.7. Locomotion

Au niveau de la performance locomotrice, les larves d'*Ambystoma (tigrinum) californiense* présentent des pointes de vitesse plus importantes que les métamorphosés, qu'ils soient aquatiques ou terrestres. Une pointe de vitesse importante est avantageuse pour éviter l'attaque d'un prédateur ou pour s'approcher rapidement d'une proie. Devenant pédomorphe, la larve maintiendrait ainsi son avantage (SHAFFER *et al.* 1991).

### 1.3.8. Evolution de la pédomorphose : modèles évolutifs

WHITEMAN (1994) a établi trois modèles permettant d'expliquer le maintien de la pédomorphose facultative chez les urodèles: «*l'avantage pédomorphe*», «*le meilleur d'un mauvais lot*» et «*le pédomorphe dimorphique*». Des combinaisons de facteurs différents pourraient ainsi favoriser la pédomorphose.

**L'avantage pédomorphe.** Cette hypothèse prédit un plus haut succès, en moyenne, des pédomorphes vis-à-vis des métamorphes. Cette hypothèse est inspirée des travaux de WILBUR & COLLINS (1973) qui considéraient la pédomorphose comme un avantage dans des points d'eau aquatiques permanents entourés d'un milieu terrestre hostile. Les larves à croissance rapide deviendraient pédomorphes, profitant ainsi des conditions aquatiques favorables tandis que celles à croissance lente se métamorphoseraient. L'hypothèse de l'avantage pédomorphe est supportée si les pédomorphes ont un plus grand succès reproducteur à vie que les métamorphes ou divers avantages tels que la survie, la fécondité, l'âge à la première reproduction, le succès reproducteur ou le taux de croissance. Les facteurs extérieurs favorisant cet avantage pédomorphe sont de basses densités, une longue saison de croissance, de hauts taux de nourriture, de hautes températures et une faible prédation aquatique.

**Le meilleur d'un mauvais lot.** Cette hypothèse prédit que la pédomorphose pourrait également évoluer et se maintenir sur base de facteurs opposés à ceux présentés dans le cas de l'hypothèse de l'avantage pédomorphe. Le succès reproducteur à vie des pédomorphes peut être inférieur à celui des métamorphes. Cependant, il peut être supérieur à celui de larves qui se développent plus lentement. Les larves de taille trop faible pour se métamorphoser continueraient leur existence aquatique et deviendraient alors pédomorphes. Ainsi, des conditions aquatiques défavorables pourraient induire la pédomorphose car les alternatives auraient moins de succès. Les larves de grande taille pouvant se métamorphoser profiteraient alors d'un environnement terrestre favorable et seraient ainsi avantagées.

**Pédomorphes dimorphiques.** Cette hypothèse prédit que les deux types de pédomorphes décrits dans les hypothèses précédentes peuvent être produits dans la même population.

## 1.4. La métamorphose chez les amphibiens

La métamorphose est une période de changements morphologiques et physiologiques profonds par laquelle un animal modifie son mode de vie. Un tel processus a lieu dans différents groupes. Il implique un degré de modification différent dans les trois classes d'amphibiens. Les anoues montrent les changements les plus drastiques et ont été les plus étudiés. Il y a trois types majeurs de changement associés avec la métamorphose : la résorption ou la régression de tissus

utilisés uniquement chez la larve, le remodelage de structures larvaires en leur forme adulte et le développement de nouveaux organes et tissus qui n'étaient pas requis au stade larvaire (DODD & DODD 1976, SHI 2000).

La métamorphose des anoues est principalement régie par les hormones thyroïdiennes (TH). Cependant, la métamorphose est sous un contrôle neuro-endocrinien complexe (DENVER 1997a, SHI 2000).

Ainsi, l'hypothalamus sécrète plusieurs hormones, dont la CRH (hormone de libération de la corticostimuline), la TRH («hormone de libération de la thyrostimuline») et la dopamine. La CRH et la TRH stimulent la production d'hormones par l'hypophyse, tandis que la dopamine a un effet inhibiteur. Contrairement à la situation rencontrée chez les mammifères, la TRH ne semble pas avoir d'influence sur la sécrétion de TSH (thyrostimuline) par l'hypophyse. Par contre, elle a un rôle de stimulation d'une autre aire de l'hypophyse qui produit la PRL (prolactine). La dopamine a l'effet inverse, en inhibant la sécrétion de PRL. La CRH, quant à elle, agit, sur l'hypophyse, à deux niveaux. Elle stimule la sécrétion d'ACTH (corticostimuline), mais aussi de TSH (DENVER 1997a, SHI 2000).

Les hormones hypophysaires, TSH et ACTH, stimulent, respectivement, la production de TH par les glandes thyroïdes et de stéroïdes (aldostérone, corticostérone, deoxycorticostérone) par les glandes interrénales (DENVER 1997a, SHI 2000).

Enfin, la métamorphose, en elle-même, est stimulée par la production des hormones thyroïdiennes et des stéroïdes qui agissent de manière synergique. La métamorphose est, par contre, inhibée directement par la synthèse de la PRL hypophysaire. L'émission de cette hormone a principalement lieu lors de la phase finale de la métamorphose (DENVER 1997a, SHI 2000).

Des systèmes de rétro-action (*feedback*) permettent également de réguler le système. Ainsi, la TH induit l'hypophyse à réduire la libération de TSH et à augmenter la production de PRL, avec pour conséquence une inhibition de la synthèse de TH et donc de la métamorphose. Cependant, la TH a aussi un effet positif sur sa propre production, en stimulant l'hypothalamus à produire de la CRH (SHI 2000).

Le neurone CRH, permettant le lien entre les centres cérébraux supérieurs et le système endocrine, est considéré comme permettant de répondre adaptativement au stress causé par les variations environnementales. Les organismes pourraient ainsi se métamorphoser de manière optimale, sur base d'une «décision» prise en référence de stimulations environnementales (DENVER 1997b).

La pédomorphose correspond à un échec de la métamorphose. Le fait que l'injection de thyroxine mène ou non, selon les espèces considérées, à une

métamorphose montre que plusieurs mécanismes peuvent sous-tendre la pédomorphose (BRANDON 1976, DODD & DODD 1976). Le blocage de la métamorphose pourrait aussi être dû à des perturbations des autres systèmes hormonaux et en particulier des systèmes régulateurs de production de la thyroxine (TSH, CRH).



**Fig. 5.** Triton alpestre *Triturus alpestris* pédomorphe (lac de la Cabane, France, mai 1998)

## **Box 2. The Alpine newt**

**Aim** Description of the model species.

**Summary** The Alpine newt, *Triturus alpestris* (LAURENTI, 1768) (Amphibia, Salamandridae) is a species widely distributed in Europe. Populations are found from Denmark to southern France, Italy and Greece, and from France to Ukraine. Isolated populations also exist in Spain. Altitudinal range is from sea level to more than 2500 m. *Triturus alpestris* is a medium-sized newt (7-12 cm total length) with an orange belly. Sexual dimorphism is conspicuous; males have a dorso-caudal crest, a dorsal blue coloration and a swollen cloaca. The Alpine newt lives in aquatic habitats (e.g. ponds and lakes) during the breeding season and on land during the rest of the year. Breeding activities takes place after the yearly cold period and last for a few months. Sexual behaviour is complex with several tail displays, alternative mating tactics, and an external mode of sperm transfer. Fertilization is internal and precedes the deposition of eggs on aquatic plants. Gilled larvae grow in water before undergoing metamorphosis. After metamorphosis, the juveniles leave water and live on land for a few years before reaching sexual maturity. In contrast, paedomorphic individuals reach sexual maturity while retaining most of the somatic larval structures (e.g. gills and gill slits). They live under water all the year round but retain the potential for undergoing metamorphosis.

**Key words** Study species - Morphology – Sexual dimorphism – Geographic distribution – Subspecies – Life cycle – Life-history traits – Habitat – Resource use – Sexual behaviour – Sensory perception

## CHAPITRE 2

---

# Présentation du modèle biologique Le triton alpestre

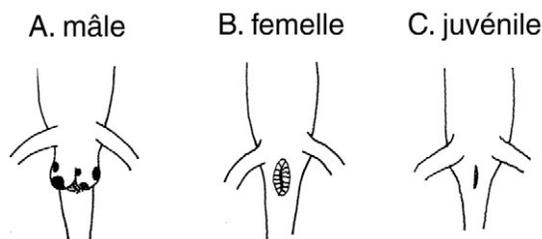
## 2.1. Description générale

### 2.1.1. Description de l'adulte métamorphosé

La tête est un peu plus longue que large. La queue est un peu plus courte que le reste du corps. Elle est comprimée latéralement et pointue à l'extrémité. Les doigts sont au nombre de quatre et les orteils, de cinq. Ils ne sont pas palmés et ne portent pas de frange. La peau est lisse ou un peu granuleuse en phase aquatique, mais en phase terrestre, elle est beaucoup plus rugueuse. La coloration ventrale va de l'orange clair au rouge vif et exceptionnellement au blanchâtre. Le ventre n'est que très rarement tacheté, mais la gorge et le pli gulaire le sont fréquemment (particulièrement chez la sous-espèce *apuanus*). La partie ventrale de la queue est orange avec des taches foncées. Les dents voméro-palatines, au plafond de la cavité buccale, en deux séries parallèles convergentes vers l'avant, en forme de  $\Lambda$ , commencent au niveau des choanes (DE WITTE 1948, DELY 1959a, THORN 1968). De rares cas de flavisme (PARENT & THORN 1983, VEITH 1986) et d'albinisme (WOLTERSTORFF 1926, BODENSTEIN 1932) ont été mentionnés.

### 2.1.2. Dimorphisme sexuel

Le mâle mature a une forme fine et svelte, son tronc a une section subquadrangulaire et sa queue est fort comprimée (**fig. 10**). Sa longueur totale varie entre 7 et 10 cm. A la période de reproduction, il arbore une crête dorsale basse (1 à 3 mm de hauteur), rectiligne, jaune (parfois un peu orangée ou blanchâtre) avec des macules foncées, qui se distingue encore le reste de l'année (mais d'une façon moins marquée) et qui se continue en crête caudale. Le dos est noir bleuté, violacé, uni ou marbré. La queue, haute, est tachetée d'un bleu ou violet pouvant être très vif. Le bas des flancs est bleuté vif. Les côtés de la tête et des flancs sont d'un blanc argenté à brun argile, ponctués de points noirs de taille variable. Ces points peuvent être très contrastés ou au contraire presque inapparents. Le cloaque est lisse et en forme de mamelon arrondi. Il est particulièrement développé à la période de reproduction (**fig. 6A**) (DELY 1959, THORN 1968).



**Fig. 6.** Cloaques des tritons alpestres : mâle (A), femelle (B), juvénile (C).  
*Cloacae of Alpine newts: male (A), female (B), juvenile (C).*

La femelle mature est plus grosse et plus grande que le mâle : sa longueur totale varie généralement entre 8 et 12 cm. Le corps de la femelle ne porte pas de crête. Il ne présente pas non plus de coloration bleutée. La face dorsale est unie ou plus souvent marbrée, de coloration noirâtre, grisâtre, brunâtre ou verdâtre (**fig. 11**). Les membres sont plus robustes que ceux du mâle. Le cloaque est fin, ridé et généralement clair (**fig. 6B**) (DELY 1959, THORN 1968).

### 2.1.3. Description des larves et des pédomorphes

La larve présente une crête vertébrale bien développée qui s'étend sans interruption jusqu'à l'extrémité de la queue, également pourvue d'une crête inférieure. Les lobes labiaux sont fort développés. La coloration se situe généralement dans les tons jaunâtres à brunâtres avec des taches et points foncés. La larve mesure environ 8-9 mm de longueur totale à l'éclosion. Elle est munie de trois branchies de chaque côté du corps et dans ses stades jeunes d'une paire de balanciers, petits appendices permettant l'équilibration. Les membres antérieurs apparaissent en premier, suivi des postérieurs (DE WITTE 1948, DELY 1960). La larve peut continuer son développement jusqu'à une taille supérieure à celui de la métamorphose normale et devenir sexuellement mature dans cet état (pédomorphose) (BREUIL 1986, SEMLITSCH & WILBUR 1989). Les stades immatures intermédiaires sont dénommés juvéniles branchiés. Les juvéniles se distinguent des adultes par l'absence d'un cloaque développé. Leur cloaque a l'aspect d'une simple fente (**fig. 6C**). L'aspect des pédomorphes (adultes branchiés) est fort variable au sein des populations ou entre celles-ci. Ils se présentent comme de grandes larves, mais montrant un cloaque développé (**fig. 7**). Leur peau est toujours lisse. Ils présentent généralement une crête dorso-caudale de type larvaire, parfois confondue chez les mâles avec la crête «reproductrice». La coloration dorsale peut être brunâtre, grisâtre, dorée, jaunâtre et, chez les mâles, aussi bleuâtre. Les caractères sexuels secondaires sont souvent moins développés que chez les individus métamorphosés. Leur taille est égale ou plus petite que celle des métamorphes (*obs. pers.* ; **fig. 10** et **12**). Des cas d'albinisme ont été décrits chez des individus pédomorphiques (WOLTERSTORFF 1926, BODENSTEIN 1932).



Fig. 7. Face ventrale d'un pédomorphe mâle (*Triturus alpestris*, Lac de la Cabane, France, juillet 1996).

## 2.2. Différenciation et répartition

### 2.2.1. La sous-espèce nominative, *Triturus alpestris alpestris* (LAURENTI, 1768)

Sa description est conforme au patron général donné ci-dessus (fig. 10 à 13). Elle se rencontre d'ouest en est : de la Bretagne aux Carpates orientales ; et du nord au sud : du nord de la France, du sud du Danemark et du sud de la Pologne au sud-est de la France, au nord de l'Italie, au centre de l'Albanie et au sud de la Bulgarie (BURESCH & ZONKOV 1941, FUDAKOWSKI 1958, PARENT 1984, BERGMANS & ZUIDERWIJK 1986, MORAVEC 1986, GROSSENBACHER 1988, BRUNO 1989, CASTANET & GUYETANT 1989, BRINGSOE & MIKKELSEN 1993, MORAVEC 1994, KUZMIN 1995, BAUWENS & CLAUS 1996, DENOEL 1996, GÜNTHER 1996, Societas Herpetologica Italica 1996, GASC *et al.* 1997, MAZZOTTI *et al.* 1999, COGALNICEANU *et al.* 2000, CABELA *et al.* 2001 ; DZUKIC et KALEZIC *comm. pers.*) (fig. 9). La localité type se trouve à Etschero Monte dans les Alpes Noriques, en Autriche. Il est néanmoins possible que les populations balkaniques et nord-italiennes constituent un ou plusieurs taxons différenciés de la sous-espèce nominative (HERRERO *et al.* 1989a) (*cf. infra*).

### 2.2.2. *Triturus alpestris apuanus* (BONAPARTE, 1839)

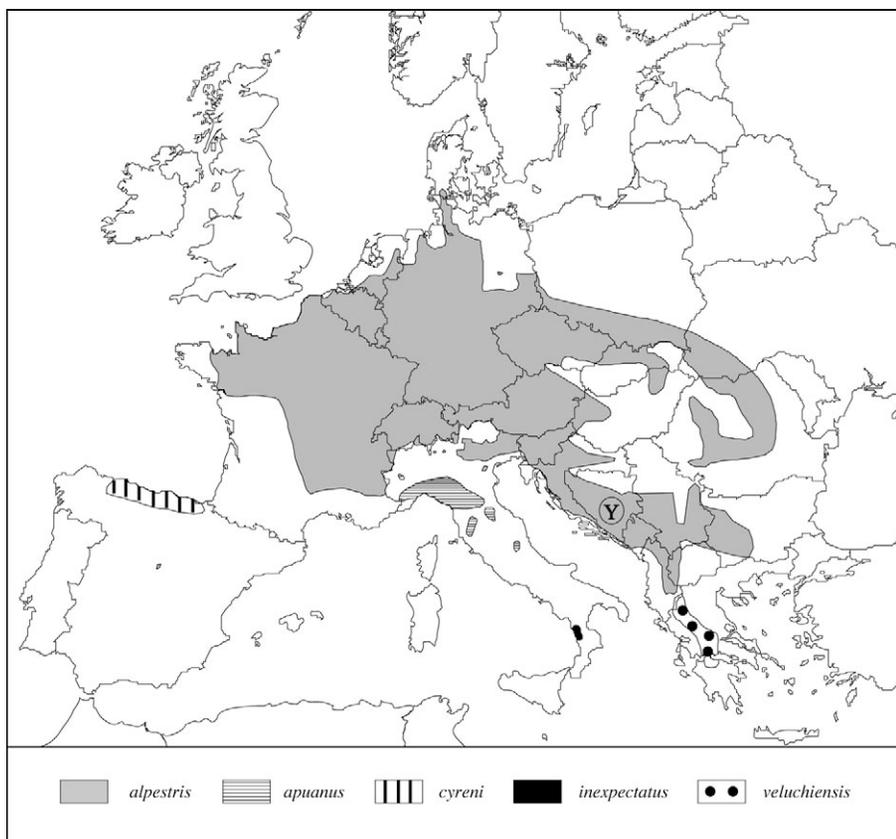
Sa région gulaire présente de nombreux points noirs, souvent gros et contrastés. Néanmoins, il existe des populations dont la gorge est presque exempte de ponctuation noire (FERRACIN *et al.* 1980). La coloration ventrale est généralement vive, parfois ponctuée de quelques points noirs. Les mâles ont aussi une livrée bleue et des points latéraux bien marqués (fig. 8). La pédomorphose est fréquente dans ce taxon (ANDREONE & DORE 1991). Cette sous-espèce est localisée en Italie, dans les Apennins, plus précisément au Piémont, en Ligurie, en Lombardie, en Emilia-Romagna, en Toscane, dans la région de Marche et dans le Latium (GIACOMA 1983, ZILIANI & BARBIERI 1993, Societas Herpetologica Italica 1996, ANDREONE & SINDACO 1999, MAZZOTTI *et al.* 1999) ainsi qu'autrefois au lac de Tinibras dans les Alpes Maritimes (France) (KNOEPFFLER 1967) (fig. 9). Une population appartenant peut-être à la sous-espèce *apuanus* a été découverte près de Rieti, en Italie (CAPULA & BAGNOLI 1982). Sa localité type est située à Seravezza dans les Alpes apuanes.



Fig. 8. *Triturus alpestris apuanus* métamorphe (Campas, Italie, mars 1997).

### 2.2.3. *Triturus alpestris cyreni* WOLTERSTORFF, 1932

Cette sous-espèce se distingue de la sous-espèce nominative par un corps plus trapu (surtout chez le mâle) et un crâne plus large. Les mâchoires ont une forme semi-circulaire. La gorge est souvent légèrement tachetée, le ventre de couleur rouge vif. La coloration dorsale d'individus d'altitude apparaît terne et unie (HERRE 1932, DELY 1959, DENOEL 1996). Cette sous-espèce occupe le nord de l'Espagne : dans et au nord des Monts Cantabriques, des Asturies à l'ouest à la Navarre à l'est (**fig. 9**). On la rencontre également dans le massif de Peñalara (nord-ouest de Madrid) (BREUIL *et al.* 1984, PLEGUEZUELOS 1997), mais l'indigénat de cet isolat n'est pas certifié (ARANO *et al.* 1991). La localité type est le lago Ercina dans les Picos de Europa.



**Fig. 9.** Répartition géographique des principales sous-espèces de *Triturus alpestris*.

Y : taxon yougoslave

*Geographical distribution of the main subspecies of Triturus alpestris.*

### 2.2.4. *Triturus alpestris inexpectatus* DUBOIS & BREUIL, 1983

Cette sous-espèce se caractérise par un nombre, et surtout une superficie de taches gulaires nettement inférieure à celle habituellement rencontrée chez *Triturus alpestris apuanus*. La coloration dorsale est plus foncée et la queue, un peu plus courte. La pédomorphose a été observée chez cette sous-espèce (DUBOIS & BREUIL 1983). Six localités seulement sont connues en Calabre (Italie) (**fig. 9**). Elles sont situées entre 830 et 1130 m d'altitude (DUBOIS 1983, GIACOMA *et al.* 1988, ROSSI *et al.* 1991).

### 2.2.5. *Triturus alpestris lacusnigri* (SELISKAR & PEHANI, 1935)

Cette sous-espèce s'éloigne fort de la sous-espèce nominative. Elle est caractérisée par une grande taille (une femelle de près de 13 cm de longueur totale a été capturée), des taches ou des points noirs sur le ventre, des lobes labiaux prononcés (qui se recourbent sous la mâchoire inférieure), des yeux proéminents et une queue relativement longue. Elle se rencontre uniquement au Crno Jezero (1294 m) dans les Alpes Juliennes (Slovénie). Néanmoins des tritons alpestres ayant l'*habitus* de la sous-espèce nominative, ou bien un *habitus* intermédiaire, ont été observés dans le même lac (*obs. pers.*).

### 2.2.6. *Triturus alpestris veluchiensis* (WOLTERSTORFF, 1935)

Le triton alpestre hellénique présente fréquemment des patrons de coloration particuliers (**fig. 14 à 17**). La coloration des mâles n'est jamais bleu foncé. Elle peut être extrêmement vive et parfois ponctuée de points noirs. La coloration des deux sexes peut parfois aussi être jaunâtre. Les femelles présentent parfois une ligne bleue ou blanchâtre en bas des flancs. La crête est assez élevée (2.5 mm). Dans certaines populations, on peut voir sur le corps la présence de petits filets fins qui forment un léger treillis brunâtre. Les populations du Mont Smolikas s'éloignent morphologiquement, de façon assez prononcée, des autres populations. Nombre d'individus de ces populations présentent des taches noires sur le corps pouvant dépasser un cm<sup>2</sup>. Il s'agirait peut-être d'un taxon micro-endémique (BREUIL & PARENT 1987, 1988). Des populations pédomorphiques ont été signalées (BREUIL & PARENT 1987). Leur dimorphisme sexuel n'est pas toujours prononcé et ce, tant en ce qui concerne la coloration que la forme cloacale (**fig. 16**). Ce taxon se distribue entre le nord du Péloponnèse et le nord de l'Épire en Grèce : les populations du nord et du sud étant séparées par le golfe de Corinthe (BREUIL & PARENT 1988, SOTIROPOULOS *et al.* 1995, BRINGSOE 1994) (**fig. 9**). Il est possible que cette sous-espèce remonte aussi jusqu'en Albanie où elle pourrait rencontrer les populations de la sous-espèce «nominative» (BRUNO 1989, DUGUET 1994). La répartition s'échelonne de 700 à 2150 m (BREUIL & PARENT 1987, BRINGSOE 1994). La localité type est le Mont Velouchi, en Grèce.

### 2.2.7. Les sous-espèces «douteuses» ou invalidées

L'unique population de *Triturus alpestris lacustris* (SELISKAR & PEHANI, 1935) (JEZERO, 1428 m, Alpes Juliennes, Slovénie) a aujourd'hui disparu suite à un alevinage du lac (*obs. pers.*). Les auteurs y avaient découvert des individus métamorphosés et pédomorphiques. Mais BREUIL (1986) les rattache à la sous-espèce nominative.

*Triturus alpestris reiseri* (WERNER 1902) est une forme plus trapue que la sous-espèce nominative. Son crâne est nettement plus large. Ce taxon se rencontre au Prokosko Jezero (1640 m) dans les Monts Vranica (Bosnie) (*obs. pers.*). Ce taxon ne présenterait que peu de différences alloenzymatiques (ARANO & ARNTZEN 1987) et chromosomiques avec la sous-espèce nominative (ARANO 1988, HERRERO *et al.* 1989a). Il lui a ainsi été associé. Toutefois, nous n'excluons pas qu'il s'agisse d'un taxon bien individualisé car les individus examinés pourraient être de nouveaux colonisateurs. Des individus appartenant à la sous-espèce nominative ont en effet été aperçus dans le même lac (BREUIL 1986).

RADOVANOVIC a décrit trois sous-espèces du triton alpestre au Monténégro : *Triturus alpestris montenegrinus* (en 1951), *T. a. serdarus* et *T. a. piperianus* (en 1961). Ces taxons, tous les trois pédomorphiques, ont été mis en synonymie (par étude électrophorétique) avec la sous-espèce nominative (BREUIL & GUILLAUME 1984). Les études chromosomiques plaident aussi en faveur de la ressemblance entre *T. a. serdarus* et la sous-espèce nominative (ARANO 1988, HERRERO *et al.* 1989a). Toutefois, d'autres études électrophorétiques revalident *T. a. serdarus* et *T. a. montenegrinus* comme sous-espèces à part entière (ARANO & ARNTZEN 1987, ARANO 1988). *T. a. montenegrinus* est connu au Bukumirsko Jezero (1430m), Monts Komovi ; *T. a. piperianus* au Manito Jezero (1773m), Monts Sinjajevina (ces Tritons pédomorphiques ont été éliminés de la localité type, Kapetanovo Jezero, 1678 m, suite à l'importation de salmonidés en 1975-76 : Breuil 1985) ; *T. a. serdarus* au Zminicko Jezero (1285 m), Massif du Durmitor.

Trois taxons ont été décrits comme sous-espèces à part entière par DELY en 1959 : *Triturus alpestris bukkiensis* et *T. a. satoriensis* de Hongrie et *T. a. carpathicus* du Mont Sinaia (Roumanie). Actuellement, ces trois taxons sont mis en synonymie avec la sous-espèce nominative (THORN 1968, ROCEK 1972, BREUIL 1986). Des analyses électrophorétiques montrent que les populations hongroises divergent de celles d'Allemagne et d'Autriche, mais insuffisamment pour être considérées comme des sous-espèces indépendantes (ARANO *et al.* 1991).

### 2.2.8. Relations entre les taxons

Les analyses alloenzymatiques montrent une nette séparation entre les populations les plus au sud et celles du nord et du centre de l'aire de distribution. Ainsi, *veluchiensis*, *cyreni*, *serdarus* et *apuanus* sont isolés et considérés comme sous-espèces indépendantes. *T. a. veluchiensis* est la sous-espèce la plus différenciée. D'autre part, les populations de France et d'Allemagne sont fort proches, de même pour *alpestris* de Krusevac (Yougoslavie) et pour *reiseri* du Prokosko jezero (Bosnie). Les différentes populations traditionnellement associées à la sous-espèce nominative semblent ainsi former un bloc (ARANO & ARNTZEN 1987). De fortes différences inter-populationnelles au sein des taxons *alpestris* (BREUIL 1986), *cyreni* (ARANO *et al.* 1991) et *veluchiensis* (KYRIAKOPOULOU - SKLAVOUNOU 1997) ont aussi été soulignées.

Les études cytogénétiques (C-banding) confirment également la différenciation des sous-espèces *veluchiensis* et *cyreni* (HERRERO *et al.* 1989a). La caractéristique chromosomique unique de la sous-espèce *cyreni* est la présence de la quatrième paire de chromosomes à l'état homozygote. Cette sous-espèce présente également quelques différences au point de vue des bandes-C. Les études cytogénétiques rassemblent les populations du nord de l'aire de répartition de la sous-espèce nominative (France, Allemagne, Hongrie et Autriche), mais les isolent par contre des populations de Bulgarie et de «Yougoslavie», classiquement considérées comme appartenant à la même sous-espèce. La sous-espèce *apuanus* paraît aussi plus proche du taxon «yougoslave» que des populations du nord de l'Italie. Les taxons yougoslaves *reiseri* et *serdarus* paraissent aussi fort proches (ARANO 1988, HERRERO *et al.* 1989a). BREUIL (1986) signale qu'il y aurait une intergradation secondaire entre *alpestris* et *apuanus* à la limite occidentale du Parc National des Ecrins.

Les taxa *cyreni*, *apuanus* et *veluchiensis* paraissent les plus anciens du complexe du triton alpestre (HERRERO *et al.* 1989a). *T. a. montenegrinus* pourrait même être encore plus ancien (ARANO 1988). On constate plus d'hétérochromatine télomérique chez *T. a. veluchiensis* (ARANO 1988) et *T. a. cyreni* (HERRERO *et al.* 1989b) que chez *T. a. alpestris*, un critère qui, selon le modèle évolutif de MACGREGOR & SESSIONS (1986), montrerait que ces taxons auraient bien une origine ancienne. HERRERO & ARANO (1986) ont même attribué un statut spécifique au taxon ibérique. Les populations d'Europe centrale auraient pu dériver des populations bulgares et yougoslaves qui auraient, elles aussi, divergé de la sous-espèce *apuanus* (HERRERO *et al.* 1989a). Il semblerait que l'origine du complexe soit balkanique (BREUIL 1986, ARANO & ARNTZEN 1987, ARANO 1988). Les données fossiles sont presque inexistantes pour le triton alpestre. Le plus vieux fossile proviendrait du Pliocène supérieur de Tchéquie (HODROVA 1984), tandis que des exemplaires plus récents ont été découverts dans des terrains du pléistocène de Bavière, des Asturies et d'Italie (HOLMAN 1998, DELFINO & BAILLON 2000).

## 2.3. Cycle de vie

Le cycle de vie des tritons alpestres est en général amphibionte. Les tritons passent ainsi une partie de leur vie dans l'eau et une autre sur terre. Les tritons alpestres adultes en phase terrestre regagnent un point d'eau, connu ou inconnu, à l'occasion de migrations post-hivernales. Ceux qui se sont déjà reproduits dans un point d'eau l'année précédente peuvent montrer une fidélité pour celui-ci. Le bouquet d'odeurs émanant du point d'eau est un point de repère utilisé par les tritons pour s'orienter. Mais dans des systèmes subdivisés (complexe de mares par exemple), des passages existent entre les différents points d'eau, mais ils sont tout de même limités. Dans ce cas, on parlera d'un système en métapopulation (JOLY & MIAUD 1989b, 1993, MIAUD 1990).

La période de reproduction varie avec la latitude et l'altitude. Toutefois, elle débute presque toujours à la fin de la période de refroidissement annuel (BLAB & BLAB 1981, GÜTLEB 1991a, VON LINDEINER 1992, FABER 1994, SCHABETSBERGER & GOLDSCHMID 1994). A basse altitude, la migration des tritons commence lors de nuits humides durant lesquelles il ne gèle pas, tandis qu'en altitude, elle commence à la fonte des neiges et au dégel des points d'eau, les tritons pouvant même migrer de jour sur les névés (VILTER & VILTER 1962, DENOEL 1996). Les migrations ont des pics d'intensité, mais peuvent s'étaler sur plusieurs semaines ou même des mois. Les deux sexes ne migrent pas toujours de façon coordonnée. Ainsi, les femelles arrivent un peu plus tard à l'eau dans un site en Allemagne (BLAB & BLAB 1981) et dans deux sites autrichiens (FABER 1994, SCHABETSBERGER & GOLDSCHMID 1994). Les migrations peuvent aussi être concentrées sur quelques jours et concerner des déplacements sur des dénivelés de plus de 100 m (VILTER & VILTER 1962). Les adultes quittent l'eau un à plusieurs mois après y être entrés (BLAB & BLAB 1981, VON LINDEINER 1992). Dans les populations d'altitude, le cycle de reproduction peut même être biennal (VILTER & VILTER 1963). A l'inverse, en région méditerranéenne, en Italie, les tritons *T. a. apuanus* de certaines populations, localisées, en milieu xérique, pourraient se reproduire à deux moments de l'année : au printemps et en automne, les deux saisons étant séparées par une période de latence estivale (ANDREONE *et al.* 1991, ANDREONE & DORE 1992).

Après avoir été fécondées, les femelles pondent leurs oeufs un à un, au nombre de 100 à 500. Elles les emballent, le plus souvent, dans la végétation aquatique, tel du cresson ou des glycéries (MIAUD 1990, 1991b, 1995). Les oeufs pondus par une même femelle n'ont pas forcément le même père (RAFINISKY 1981). Après une période de 2-3 semaines, seul un faible pourcentage des oeufs est encore présent. De ces oeufs éclosent alors des larves à respiration branchiale (3% dans une population française de basse altitude : MIAUD 1991b), la durée du développement étant tributaire de la température de l'eau. Alors qu'à une vingtaine de degrés, elle est d'une dizaine de jours, à basse température, elle peut être de plus de 3 semaines (KNIGHT 1937). Après l'éclosion, les larves vont se développer dans l'eau, puis se métamorphoser un mois et

demi à trois mois plus tard et devenir des juvéniles (MIAUD 1990, 1996). Néanmoins, en altitude, les larves peuvent passer l'hiver à l'eau, voire devenir pédomorphes. A basse altitude, les juvéniles vont quitter l'eau entre la fin du printemps et la fin de l'automne pour mener une vie terrestre pouvant durer plusieurs années (MIAUD 1990, VON LINDEINER 1992). C'est durant cette phase qu'a lieu l'erraticisme et la colonisation de nouveaux milieux, les mâles tendant à se montrer plus dispersants (JOLY & GROLET 1996). Les tritons devenus adultes rejoignent alors un point d'eau qui peut ou non être celui dans lequel ils sont nés. Ils peuvent alors s'y montrer fidèles par la suite, quoique des tritons âgés puissent aussi coloniser de nouveaux milieux (JOLY & GROLET 1996).

Les tritons passent habituellement l'hiver à terre, dans des abris isolés du gel. Il arrive néanmoins que les tritons hivernent dans l'eau de lacs et mares d'altitude (BREUIL 1986, GÜTLEB 1991a) et même d'étangs de basse altitude (ANDREONE & DORE 1992), mais le gel ou le manque d'oxygène dissous peuvent empêcher le passage de l'hiver sous l'eau (BRAND & GROSSENBACHER 1979, SCHABETSBERGER 1993). Selon les conditions climatiques locales, ils peuvent rester inactifs durant toute la période hivernale ou seulement durant les périodes de gel.

Une exception à ce qui vient d'être présenté concerne les populations pédomorphiques. Les pédomorphes, conservant leurs attributs larvaires, telles les branchies et fentes branchiales, ne présentent pas de phase de vie terrestre. Leur métamorphose est néanmoins possible. Dans certains lacs d'altitude, les larves peuvent parfois aussi passer leur premier hiver dans l'eau et devenir de ce fait assez grandes avant de se métamorphoser (BREUIL 1986, GÜTLEB 1992), mais la règle générale semble rester la sortie du milieu aquatique et ce, même dans ces habitats d'altitude (BRAND & GROSSENBACHER 1979).

## 2.4. Habitat

On trouve le triton alpestre dans la plupart des points d'eau stagnante ou à débit presque nul, tant d'origine naturelle qu'anthropique : mares, étangs, lacs, ornières forestières, fossés et trous de bombe inondés, fontaines, abreuvoirs, flaques d'eau temporaires, bassins d'orage, carrières inondées, douves, sources, bras morts de rivières, piscines. Il a même exceptionnellement été observé en eau courante. Il se rencontre dans des milieux eutrophes et oligotrophes et dans des eaux troubles ou limpides. Les milieux aquatiques dans lesquels les tritons alpestres se reproduisent peuvent contenir ou non de la végétation et être ensoleillés ou totalement ombragés. Ils peuvent être entourés de milieux terrestres très divers : prairies, pelouses alpines, bois de feuillus, conifères ou mixtes, landes, éboulis, carrières, sablières, jardins, terrains vagues (DELY 1960, DE FONSECA 1981, PARENT 1984, BREUIL & PARENT 1987). La lucifugie est un trait qui a été constaté dans certains lacs, les tritons se maintenant dans les zones profondes (BREUIL & THUOT 1983). Des habitats nouvellement créés sont rapi-

dement colonisés et représentent une aubaine car les proies y sont abondantes (JOLY & GROLET 1996). En phase terrestre, les tritons alpestres vivent cachés, pendant la journée ou la période d'hibernation, sous des pierres, des tas de bois, dans le creux d'arbres pourris, les anfractuosités karstiques ou les grottes. Ils sont fréquemment rassemblés dans de telles cachettes (BREUIL 1986, GOFFIN & PARENT 1982 ; *obs. pers.*).

Le triton alpestre se rencontre en plaine, en basse, moyenne et haute montagne. Cependant, au sud de son aire de répartition, il est généralement absent des grandes plaines fluviales, préférant les étages collinéens et montagnards. En Suisse, on le rencontre entre 260 m et 2520 m d'altitude, mais principalement entre 400 et 600 m d'altitude. Plusieurs centaines de populations sont toutefois localisées dans les étages subalpins et alpins (GROSSENBACHER 1988) ; en Allemagne, de 50 m à 1800 m d'altitude (GÜNTHER 1996) ; en Espagne du niveau de la mer à 2300 m d'altitude ; en France, à toutes les altitudes jusqu'à 2650 m (KNOEPFFLER 1967, CASTANET & GUYETANT 1989) ; en Italie, en Ligurie, de quelques mètres au-dessus du niveau de la mer jusqu'à 1328 m, avec la majorité des stations entre 200 et 900 m (DORIA & SALVIDIO 1994) et en Emilia-Romagna, de 35 à 1750 m, presque tous les sites étant au-dessus de 500 m (Banque de données de l'Emilia-Romagna, S. MAZZOTTI *comm. pers.*).

Le triton alpestre peut cohabiter avec toutes les autres espèces de tritons présentes dans son aire de distribution (BRANA *et al.* 1986, GROSSENBACHER 1988, KUZMIN 1991, JOLY & GIACOMA 1992), formant même parfois des communautés de cinq espèces (ARNTZEN & DE WIJER 1989). Les communautés de tritons dérivent typiquement de la définition des guildes avec un rapport de taille pouvant être de 1.4 entre espèces adjacentes (JOLY & GIACOMA 1992), ce qui est fort proche du rapport général présenté pour les populations dites hutchinsoniennes (HUTCHINSON 1959). En haute altitude, il est généralement seul présent.

Il peut se maintenir dans des sites où sont présents des poissons (DE FONSECA 1981). Toutefois, l'introduction de salmonidés a généralement pour conséquence l'extinction des populations de tritons (BREUIL 1985). En phase aquatique, les prédateurs des tritons peuvent être des poissons et des oiseaux d'eau (SMITH 1985, LUDER 1992, REHSTEINER 1992). Des insectes (dytiques, larves de libellules) et des tritons peuvent aussi consommer les larves et œufs de tritons (MIAUD 1993, BABIK 1998). Leur moyen de défense peut tenir en leur venin cutané (PHISALIX 1922), leur coloration aposématique exhibée lors de postures de défense (BRODIE 1977), leur mimétisme et peut-être leur cri (WEBER & SCHUMACHER 1976). Les femelles englobent les œufs dans la végétation aquatique. Elles les mettent ainsi à l'abri de la prédation inter-, mais aussi intraspécifique (MIAUD 1993, 1994).

## 2.5. Structures d'âge

La croissance du triton alpestre, vertébré poecilotherme, se poursuit durant toute sa vie. Elle se ralentit néanmoins fortement après l'acquisition de la maturité sexuelle (MIAUD 1990). Elle peut même être négative entre le début et la fin de la période d'activité (GÜTLEB 1990). La diminution de taille pourrait être associée chez les femelles à la perte de poids due à l'oviposition (SCHABETSBERGER 1993). HEROLD *et al.* (1994) ont montré que, lors de leur courte phase active, le métabolisme des tritons d'altitude était plus élevé que celui des tritons de basse altitude. Cette différence de métabolisme énergétique favoriserait leur existence dans des milieux aux conditions climatiques difficiles (HEROLD *et al.* 1994, SCHABETSBERGER & GOLDSCHMIDT 1994). La croissance de larves d'altitude élevées en laboratoire est aussi plus rapide que celle de larves de basse altitude (BRAND & GROSSENBACHER 1979).

Les structures d'âge varient fortement d'un site à un autre avec un décalage vers des âges plus élevés dans des populations où la phase de vie active est plus courte, c'est-à-dire généralement à de plus hautes altitudes (ANDREONE *et al.* 1990, MIAUD *et al.* 2000). Ainsi, l'acquisition de la maturité se produit entre 3 et 6 ans à basse et moyenne altitude (Bohême : SMIRINA & ROCEK 1976 ; Sud-est de la France dans les Dombes : MIAUD 1991a,b, JOLY & GROLET 1996 ; Jura français : GUYETANT *et al.* 1991), alors qu'elle nécessite entre 9 et 11 ans de croissance à haute altitude (Alpes autrichiennes : SCHABETSBERGER & GOLDSCHMID 1994 ; Alpes françaises : MIAUD *et al.* 2000). Cependant, des populations d'altitude au sud des Alpes peuvent devenir matures à des âges de 3-4 ans (Nord de la Grèce : SMIRINA & SOFIANIDOU 1985 ; Alpes italiennes : ANDREONE 1990), cela étant peut-être une conséquence de conditions climatiques plus clémentes (MIAUD *et al.* 2000). La longévité est plus courte à basse altitude (8-9 ans) qu'à haute altitude (16-22 ans). L'âge moyen des pédomorphes serait de 2.9 à 3.5 ans (ANDREONE *et al.* 1994). La survie des adultes était estimée à 0.65 à basse altitude (MIAUD 1991a,b) et à 0.67 (SCHABETSBERGER & GOLDSCHMID 1994) et 0.81 (MIAUD *et al.* 2000) à haute altitude. La maturité tardive des tritons est au moins dans un cas (lac autrichien) principalement dépendante des conditions extérieures. En effet, les animaux de haute altitude, transplantés en condition de basse altitude, acquièrent leur maturité 7 ans plus tôt qu'en situation naturelle (SCHABETSBERGER & GOLDSCHMID 1994). Dans de nouveaux milieux récemment colonisés, les tritons sont jeunes, avec une maturité se produisant déjà à 1 ou 2 ans et une longévité apparente courte de 5-6 ans (JOLY & GROLET 1996).

## 2.6. Utilisation des ressources

Le régime alimentaire des tritons alpestres en phase aquatique reflète, en général, la composition en proies potentiellement capturables du milieu. Ils consomment

des cladocères (daphnies, chydoridés), des copépodes (cyclopidés, calanidés), des ostracodes, des amphipodes, des isopodes, des oligochètes, des hydracariens, des mollusques, des larves d'insectes (diptères, éphéméroptères, plécoptères, trichoptères, coléoptères, zygoptères), des hétéroptères aquatiques, des œufs et têtards de grenouilles ainsi que des invertébrés terrestres (DELY 1960, JOLY 1979, 1981, STOCH & DOLCE 1984, CHACORNAC & JOLY 1985, JOLY 1986, BREUIL 1986, SATTMANN 1989, KUZMIN 1990, FASOLA & CANOVA 1992a, JOLY & GIACOMA 1992, RULIK 1993, SCHABETSBERGER 1993, BRAZ & JOLY 1994, BRINGSOE 1994, SCHABETSBERGER & JERSABEK 1995, SCHABETSBERGER *et al.* 1995, FASOLA 1996). Les œufs de tritons sont également fréquemment consommés (KUZMIN 1990) et ce, particulièrement par les femelles (JOLY 1986, SATTMANN 1989). La capture d'invertébrés terrestres se fait principalement dans les milieux pauvres d'altitude où une telle tactique constitue une aubaine énergétique pour les tritons (CHACORNAC & JOLY 1985).

Néanmoins, les tritons alpestres peuvent faire preuve de sélectivité en consommant des proies peu abondantes dans leur habitat (BRAZ & JOLY 1994) ou en choisissant des proies dans une proportion différente de celle des autres espèces de tritons syntopiques, tels les adultes *Triturus c. carnifex* et *T. vulgaris meridionalis* (STOCH & DOLCE 1984, JOLY & GIACOMA 1992), *T. montandoni* (KUZMIN 1990) et les larves *Triturus carnifex* et *T. vulgaris meridionalis* (FASOLA 1993) et *T. montandoni* (KUZMIN 1991). Néanmoins, dans un site des Asturies, les larves de *T. alpestris*, *T. marmoratus* et *T. helveticus* semblent avoir les mêmes habitudes alimentaires, peut-être en conséquence de la haute densité en proies (BRANA *et al.* 1986). Dans une étude de quatre mares de la Bresse, il apparaissait que la similarité d'utilisation des ressources était la plus faible dans les milieux où celles-ci abondaient. Cette situation laisse ainsi suggérer que la compétition n'est pas toujours responsable des patrons observés (BRAZ & JOLY 1994). Il semble que lorsque la densité en larves de chironomes tombe en-dessous d'une valeur critique, les tritons deviennent principalement planctonophages (JOLY 1986). Les larves consomment généralement des proies de taille réduite : principalement des crustacés planctoniques et des larves de diptères (KUZMIN 1991). Les petites larves consomment aussi des proies plus petites que les grandes larves (KUZMIN 1991, SCHABETSBERGER 1993). Dans ces habitats, les adultes consomment des proies de plus grande taille, comme des larves d'insectes et des invertébrés terrestres (FASOLA 1993). La niche écologique des tritons alpestres apparaît plus large que celle des autres espèces (BRAZ & JOLY 1994). Dans un complexe de sites où coexistent des juvéniles branchiés, des adultes pedomorphes et métamorphes, les tritons alpestres branchiés consommaient de plus petites proies que les métamorphes (FASOLA & CANOVA 1992a, FASOLA 1993). A l'exception des stades précoces, les larves présentent les mêmes taux d'évacuation gastrique des proies quelle que soit leur taille (SCHABETSBERGER *et al.* 1996).

Le régime alimentaire des tritons alpestres en phase terrestre est beaucoup moins connu. Il apparaît que les tritons alpestres y consomment des gastéropodes, des myriapodes, des coléoptères, des diptères, des chenilles et des collemboles (KUZMIN 1990).

Les tritons alpestres peuvent occuper tous les micro-habitats aquatiques (les berges, le fond, la colonne d'eau et la surface). Mais, selon les sites ou les stades considérés (larves, adultes), certains habitats sont plus utilisés que d'autres et dans des proportions différentes que les autres espèces présentes (CHACORNAC & JOLY 1985, FASOLA 1993, BRAZ & JOLY 1994, MIAUD 1996). Ils peuvent aussi plonger dans les eaux profondes des lacs alpins (SCHABETSBERGER 1993).

Les tritons alpestres se montrent actifs, par bouffées, de jour et de nuit. Ils peuvent montrer des pics d'activités à l'aube et au crépuscule ainsi que durant la matinée. La recherche de nourriture peut se faire durant la nuit, tandis que la matinée peut être vouée aux activités sexuelles. Le suivi longitudinal des tritons en laboratoire montre de fortes différences inter-individuelles dans la périodicité des bouffées d'activité. La mise en activité des tritons semble dépendre plus de la présence de congénères actifs et de la densité des proies que d'un rythme endogène (MARTIN *et al.* 1989).

## 2.7. Comportement prédateur

Le comportement prédateur est composé de trois phases : l'approche, la capture et l'ingestion de la proie. En phase aquatique, l'approche visuelle se fait en ligne droite, tandis que l'approche olfactive se fait avec de nombreux changements d'orientation. Arrivé au niveau de la proie, le triton l'examine pendant un court instant qui peut se prolonger lorsque la proie est immobile. La capture consiste en une aspiration brutale d'eau qui entraîne la proie dans la bouche. Cette aspiration résulte d'une dépression créée par abaissement du plancher buccal. Les comportements d'ingestion consistent en des mouvements latéraux et des hochements de la tête, avec ou sans aspiration ou rejet d'eau et enfoncement des yeux. La succession de ces comportements varie pour un même type de proies, mais surtout pour des proies de taille différente, comme les larves de chironomes et les daphnies. Ainsi les mouvements de centrage et l'enfoncement des orbites ne sont pas observés dans la capture des daphnies (JOLY 1981). L'état de satiété modifie le comportement des tritons, ceux-ci inspectant plus longtemps les proies avant de les capturer (JOLY 1982).

Des invertébrés terrestres se noient fréquemment dans les points d'eau et restent pour un temps à la surface de ceux-ci. Dans des milieux d'altitude, les tritons alpestres peuvent adopter une tactique particulière. Ils se laissent ainsi flotter à la surface de l'eau et capturent ces proies exogènes au milieu aquatique (CHACORNAC & JOLY 1985). Ce comportement de flottaison apparaît principalement de jour (JOLY & GIACOMA 1992).

## 2.8. Comportement sexuel

Les tritons alpestres se reproduisent dans l'eau. Le comportement de cour de la sous-espèce nominative du triton alpestre est composé de quatre phases :



**Fig. 10.** *Triturus a. alpestris* : métamorphe mâle (lac de la Cabane, France, mai 1998).



**Fig. 11.** *Triturus a. alpestris* : métamorphe femelle (lac de la Cabane, France, mai 1998).



**Fig. 12.** *Triturus a. alpestris* : pédomorphe mâle (lac de la Cabane, France, mai 1998).



**Fig. 13.** *Triturus a. alpestris* : pédomorphe femelle (lac de la Cabane, France, mai 1998).



**Fig. 14.** *Triturus a. veluchiensis* : métamorphe mâle (Drakolimni - Tymphi, Grèce, juillet 1999).



**Fig. 15.** *Triturus a. veluchiensis* : métamorphe femelle (Drakolimni - Tymphi, Grèce, juillet 1999).



**Fig. 16.** *Triturus a. veluchiensis* : pedomorphe mâle (Drakolimni - Tymphi, Grèce, juillet 1999).



**Fig. 17.** *Triturus a. veluchiensis* : pedomorphe mâle (Drakolimni - Tymphi, Grèce, juillet 1999).

l'orientation, la parade en éventail, la parade en étendard et le transfert du spermatophore. Chaque phase comprend plusieurs comportements caractéristiques. Le schéma global est une rencontre des deux partenaires, une phase d'exhibition de parades du mâle à la femelle et un transfert du sperme à distance au moyen d'un spermatophore déposé sur le substrat que la femelle récolte lorsque son cloaque passe au-dessus. La description détaillée des comportements est donnée au **tableau 3** et leur enchaînement à la **figure 18**. Durant toute cette séquence, la femelle peut rester statique, s'approcher du mâle, le toucher ou s'en éloigner (FINKLER 1923, HALLIDAY 1977a, 1990, ARNTZEN & SPARREBOOM 1989, ANDREONE 1990, DENOEL 1994, 1996, 1999, DENOEL *et al.* 2001 ; **tableau 15**, page 219). Le succès des mâles, en terme de spermatophores transférés, est de 24% (DENOEL 1996) à 31% (HALLIDAY 1977a).

Lorsque la femelle ne montre pas d'attitude positive, le mâle peut exhiber une tactique alternative. Celle-ci consiste à devancer la femelle non-coopérante, à déposer un spermatophore sur le substrat et d'attirer la femelle en exécutant des mouvements à effet de leurre : l'appât distal et le tremblement caudal. Cette tactique permet d'attirer 60% des femelles. Cependant, le succès de récolte des spermatophores est faible (6%) en comparaison du score de 31% lors des transferts avec femelles positives dès le départ. Le succès des rencontres était quant à lui respectivement de 8 et 64% (DENOEL *et al.* 2001).

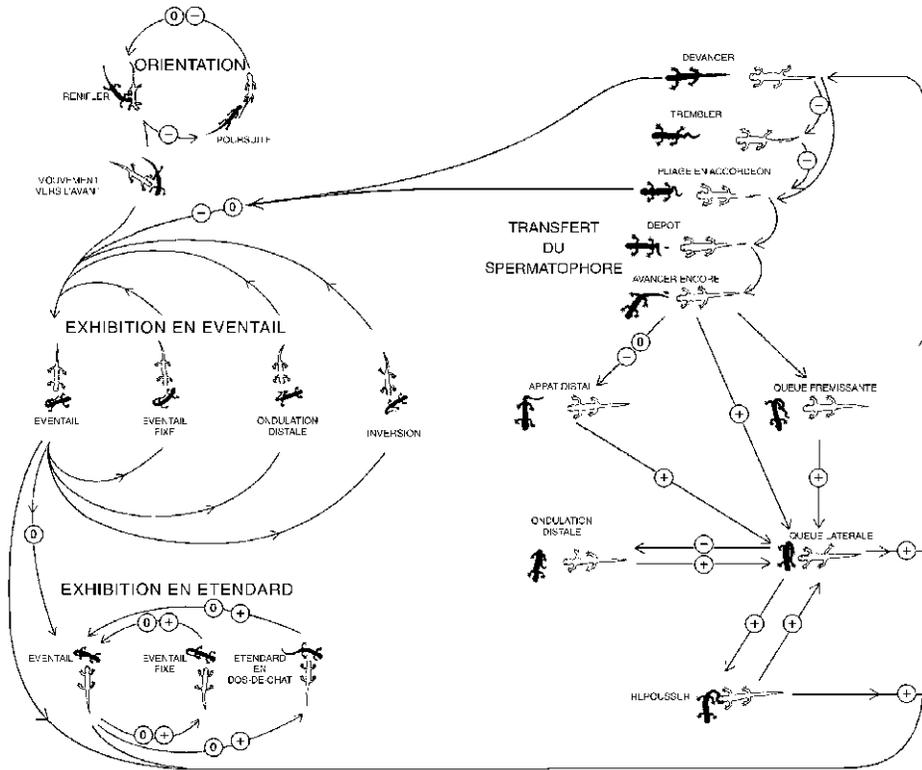
Les tritons alpestres commencent à se reproduire juste après la période de repos hivernal. La température des points d'eau peut être à ce moment fort fraîche. Il apparaît ainsi qu'à basse température, la fréquence de battement de la queue lors du comportement principal des rencontres (l'éventail) est plus faible qu'à de plus hautes températures. Cette modulation, quoique pouvant être une conséquence directe du froid, paraît adaptative. En effet, elle permet aux tritons de se reproduire tôt dans des milieux d'altitude ou des milieux temporaires, ce qui donne la possibilité à leurs larves d'avoir le temps de se métamorphoser avant les premiers gels hivernaux ou l'assèchement du point d'eau (DENOEL 1998).

Qualitativement, le comportement de la sous-espèce nord-italienne (*T. a. apuanus*) est le même que celui de la sous-espèce nominative (du nord de l'Italie). Mais, du point de vue quantitatif, on note quelques différences et ce, principalement lors de la phase d'éventail (nombre, fréquence et durée de cette parade). Le schéma de base des transitions comportementales des deux taxons est similaire mais les fréquences de succession des actes comportementaux diffèrent (ANDREONE 1990).

Le comportement de cour de la sous-espèce ibérique (*T. a. cyreni*) est aussi fort proche de celui de la sous-espèce nominative. Qualitativement, les comportements sont similaires, avec toutefois de subtiles différences au niveau de leur exécution. Des différences de fréquences d'utilisation et de transition des comportements ont aussi été constatées entre les deux sous-espèces. Ainsi, les mâles de *T. a. cyreni* utilisent davantage le coup de fouet et l'ondulation distale que ceux de la sous-espèce nominative. Mais surtout, les tactiques dépendantes de la femelle diffèrent vu que *cyreni* n'entame un transfert de sperme que rarement quand la femelle ne se montre pas positive. Le succès de prise des spermatophores est de 35% (DENOEL 1996).

**Tableau 3.** Répertoire et description des comportements exhibés par les mâles de tritons alpestres lors des rencontres sexuelles dyadiques (d'après DENOEL 1999).  
*List and description of behaviours exhibited by Alpine newt males during dyadic sexual encounters (from DENOEL 1999).*

<b>Comportement</b>	<b>Description</b>
approche	Premier comportement dirigé vers la femelle.
reniflage	Reniflage de la femelle.
coup de museau	Le mâle touche ou frotte la femelle de son museau.
mouvement-vers-l'avant	Le mâle, initialement situé à côté ou derrière la femelle, se positionne devant elle.
déploiement caudal	Le mâle ramène violemment sa queue le long de son flanc.
poursuite	Le mâle poursuit la femelle.
éventail	Le mâle fait onduler sa queue parallèlement à son flanc.
éventail statique	Le mâle maintient sa queue immobile le long de son flanc.
ondulation distale (queue latéro-distale)	Lente ondulation de l'extrémité de la queue du mâle.
inversion	Le mâle, en position d'éventail, place sa queue le long de son autre flanc.
étendard en dos-de-chat	Le mâle, tout en exécutant le mouvement d'éventail, se dresse sur ses pattes et arque et voûte son corps à la manière d'un chat. Il tend alors au maximum ses membres postérieurs ainsi que sa queue. Ensuite, il déplace l'arrière de son corps en direction de la femelle, la queue s'en rapprochant parfois jusqu'à l'effleurer. La queue est fréquemment déplacée, une à deux fois de gauche à droite, avant d'être ramenée dans la position d'éventail.
devancer	Le mâle se détourne de la femelle et se déplace devant elle.
tremblement caudal	Le mâle, tout en devançant la femelle, fait trembler sa queue.
pliage	Le mâle, après ou pendant qu'il devance la femelle, replie sa queue en accordéon derrière son cloaque.
dépôt	Dépôt d'un spermatophore.
position de freinage	Après le dépôt, le mâle avance encore de quelques centimètres, tout en pivotant d'un angle de 90°. Dans cette position, il peut exécuter : la queue frémissante, l'appât distal, la queue latérale, l'ondulation distale et l'acte « repousser ».
queue frémissante	Une lente ondulation parcourt la queue de la base à l'extrémité, la queue étant placée plus ou moins parallèlement au corps, mais en étant éloignée.
appât distal	Le mâle étend la queue, plus ou moins perpendiculairement au corps, et fait mouvoir amplement et lentement l'extrémité de la queue.
queue latérale	Le mâle applique sa queue contre son flanc, la faisant ou non vibrer lentement (dans la phase de transfert seulement).
repousser	Le mâle entoure de sa queue le museau de la femelle et la repousse fortement.



**Fig. 18.** Séquence principale du comportement de cour lors des rencontres dyadiques chez le triton alpestre *Triturus a. alpestris*. Le comportement de la femelle est indiqué par les symboles inscrits dans les cercles placés sur les flèches : -, négative ; 0, statique ; +, positive. Le mâle est en noir (d'après DENOEL 1999).

*The main courtship sequence of the Alpine newt, Triturus a. alpestris during the dyadic encounters. The female behaviour is figured by the symbol inscribed inside the circles located on the arrows: -, negative; 0, static; +, positive. The male is in black (from DENOEL 1999).*

Dans de nombreuses situations, un triton mâle (le rival) peut détourner, à son profit, une femelle qui est en train de se faire parader par un autre mâle (le mâle courtisan). Pour ce faire, le rival commence par exhiber un mouvement d'éventail en direction de la femelle. Il peut aussi procéder directement au transfert du spermatophore. Face à ce comportement du rival, le courtisan peut effectuer un comportement de «retraite» entraînant la femelle un peu à l'écart de ce dernier. C'est ce que l'on nomme une défense sexuelle. Cette tactique alternative qu'est l'interférence permet d'attirer une femelle, après le transfert, dans 7.5% des cas. Le succès réel est donc encore moindre car la femelle ne prend pas tous les spermatophores déposés (VERRELL 1988).

## 2.9. Perception de l'environnement

Les tritons alpestres sont des animaux à cycle de vie complexe qui se trouvent confrontés à une grande gamme d'environnements, en particulier le milieu aquatique et le milieu terrestre. Ils présentent des capacités sensorielles diverses – dont la vision, l'olfaction et la mécanoréception – dont l'association permet leur survie dans des conditions variables (JOLY 1979, MARTIN 1982a,b).

### 2.9.1. La vue

La rétine du triton alpestre adulte comprend 79% de cônes et 21% de bâtonnets. Cette proportion laisse suggérer une utilisation préférentielle de la vue durant la journée (MÖLLER 1951). Ce fait est confirmé par des expériences où HIMSTEDT (1972) a démontré que le triton alpestre pouvait faire la différence entre le gris et les couleurs de longueur d'onde suivantes : 457 nm (Bleu), 518 nm et 555 nm (vert), 584 nm (jaune) et 635 nm (rouge). De plus, les tritons montrent des changements de leur sensibilité spectrale avec la métamorphose, c'est-à-dire avec le passage à la vie terrestre. La sensibilité revient ensuite à la situation larvaire, au printemps, lorsque les adultes retournent à l'eau pour se reproduire (HIMSTEDT 1973). Les tritons sont aussi capables de discerner visuellement des proies dont le contraste ne diffère du substrat que de 3% sur terre et de 4% dans l'eau (HIMSTEDT 1967). Lors du comportement de cour, les tritons mâles montrent une préférence pour des leurres femelles au ventre rouge, la couleur du dos ayant moins d'importance. La coloration agirait ainsi comme un mécanisme d'isolement entre les différentes espèces de tritons (HIMSTEDT 1979). La vision est également utilisée pour la détection et l'approche des proies (HIMSTEDT 1967, JOLY 1979) et dans l'intensification locale (MARTIN 1982a,b).

### 2.9.2. L'odorat

La perception d'une odeur nécessite le contact entre l'épithélium olfactif et la substance odorante. L'abaissement du plancher buccal crée une dépression dans la cavité buccale. Comme les mâchoires restent fermées, la dépression produit un flux inhalant des narines aux choanes. En milieu aquatique, le rejet d'eau filtrée s'effectue en grande partie par la bouche, de façon synchrone avec le retour du plancher buccal à sa position originelle. La chambre olfactive du triton alpestre est un simple conduit élargi, un peu compliqué par la présence d'un sinus latéral. Lors de l'aspiration buccale, l'échantillon d'eau prélevé traverse la chambre olfactive en baignant l'épithélium sensoriel des gorges. Lors de situations entraînant un comportement olfactif, la fréquence des mouvements du plancher buccal augmente. Il est donc possible de détecter l'influence de l'olfaction lors de divers comportements exécutés par les tritons (JOLY 1979, JOLY & CAILLERE 1983). L'olfaction intervient dans de nombreux comportements : la détection des proies et l'appréciation de leur palatabilité (JOLY 1979, 1981, MARTIN 1982a,b), l'intensification locale (MARTIN 1982a,b), le comportement de cour (ANDREONE 1990, BELVEDERE *et al.* 1988) et le comportement de retour au gîte (MIAUD 1993). Son effectivité a été prouvée, d'une part, en milieu aquatique en enfouissant des proies mortes dans le substrat ou en obstruant les cavités nasales (JOLY 1981) et, d'autre part, en phase terrestre en suivant la migration de tritons privés de repères odorants ou auxquels était donné un choix entre deux types d'eau (JOLY & MIAUD 1993).

### 2.9.3. La mécanoréception et l'électroréception

Dans l'eau, la réception des stimulations mécaniques s'effectue grâce à des mécanorécepteurs (neuromastes) localisés sur les flancs (ligne latérale) et la tête. Ceux-ci seraient opérationnels principalement chez la larve et l'adulte aquatique. La mécanoréception est utilisée lors de l'intensification locale (MARTIN 1982a,b) et pourrait aussi l'être lors du comportement sexuel (HALLIDAY 1977a).

Des organes ampulaires électro-récepteurs ont également été identifiés (FRITSCH & BOLZ 1986). Ils permettent la détection de proies dans le milieu aquatique (HIMSTEDT *et al.* 1982).

### **Box 3. Habitat and Biogeography**

**Aim** To describe the study sites and ecological and geographical factors associated with paedomorphosis in the Alpine newt.

**Methods** Determination of the main habitat characteristics of the aquatic sites containing paedomorphic Alpine newt individuals. Estimation of the population size on the basis of the Petersen index using capture-marking-recapture data in the main study sites (belly tattooing).

**Results** Although metamorphs are common in Europe, paedomorphs were only found at the southern margin of the geographical range of the species: mainly in the Balkans and Italy. They were recorded in eighty-seven aquatic sites. No single ecological factor accounted for the presence of paedomorphs (altitude, maximum water depth, drying, aquatic vegetation, and presence of forest). Proportions of paedomorphs and metamorphs varied among sites and across years. Local extinctions were also observed and were associated with fish introductions. Population sizes varied across sites, from a few adults to twenty-six thousands.

**Main conclusions** Contrary to the first models of paedomorphosis, the studied habitat characteristics did not explain the occurrence of paedomorphs in natural populations. Although they were found in favourable aquatic habitats surrounded by hostile terrestrial landscapes, they also exist in temporary waters located close to appropriate terrestrial environments. These results support models predicting paedomorphosis in different environments, but require complementary investigations on costs and benefits of the alternative ontogenetic pathway (see **chapters 4 to 7**). On the other hand, the southern limitation of the heterochronic phenomenon suggests a genetic basis for paedomorphosis in this species. Because paedomorphic populations of the Alpine newt are rare and are declining globally, conservation measures should be taken to assure the survival of this example of biodiversity at intraspecific level.

**Key words** Study sites – Habitat – Biogeography – Population size – Conservation – Decline – Europe

# Chapitre 3

---

## Biogéographie, habitat et structure des populations pédomorphiques

### 3.1. Introduction

La pédomorphose facultative chez les urodèles a une base génétique et est influencée par des facteurs environnementaux. Il a été démontré que la pédomorphose pouvait être causée par un gène à l'état homozygote, l'allèle dominant causant la métamorphose (TOMKINS 1978). Les voies pédomorphiques et métamorphiques ont ainsi pu être artificiellement sélectionnées (SEMLITSCH & WILBUR 1989). Néanmoins, d'autres gènes pourraient aussi intervenir (VOSS 1995, VOSS & SCHAFFER 1997). La base génétique de la pédomorphose diffère aussi entre certaines populations conspécifiques étudiées (HARRIS *et al.* 1990). Elle pourrait être apparue indépendamment chez différentes espèces (SHAFFER & VOSS 1996). Des expériences manipulant des facteurs environnementaux (SPRULES 1974b, SEMLITSCH & GIBBONS 1985, HARRIS 1987, SEMLITSCH 1987, SEMLITSCH *et al.* 1990, JACKSON & SEMLITSCH 1993) ont aussi montré que la pédomorphose était un polyphénisme. Ainsi, les facteurs extérieurs peuvent modifier l'expression de la pédomorphose.

Les caractéristiques des milieux aquatiques et terrestres ont souvent été employées pour définir un terrain favorable à la pédomorphose. Les premiers modèles prédisaient la pédomorphose sous des conditions aquatiques favorables et un environnement terrestre inhospitalier. La sélection aurait ainsi favorisé l'acquisition de la maturité par les larves restant dans l'environnement avantageux. Les larves se métamorphosant auraient alors été défavorisées ou même éliminées (WILBUR & COLLINS 1973, WERNER 1986). Diverses études corroborent la présence prépondérante de pédomorphes dans des habitats répondant à ces conditions.

Les expériences de laboratoire montrent ainsi qu'une faible densité (HARRIS 1987, SEMLITSCH 1987), un milieu permanent (SEMLITSCH & GIBBONS 1985, SEMLITSCH 1987, SEMLITSCH *et al.* 1990) et une absence de prédateurs (JACKSON & SEMLITSCH 1993) favorisent une existence aquatique et la pédomorphose. Les observations de terrain montrent une prédilection de la pédomorphose dans des environnements permanents (SPRULES 1974a, ANDREONE & DORE 1991) et dépourvus de poissons (SPRULES 1974a). Selon

certain auteurs (DOLCE & STOCH 1984), la profondeur serait importante, tandis que, selon d'autres, elle n'aurait pas d'influence (ANDREONE 1990). La présence de pédomorphes semble aussi parfois liée à l'hostilité du milieu terrestre. Il en serait ainsi de l'aride plateau d'Edwards (BRUCE 1976), de l'environnement côtier du Massachusetts (HEALY 1974) ou des hautes altitudes (SPRULES 1974a). Par contre, à de basses températures, amenant à une diminution de la croissance (BIZER 1978), la pédomorphose ne devrait pas être attendue selon les hypothèses de WILBUR & COLLINS (1973). Or, ce n'est pas nécessairement le cas, étant donné qu'un plus grand nombre de pédomorphes peut être produit artificiellement à basse température (SPRULES 1974b) et que des milieux froids d'altitude sont souvent associés à des cas de pédomorphose (SPRULES 1974a). Mais la relation avec l'altitude ne paraît pas universelle (COLLINS 1981). Le milieu terrestre ne paraît pas toujours plus hostile que l'habitat aquatique. Ainsi, quoique les pédomorphes puissent être observés principalement en milieu permanent, des cas de populations se reproduisant en sites instables, voire temporaires ont aussi été répertoriés (HEALY 1974, DUBOIS & BREUIL 1983, DZUKIC & KALEZIC 1984, KALEZIC & DZUKIC 1985, FASOLA 1993, DENOEL 1997). Les milieux terrestres entourant des sites aquatiques où se développent des pédomorphes ne sont pas nécessairement inhospitaliers. En effet, ils peuvent être humides, présenter une couverture arborée et des anfractuosités servant d'abri (PATTERSON 1978, BREUIL 1992, KALEZIC *et al.* 1996).

Ainsi, quoique les premiers modèles évolutifs prédisent la pédomorphose dans des milieux aquatiques favorables entourés d'un environnement terrestre hostile (WILBUR & COLLINS 1973), il existe des situations qui répondent à des critères opposés. Cette disparité dans les résultats empiriques a amené WHITEMAN (1994) à proposer de nouveaux modèles. Il a ainsi émis l'hypothèse alternative que la pédomorphose pouvait aussi être la résultante de la meilleure solution que puisse adopter une larve contrainte à un environnement aquatique trop défavorable pour lui permettre une métamorphose normale. Les populations de haute altitude cadreraient ainsi bien avec cette hypothèse.

Le triton alpestre est une espèce polytypique dont la répartition actuelle est attribuable aux glaciations du Quaternaire. Plusieurs sous-espèces, tant sympatriques qu'allopatriques, ont été reconnues sur des critères alloenzymatiques, chromosomiques, morphologiques et géographiques (HERRE 1932, ARANO & ARNTZEN 1987, HERRERO *et al.* 1989a). Alors que les populations du nord de l'Europe semblent homogènes, une grande disparité est observée au sud des Alpes. Durant les glaciations, les populations de tritons alpestres auraient survécu dans des aires-refuges du sud de l'Europe : en Espagne, en Italie et dans les Balkans. Les individus de ces populations relictuelles auraient alors recolonisé le territoire européen lors du réchauffement de l'Holocène (DENOEL 1996).

Il est vraisemblable que de tels événements glaciaires ont constitué des terrains favorables à l'apparition et à la dispersion de nouveaux génotypes et phénotypes. La pédomorphose aurait ainsi pu apparaître et se répandre ensuite



**Fig. 19.** Lac de la Cabane (site A) en juillet 1997.



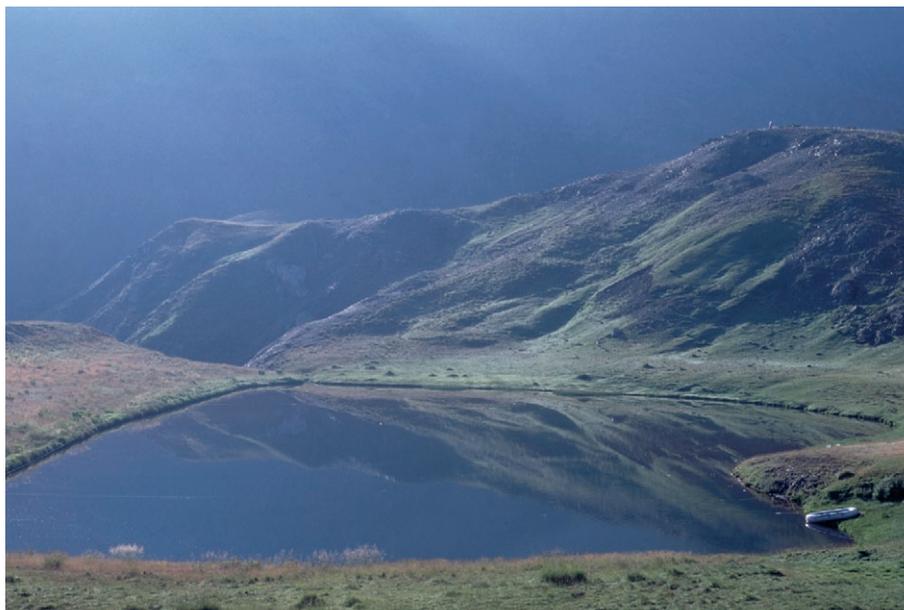
**Fig. 20.** Lac de la Cabane (site A) en octobre 1997.



**Fig. 21.** Parana (site B) en avril 1997.



**Fig. 22.** Drakolimni du Tymphi (site C) en août 1999.



**Fig. 23.** Drakolimni du Smolikas (site D) en juillet 1999.



**Fig. 24.** Mont-Megna (site E) en mars 1997.



**Fig. 25.** Colorio (site F) en mars 1998.



**Fig. 26.** La Pianca (site G) en octobre 1998.

depuis les populations sources, comme cela a été suggéré pour des espèces fossiles telles que *Brachicormus* (ROCEK 1995). Quoique de nombreuses études aient décrit des populations pédomorphiques du triton alpestre ou établi des listes régionales, aucune n'a relevé la distribution des populations dans un contexte européen et biogéographique.

L'objectif de ce chapitre est d'introduire et de présenter l'étendue de la pédomorphose chez le triton alpestre par deux approches, l'une géographique et l'autre écologique. La première approche nous permettra de révéler s'il y a une aire de répartition de la pédomorphose éventuellement liée à celle de sous-espèces du triton alpestre, tandis que la seconde nous permettra de définir s'il existe un terrain écologique particulier à la pédomorphose. Nous n'aborderons ici que les grandes lignes des caractéristiques de l'habitat, réservant pour les chapitres ultérieurs la présentation de traits susceptibles d'être ciblés par la sélection et qui favoriseraient éventuellement le dimorphisme. Ce chapitre sert donc aussi à situer, dans un contexte géographique et écologique général, les populations dont différents traits seront analysés dans les **chapitres 4 à 7**.

## 3.2. Matériels et Méthodes

### 3.2.1. Prospection

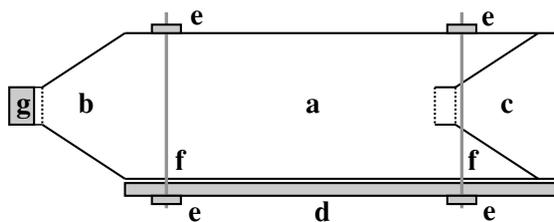
Nous avons prospecté la majorité des sites de France, Italie et Grèce pour lesquels la littérature ou des collègues (F. ANDREONE, S. BOVERO, M. BREUIL, R. DUGUET, M. FASOLA, C. GIACOMA, S. MAZZOTTI, G.H. PARENT et K. SOTIROPOULOS) faisaient mention de la présence de tritons alpestres pédomorphiques. Ces populations appartiennent respectivement à *Triturus alpestris alpestris*, *T. a. apuanus* (ainsi que *T. a. inexpectatus* au sud de l'Italie) et *T. a. veluchiensis*. Nous avons également recherché d'autres populations dans les alentours des populations recensées. Les observations de terrain ont été menées au cours des quatre saisons des années 1997, 1998, 1999 et 2000. Nous avons également acquis, avant cette étude, des données sur des populations métamorphiques de Belgique, Espagne, République Tchèque, Roumanie, Bulgarie, Slovénie et Bosnie. Nous avons également analysé les données issues de la littérature et de communications personnelles de F. ANDREONE, S. BOVERO, N. BRESSI, S. DOLCE, K. HENLE, R. DUGUET, G. DZUKIC, K. GROSSENBACHER, M. KALEZIC et S. MAZZOTTI.

### 3.2.2. Sujets d'étude

Les tritons alpestres pédomorphes se distinguent des métamorphes par la présence de fentes branchiales, les adultes des juvéniles, par la présence d'un cloaque développé et les mâles des femelles, par un cloaque arrondi, enflé et lisse plutôt qu'allongé, étroit et ridé (**fig. 6**, page 46 ; **fig. 10 à 17**, pages 59 à 62).

### 3.2.3. Recensement

Selon la taille et la profondeur des milieux où ont été découverts des tritons alpestres pédomorphiques, nous avons employé différentes techniques d'observation et de recensement. Nous avons capturé les tritons le plus souvent à l'épuisette depuis le bord des points d'eau et à bord d'un canot gonflable et, lorsque cela s'avérait possible, par plongée libre ou en scaphandre autonome. Nous avons également employé le piégeage comme système de capture. Les pièges utilisés s'apparentent à ceux décrits par GRIFFITHS (1985). Ils consistent en des bouteilles dont le fond a été coupé et le goulot d'une autre bouteille introduit en sens inverse (**fig. 27**). Leur longueur totale est de 28 cm et leur contenance de 1.5 litres. Les pièges disposés sur le substrat sont lestés par des plaques en acier. Lorsque plusieurs pièges sont disposés sur un même tracé vertical, ils sont reliés les uns aux autres par deux cordelettes de 3 mm de diamètre. Ils sont alors fixés en surface sur des cordes tendues à travers le lac (**fig. 52**, page 122). Les tritons sont évacués des pièges en dévissant le bouchon du goulot extérieur.



**Fig. 27.** Piège utilisé pour capturer les tritons. a : bouteille en plastique de 1.5 litres, b : goulot extérieur, c : goulot intérieur, d : plaque de lestage, e : serre-cable, f : corde en nylon de 3 mm de diamètre, g : bouchon dévissable.

*Funnel trap used to catch newts. a: plastic bottle, b: exterior neck, c: interior neck, d: ballasting plate, e: clamp, f: cord, g: cap.*

La taille des populations a été obtenue par comptage global ou par capture-marquage-recapture. Dans le deuxième cas, plusieurs sessions de pêche uniforme dans les différents micro-habitats et à différents moments du nyctémère ont été effectuées. Ainsi, au site B, une pêche d'une heure toutes les 6 heures pendant un cycle de 24 heures était suivie du marquage, puis de la libération des tritons marqués, d'une attente de 24 heures et d'une période de recapture similaire. Au site C, les tritons ont été capturés toutes les 4 heures pendant 72 heures dans des pièges, ensuite marqués, libérés et recapturés par piégeage et capture directe. Aux sites A et B, des captures de jour et de nuit ont été suivies du marquage et de plusieurs sessions de pêche intensive. La population du site H a été comptabilisée par une capture globale des animaux par raclage du substrat à l'épuisette, selon des transects parallèles. Les tritons du site J étaient tous visible à l'oeil nu et ont été simplement capturés à l'épuisette.



**Fig. 28.** Site d'étude B (Parana, Italie, mars 1998).



**Fig. 29.** Marquage par tatouage au site D (Drakolimni du Smolikas, Grèce, juillet 1999) : Mathieu DENOEL et Robert SCHABETSBERGER.

Après avoir capturé les tritons, nous les avons maintenus dans des bacs rempli d'eau. Nous avons alors employé une technique de marquage par tatouage ventral (JOLY & MIAUD 1989a ; **fig. 91**, page 182). La marque était faite à l'aide d'un tatoueur électrique fonctionnant sur pile ou groupe électrogène muni à son extrémité de 6 aiguilles fines. Nous avons employé une solution de bleu alcian comme colorant. De telles marques restent visibles de deux à trois ans (JOLY & MIAUD 1989b). Nous avons appliqué un marquage individuel consistant en un code formé par l'association de points à différentes positions du corps, pour les tritons des sites A et B et un marquage de groupe consistant en un point unique pour les tritons des sites C et D.

L'estimation de la taille des populations A, B, C et D était obtenue sur base de l'indice de PETERSEN utilisant des données de capture - marquage - recapture :

$$\hat{N} = \frac{(n_1+1)(n_2+2)}{m_2+1} - 1$$

avec  $n_1$ , le nombre de tritons marqués et libérés à la première session de capture ;  $n_2$ , le nombre total de tritons capturés à la deuxième session de capture ; et  $m_2$ , le nombre de tritons marqués trouvés à la seconde session de capture (lequel doit être supérieur à 8 pour ne pas biaiser l'estimation). Nous avons employé une limite de confiance de 95% que nous présenterons par des valeurs entre parenthèses à la suite des valeurs d'estimation (GREENWOOD 1996). Notons que nous employons, dans le cadre du recensement, les termes classique de première et deuxième session de capture alors qu'en fait chacune de ces sessions est composée de plusieurs échantillonnages successifs dont les données sont assemblées.

Nous avons déterminé la proportion des pédomorphes vis-à-vis de l'effectif adulte pour les différentes populations. Le rapport de sexe (*sex-ratio*) était considéré significativement différent de 1 en calculant le test du  $\chi^2$  vis-à-vis des fréquences théoriques prédites par un rapport 1:1.

### 3.2.4. Localisation géographique

Les sites ont été repérés par lecture des cartes topographiques (France : Institut Géographique National 1: 25 000 ; Grèce : Hellenic Army Geographical Service 1: 50 000 ; Italie : Istituto Geografico Militare et éditions dérivées), aéronautiques (Tactical Pilotage Chart 1: 500 000) et géographiques (Touring Club Italiano 1: 250 000, Eurocart 1: 300 000, Adac 1: 500 000) ou par acquisition de données satellites au moyen d'un GPS «Garmin II plus». Nous avons employé le système de repérage UTM (*Universal Transverse Mercator*) afin de représenter la position des sites (maille de 1 km pour les stations prospectées). L'UTM consiste en des zones de 6° de longitude par 8° de latitude. Les zones sont référencées par une lettre le long des méridiens (origine C à 80° Sud) et un nombre le long des parallèles (origine 1 à 180° ouest). Chacune de ces zones est subdivisée en carrés de 100 km de côté référencés par

deux lettres (la première pour l'abscisse) ou quatre chiffres. La position précise à l'intérieur de ce carré est alors donnée par deux séries de chiffres (les premiers correspondant à la distance à la ligne UTM verticale gauche et les derniers à la distance à la ligne UTM horizontale inférieure) (KRAAK & ORMELING 1996). Nous avons également donné les coordonnées en latitude et longitude (méridien d'origine de Greenwich) et ce, en degrés et minutes, pour les sites prospectés. L'altitude était donnée par lecture des cartes ou selon les informations disponibles dans la littérature (pour les sites non étudiés). Les cartes géographiques ont été réalisées à l'aide du logiciel ArcView (fond de carte ESRI), en utilisant une projection postel.

### 3.2.5. Caractéristiques des habitats

**Bathymétrie.** Afin d'obtenir la profondeur des points d'eau, nous avons utilisé un rouleau centimétré, lesté par un fil à plomb. Pour obtenir les coordonnées tri-dimensionnelles, nous avons tendu une corde le long du plus grand côté des points d'eau. Nous avons alors tendu des cordes perpendiculaires à cette corde de référence, généralement tous les 10 mètres et avons ainsi obtenu la première coordonnée. Tous les 1, 2 ou 5 mètres le long de ces cordes traversant les lacs, nous avons mesuré la profondeur et obtenu ainsi les deux autres coordonnées. Nous avons employé le programme *Surfer* afin d'obtenir la représentation bathymétrique des points d'eau.

**Physico-chimie.** Nous avons également mesuré différents paramètres physico-chimiques pour certains des sites étudiés tels la température, la concentration d'oxygène dissous et le pH.

**Habitat.** Nous avons pris en compte la présence de végétation aquatique, la proximité de forêts, la stabilité du point d'eau (permanent, instable : variation importante du niveau d'eau, site aquatique temporaire) et la présence de poissons et d'autres espèces de tritons.

## 3.3. Résultats

### 3.3.1. Site A : Lac de la Cabane (France)

#### Description du site

Le lac de la Cabane est situé sur la commune du Lauzet dans le département des Alpes-de-Haute-Provence en France (*UTM* : 32T KQ 93 19 avec KQ = 02 49 ; *coordonnées* : 44°24'N/006°24'E), au nord-ouest du Parc National du Mercantour et au sud de celui des Ecrins. Son altitude est de 1950 m (**fig. 19** et **20**).

Le lac est bordé à l'ouest par des pelouses alpines et des autres côtés par des forêts de conifères (épicéas, mélèzes et pins) sur terrain en pente. La limite des arbres est à 2200 m et le sommet à 2505 m (Dormillouse). L'est du lac est

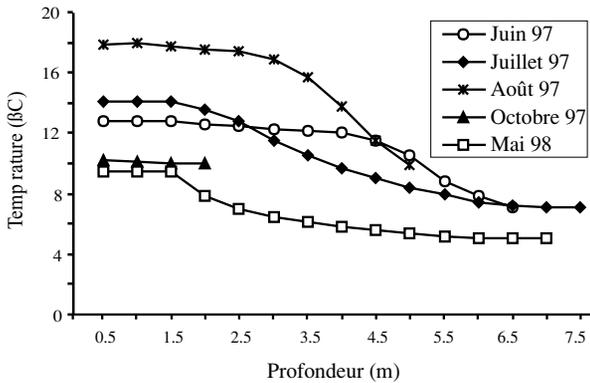
directement bordé de gros éboulis qui forment aussi son substrat dans cette zone qui est la plus profonde. Le fond du lac de la partie au sud-ouest est formé de blocs de grès de plus petite taille ainsi que de sédiments. Ceux-ci sont principalement constitués des déjections de troupeaux de vaches et de brebis. Les bovins ne viennent que rarement jusqu'au lac. Par contre, un troupeau de brebis couche fréquemment en fin de saison sur les pelouses à l'ouest du lac. Il n'y a pas de végétation aquatique dans le lac à l'exception d'algues.

Les seuls vertébrés occupant le lac sont, outre les tritons alpestres, quelques grenouilles rousses (*Rana temporaria*) et de très rares couleuvres à collier (*Natrix natrix*). De grands corbeaux ont été exceptionnellement observés aux abords du lac. Des promeneurs vont parfois s'y baigner en été.

Le lac présente la particularité d'être formé de deux cuvettes. La plus profonde est située au nord-est du lac et la moins profonde au sud-ouest. Le niveau d'eau varie fortement au fil des saisons. Il est à son maximum depuis le dégel (en général vers le début mai) jusqu'au mois de juillet. A cette période, le lac est alors aussi à sa superficie et son volume maximal, soit environ 0.75 ha et 25000 m<sup>3</sup> (fig. 19 et 56). Il est long de 250 m sur environ 40 m avec un rétrécissement en son milieu, dans la zone de faible profondeur séparant les deux cuvettes. La grande cuvette est alors profonde de 7.5 m et la petite de 3.5 m. Le lac est alimenté, au niveau de la petite cuvette, par un petit ruisseau ainsi que par quelques petites sources internes. Il se déverse au sud, par un large déversoir, dans le ravin de la Cabane amenant l'eau dans la vallée de la Ubaye. De l'eau s'engouffre également dans le sol depuis une perte au fond de la petite cuvette. Au cours des mois de juillet et d'août, l'alimentation en eau du lac s'atténue, voire s'estompe, pour ne reprendre que lors des orages. Le niveau du lac s'abaisse alors progressivement. En août, le déversoir n'est plus actif et les deux cuvettes sont séparées par une zone terrestre (fig. 135, page 276). Au début de la séparation, un filet d'eau peut s'écouler en direction de la cuvette profonde. La petite cuvette n'a plus alors qu'un mètre de profondeur et la grande 5 m. Le niveau du lac va encore baisser, ne réaugmentant que légèrement suite à d'éventuels orages et ne laissant qu'un ru qui s'écoule jusqu'à la perte dans le fond de la petite cuvette, en août ou septembre (fig. 20). Le niveau du lac va continuer à baisser jusqu'en octobre. La grande cuvette n'a alors plus que 1.5 m de profondeur, voire moins les années d'intense sécheresse. Le marnage moyen est ainsi de 6 m. La superficie du lac n'est alors plus que de 0.15 ha pour un volume proche de 1500 m<sup>3</sup>. Le lac regèle vers le mois de novembre. Sa température varie avec la profondeur et le mois de l'année (fig. 30). La concentration en oxygène dissous oscille essentiellement entre 8 et 10 mg/l. Deux autres lacs sont présents à l'ouest : le lac du Milieu (2053 m) et le lac Noir (2124 m), mais aucun triton n'y a été observé. En effet, ces lacs ont été alevinés (truites et chevaines). Plusieurs mares, étangs et tourbières se trouvent également à proximité mais nous n'y avons trouvé aucun triton.

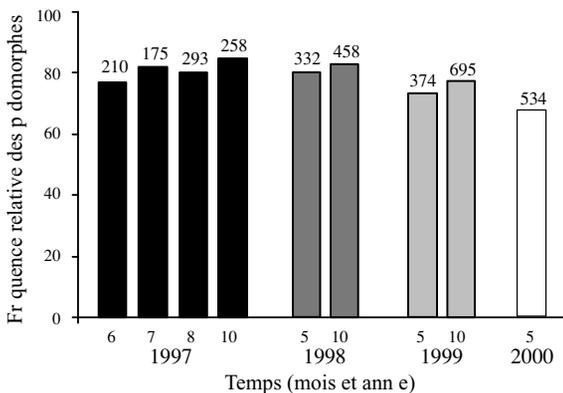
### Structure de la population de tritons

La particularité des tritons de cette population est de présenter un patron de coloration de la gorge, intermédiaire entre celui des populations de *Triturus*



**Fig. 30.** Température du lac de la Cabane (site A) à différentes dates et profondeurs.  
*Temperature of Lac de la Cabane (site A) at different depths and months.*

*alpestris alpestris* et celles de *T. alpestris apuanus* : de gros points noirs sur un fond plutôt argenté bordant les mâchoires. Selon Breuil (1986), le génome des *T. a. alpestris* de cette population aurait été introgressé par des allèles de *T. a. apuanus* colonisateurs. En octobre 1997, comme 144 adultes avaient été marqués lors de la première session de capture (9-10 octobre) et 105 capturés à la seconde (11-12 octobre), parmi lesquels 14 étaient marqués, la taille de la population était estimée à 1023 (719 – 2166) adultes, ce qui signifie une densité de 0.7 (0.5 – 1.4) tritons / m<sup>3</sup> à cette période où le volume d'eau est minimale. La densité est encore bien inférieure au printemps et au début de l'été quand le lac est totalement rempli, étant donné que le lac a alors un volume près de vingt fois supérieur.



**Fig. 31.** Proportion des pedomorphes au lac de la Cabane (site A) aux différentes périodes d'échantillonnage (5 : mai ; 6 : juin ; 7 : juillet ; 8 : août ; 10 : octobre).  
*Paedomorph proportion in lac de la Cabane (site A) at the different sampling sessions.*

Les pedomorphes étaient majoritaires à chacune des 8 périodes d'échantillonnage. Ils représentaient entre 73 et 85% de l'effectif total adulte (test du  $\chi^2$  ; **fig. 31**). Le rapport des sexes en juin-juillet (période où l'échantillonnage était le plus important) était biaisé en faveur des femelles chez les pedomorphes (N = 305) ( $\chi^2 = 54.76$ , 1 dl, P < 0.001), mais non différent de l'unité chez les métamorphes (N = 80) ( $\chi^2 = 1.80$ , 1 dl, P = 0.18).

### 3.3.2. Site B : Parana (Italie)

#### Description du site

Le point d'eau est localisé près du village de Parana, sur la commune de Mulazzo, au nord-ouest de la Toscane, en Italie (UTM : 32T NQ 68 04 avec NQ = 05 49 ; coordonnées: 44°17'N/009°51'E). Son altitude est de 600 m (fig. 21).

Il s'agit d'une mare directement bordée d'arbres et d'arbustes au milieu d'une pâture pour chevaux. Une forêt de feuillus sur flanc de colline est à une centaine de mètres. La mare n'est alimentée que par des eaux de ruissellement et deux petites sources qui la bordent. La dépression de la mare a une superficie de 330 m<sup>2</sup> (28 m sur 12). Cependant, la mare en elle-même n'occupe, à proprement parler, qu'une superficie de 200 m<sup>2</sup>. Sa profondeur maximale est de 60 à 70 cm à la fin de l'hiver, au printemps et à l'automne. Elle pourrait même être inférieure en été. Le pH de la mare était de 7.5 (20 mars 1998). La température de la mare était de 9 et de 7°C, respectivement les 2 et 21 mars 1997 en milieu de journée et de 6 et 13°C, respectivement les 23 mars et 10 octobre 1998 en soirée. En mars 1998, malgré les fortes précipitations neigeuses, la mare ne gelait que faiblement durant la nuit.

La végétation est abondante. Des lentilles d'eau recouvrent la surface de l'eau à certaines périodes de l'année (par exemple au printemps). Une zone, que nous appelons la zone à végétation, comporte d'une part des glycéries et d'autre part des massettes. L'autre zone est alors dénommée «ouverte» car la colonne d'eau est dépourvue de végétation du fond à la surface. Le fond est constitué de vase surmontée d'une épaisse couche de feuilles mortes. Quelques joncs bordent également la mare.

Aucun autre point d'eau ne se trouve à proximité directe. En plus de tritons alpestres, nous avons observé, à deux reprises, un triton crêté italien (*Triturus c. carnifex*) ainsi que des crapauds communs (*Bufo bufo spinosus*). Ces derniers pondent leurs chapelets d'oeufs entre les massettes. Quelques pontes de grenouilles ont aussi été observées (*Rana* sp.).

#### Structure de la population de tritons

En mars 1998, nous avons marqué 368 tritons lors de la première session de capture (21-22 mars) et capturé 624 à la seconde (23 mars), desquels 99 étaient marqués. La population était ainsi estimée à 2305 (2000 – 2760) adultes, ce qui signifie une densité de 23 (20 – 27.6) tritons / m<sup>3</sup>. Les pédomorphes étaient minoritaires à chaque période d'échantillonnage. Ils constituaient 22% de la population adulte (N = 674) en avril 1997 ( $\chi^2 = 218.77$ , 1 dl, P < 0.001) et seulement 1% (N = 892) en mars 1998 ( $\chi^2 = 868.16$ , 1 dl, P < 0.001). Aucun adulte n'a été observé en octobre 1998. En avril 1997, le rapport des sexes était très nettement biaisé en défaveur des mâles chez les pédomorphes : seulement 23% de mâles ( $\chi^2 = 40.910$ , 1 dl, P < 0.001). Par contre, chez les métamorphes,

il était biaisé en faveur des mâles, en avril 1997 : 54% ( $\chi^2 = 4.539$ , 1 dl,  $P < 0.05$ ) et en mars 1998 : 59% ( $\chi^2 = 27.467$ , 1 dl,  $P < 0.001$ ).

### 3.3.3. Site C : Drakolimni – Tymphi (Grèce)

#### Description du site

Ce lac porte le même nom que le lac du Smolikas : le Drakolimni (lac du dragon). Il est situé dans le massif du Tymphi, dans la préfecture de Ioannina en Epire, au nord de la Grèce (UTM : 34S DK 81 27 avec DK = 04 44 ; coordonnées : 39°59'N/020°47'E). L'altitude du Drakolimni du Tymphi est de 2000 m (fig. 22).

Le lac est situé au niveau d'un col sur la ligne de crête du Tymphi. Il est à vol d'oiseau fort proche du Drakolimni du Smolikas (site D). On peut en effet apercevoir le col où est situé le Drakolimni du Smolikas depuis celui du Tymphi et inversement. Toutefois, ces deux lacs sont séparés par une profonde et vertigineuse vallée infranchissable par les tritons (du côté du Tymphi). Le lac du Tymphi est bordé de pelouses alpines. Il est surmonté au nord et au sud-est par deux petits sommets. Le sommet du massif, le Gamila (2478 m), est à 2 km au sud-est du lac. Aucun arbre n'est présent dans les environs directs. Le lac est envahi sur presque tout son pourtour par des carex. Le substrat du lac est fort vaseux, à l'exception des zones rivulaires plus caillouteuses. De petits troupeaux de brebis passent régulièrement sur les abords du lac, mais n'y restent pas pour la nuit.

Le niveau du lac est fort stable. Il n'était pas loin de son niveau maximal en été. Le lac a une forme plus ou moins trapézoïdale, la plus grande diagonale faisant 100 m de long. Son volume est de 16000 m<sup>3</sup> et sa profondeur maximale de 4.95 m (fig. 32). Le lac n'est alimenté que par les eaux de ruissellement. Un déversoir, inactif lors de nos visites en été, permet l'élimination du trop plein, probablement à la fonte des neiges. Le 31 juillet 1999, le pH du lac était de 7.0. La température de l'eau en surface était à ce moment de 21°C à 14h00 et de 19°C à 20h00.

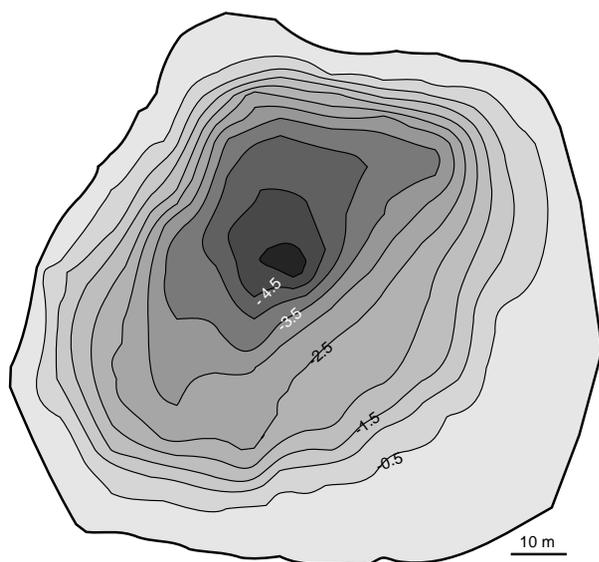
Quelques sonneurs à ventre jaune (*Bombina variegata scabra*) et crapauds verts (*Bufo v. viridis*) ont été observés dans le lac au cours de l'été.

Plusieurs mares permanentes ou temporaires ainsi que des sources sont présentes 250 m en contrebas du Drakolimni. Nous avons observé des tritons alpestres métamorphiques et pédomorphiques dans la mare permanente (Valtos site I), mais pas dans la mare temporaire (Xerolimni).

#### Structure de la population de tritons

Les taches de mélanisation rencontrées sur les tritons du Smolikas (Site D) sont très rares ici. En juillet-août 1999, nous avons capturé et marqué 424 tritons

adultes lors de la première session de capture et capturé 503 à la seconde dont 38 étaient marqués. La population était ainsi estimée à 5491 (4300 – 8077) adultes, ce qui signifie une densité de 0.3 (0.3 – 0.5) tritons / m<sup>3</sup>. Les pédomorphes étaient minoritaires. Ils constituaient 34% de la population (N = 474) en juillet 1999 ( $\chi^2 = 50.03$ , 1 dl, P < 0.001). A cette période, le rapport des sexes était biaisé en faveur des mâles chez les métamorphes (N = 314) avec 57% de mâles ( $\chi^2 = 5.62$ , 1 dl, P < 0.05), mais de 1 : 1 chez les pédomorphes (N = 160).



**Fig. 32.** Carte bathymétrique du Drakolimni du Tymphi (site C). Courbes de niveaux équidistantes de 0.5 m.

*Bathymetric map of Drakolimni from Tymphi (site C). Contours shown at 0.5 m interval.*

### 3.3.4. Site D : Drakolimni – Smolikas (Grèce)

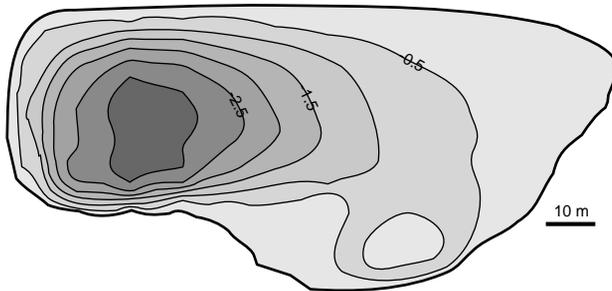
#### Description du site

Le lac Drakolimni (le lac du dragon) est situé au coeur du massif du Smolikas, dans la préfecture de Ioannina en Epire, au nord de la Grèce (UTM : 34T DK 92 37 avec DK = 04 44 ; coordonnées : 40°05'N/020°54'E). L'altitude du lac est de 2140 m (**fig. 23**).

Le lac est situé sur la ligne de crête du Smolikas au fond d'une petite dépression au niveau d'un col. Les versants sud et nord de cette dépression sont

ainsi à peine plus hauts que la surface du lac. Celui-ci est bordé de pelouses alpines et est dominé à l'est par le sommet du Smolikas (2637 m). Des pins épars au sein d'éboulis se situent non loin du lac, un peu en contrebas de celui-ci vers le sud-est. Le massif a la particularité d'être constitué de serpentine. Le fond du lac est principalement vaseux, mais plus rocailleux le long de ses rives. La végétation aquatique y est rare. On peut seulement y observer quelques petites aires colonisées par des *Carex*. Les abris manquent dans ce lac. Il n'y a en effet pas de blocs sous lesquels les tritons peuvent se cacher. Le seul abri des tritons consiste en un léger creusement sous la ligne du rivage. Des troupeaux de brebis passent occasionnellement au bord du lac, mais pas lors de nos visites.

Le niveau du lac est fort stable. Il reste à son niveau presque maximum en été. Le lac fait à ses plus grandes extrémités 122 m de long sur 61 m de large. Sa profondeur maximale est de 3.70 m et son volume, de 6000 m<sup>3</sup>. La partie profonde est décentrée et proche des rives (**fig. 33**). Aucun ruisseau ne se jette dans le lac. En juillet 1999, le pH du lac était de 7.0. La concentration en oxygène dissous (7.2 à 8.5 mg/l) et la température de l'eau (15 à 18 °C) ne variaient que peu avec la profondeur. En fin de nuit, la température de l'eau différait seulement de 0.3°C entre -2.4 m et la surface.



**Fig. 33.** Carte bathymétrique du Drakolimni du Smolikas (site D). Courbes de niveaux équidistantes de 0.5 m.

*Bathymetric map of Drakolimni from smolikas (site D). Contours shown at 0.5 m interval.*

Deux tritons crêtés des Balkans (*Triturus carnifex macedonicus* ; taxon révalidé par ARNTZEN & WALLIS 1999) et quelques crapauds verts (*Bufo v. viridis*) ont été observés dans le lac.

Un autre point d'eau est situé à 1 km au nord-est. Il s'agit d'une mare dénommée Micrilimni. Nous y avons trouvé des tritons alpestres, mais aucun individu pédomorphique.

## Structure de la population de tritons

Les tritons de cette population ont un patron de coloration du dos, des flancs et de la tête des plus surprenants. En effet, ils présentent une ou plusieurs grandes taches noires pouvant s'étendre sur tout le corps ou seulement sur une aire restreinte (par exemple, la tête ou un des flancs). De nombreux tritons, mâles ou femelles, ont aussi une coloration jaunâtre-olivâtre. Certaines femelles présentent aussi une bande bleue en bas des flancs. Le cloaque des mâles et femelles est extérieurement moins différencié que celui des tritons d'autres populations. En juillet 1999, nous avons capturé et marqué 1887 tritons adultes lors de la première session de capture (17 – 19 juillet) et capturé 1548 à la seconde (20 – 21 juillet) dont 111 étaient marqués. La population était ainsi estimée à 26111 (22331 – 32032) adultes, ce qui signifie une densité de 4.4 (3.7 – 5.4) tritons / m<sup>3</sup>. Les pédomorphes étaient majoritaires. Ils constituaient 74% de la population adulte (N = 1887) en juillet 1999 ( $\chi^2 = 437.88$ , 1 dl, P < 0.001). Le rapport des sexes était biaisé en défaveur des mâles chez les pédomorphes : seulement 25% ( $\chi^2 = 358.56$ , 1 dl, P < 0.001). Il l'était aussi, mais à une moindre mesure, chez les métamorphes où les mâles constituaient 41% de la population ( $\chi^2 = 15.48$ , 1 dl, P < 0.001).

### 3.3.5. Site E : Mont-Megna (Italie)

#### Description du site

Le point d'eau est situé sur la commune de Ferriere, en Emilia-Romagna, en Italie (UTM : 32T NQ 42 41 avec NQ = 05 49 ; coordonnées : 44°37'N/009°32'E). Son altitude est de 1200 m (fig. 24).

Il s'agit d'une mare au milieu d'une forêt de feuillus. Elle est située sur un petit replat d'un versant de colline dont le sommet, le mont Megna, culmine à 1380 m. Un plateau marécageux ouvert se trouve en contrebas. Le fond de la mare est constitué de vase et de feuilles mortes. Une partie de la mare est colonisée par des végétaux aquatiques épars, principalement des potamots, mais aussi des joncs.

La mare a une forme ovale. Elle est longue de 20 m et large de 16. Sa profondeur maximale est de 60 à 100 cm dans la zone centrale. La mare était dégelée de jour à la mi-mars, mais recouverte d'une fine couche de glace durant la nuit. Sa température à -20 cm était de 2°C à la mi-mars et de 9°C à la mi-octobre 1998. A la fin mars 1998 et en avril 1997, la mare ne gelait pas durant la nuit.

Les tritons alpestres de cette mare cohabitent avec des tritons ponctués méridionaux (*Triturus vulgaris meridionalis*) et des tritons crêtés italiens (*Triturus c. carnifex*).

D'autres points d'eau sont présents à proximité : une grande mare temporaire, dans la forêt, à quelques centaines de mètres vers le nord ; un lac (Lago Moo) et de petites mares sur le plateau en contrebas et un autre petit lac (Fontanelle : site H) un km au nord, mais situé à 250 m d'altitude en moins. Nous avons observé des tritons alpestres métamorphiques dans les mares bordant le lago Moo, dans la mare temporaire et à Fontanelle (site H). Des tritons alpestres pédomorphiques ont uniquement été découverts à Fontanelle.

### Structure de la population de tritons

Deux centaines de tritons alpestres adultes se reproduisent chaque année dans cette mare. Le 18 avril 1997, les pédomorphes constituaient 95% de la population adulte (N = 21) ( $\chi^2 = 17.19$ , 1 dl,  $P < 0.001$ ). Ils n'en constituaient plus que 58% (N = 103) le 31 mars 1998, ( $\chi^2 = 6.526$ , 1 dl,  $P < 0.05$ ). A cette date, le rapport des sexes était biaisé en faveur des mâles chez les métamorphes (N = 43) avec 77% de mâles ( $\chi^2 = 7.02$ , 1 dl,  $P < 0.01$ ), mais en leur défaveur chez les pédomorphes (N = 60) où il n'y avait que 35% de mâles ( $\chi^2 = 0.34$ , 1 dl,  $P = 0.56$ ).

### 3.3.6. Site F : Colorio (Italie)

#### Description du site

La mare est située près du lieu-dit «La Fabrica», 1 km à l'est du hameau de Colorio, au sud du village de Balze, en Emilia-Romagna, en Italie (UTM : 33T TJ 66 49 avec TJ = 02 48 ; coordonnées : 43°45'N/012°06'E). Le site est situé en contrebas de la route reliant Pratieghi à Balze. Son altitude est de 960 m (**fig. 25**).

Il s'agit d'une petite mare au substrat fort meuble, argilo-calcaire, incluant des débris de schiste. Quelques joncs, herbes et algues vertes en constituent la végétation. Elle est alimentée par un petit ruisseau et est entourée de pâtures à vache parsemées d'arbres. Quelques bosquets de feuillus sont à proximité. Les sommets à proximité sont le «Poggio dei tre Vescovi» et la «Montagna» culminant respectivement à 1127 et 1154 m. La taille de la mare est très rudimentaire : 5 m de côté pour une profondeur maximale de 40 cm en mars-avril 1997 et en mars 1998, mais seulement d'une dizaine de centimètres début juillet 1999. L'eau est toujours un peu boueuse, surtout après le passage de bovins (juillet 1999). En mars 1998, la moitié de sa superficie était encore fortement gelée. Il neigeait encore abondamment. Sa température était de 12°C en octobre 1998 et de 19°C début juillet 1999. Son pH était de 8.

Nous avons trouvé dans ce site des tritons ponctués méridionaux (*Triturus vulgaris meridionalis*), des tritons crêtés italiens (*Triturus c. carnifex*) et des grenouilles vertes (*Rana esculenta synklepton*).

## Structure de la population de tritons

Les tritons alpestres constituaient la moitié de la population de tritons ( $N = 97$ ) en mars 1997. Les tritons alpestres pédomorphiques étaient plus nombreux que les métamorphiques : ils représentaient 93% de la population adulte ( $N = 30$ ) en mars 1997 ( $\chi^2 = 22.53$ , 1 dl,  $P < 0.001$ ) et 85% ( $N = 48$ ) en mars 1998 ( $\chi^2 = 24.08$ , 1 dl,  $P < 0.001$ ). En juillet 1999, aucun triton adulte n'a été observé dans ce qui subsistait de la mare. Le rapport des sexes, en mars 1998, était biaisé en défaveur des mâles pédomorphes ( $N = 41$ ) avec 34% de mâles ( $\chi^2 = 4.12$ , 1 dl,  $P < 0.05$ ).

### 3.3.7. Site G : La Pianca (Italie)

#### Description du site

L'étang est situé au lieu-dit «La Pianca» au-dessus du village de Fresciano-di-sopra sur la commune de Badia Tedalda, à l'est de la Toscane, en Italie (*UTM* : 33T TJ 69 47 avec TJ = 02 48 ; *coordonnées* : 43°44'N/012°08'E). Son altitude est de 1000 m (**fig. 26**).

L'étang est situé en contrebas de la «Montagna» qui culmine à 1154 m d'altitude. Il est alimenté par un ruisseau et est entouré de pâtures à vache. Quelques arbres ceinturent l'étang. Des bois de feuillus sont présents à proximité. L'étang est colonisé par des potamots, des lentilles d'eau et des massettes. Sa profondeur maximale est de 2 m. Son niveau est relativement stable, ne diminuant que d'une quarantaine de centimètres en été. Le fond de l'étang est vaseux et recouvert de feuilles mortes.

Quelques tritons ponctués méridionaux (*Triturus vulgaris meridionalis*) et des tritons crêtés italiens (*Triturus c. carnifex*) se reproduisent dans le point d'eau.

Quelques autres mares sont présentes à proximité sur le même versant et sur le versant opposé. Nous y avons observé quelques tritons alpestres. Des exemplaires pédomorphiques ont été observés à Colorio (site F), 2 km au sud-est.

#### Structure de la population de tritons

Les pédomorphes mâles ont des livrées nuptiales particulièrement vives en période de reproduction. Nous n'avons, à aucune de nos visites, observé de métamorphes. Des larves se métamorphosent néanmoins : 2 juvéniles métamorphosés ont été observés en 1997. L'effectif de la population est de plusieurs centaines d'adultes. Le rapport des sexes ne différait pas de l'égalité. Les mâles représentaient 40% des adultes pédomorphiques en mars 1997 ( $N = 75$ ) ( $\chi^2 = 3.00$ , 1 dl,  $P = 0.08$ ) et 48% en octobre 1998 ( $N = 86$ ) ( $\chi^2 = 0.19$ , 1 dl,  $P = 0.67$ ).

### 3.3.8. Site H : Fontanelle (Italie)

#### Description du site

Le lac de Fontanelle est situé sur la commune de Ferriere, en Emilia-Romagna, en Italie (UTM : 32T NQ 42 42 avec NQ = 05 49 ; coordonnées : 44°38'N/009°32'E). Son altitude est de 950 m (fig. 34 et 35).

Le lac est situé en contrebas d'un faciès rocheux bordé de forêts. Des zones ouvertes sont également à proximité. Le lac rappelle un peu la structure du lac de la Cabane (site A). En effet, tout comme ce dernier, il est formé de deux cuvettes dont l'une est plus profonde que l'autre. Le fond de la partie profonde est constitué de blocs de rochers provenant d'éboulis. Par contre, le fond de la petite cuvette est parfaitement plat et constitué de sédiments assez compacts. La végétation aquatique est seulement présente dans la petite cuvette. La profondeur du lac est de 2 m quand il est à son niveau maximum (ce que nous observons en mars 1997 et en octobre 1998). Sa longueur est alors de 49 m ; la largeur de la petite cuvette, de 15 m et celle de la grande cuvette, de 19 m (fig. 34). Par contre, au fur et à mesure de l'avancement de la saison, son niveau s'abaisse. Les deux cuvettes se retrouvent ainsi séparées. En avril 1997, la petite cuvette faisait 19 m sur 12 et était profonde de 50 cm. La grande cuvette faisait alors environ 1 mètre de profondeur. Par contre, fin mars 1998, il ne restait plus qu'un filet d'eau dans la petite cuvette (fig. 35) et une vingtaine de centimètres dans la grande. L'eau est toujours transparente. La température de l'eau à une vingtaine de centimètres sous la surface était de 10°C le 12 mars 1997 et de 9°C les 31 mars 1998 et le 12 octobre 1998 en milieu de journée.

Nous avons trouvé dans ce site des tritons ponctués méridionaux (*Triturus vulgaris meridionalis*), des tritons crêtés italiens (*Triturus c. carnifex*) et des rainettes (*Hyla intermedia*).

#### Structure de la population de tritons

En avril 1997, les tritons alpestres constituaient 25% de la population de tritons (N = 651). Le rapport des deux formes ne différait pas significativement d'un rapport 1:1. Les tritons alpestres pédomorphiques représentaient 55% de la population adulte (N = 162) ( $\chi^2 = 1.58$ , 1 dl, P = 0.21). Mais, en mars 1998, le point d'eau ayant quasiment disparu, nous n'y avons observé qu'un pédomorphe et un métamorphe. Le rapport des sexes en avril 1997 était biaisé en défaveur des mâles chez les pédomorphes (N = 89) avec 36% de mâles ( $\chi^2 = 5.40$ , 1 dl, P < 0.05) et non significativement différent d'un rapport 1:1 chez les métamorphes (N = 73) avec 53% de mâles ( $\chi^2 = 12.30$ , 1 dl, P < 0.001).



**Fig. 34.** Fontanelle (site H) en mars 1997.



**Fig. 35.** Fontanelle (site H) en mars 1998.

### 3.3.9. Site I : Valtos (Grèce)

#### Description du site

Le site de Valtos est situé au coeur des monts Tymphi, dans la préfecture de Ioannina en Epire, au nord de la Grèce (UTM : 34S DK 81 26 avec DK = 04 44 ; coordonnées : 39°59'N/020°46'E). L'altitude est de 1750 m (fig. 36 et 37).

Il s'agit d'un marais en forme de U. La végétation aquatique y est dense, à l'exception d'une zone d'eau libre de 20 m sur 20. Le fond du marais est recouvert d'excréments de brebis. La surface du marais est recouverte de matière en décomposition. Les brebis fréquentent les bords du marais tous les jours d'été. Une source alimente le marais par son bras est. Elle forme un trou d'une profondeur d'un mètre et d'un diamètre de 2 m. Son eau est limpide et sa température est très fraîche (5°C). Par contre, l'eau dans la zone d'eau libre du marais est trouble et plus chaude (15°C début août 1999). Le pH de l'eau est fort basique, supérieur à 10. Une rivière alimente le marais par son bras ouest.

Les vertébrés observés sur ce site étaient des sonneurs à ventre jaune (*Bombina variegata scabra*), des crapauds verts (*Bufo v. viridis*) et des couleuvres à collier (*Natrix natrix persa*).

#### Structure de la population de tritons

Dans la zone d'eau libre du marais, le 2 août 1999, les pédomorphes représentaient 34% de la population adulte de tritons alpestres (N = 56) ( $\chi^2 = 5.79$ , 1 dl, P < 0.05).



Fig. 36. Valtos (Site I) en août 1999.



**Fig. 37.** Valtos (site I) en août 1999 : vue de la zone d'eau libre.

### 3.3.10. Site J : Pra di Lama – Station thermale (Italie)

#### Description du site

Le site est situé en bordure du lago di Pra di Lama (il Bagno) sur la commune de Pieve Fosciana en Toscane, en Italie (*UTM* : 32T PP 13 87 avec PP = 06 48 ; *coordonnées* : 44°07'N/010°25'E). Son altitude est de 357 m (**fig. 38**).

Le site a ceci de particulier qu'il est situé au sein d'un bâtiment en construction destiné à devenir une station thermale. La construction de cet immeuble a débuté vers 1990, mais a été interrompue pour des motifs budgétaires. L'immeuble a ainsi été laissé à l'abandon. Son rez-de-chaussée est formé d'une quarantaine de bassins en béton de 20 cm de profondeur, tous situés dans une même grande pièce. Un canal de même profondeur contourne la pièce mais est cloisonné entre des murs ne communiquant avec la pièce principale que par quelques ouvertures. Une partie des bacs et du canal étaient remplis d'eau en juillet 1994. La profondeur de l'eau était de 3 à 9 cm et la superficie des 17 bacs remplis d'eau était de 13 à 27 m<sup>2</sup>. Des tuyaux étroits relient les différents bacs et le canal. Cependant, le niveau d'eau en juillet était en dessous de la hauteur minimale de ces connections. Les bacs sont partiellement éclairés, mais le canal est complètement obscur. En avril 1997, la station thermale était de nouveau en construction et fermée au public. Les étages étaient déjà aménagés, mais le rez-de-chaussée était resté plus ou moins tel qu'il était en 1994.

Néanmoins, certains bacs à sec en 1994 contenaient de l'eau en 1997 et inversement. L'eau des bacs ne provenait pas des sources thermales. Ces dernières, d'une température de 32 à 38°C, s'écoulent dans le lac tout proche.

Nous n'avons jamais trouvé aucun triton dans le lac fort proche. Sont présents dans ce lac des gambusies (*Gambusia affinis*), des crapauds communs (*Bufo bufo spinosus*) et des oiseaux d'eau. Les bacs du bâtiment en construction ne contenaient que des tritons alpestres.



Fig. 38. Pra di Lama (site J) en juillet 1994.

### ***Structure de la population de tritons***

Dans les bacs et le canal au sein du bâtiment, nous avons trouvé, en juillet 1994, 6 pédomorphes et 7 métamorphes (soit 46% de pédomorphes) et en avril 1997, 1 seul pédomorphe pour 13 métamorphes (soit 7% de pédomorphes). Les tritons alpestres étaient les seuls urodèles présents dans le bâtiment.

### **3.3.11. Site K : Lago dei due Uomini (Italie)**

#### ***Description du site***

Le lago dei Due Uomini est situé en Calabre, en Italie (UTM : 33S WD 87 avec WD = 05 43 ; coordonnées : 39°32'N/016°01'E). Son altitude avoisine les 1100 m (fig. 39).



**Fig. 39.** Lago dei Due Uomini (site K) en avril 1997.

Il s'agit d'un grand lac bordé de forêts de feuillus proches du sommet, le Mont Caloria (alt. 1183 m). Quoique de grande taille, ce lac s'assècherait en été. Fin avril 1997, le lac était en pleine eau. Des tritons crêtés italiens (*Triturus c. carnifex*), des tritons italiens (*Triturus italicus*) et des rainettes (*Hyla intermedia*) ont aussi été observés sur le site.

### Structure de la population de tritons

Les pédomorphes comptaient seulement pour 1% de la population adulte (N = 100) de tritons alpestres. Chez les métamorphes (N = 99), les mâles et les femelles étaient présents en proportion égale, les mâles représentant 43% de l'effectif ( $\chi^2 = 3.02$ , 1 dl, P = 0.08).

### 3.3.12. Site L : Nompatrie (Italie)

#### Description du site

L'étang est situé au lieu-dit «Nompatrie» juste au sud de la limite sud de la zone périphérique du Parc National des Ecrins, non loin de la Bâtie-Neuve, dans le département des Hautes Alpes, en France (UTM : 32T KQ 77 41 avec KQ = 02 49 ; coordonnées: 44°35'N/006°12'E). Son altitude est de 1310 m (fig. 40).

L'étang est bordé en contrebas de bois de feuillus, de bois mixtes et de pâtures. Il est surmonté de landes. La végétation y est abondante (myriophiles,

potamots et herbacées submergées). Sa profondeur maximale avoisine les deux mètres. L'eau est limpide. Le niveau est relativement stable, ne variant apparemment que d'une trentaine de centimètres. En mai, son niveau était au maximum.

Nous avons observé des alytes (*Alytes obstetricans*), des crapauds communs (*Bufo bufo*) et des couleuvres à collier (*Natrix natrix*) dans ce site.

D'autres mares sont à proximité sur le même versant. Cependant, nous n'y avons vu que des tritons alpestres métamorphosés. Le site le plus proche où nous avons trouvé un individu "pédomorphique" se trouve sur l'autre versant (lac Faudon).



**Fig. 40.** Nompatrie (site L).

## Structure de la population de tritons

Les pédomorphes étaient minoritaires. Ils constituaient 9% de la population ( $N = 125$ ) en mai 1998 ( $\chi^2 = 84.87$ , 1 dl,  $P < 0.001$ ). Chez les métamorphes ( $N = 114$ ), le rapport des sexes était biaisé en faveur des mâles (62%) ( $\chi^2 = 6.88$ , 1 dl,  $P < 0.01$ ).

### 3.3.13. Site M : Farmaki (Grèce)

#### Description du site

Le site de Farmaki est situé au coeur du mont Gramos à quelques centaines de mètres de la frontière albanaise et au nord-ouest du village de Aetomilitsa dans la préfecture de Ioannina en Epire, au nord de la Grèce (*UTM* : 34T DK 85 64 avec DK = 04 44 ; *coordonnées* : 40°19'N/020°50'E). L'altitude est de 1820 m (**fig. 41**).

Le lac est situé dans un massif non boisé et rocailleux, en contrebas d'une ligne de crête menant au Gramos (alt. 2520 m). Il est alimenté par un ruisseau et son fond est constitué de vase et de rochers. Ses eaux ne sont pas limpides, mais permettent la vision des tritons jusqu'à 2 m de profondeur. Il mesure une soixantaine de mètres de long. Quelques massettes bordent le lac. Sa température était de 20°C à -20 cm et de 19°C à 1 m de profondeur le 13 août 1999. Son pH était de 8.0.



**Fig. 41.** Farmaki (site M) en août 1999.

Nous avons observé un seul triton crêté des Balkans (*Triturus carnifex macedonicus*), quelques grenouilles rieuses (*Rana «ridibunda»*) et des sonneurs à ventre jaune (*Bombina variegata scabra*) dans le lac.

Plusieurs petites mares sont présentes en contrebas du lac. Nous n'y avons observé que des tritons alpestres métamorphes et des larves.

### Structure de la population de tritons

Les pédomorphes constituaient 57% de la population (N = 67), du moins de celle occupant les micro-habitats près des berges ( $\chi^2 = 1.21$ , 1 dl, P = 0.27). Le rapport des sexes était biaisé en défaveur des mâles chez les pédomorphes (N = 38) où l'on ne dénombrait que 32% de mâles ( $\chi^2 = 5.16$ , 1 dl, P < 0.05), mais pas chez les métamorphes (N = 29) ( $\chi^2 = 0.31$ , 1 dl, P = 0.58).

### 3.3.14. Autres sites étudiés

Nous avons visité d'autres sites connus pour être peuplés de tritons alpestres pédomorphes. Mais nous n'y avons découvert aucun pédomorphe et parfois même aucun triton du tout.

#### Murazzano

Le site est situé au sein d'un parc animalier près de Murazzano dans les Langhe, au Piémont, en Italie (UTM : 32T MQ 2 2 avec MQ = 03 49 ; coordonnées : 44°28'N/008°01'E). Son altitude avoisine les 700 m. Il s'agit de deux étangs particulièrement bien exposés au soleil. Un des étangs fait 6 m sur 20 et l'autre 8 sur 9. La profondeur maximale serait de 2 m. Ces étangs regorgeaient de milliers de poissons lors de notre visite en mars 1997. Aucun triton n'y a été observé. Les poissons ont disparu en 1998 suite à l'assèchement des étangs (F. ANDREONE, *comm. pers.*).

#### Collina di Torino

Le site est situé sur la Collina de Torino près de Revigliasco, au Piémont, en Italie (UTM : 32T LQ 9 8 avec LQ = 03 49 ; coordonnées : 45°01'N/007°43'E). Son altitude est de 360 m.

Il s'agit d'une mare dont les agriculteurs se servent pour irriguer de petites cultures. Sa profondeur maximale est d'environ 1 m pour une superficie de plus ou moins 50 m<sup>2</sup>. L'eau y est trouble et le fond vaseux.

Le 5 avril 1997, nous n'y avons trouvé que deux tritons alpestres métamorphes ainsi que des larves de salamandres (*Salamandra salamandra giglioli*) et un crapaud commun (*Bufo bufo spinosus*).

## Vitoio

La station est située en contrebas du village de Vitoio, dans les Alpes apuanes, en Toscane, en Italie (*UTM* : 32T PP 0 8 avec PP = 06 48 ; *coordonnées* : 44°08'N/010°20'E). Son altitude avoisine les 600 m.

Il s'agit d'une petite mare au milieu de prés. Des bois de feuillus sont à proximité. La mare est colonisée par des massettes et des lentilles d'eau. Seule une partie de la mare (quelques mètres carré) contenait de l'eau en mars 1997. Sa profondeur maximale était de 40 cm.

Nous n'y avons trouvé qu'un adulte de triton alpestre. Il s'agissait d'un métamorphe femelle. Une quarantaine de larves de tritons alpestres y ont aussi été observées. Il y avait également une dizaine de grenouilles vertes (*Rana* sp.).

## Lago della Bega

Le lago della Bega est situé au nord-ouest de Giuncugnano, dans les Alpes apuanes, en Toscane, en Italie (*UTM* : 32T NP 98 97 avec NP = 05 48 ; *coordonnées* : 44°13'N/010°14'E). Son altitude est de 980 m (**fig. 42**).



**Fig. 42.** Lago della Bega en mars 1997.

Quoique dénommé «lago», il s'agit en fait d'une mare circulaire aux eaux cristallines bordée de pâtures. Des bosquets et des forêts sont à proximité. Le site se trouve entre les monts Argegna (alt. 1034 m) et Tre Potenze (alt. 1229 m). La végétation aquatique y est abondante et le fond vaseux. Sa profondeur maximale est de 80 cm. Sa taille est de 18 sur 28 m. La température de l'eau, 20 cm sous la surface, était de 8°C le 29 mars 1998 en soirée. De

fortes chutes de neige ont balayé la région quelques jours auparavant, mais la mare n'était pas prise par le gel lors de notre visite.

Nous avons observé plus d'une centaine de tritons alpestres métamorphes à l'eau fin mars 1998, mais aucun début octobre 1998. Les mâles constituaient 59% de la population ( $N = 70$ ) à cette période ( $\chi^2 = 2.06$ , 1 dl,  $P = 0.15$ ). Nous y avons également observé des tritons ponctués méridionaux (*Triturus vulgaris meridionalis*), des tritons crêtés italiens (*Triturus c. carnifex*) et des couleuvres à collier (*Natrix natrix*).

### Micrilimni

Le Micrilimni est situé au coeur du massif du Smolikas, dans la préfecture de Ioannina, en Epire, au nord de la Grèce (UTM : 34T DQ 92 39 avec DQ = 04 44 ; coordonnées : 40°06'N/020°55'E). L'altitude du lac avoisine les 2100 m (fig. 43). Ce site est à 1 km à vol d'oiseau du Drakolimni (site D).

La mare mesurait 52 m de long pour 33 m de large et avait une profondeur maximale de 30 cm en juillet 1999, dimensions proches du maximum. Des carex occupent toute la superficie de la mare. Son pH est de 6.5, sa concentration en oxygène dissous de 6.8mg/l et sa température de 15°C en milieu de journée.

Le 22 juillet 1999, nous y avons trouvé 6 tritons alpestres métamorphes, mais aucun pédomorphe. Cependant, étant donné la profondeur et l'altitude du site, la survie d'individus pédomorphiques nous semble impossible. Des sonneurs à ventre jaune (*Bombina variegata scabra*) sont aussi présents sur le site.



Fig. 43. Micrilimni en juillet 1999.

## Lac Faudon

Le lac Faudon est situé au sein de la zone périphérique du Parc National des Ecrins, au sud du village de Ancelle, dans le département des Hautes Alpes en France (UTM : 32T KQ 78 41 avec KQ = 02 49 ; *coordonnées* : 44°35'N/006°12'E). Son altitude est de 1577 m (**fig. 44**).

Le lac Faudon s'apparente plus à un petit étang qu'à un lac. Il est bordé de pâturages et de bois de conifères. La zone centrale du lac est occupée par des potamots et sa zone rivulaire par des herbacées. Le lac a une forme circulaire.

Le 24 juillet 1996, nous y avons capturé 30 métamorphes et observé un seul pédomorphe. Ce dernier était probablement mature en raison de sa taille (individu non capturé). Il y aurait ainsi, au plus, 3% de pédomorphes dans la population.

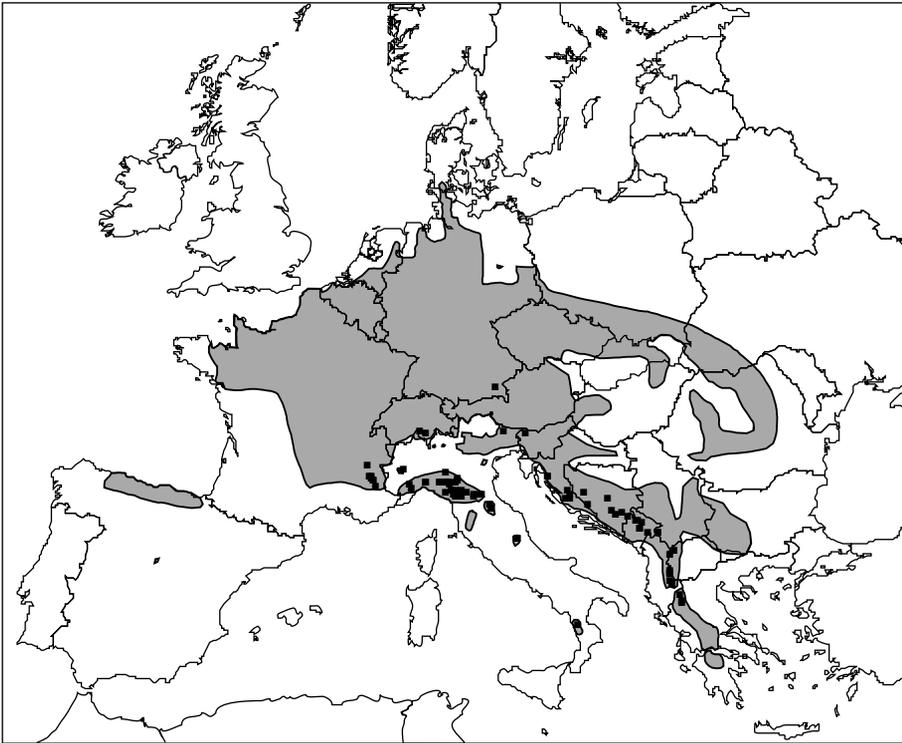


**Fig. 44.** Lac Faudon en juillet 1996.

### 3.3.15. Comparaison des différents sites connus

Les caractéristiques générales des 23 sites étudiés ainsi que ceux connus pour abriter des pédomorphes (données recueillies dans la littérature et auprès de collègues) sont présentées dans le **tableau 4**. 87 stations y sont répertoriées dont 7 en France, 1 en Suisse, 39 en Italie, 5 en Grèce, 1 en Allemagne, 10 en Yougoslavie, 1 en Macédoine, 8 en Croatie, 5 en Bosnie, 1 en Slovénie et 9 en Albanie.

Les différents sites sont situés au sud des Alpes à l'exception d'un site en Bavière (**fig. 45**). En France, les 7 populations où des pédomorphes ont été observés sont cantonnées au sud-est de la répartition de l'espèce pour ce pays : dans l'Ubaye et le Champsaur. En Italie, la pédomorphose est particulièrement fréquente dans la chaîne des Apennins, surtout en Emilia-Romagna et en Toscane, mais aussi dans le Latium, en Calabre et au Piémont. Deux populations isolées existent aussi en bordure sud des Alpes italiennes (une des deux populations est aujourd'hui éteinte). Dans les Balkans, la pédomorphose est aussi assez fréquente. Des populations pédomorphiques ont été découvertes tout au long des Alpes dinariques, de la Slovénie au Monténégro et en Macédoine en passant par la Bosnie et la Croatie, mais aussi en Albanie et en Epire, au nord de la Grèce. Ainsi, les populations pédomorphiques sont restreintes entre les 39<sup>ème</sup> et 47<sup>ème</sup> parallèles (**fig. 46A**).

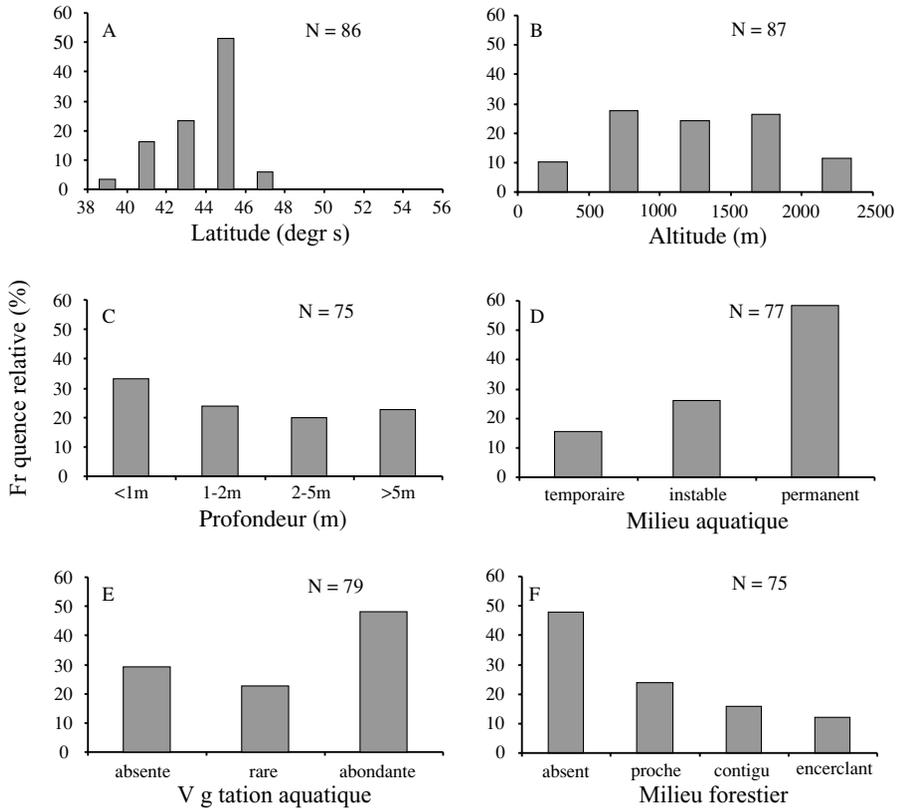


**Fig. 45.** Répartition géographique des populations pédomorphiques du triton alpestre (carrés noirs).  
Aire grisée : répartition de l'espèce.  
*Geographical distribution of Alpine newt pedomorphic populations (black squares).  
Shaded area: species geographical distribution.*

Les caractéristiques écologiques des sites où ont été découverts des tritons alpestres pédomorphiques sont fort variables (**fig. 46**). Ainsi, les sites sont principalement situés dans la fourchette d'altitude de 500 à 2000 m. Cependant, des populations existent aussi à plus basse (minimum : 73 m) et plus haute (maximum : 2140 m) altitude (**fig. 46B**). Les sites diffèrent énormément en profondeur : de 10 cm à 37 m (**fig. 46C**). Le milieu aquatique est la plupart du temps stable et permanent, mais il peut aussi être instable voire temporaire (**fig. 46D**). Dans la moitié des cas, la végétation aquatique est abondante (**fig. 46E**). La moitié des sites aquatiques sont éloignés de tout couvert forestier, tandis que les autres en sont proches, voire, pour un faible pourcentage d'entre eux complètement encerclés (**fig. 46F**). Dans la majorité des sites à pédomorphes, le triton alpestre est la seule espèce de triton présente (**tableau 4**).

Les pédomorphes, voire les métamorphes, ont disparu de nombreuses populations où ils étaient autrefois observés. Dans certaines de ces populations, ils y étaient même fort abondants (**tableau 4**). La plupart de ces extinctions ont été causées par l'introduction de poissons et dans une moindre mesure par l'assèchement des points d'eau. Ainsi, au moins 25 des 87 populations pédomorphiques connues sont aujourd'hui éteintes. Dans les sites où les pédomorphes sont toujours présents, la proportion de pédomorphes et métamorphes peut être stable, mais elle est aussi, dans plusieurs cas, instable. Ainsi, à titre d'exemple, elle était de 70% à Nompatrie (R. Duguet, comm. pers.) contre 9% lors de notre recensement.

Les effectifs sont extrêmement variables d'une population à l'autre (**tableau 4**). Malheureusement, les estimations précises sont rares. Les sites de grande taille accueillent généralement de plus grandes populations, mais ce n'est pas toujours nécessairement le cas. Ainsi, par marquage-recapture, dans un lac alpin grec, nous avons un effectif maximum estimé à plus de 30000 adultes, alors que dans un lac français, il n'était que de 2166. Dans des petites mares, les effectifs varient aussi fortement. A Parana, la densité était énorme avec plus de 2000 adultes dans un site de 200 m<sup>2</sup>, tandis qu'au mont Megna, il n'était au plus que de 200 adultes pour une superficie pourtant supérieure.



**Fig. 46.** Caractéristiques écologiques et géographiques des populations pédomorphiques du triton alpestre. A : latitude (en degrés), B : altitude au-dessus du niveau de la mer (mètres), C : profondeur maximum (mètres), D : stabilité du milieu aquatique (temporaire, instable, permanent), E : végétation aquatique (absente, rare, abondante) et F : présence du milieu forestier (absent, proche, contigu, encerclant).

*Ecological and geographical characteristics of Alpine newt pedomorphic populations. A: latitude (degrees), B: elevation above sea-level (meters), C: maximum water depth (meters), D: stability of the aquatic site (temporary, unstable, permanent), E: aquatic vegetation (absent, rare, abundant), and F: presence of a forest area (absent, closed, contiguous, surrounding).*

**Tableau 4.** Inventaire des stations où ont été observés des tritons alpestres pédomorphes : données de cette étude et de la littérature.  
*List of sites where paedomorphic Alpine newts were found : data from this study and literature.*

Pays	Secteur	Localité	UTM	Lar.	Lon.	Alt.	Long.	Prof.	Vé.	Fo.	St.	Pé.	Tc.	Po.	%Pé.	%Al.	Effic.	El.	Réf.		
France	Alpes-de-Haute-Provence	Lac de la Cabane	32TKQ91	44°24'	06°24'	1950m	250m	7.5m	0	2	1/0	3	1	0	73-85	100	2166*	1 <sup>v</sup>	12-14		
		Nompatrie	32TKQ74	44°35'	06°12'	1310m	>80m	≈2m	2	2	2	2	1	0	9-70	100	>500	+	d		
		Lac Faudon	32TKQ74	44°35'	06°12'	1577m	25m	≈2m	2	1	2	1	1	0	-	100	>100	-	12-14		
		Lac Villardon	32TKQ65	44°43'	06°01'	1100m	60m	1m	1	1	2	0	0	0	-	100	<10	-	d		
		Lac Cloutas	32TKQ74	44°40'	06°11'	1375m	20m	1.5m	2	2	2	2	1	1	-	100	<10	-	d		
		Lac Barbeyrous	32TKQ75	44°42'	06°07'	1500m	220m	-	2	1	2	0	0	1	-	100	<10	-	d		
		Tallifer	321GK29	44°02'	16°54'	2050m	5m	0.7m	1	0	2	1	1	0	0	100	<10	-	d		
		Italie	Toscane : Apennines	Patana	321NQ60	44°17'	09°51'	600m	20m	0.7m	2	1	1	0	1	0	1-60	99	230S*	1 <sup>u</sup>	8-9
				La Pianca	33TIJ64	43°44'	12°08'	1000m	40m	2m	2	1	2	3	1	0	100	95	>500	-	-
				Pratighe	33TIJ64	43°44'	12°07'	1070m	10m	0.7m	2	1	2	-	-	1	0	100	<100	>11	+
Sasso San Zanobi	321PP99			44°12'	11°38'	874m	20m	2m	2	0	1	3	1	0	30	-	-	-	c		
Prà di Lama	321PP18			44°07'	10°25'	357m	(10m)	(10m)	0	1	0	1	0	1	0	7-46	100	14*	-	-	
Vitolo	321PP08			44°08'	10°20'	600m	>20m	0.4m	2	0	1	0	1	0	0	0-75	-	24	-	12-14	
L. della Bega	321Kp99			44°13'	10°14'	980m	28m	0.8m	2	1	2	0	1	0	0	0-66	>30	>200	+	3-12-29	
Colorio	33TIJ64			43°45'	12°06'	960m	5m	0.4m	1	2	0	0	-	-	0	85-93	50	48*	-	-	
Mont-Megna	321NQ44			44°37'	09°32'	1200m	20m	1m	2	3	1	2	1	0	0	58-95	>70	>200	+	25-26-27-28	
Fontanelle	321NQ44			44°38'	09°32'	950m	40m	2m	0/1	2	0	1	0	1	0	55	25	162*	-	25-27-28	
Lago Baccio	321PP28			44°07'	10°55'	1554m	150m	3m	2	1	2	0	0	1	-	65	-	-	-	24-34-43	
Campore	321PP78			44°09'	11°12'	850m	25m	1.5m	2	0	1	3	1	0	0	15	30	-	-	c	
Castellina	321PP69			44°13'	11°10'	600m	15m	0.7m	1	1	1	3	0	0	0	-	100	-	-	c	
Civago	321PQ10			44°15'	10°47'	1011m	40m	0.6m	2	0	1	3	0	0	0	-	100	-	-	c	
Lago Bino minore	321NQ44			44°37'	09°53'	1298m	13m	2.3m	0	3	0	1	1	0	0	-	250	-	-	c	
L. Citta d' Umbria	321NQ64			44°37'	10°20'	908m	30m	1m	2	2	0	3	1	0	0	-	250	-	-	c	
L. Gozzo	321NQ64			44°40'	10°22'	908m	40m	2m	2	1	0	3	1	0	0	-	50	-	-	c	
L. Lungo	321NQ34			44°37'	9°48'	1160m	80m	0.5m	1	2	1	3	1	0	0	-	50	-	-	c	
L. Martini	321NQ81			44°22'	10°08'	1714m	40m	1m	0	1	0	0	0	0	0	-	100	-	-	c	
L. Miniera	321NQ34			44°39'	09°57'	870m	15m	1m	2	2	2	2	3	1	0	-	80	-	-	c	
L. Monte Aciato	321NQ91	44°20'	10°17'	1576m	50m	2m	1	1	1	0	1	0	1	-	100	-	-	c			
L. Nero	321NQ43	44°34'	08°50'	1550m	190m	2.5m	1	0	2	0	0	1	-	-	60	-	-	c			
L. Pontini area	321PQ55	43°51'	12°00'	675m	8m	1m	2	1	1	3	1	0	0	90	100	-	-	c			
L. Sondriano	321PQ10	44°19'	10°38'	1167m	60m	2m	2	1	3	1	0	0	0	-	50	-	-	c			
L. Cassio	321NQ83	44°35'	10°02'	659m	40m	2.5m	2	1	3	1	0	0	0	30	100	-	-	c			
Lagazzo	321NQ44	44°38'	09°58'	928m	50m	1.5m	2	0	1	3	1	0	0	60	50	-	-	c			
Mt. Coppe Basso	321PQ95	44°45'	10°22'	132m	20m	7m	0	1	1	3	0	0	0	100	100	-	-	c			
Piano grande	321NQ33	44°34'	08°48'	1646m	30m	0.9m	2	0	1	0	0	0	1	70	100	-	-	c			
Ca Bagrubecco	321PP89	44°11'	11°52'	970m	20m	0.3m	0	3	0	1	0	1	0	90	-	-	-	c			
L. Sillara area	321PQ81	44°22'	10°07'	1751m	15m	0.5m	0	0	3	0	0	3	0	20	100	-	-	c			
Font. S. Giustina	321NQ67	44°58'	09°49'	73m	≈30m	1.5m	2	0	2	0	2	-	0	-	100	-	+	1-7			
Murazzano	321M022	44°28'	08°01'	700m	20m	2m	0	0	0	0	0	1	0	-	100	-	+	3-5-6-44-a			
Monteremolo	321M031	44°22'	08°08'	793m	15m	0.8m	0	-	-	-	-	-	0	-	100	-	-	3-a			
Revinasio	321LQ98	45°01'	07°43'	360m	10m	1m	0	1	2	0	1	0	1	80	100	>60	+	2-3-4-a			
Val Fornazza	321M553	46°20'	8°24'	1225m	120m	>3m	1	3	2	0	1	0	0	-	100	-	-	16-f			
Montorno	33TUM23	46°22'	±12°44'	920m	10m	0.8m	2	-	-	-	-	0	0	40	<100	-	-	17-b			
Monti della Lago	33TUM62	46°241'	±13°19'	1496m	63m	2m	2	-	-	-	-	2	-	85	<100	-	-	3-4-15			
Monti della Lago	33TUM62	46°241'	113°19'	1548m	108m	4m	0	-	-	-	-	-	-	-	<100	-	-	3-4-15			
L. Due Uomini	33SWD87	39°32'	16°01'	1100m	≈30m	>1m	1	3	0	1	1	0	0	1-37	>60	>100	+	12-14-18-19			

Pays	Secteur	Localité	UTM	Lat.	Lon.	Alt.	Long.	Prof.	V.C.	Fo.	Sl.	P.C.	Tr.	P <sub>0</sub>	%AL	%P.C.	Effic.	Fl.	Réf.		
Grèce	Tympth (Gamita) Tympth (Gamita) Smolikas Smolikas Grimos	Drakolimni	34SDK82	39°50'	20°47'	2000m	100m	4.9m	2	0	2	-	1	0	34-48	100	8077*	+ <sup>c</sup>	11-13-36-42		
		Valtos	34SDK82	39°50'	20°46'	1750m	20m	1m	2	0	2	-	1	0	23-34	100	>100	+ <sup>c</sup>	13		
		Drakolimni	34TDK93	40°05'	20°54'	2140m	122m	3.7m	1	0	2	-	1	0	74-77	99	32032*	- <sup>D</sup>	11-13-14		
		Micrhimni	34TDK93	40°06'	20°55'	2100m	52m	0.3m	2	0	2	0	1	0	6	100	54	+ <sup>c</sup>	13		
		Farmaki	34TDK86	40°19'	20°50'	1820m	60m	>2m	1	0	2	0	1	0	57	100	>100	+ <sup>M</sup>			
Allemagne	Bavière	Moorsee	33TUP01	47°56'	12°21'	1913m	-	2m	2	3	-	-	-	-	-	-	-	-	>10	-	
		Lago Pianca	32TMS82	46°16'	8°45'	1593m	170m	>3m	1	0	2	0	1	1	-	100	>100	-	24f		
Yougo- slavie	Monténégro : Mt. Zhitovo Monténégro : Mt. Moracke Monténégro : Mt. Moracke Monténégro : Mt. Moracke Monténégro : Sinjajevina Monténégro : Sinjajevina Monténégro : Sinjajevina Monténégro : Durmitor Monténégro : Mt. Volujak Monténégro : Mt. Prokletije Monténégro : Mt. Prokletije Monténégro : Mt. Prokletije Serbie : Mt. Sara	Bukunisko J	34TCN71	42°36'	19°35'	1440m	210m	17m	2	0	2	1	-	-	75-96	<100	>274	-	10-11-14-20-31-39-e		
		Krpanatovo J.	34TCN54	42°48'	19°14'	1678m	330m	37m	1	0	2	0	1	1	-	<75	100	-	11-14-23-40-c		
		Mamto J.	34TCN54	42°48'	19°15'	1773m	220m	13m	2	0	2	0	1	1	1	25-47	100	>1895	-	23-e	
		Zabojsko J	34TCN67	43°00'	19°23'	1477m	265m	15m	1	0	2	0	1	1	1	48-51	<100	>72	-	11-14-23-31-40-41-e	
		Zumicko J	34TCN57	43°06'	19°05'	1283m	3.8m	2	2	2	2	2	0	1	1	-	<100	>17	-	23-37-c	
		Vrazje Jezero	34TCN47	43°05'	19°09'	1411m	380m	11m	2	0	2	0	2	1	1	-	100	>17	-	23-40-e	
		Trnovasko J	34TCN19	43°15'	18°43'	1517m	71.5m	9.2m	1	3	2	2	1	1	1	-	100	>17	-	23-e	
		Rđsko Jezero	34TDN21	42°34'	20°02'	1970m	295m	5.1m	1	2	2	0	1	1	1	-	100	-	-	23-e	
		BabinPolje	34TDN21	42°36'	20°03'	1650m	-	-	-	-	-	-	0	0	0	-	-	-	-	-	ε
		Sutmansko J	34TDN74	41°55'	20°44'	2080m	200m	1m	0	0	2	2	1	0	0	-	-	-	-	-	ε
		Macedoine	Mt. Sara	34TDM84	41°56'	20°48'	2122m	248m	2.2m	-	-	-	2	-	-	-	100	-	-	-	23-e
		Croatie	Mt. Velabiti Mt. Velabiti Mt. Velabiti Bukovica Bukovica Bukovica Mt. Dinara	Cincinac bunar	33TVK96	44°50'	14°56'	220m	190m	-	-	-	-	-	-	-	100	-	>3	-	23-46-e
				Antrovic lokva	33TVK96	44°48'	14°55'	320m	-	-	-	-	-	-	-	-	-50	100	-	-	23-46-e
				Prezid	33TWK60	44°16'	15°50'	880m	-	-	-	-	-	-	-	-	-	100	-	-	-
Pajica lokva	33TWJ78			44°09'	15°57'	275m	22m	1.5m	0	1	0	0	1	0	0	90-100	100	>112	-	23-46-32-e	
Skaljica, Brgud	33TWJ57			44°02'	15°43'	270m	-	-	-	-	-	-	-	-	-	100	-	-	-	23-e	
Grulovici	33TWJ77			44°00'	15°55'	245m	35m	1.5m	0	0	0	0	1	0	0	92-100	100	>48	-	23-32-e	
Subhoplje	33T			-	-	900m	-	-	-	-	-	-	-	-	-	100	-	-	-	23-33-e	
Bosnie	Mt. Kamesnica Mt. Prenj Mt. Prenj Nevenjsko polje Mt. Zelenogora - Lelija Mt. Vranica Mt. Sator	Lokva kod Koliba	33TXJ44	43°46'	16°50'	930m	-	-	-	-	0	1	1	1	-	100	-	-	23-e		
		Rujiste - Ošjak	33TYJ41	43°28'	17°58'	1100m	-	-	-	-	-	-	-	-	-	100	-	-	-	21-23-e	
		Sopilji	34TBP60	43°19'	18°05'	850m	-	1.5m	1	0	1	1	1	1	1	78	<100	>41	-	22-23-e	
		Kladopoljsko J.	34TFP81	43°25'	18°26'	1380m	250m	10m	2	0	2	0	2	0	2	-	100	-	-	23-37-e	
		Prokesko Jezero	33TYJ27	43°57'	17°46'	1640m	200m	12m	2	2	2	2	0	1	1	0-6	100	>87	+ <sup>c</sup>	11-23-38-47-e	
Slovenie	Triglav	Satorsko Jezero	43TXJ29	44°10'	16°36'	1488m	300m	5m	2	1	2	1	2	1	1	100	>82.7	-	23-38-e		
		Jezero	33TVM02	46°19'	13°50'	1428m	190m	11m	2	3	2	0	0	1	<100	>596	+ <sup>c</sup>	11-14-23-45-e			
		Ligen i Lukoves	34TDL52	40°53'	20°24'	1840m	400m	2m	0	3	2	1	0	0	99	100	>10000	-	20-d		
		Gjoli i Lemjes 1	34TDL51	40°47'	20°28'	2079m	>5m	0	2	2	2	1	0	0	86	100	>1000	-	20-d		
		Gjoli i Lemjes 2	34TDL51	40°47'	20°28'	2124m	250m	>5m	0	2	2	1	0	0	29	100	>500	-	20-d		
		"station 5"	34TDL51	40°46'	20°29'	1827m	200m	2-5m	0	2	2	1	0	0	100	100	>1000	-	20-d		
Albanie	Guri i ZI Vallanar Vallanar Vallanar Shebenikut Shebenikut Shebenikut Korabit	"station 6"	34TDL51	40°46'	20°28'	2007m	100m	>5m	0	2	2	1	0	0	100	100	>500	-	20-d		
		Ligen i Rejtes 1	34TDL55	41°11'	20°29'	1892m	300m	>5m	0	2	2	1	0	0	51	<100	>1000	-	20-d		
		Ligen i Rejtes 2	34TDL55	41°11'	20°29'	2013m	250m	>5m	0	2	2	1	0	0	33	100	>8000	-	20-d		
		Dragosunji 2	34TDL55	41°12'	20°28'	2006m	150m	2m	0	2	2	1	0	0	5	100	>1000	-	20-d		
		Ligelet e Hapave	34TDM52	41°48'	20°30'	4200m	50m	2-5m	2	0	2	1	0	0	77	<50	>250	-	20-d		

**Secteur** = montagne, département ou région dans laquelle se trouve la localité, **UTM** = quadrillage *Universal Transverse Mercator* de maille 10 km, **Lat.** = latitude, **Lon.** = longitude (est de Greenwich), **Alt.** = altitude, **Long.** = longueur maximale du point d'eau, **Prof.** = profondeur maximale, **Vé.** = végétation aquatique excepté les algues (0 = nulle, 1 = rare, 2 = abondante), **Fo.** = forêt (0 = aucune, 1 = à proximité, 2 = bordant une partie du point d'eau, 3 = encerclant totalement le point d'eau), **St.** = stabilité du point d'eau (0 = assèchement observé, 1 = niveau d'eau fort variable, 2 = niveau d'eau stable), **Pé** = présence des pédomorphes (0 = présents par le passé mais ayant disparu de la localité, 1 = presque disparu, 2 = en régression, 3 = proportion stable), **Tr.** = Présence des tritons (0 = présents par le passé mais ayant disparu de la localité, 1 = toujours présents), **Po.** = présence de poissons (0 = non, 1 = oui), **% Pé.** = pourcentage de pédomorphes dans la population adulte de tritons alpestres, **% Al.** = poucentage approximatif moyen des tritons alpestres au sein du site, effectif maximum exact et estimé par capture-marquage-recapture (\*) ou approximatif, **Et.** = observations faites sur le site dans le cadre de cette thèse de doctorat (+ = oui, - = non, exposant = code utilisé pour désigner le site dans cette étude. Les traits d'union isolés font référence à une absence d'information. J. = Jezero ; L. = Lago (= lac). Ne sont repris dans ce tableau que les sites considérés comme abritant ou ayant abrité des populations pédomorphes.

**Réf.** = mention du site et des tritons dans la littérature : <sup>1</sup>AMBROGIO & GILLI 1998, <sup>2</sup>ANDREONE & SINDACO 1987, <sup>3</sup>ANDREONE 1990, <sup>4</sup>ANDREONE *et al.* 1990, <sup>5</sup>ANDREONE & DORE 1992, <sup>6</sup>ANDREONE *et al.* 1993, <sup>7</sup>BERNINI & MEZZADRI 1989, <sup>8</sup>BOVERO *et al.* 1994, <sup>9</sup>BOVERO *et al.* 1997, <sup>10</sup>BREUIL & THUOT 1983, <sup>11</sup>BREUIL 1985, <sup>12</sup>BREUIL 1986, <sup>13</sup>BREUIL & PARENT 1987, <sup>14</sup>BREUIL 1992, <sup>15</sup>CAPULA & BAGNOLI 1982, <sup>16</sup>DE FILIPI 1861, <sup>17</sup>DOLCE & STOCH 1984, <sup>18</sup>DUBOIS 1983, <sup>19</sup>DUBOIS & BREUIL 1983, <sup>20</sup>DUGUET 1994, <sup>21</sup>DUROVIC 1987, <sup>22</sup>DZUKIC & KALEZIC 1984, <sup>23</sup>DZUKIC *et al.* 1990, <sup>24</sup>ERNST 1952, <sup>25</sup>FASOLA & CANOVA 1992a, <sup>26</sup>FASOLA & CANOVA 1992b, <sup>27</sup>FASOLA 1993, <sup>28</sup>FASOLA 1996, <sup>29</sup>FERRACIN *et al.* 1980, <sup>30</sup>HENLE 1983, <sup>31</sup>KALEZIC *et al.* 1989, <sup>32</sup>KALEZIC *et al.* 1990, <sup>33</sup>KOLOMBATOVIC 1908, <sup>34</sup>LANZA 1948, <sup>35</sup>MAZZOTTI 1988, <sup>36</sup>PAPAIOANNOU 1988, <sup>37</sup>POCRNIJ & KOSORIC 1966, <sup>38</sup>POCRNIJ & KOSORIC 1967, <sup>39</sup>RADOVANOVIC 1951, <sup>40</sup>RADOVANOVIC 1961, <sup>41</sup>ROCEK 1974, <sup>42</sup>ROCEK 1996, <sup>43</sup>SALA *et al.* 1994, <sup>44</sup>SARTORIS 1994, <sup>45</sup>SELISKAR & PEHANI 1935, <sup>46</sup>TVRTKOVIC & KLETECKI 1993, <sup>47</sup>WOLTERSTOFF & RADOVANOVIC 1938. Communications personnelles : <sup>a</sup>Franco ANDREONE & Stefano BOVERO, <sup>b</sup>Nicola BRESSI, <sup>c</sup>Stefano MAZZOTTI (Banque de données herpétologiques de l'Emilia Romagna), <sup>d</sup>Rémi DUGUET, <sup>e</sup>Georg DZUKIC & Milos KALEZIC, <sup>f</sup>Kurt GROSSENBACHER.

### 3.4. Discussion

Chez le triton alpestre, la pédomorphose est cantonnée au sud de l'aire de répartition géographique : principalement dans la péninsule italienne et dans les Balkans.

Quoique le triton alpestre soit présent dans les Alpes suisses (GROSSENBACHER 1988), autrichiennes (CABELA *et al.* 2001) et françaises (CASTANET & GUYETANT 1989), ainsi qu'au nord des Alpes jusqu'au nord de la Belgique (PARENT 1984), de la France (CASTANET & GUYETANT 1989), de l'Allemagne (GÜNTHER 1996), des Pays-Bas (BERGMANS & ZUIDERWIJK 1986) et au sud du Danemark (BRINGSOE & MIKKELSEN 1993) et de la Pologne (FUDAKOWSKI 1958), presque aucune population pédomorphique n'y a été recensée. Il en est de même pour l'est de l'Europe (Roumanie, Hongrie, Bulgarie, Ukraine) (KUZMIN 1995, GASC *et al.* 1997, COGALNICEANU *et al.* 2000) et l'Espagne (PLEGUEZUELOS 1997). Les atlas de répartition font mention pour ces différents pays au nord des Alpes de l'existence de milliers de populations de tritons alpestres métamorphiques (PARENT 1984, MORAVEC 1986, BERGMANS & ZUIDERWIJK 1986, GROSSENBACHER 1988, CASTANET & GUYETANT 1989, BRINGSOE & MIKKELSEN 1993, MORAVEC 1994, BAUWENS & CLAUS 1996, GÜNTHER 1996, CABELA *et al.* 2001), alors que le nombre de stations connues est bien inférieur pour l'aire de répartition des populations pédomorphiques. La disparité du nombre de sites entre le nord et le sud de l'Europe tient partiellement en une prospection moindre dans le sud, particulièrement dans les Balkans. Ainsi, la présence prépondérante de populations pédomorphiques au sud des Alpes n'est pas due à un plus grand nombre de populations de tritons alpestres.

La pédomorphose est partiellement sous contrôle génétique chez différentes espèces d'urodèles (TOMKINS 1978, SEMLITSCH & WILBUR 1989, VOSS 1995). Il est ainsi vraisemblable qu'elle le soit également chez le triton alpestre. Le fait qu'une restriction géographique existe pour la pédomorphose plaide en cette faveur. Plus particulièrement, cette aire géographique se trouve au sud de l'Europe, dans deux des trois aires considérées comme refuge pour les populations du triton alpestre durant les glaciations du Quaternaire. En effet, durant ces périodes, l'Inlandsis descendait jusqu'aux alentours du 50<sup>ème</sup> parallèle, et les hautes montagnes, en particulier les Alpes, étaient recouvertes de glace. L'aire géographique entre ces glaciers et le 56<sup>ème</sup> parallèle était occupée par des toundras (FRENZEL *et al.* 1992), un milieu qui ne conviendrait pas aux tritons : ceux-ci ne se rencontrant pas au nord du cercle polaire (NÖLLERT & NÖLLERT 1992). Les populations de tritons auraient alors pu se maintenir au sud de ces aires inhospitalières, en Espagne, Italie et dans les Balkans. C'est dans ces conditions d'isolement géographique qu'auraient pu se former les principales sous-espèces du triton alpestre (DENOEL 1996). En effet, à l'heure actuelle des sous-espèces différentes sont cantonnées en Espagne, Italie et Grèce : respectivement, *T. a. cyreni*, *T. a. apuanus* et *T. a. veluchiensis*. La forme

nominative, quant à elle, occupe le reste de l'aire de répartition (BREUIL 1986). Leur statut a été supporté par des études génétiques (ARANO & ARNTZEN 1987, ARANO 1988). Quoique les stations yougoslaves soient rattachées à la sous-espèce nominative par ARANO & ARNTZEN (1987), HERRERO *et al.* (1989a) constatent par des études de *C-banding* des différences entre les populations de Yougoslavie et du nord de l'Italie relativement à celles du reste de l'aire de *T. a. alpestris*.

La pédomorphose chez le triton alpestre est ainsi cantonnée à des groupes de populations génétiquement différenciés de la sous-espèce nominative : *T. a. apuanus* (et éventuellement *T. a. inexpectatus* si son statut subs spécifique s'avère exact) en Italie, *T. a. veluchiensis* en Grèce, le taxon yougoslave pour la Yougoslavie et le taxon «nord-italien» pour le sud des Alpes italiennes. Un statut sub-spécifique a aussi été attribué à différentes populations pédomorphiques yougoslaves (WERNER 1902, RADOVANOVIC 1951, 1961) mais il ne fait pas l'unanimité (BREUIL & GUILLAUME 1984, ARANO & ARNTZEN 1987, ARANO 1988, HERRERO *et al.* 1989a). La pédomorphose n'aurait pas touché les populations espagnoles chez lesquelles aucun cas n'a été répertorié. En France, sept populations pédomorphiques ont été découvertes dans l'Ubaye et le Champsaur, une aire géographique supposée abriter la sous-espèce nominative. Cependant, BREUIL (1986) a découvert des allèles de la sous-espèce *apuanus* dans ces populations qui se trouvent au sud-est de l'aire de répartition française du triton alpestre, non loin de l'Italie. Il y aurait, d'ailleurs, même eu une population de *T. a. apuanus* en France, au lac de Tinibras, mais elle est aujourd'hui éteinte (KNOEPFFLER 1967). Ainsi, il est vraisemblable qu'il y ait eu une introgression des gènes de la sous-espèce *apuanus* au sein du génome de la sous-espèce nominative. Celle-ci se serait produite lors d'une colonisation de la sous-espèce *apuanus* venant du sud et rencontrant un flot important de colonisateurs de la sous-espèce nominative venus du nord (BREUIL 1986).

Le fait que la pédomorphose soit apparue une fois en Italie, une fois dans les Balkans, plusieurs fois dans chaque péninsule ou une seule fois reste inconnu. En effet, la jonction entre les péninsules italienne et balkanique était plus large lors de la dernière glaciation du Quaternaire (Würm) suite à une régression marine considérable qui a rendu émergé le nord de la mer Adriatique (régression grimaldienne) (FURON 1950) et qui aurait ainsi facilité d'éventuels échanges entre les deux péninsules. Seule une étude génétique poussée sur un grand nombre de populations, incluant l'ensemble des populations pédomorphiques, mais aussi nombre de populations métamorphiques, permettrait de définir avec plus de précision les couloirs de migrations et les aires d'origine. Les populations d'origine de la sous-espèce nominative se seraient développées dans les Balkans en tant que populations métamorphiques. Elles n'auraient ainsi pas possédé le bagage génétique de la pédomorphose. Le centre d'origine reste assez vague : en Roumanie (BREUIL 1986), en Bulgarie (ARANO 1988) ou en Yougoslavie (BOLKAY 1919). Durant le dernier réchauffement post-glaciaire, ces populations seraient remontées vers le nord. Mais, là encore, le chemin reste incertain si les populations yougoslaves forment un taxon isolé. Les tritons provenant du foyer de la sous-espèce nominative ont alors colonisé le nord de l'Europe pour former les populations que l'on rencontre aujourd'hui, de la France à la Pologne.

Les populations italiennes et yougoslaves auraient, quant à elles, été porteuses de gènes induisant ou favorisant la pédomorphose. Ceux-ci auraient pu se produire dans des conditions propices lors des glaciations : dans des situations de faibles effectifs et durant lesquelles une vie métamorphique aurait pu être contre-sélectionnée. Quoique la répartition actuelle des différentes sous-espèces et des populations pédomorphiques laisse suggérer une origine pleistocène de la pédomorphose, nous ne pouvons exclure une origine plus ancienne. Selon les études immunologiques et électrophorétiques, le triton alpestre se serait différencié des autres espèces du genre *Triturus* au cours du Miocène (ARANO 1988). Les différentes sous-espèces se seraient alors formées entre le Miocène supérieur et le Pleistocène (ARANO 1988). L'origine la plus ancienne de la pédomorphose chez le triton alpestre pourrait dès lors être le Miocène supérieur. Elle aurait alors pu se maintenir dans un ou plusieurs sites au sein de l'aire de répartition ancestrale de l'espèce. Lors des dernières glaciations, certaines de ces populations pédomorphiques auraient alors pu se maintenir dans des aires-refuges, voire se disperser dans de nouveaux environnements. ARANO (1988) considère *T. a. montenegrinus* (une sous-espèce largement pédomorphique actuellement connue dans un seul site) comme étant une très ancienne sous-espèce du triton alpestre. Si cette sous-espèce a pu se maintenir dans le lac Bukumir (Montenegro) durant les dernières glaciations, les conditions terrestres auraient pu défavoriser toute perspective de vie terrestre. En effet, la présence de moraines glaciaires à une altitude proche du lac (CVIJC 1919) montre que la vie terrestre était probablement impossible aux abords du lac. La profondeur de celui-ci (17 m) aurait alors permis des conditions aquatiques suffisantes à la survie des pédomorphes. En accord avec le modèle de WILBUR & COLLINS (1973), la pédomorphose dans un tel site aurait alors été la meilleure optique développementale possible des tritons.

Quel que soit le scénario invoqué, durant l'Holocène, les pédomorphes se seraient alors répandus à travers le sud de l'Europe par l'intermédiaire des dispersants métamorphes, porteurs des allèles permettant l'expression pédomorphique. Ils auraient alors éventuellement disparu de leur aire-refuge dont les conditions locales ont changé après la dernière glaciation pléistocène. Les milieux dans lesquels on trouve, à l'heure actuelle, des populations pédomorphiques, particulièrement ceux d'altitude, ne contenaient vraisemblablement pas originellement de pédomorphes. En effet, le niveau des neiges permanentes était bien plus bas qu'aujourd'hui durant le Würm et cela aussi dans les montagnes des Balkans (CVIJC 1919).

Le fait qu'aucun pédomorphe ne soit observé au sein de la sous-espèce nominative au nord des Alpes ou dans celles-ci, dans des habitats similaires à ceux dans lesquels se rencontrent des populations pédomorphiques, montre que la pédomorphose n'est pas qu'une simple réponse à des variables environnementales. Il doit y avoir une base génétique permettant à la pédomorphose de s'exprimer.

Toutefois, toutes les populations des sous-espèces caractérisées par la présence de pédomorphes ne contiennent pas de tels animaux. Différents auteurs considèrent la pédomorphose comme une réponse à un environnement

aquatique favorable et un environnement terrestre défavorable (WILBUR & SEMLITSCH 1973). Les expériences de SEMLITSCH (1987) et HARRIS (1987) ont montré que les pédomorphes apparaissent moins dans des milieux instables et à haute densité. Température et luminosité semblent aussi contrôler la réponse pédomorphique (SVOB 1967, SPRULES 1974b, BIZER 1978). Ainsi, quoique d'origine génétique, la pédomorphose est aussi un polyphénisme. Nos expériences de laboratoire (*cf.* **chapitre 7**) vont aussi dans ce sens. Ainsi, selon les situations rencontrées, la pédomorphose pourrait être ou non exprimée, même si elle est génétiquement présente. HARRIS *et al.* (1990) ont montré qu'il pourrait y avoir des seuils pour la pédomorphose, variables selon les populations. Ainsi, il est probable que des situations sélectionnant une voie ontogénétique particulière, au cours de nombreuses générations, pourraient modifier la hauteur du seuil à partir de laquelle une larve opte pour une existence pédomorphique ou métamorphique. La situation actuelle est ainsi une mosaïque de populations pédomorphiques, métamorphiques et dimorphiques. Le milieu dans lequel se rencontrent ces populations ne serait pas nécessairement celui qui aurait induit une option particulière de développement. En effet, les tritons alpestres peuvent se disperser après leur métamorphose et ainsi coloniser de nouveaux habitats (JOLY & GROLET 1996).

L'étude des habitats où se rencontrent des pédomorphes ne montre pas de tendances strictes. En effet, quoique l'altitude ait été considérée comme importante par certains auteurs (SPRULES 1974a, qui observait pourtant des populations à haute et basse altitude), les pédomorphes se rencontrent de la plaine à la haute montagne. Un milieu aquatique permanent a aussi été attribué aux populations pédomorphiques (SEMLITSCH 1987), quoiqu'elles se rencontrent aussi en sites aquatiques instables voire temporaires (HEALY 1974, BREUIL 1992, DUBOIS & BREUIL 1983). Chez le triton alpestre, les sites permanents sont les plus fréquents, mais la pédomorphose s'observe aussi fréquemment dans des sites dont le niveau d'eau fluctue et même dans des sites s'asséchant complètement. L'hostilité du milieu terrestre a aussi été invoquée pour rendre compte d'une contre-sélection des métamorphes, favorisant les pédomorphes. Cependant, chez le triton alpestre, le milieu terrestre apparaît souvent plus favorable que le milieu aquatique, en particulier pour les points d'eau temporaires entourés de forêts humides. L'absence de forêts aux alentours des lacs pourrait favoriser une existence aquatique. Cependant, il existe de nombreuses populations dans les Alpes où les tritons s'en sortent très bien alors qu'ils vivent à terre. Le milieu terrestre en surface pourrait être hostile, mais en profondeur, dans des cavités, par exemple, il pourrait permettre la survie des tritons durant l'hibernation (BREUIL 1992). Les sites profonds ont aussi été associés à de la pédomorphose (DOLCE & STOCH 1984), mais cela ne semble pas être toujours le cas chez le triton alpestre (ANDREONE 1990 ; cette étude). En effet, les pédomorphes sont fréquents dans des sites de faible profondeur, le moins profond n'atteignant même que 10 cm (DENOEL 1997). Le froid et la faible luminosité sont des facteurs qui pourraient contraindre les larves à une existence pédomorphique (SVOB 1965, BREUIL & THUOT 1983). Cela pourrait être le cas dans certains sites profonds où les températures peuvent être très

faibles (6°C en été, par exemple, dans un des sites étudiés). Cependant, la majeure partie des populations ne vivent pas dans l'obscurité et le froid et ce, y compris certaines populations peuplant des lacs d'altitude dont la température atteignait les 15°C au fond.

La pédomorphose apparaît aussi comme un phénomène stable ou instable selon les populations. Ainsi, elle paraît stable dans des lacs profonds permanents et instable dans des milieux temporaires. En effet, les pédomorphes n'ont plus été observés dans des sites s'étant asséchés, ce qui donne à penser qu'ils en sont morts ou que, plus vraisemblablement, ils se sont métamorphosés (cf. **chapitre 7**). Il est néanmoins possible que ceux-ci réapparaissent lorsque les mares seront de nouveau remplies d'eau. Les pédomorphes ont disparu de plus du quart des stations connues. Quoique des processus naturels puissent être responsables de ces extinctions, des facteurs anthropiques ont aussi leur influence. En effet, les points d'eau sont fréquemment alevinés, voire empoisonnés avec, pour conséquence, une disparition des tritons (BREUIL 1985), principalement les pédomorphes. Des populations d'effectif important, formant peut-être des taxons individualisés (par exemple *T. a. piperianus* du Kapetanovo Jezero (BREUIL 1985) et du Manito Jezero : DZUKIC & KALEZIC, comm. pers.) ont ainsi été détruites. A l'inverse des conséquences d'un assèchement exceptionnel, les empoisonnements ont un effet à long terme. Ils peuvent ainsi éliminer la totalité d'une population. Dans certains cas, les poissons ne peuvent se reproduire ou bien ils disparaissent directement suite à l'assèchement de leurs points d'eau. Le retour des tritons est alors possible, pour autant que d'autres sites aquatiques proches puissent fonctionner comme réservoir ou que la période invivable pour les tritons n'ait pas été trop longue.

Tous les cas de figures correspondant à des populations pédomorphiques existent aussi pour les populations métamorphiques. Ainsi, il n'est pas possible de modéliser un milieu type pour la pédomorphose. Nous considérons plutôt, tout comme WHITEMAN (1994), que les populations pédomorphiques pourraient se maintenir dans des environnements contrastés, prenant l'option de développement la plus favorable vis-à-vis des conditions locales. Ainsi, des milieux aux caractéristiques opposées (milieu aquatique favorable vs. contraignant) pourraient amener au même résultat pédomorphique. Outre une perspective plutôt mécaniste (vie terrestre impossible aux métamorphes, vie aquatique impossible aux pédomorphes), le maintien et l'évolution de la pédomorphose devraient être vus sur un plan adaptatif. En effet, l'adoption d'une morphologie alternative pourrait conférer des avantages particuliers, lesquels ne sont pas nécessairement les mêmes dans tous les habitats. Il en est ainsi des milieux froids et permanents d'altitude et des milieux chauds et instables de basse altitude. Les aspects majeurs pouvant favoriser la pédomorphose seraient un partage des ressources et une acquisition précoce de la maturité. Ces points seront discutés respectivement dans les **chapitres 4 et 5**, tandis que l'influence de la sélection sexuelle et de l'environnement sera analysée dans les **chapitres 6 et 7**.

#### **Box 4. Resource use**

**Aim** To compare diet, energy intake, body condition, trophic performance and micro-habitat partitioning between syntopic metamorphs and paedomorphs.

**Methods** Analysis of diet and space use in four sites (one in France, one in Italy and two in Greece). More than one thousand newts (juvenile and adults of the two morphs) were sampled resulting in the determination of more than ninety thousand prey items. Energy intake was estimated using specific relationships between size and weight. Laboratory experiments were carried out to measure capture efficiencies of the two adult morphs for different kinds of prey.

**Results** The two morphs differed in the functional morphology of their feeding apparatus, as only paedomorphs expel water through the gill slits. Habitat use and diet differed between the two morphs in the four studied sites, but variation was also observed across sites. In deep lakes, paedomorphs were mainly pelagic and foraged primarily on plankton. Metamorphs were mainly benthic at the littoral zone or occupied the water surface where they ate terrestrial prey items that fell in water. A larger resource overlap between morphs was found in a small pond. Food selectivity was also observed among differently-sized gilled individuals. Energy intake was higher in paedomorphs than in metamorphs in some populations, and similar in the others. Body condition was generally higher in the paedomorphs. Catching performance of the two morphs varied according to prey type: paedomorphs were more successful on aquatic organisms, but less successful on terrestrial insects than metamorphs.

**Main conclusions** This study highlights the functional role of plasticity because plasticity increased the diversity of trophic relationships within a single species within an ecosystem. The two morphs differ by morphological specializations that allow them to exploit different resources and to reduce competition between them. Such resource partitioning can be seen as a factor favouring the maintenance of facultative paedomorphosis in natural populations.

**Key words** Resource partitioning – Feeding – Space use – Competition – Size-selective predation – Body condition – Biomass – Energy – Lipid

# Chapitre 4

---

## Utilisation des ressources spatiales et alimentaires

### 4.1. Introduction

La niche écologique peut être définie comme un espace multidimensionnel dans lequel une espèce peut se maintenir. Elle incorpore donc tous les facteurs qui gouvernent la persistance d'une espèce et peut évoluer avec le temps. Cet espace est souvent simplifié comme une somme de courbes d'utilisation des ressources : les ressources étant représentées par des mesures quantifiables de l'habitat, de l'alimentation et du temps (TOKESHI 1999).

Lorsque plusieurs espèces cohabitent, il est probable qu'elles interagissent négativement les unes avec les autres sans qu'il y ait pour autant d'acte de prédation d'une des espèces sur l'autre. Elles sont alors dites en compétition. Ces effets négatifs peuvent survenir à travers l'utilisation de ressources requises pour la croissance, la survie et la reproduction. La compétition due à une utilisation similaire des ressources est dénommée compétition par exploitation ou compétition pour les ressources, par opposition à la compétition par interférence où les individus interagissent directement (GROVER 1997).

Les espèces coexistantes peuvent utiliser les mêmes ressources mais, le plus souvent, on constate un partage des ressources. Qu'il ait ou non été produit par la compétition, ce partage des ressources aide en tout cas à l'alléger (TOKESHI 1999). Il apparaît que le partage des ressources a lieu principalement le long de l'axe relatif à l'habitat, ensuite le long de celui de l'alimentation et finalement de celui du temps. L'habitat est en effet une entité large d'où peut découler un partage des ressources alimentaires (SCHOENER 1974). L'hétérogénéité spatiale est ainsi un facteur favorisant la coexistence des espèces. Les membres d'une espèce peuvent se déplacer vers un micro-habitat isolé non occupé par l'autre espèce ou occuper un micro-habitat évité par l'autre espèce (TOKESHI 1999). Lorsque les ressources ne constituent pas un facteur limitant, le recouvrement d'utilisation des ressources peut augmenter (HINDAR & JONSSON 1982, SMITH 1991), ce qui pourrait expliquer l'absence de différence d'utilisation des ressources rencontrée chez certaines espèces sympatriques (GRIFFITHS 1986). Néanmoins, les exemples de partage des ressources chez les tritons sont bien documentés (JOLY & GIACOMA 1992, FASOLA 1993, BRAZ & JOLY 1994).

La taille des espèces coexistantes permet souvent, à elle seule, de supposer un partage de niche. En effet, la taille du corps ou de certaines de ses parties peut être reliée à l'utilisation des ressources. Chez les tritons, différentes études supportent cette théorie. En effet, les tactiques de recherche de nourriture, le succès de capture et le régime alimentaire varient avec la taille (LEFF & BACHMAN 1986, 1988, KUZMIN 1991). Toutefois de forts recouvrements peuvent aussi être observés (PETRANKA 1984, JOLY & GIACOMA 1992). Il en est de même dans d'autres groupes. Ainsi, chez les poissons, une relation de taille entre proies et prédateurs a été (MAGALHAES 1993) ou non (GALBRAITH 1967) soulignée. La différenciation d'espèces sympatriques aurait ainsi pu évoluer par évitement de la compétition. Selon HUTCHINSON (1959), un écart de taille de 1.3 pourrait constituer le type de différence nécessaire à la coexistence des espèces au sein d'une guild. Néanmoins, alors que les grands prédateurs utilisent des ressources inaccessibles aux petits prédateurs, ils utilisent aussi des proies de petite taille, ce qui tiendrait à montrer que les animaux plus grands seraient favorisés (WILSON 1975, PETRANKA 1984). Malgré un avantage du partage des ressources d'espèces différant par la taille, le problème de la coexistence entre les juvéniles d'une espèce et les adultes de l'autre peut se poser (FRASER 1976). L'état de satiété (MIKHEEV & WANZENBÖCK 1999, RYCHLIK 1999) et la distance des proies (O'BRIEN *et al.* 1976) sont aussi des facteurs modifiant les patrons de sélection des proies selon leur taille.

Les ressources n'étant pas homogènes, la présence de compétiteurs et de prédateurs fait qu'un individu, de par son comportement de recherche alimentaire, aura plus ou moins de succès qu'un autre en terme de propagation de gènes. Il est ainsi vraisemblable que soient sélectionnées les recherches de nourriture qui sont optimales pour l'individu (*optimal foraging theory*) (PYKE 1984). Lorsque des compétiteurs diminuent la disponibilité de certains types de proies, les individus d'un des groupes peuvent éviter cette compétition en s'attaquant à d'autres types de proies. L'alimentation du prédateur sera aussi modifiée par le comportement d'évitement des proies. Les prédateurs pourront aussi se concentrer dans certains habitats pour éviter d'être à leur tour des proies de prédateurs supérieurs. Comme les proies ne sont pas uniformément réparties dans l'environnement, ces changements d'habitat se répercuteront indéniablement sur le régime alimentaire (SIH 1993).

La recherche de nourriture peut être modélisée de manière séquentielle : recherche, rencontre, puis décision. La recherche peut être active ou passive. Elle dépend aussi des facultés sensorielles du prédateur. Lors de la rencontre de la proie, le prédateur peut décider de la capturer ou de continuer sa recherche. En effet, la capture pourrait ne pas être suffisamment profitable, suite au faible apport d'énergie et à la longue période de déglutition, qu'elle pourrait représenter (modèle «proies»). Le prédateur pourrait aussi limiter sa période d'exploitation d'une ressource spatiale et se rendre dans un autre secteur contenant peut-être des proies maximalisant son effort de recherche (*patch model*). En effet, les ressources peuvent décliner dans un secteur particulier (*patch*) suite à la pression de la prédation ou être tout simplement plus abondantes dans un autre sec-

teur, dès lors plus profitable. Outre un choix sur les proies et les ressources spatiales, les prédateurs peuvent aussi entreprendre différentes méthodes de recherche (STEPHENS & KREBS 1986). La recherche de nourriture optimale peut aussi favoriser la coexistence des espèces. Ainsi, un prédateur optimal pourra laisser un habitat libre dès que l'abondance des proies tombera en dessous d'un certain seuil (TOKESHI 1999).

Tout comme différentes espèces peuvent vivre en condition de sympatrie, il en est de même des formes des espèces polymorphes. Le maintien et l'évolution des polymorphismes sont supposés dépendre de conditions avantageuses, parmi lesquelles on peut citer une meilleure utilisation des ressources. La structure et le comportement particulier de chacune des formes d'une même espèce sont ainsi supposés être mieux adaptés aux différents micro-environnements et types de nourriture présents dans l'habitat de l'espèce. Les polymorphismes associés à une ségrégation d'habitat et de nourriture (*resource polymorphisms*) montrent une diversité considérable (SKULASON & SMITH 1995, SMITH & SKULASON 1996). Alors que, dans certains cas, il est difficile de distinguer entre les formes alternatives (RUZZANTE *et al.* 1998), dans d'autres, on pourrait croire que l'on a affaire à deux espèces distinctes (SAGE & SELANDER 1975). Les exemples les plus frappants concernent les formes de l'omble chevalier (HINDAR & JONSSON 1982, MALMQUIST *et al.* 1992), les formes cannibales et normales de la salamandre-tigre (COLLINS *et al.* 1993) et les formes à petit et gros bec de pinsons africains (SMITH 1990a). Chez les poissons, les formes peuvent différer selon la forme et la taille de la bouche, du corps, des branchiospines et des dents pharyngiennes (SAGE & SELANDER 1975, KURENKOV 1978, LAVIN & MCPHAIL 1986, AMUNDSEN 1988, MEYER 1990, MALMQUIST *et al.* 1992, GUDKOV 1994, RUZZANTE *et al.* 1998) ; chez les amphibiens, selon la taille de la bouche, la forme des dents ou la conservation d'un phénotype larvaire à l'état adulte (COLLINS *et al.* 1993, WHITEMAN *et al.* 1996, LARSON *et al.* 1998) et chez les oiseaux selon la forme du bec (SMITH 1990a). Outre ces différences de structure, les différentes formes peuvent différer dans l'utilisation des ressources alimentaires et spatiales (KURENKOV 1978, HINDAR & JONSSON 1982, COLLINS & HOLOMUZKI 1984, RIGET *et al.* 1986, AMUNDSEN 1988, MEYER 1990, SMITH 1990a, MALMQUIST *et al.* 1992, RUZZANTE *et al.* 1998). Le régime des différentes formes est aussi associé à la performance de leur structure. Ainsi, chez le cichlidé, *Cichlasoma citrinellum*, la forme à dents molariformes est plus apte à consommer des mollusques que celle à dents papilliformes. Cette dernière est, quant à elle, mieux à même de prendre des proies fragiles (MEYER 1989, 1990). Chez l'omble chevalier, la forme pélagique à longues branchiospines filtre le zooplancton à un taux plus élevé que celui de la forme benthique (MALMQUIST 1992). Il en va de même chez les salamandres-tigre cannibales qui sont mieux à même d'ingérer de grandes proies telles que leurs propres congénères (REILLY *et al.* 1992).

L'évolution de ces polymorphismes est supposée avoir principalement lieu dans des milieux où la compétition interspécifique est relâchée ou dans lesquels des niches seraient ouvertes (SKULASON & SMITH 1995). Ainsi, à titre

d'exemple, la forme de pleine-eau de la perche-soleil occuperait une niche laissée vide par une espèce voisine. Les ombles auraient aussi colonisé des milieux d'eau douce où la compétition interspécifique pour la nourriture et l'habitat serait faible. Ils se seraient alors diversifiés en différentes formes rencontrées aujourd'hui. Des cas de polymorphisme se rencontrent également dans des aires géographiques à forte richesse spécifique. Mais, également dans ce cas, une niche peut être sous-utilisée. Il en est ainsi des grosses graines consommées par les formes à gros bec du pyreneste ponceau, *Pyrenestes ostrinus* (SMITH 1987, 1990a). Le partage des ressources allégerait la compétition intraspécifique et favoriserait la diversification des formes qui occuperait ainsi des pics adaptatifs. L'isolement de ces formes pourrait alors mener à la formation de nouvelles espèces (SKULASON & SMITH 1995).

Les amphibiens urodèles à cycle de vie complexe (par exemple les salamandridés et les ambystomatidés) montrent une importante variation de leur mode de prise de nourriture du fait de la métamorphose. Ils commencent en effet par se développer dans le milieu aquatique pour passer ensuite une partie ou l'ensemble de leur vie sur terre. Parallèlement à ce changement d'habitat s'opèrent de nombreux changements morphologiques. Le plus manifeste est une modification radicale de l'appareil et du mode de prise de nourriture. Le système terrestre peut, chez de nombreuses espèces, être utilisé également dans le milieu aquatique. Le système aquatique peut aussi perdurer chez les individus optant pour une vie aquatique sans métamorphose (pédomorphes). En phase aquatique, la prédation consiste en une succion, tandis que la prédation terrestre a lieu par contact direct et projection de la langue. Chez les larves et les pédomorphes, la bouche s'ouvre d'abord au maximum, suivie par une dépression de l'hyoïde. A l'ouverture maximale de la bouche, les ouvertures branchiales sont closes par l'adduction des arcs branchiaux. Cette occlusion offre l'avantage de prévenir toute entrée d'eau par l'arrière de la tête. Les branchiospines formeraient aussi une barrière efficace au flux d'eau. L'ouverture maximale de la bouche coïncide avec une pression négative, elle aussi maximale, qui crée une aspiration d'eau dans la bouche, y entraînant de ce fait la proie. Au moment où la bouche se referme, les arcs branchiaux s'écartent alors et laissent s'échapper l'eau postérieurement. Le courant d'eau est ainsi unidirectionnel (LAUDER & SHAFFER 1985, 1993, LAUDER & REILLY 1994). Les métamorphes confrontés au même environnement que les larves et pédomorphes montrent un patron de capture se faisant également par succion. Néanmoins, les performances prédatrices sont moindres, suite à la diminution de la masse de muscles crâniens responsables de l'ouverture rapide de la bouche (LAUDER & REILLY 1990) ainsi qu'à l'obstruction des fentes branchiales à la métamorphose, conduisant à un courant bidirectionnel (LAUDER & REILLY 1988). Toutes les espèces pédomorphiques n'ont toutefois pas un système hydrodynamique uni-directionnel. En effet, l'unique petite fente branchiale des amphiumes et cryptobranches ne leur permet pas d'évacuer l'ensemble de l'eau aspirée par l'arrière. Le courant est ainsi bi-directionnel (REILLY & LAUDER 1992).

L'utilisation des ressources par les phénotypes hétérochroniques n'a été que peu étudiée. D'une étude du partage des ressources entre pedomorphes, métamorphes et larves de plusieurs communautés d'espèces du genre *Triturus* (données associées), il ressort un partage global des ressources (FASOLA 1993). Cependant, les mêmes types de proies étaient consommés par les pedomorphes et métamorphes, mais les pedomorphes ingéraient davantage de proies de petite taille (FASOLA & CANOVA 1992a). BREUIL (1986) constate que les pedomorphes sont davantage pélagiques que les métamorphes dans un lac alpin. Les performances de l'appareil de prise de nourriture sont également peu connues, les études étant limitées à des stades juvéniles ou à certains types de proies et ce, chez des espèces américaines (REILLY & LAUDER 1988, WHITEMAN *et al.* 1996).

L'objectif de ce chapitre est de comparer l'utilisation des ressources et les performances prédatrices entre les tritons alpestres pedomorphiques et métamorphiques. L'analyse de l'occupation des micro-habitats en fonction du temps et des contenus stomacaux nous permettra de déterminer si le polymorphisme pourrait être favorisé par un partage des ressources et si une forme pourrait être avantagée vis-à-vis d'une autre en terme de spectre d'utilisation des ressources et d'apport d'énergie. La mesure de la condition des tritons nous donnera une vue à plus long terme de cet apport d'énergie. D'autre part, l'étude des performances prédatrices en laboratoire permettra de définir les proies pour lesquelles chacune des formes est compétitivement supérieure. La comparaison des patrons comportementaux sera alors confrontée aux données de terrain dans une optique d'optimalité.

## 4.2. Matériels et méthodes

### 4.2.1. Sites étudiés

La population A, site d'étude principal, se rencontre au lac de la Cabane, dans les Alpes-de-Haute-Provence (France) à une altitude de 1950 m. La population B occupe une mare en Toscane à une altitude de 600 m. Les populations C et D peuplent les lacs Drakolimni, respectivement du Tymphi et du Smolikas (Grèce), à des altitudes de 2000 et 2140 m (*cf.* **chapitre 3** pour plus de détails sur les sites).

### 4.2.2. Sujets d'étude

Les quatre sites contiennent des tritons alpestres comme seuls représentants (sites A et C) ou comme représentants largement majoritaires : plus de 99% (sites B et D). Les tritons de ces populations peuvent être divisés en six catégories : pedomorphes mâles et femelles, métamorphes mâles et femelles et juvéniles branchiés et métamorphosés (non sexables). La maturité était attestée par



**Fig. 47.** Acheminement du matériel au Drakolimni du Smolikas (Site D, Grèce, juillet 1999). De gauche à droite : U. SCHIFNER, N. KOSIAS, R. SCHABETSBERGER et E. KAMTSIOU.



**Fig. 48.** Acheminement du matériel au Drakolimni du Smolikas (Site D, Grèce, juillet 1999). En arrière plan : la chaîne du Tymphi. De gauche à droite : G. HAUSEDER, U. SCHIFNER et R. SCHABETSBERGER.



**Fig. 49.** Acheminement du matériel au Drakolimni de Tymphi (Site C, Grèce, juillet 1999).



**Fig. 50.** Relevé des pièges au Drakolimni du Smolikas (Site D, Grèce, juillet 1999). De gauche à droite : U. SCHIFNER et G. HAUSEDER.

la présence d'un cloaque développé et le sexe par la présence de caractères sexuels secondaires (forme du cloaque principalement : **fig. 6**, page 46). Les six catégories n'ont pu être comparées que dans le site A. En effet, dans le site B, aucun juvénile terrestre n'était présent dans l'eau et les juvéniles étaient rares dans les sites C et D. Seuls les juvéniles branchiés d'une longueur museau-cloaque supérieure à 30 mm ont été considérés pour la comparaison intermorphe dans le site A. Cette longueur est associée au seuil de la métamorphose en condition naturelle dans cette population. En effet, aucun juvénile terrestre plus petit n'a été découvert sur le terrain. Les juvéniles branchiés plus petits, pouvant être arbitrairement dénommés «larves», ont été utilisés au site A pour déterminer la relation de taille entre proies et prédateurs.



**Fig. 51.** Plongée au lac de la Cabane (Site A, France, juillet 1997). M. DENOEL.

### 4.2.3. Occupation de l'espace

#### Site A.

Les tritons ont été capturés à l'épuisette en 1997. Les tritons ont été prélevés dans les quatre principaux micro-habitats du lac : le substrat de la zone rivulaire = «rives» (0 - 1 m de profondeur ; maximum 5 m de la rive ; les captures étant faites depuis le bord ou directement dans l'eau avec des cuissardes), le substrat profond (3 - 7 m de profondeur ; en scaphandre autonome : **fig. 51**), la colonne d'eau au milieu du lac et la surface de l'eau (depuis une barque). Chaque habitat était échantillonné en fin de nuit (juste avant l'aube), au milieu de la journée et le soir. Trois répliquats ont été effectués : juin - juillet (dénommé «juin» dans la suite du texte) (**fig. 56**, page 131), août et octobre. En août, le lac étant scindé en deux parties (**fig. 135**, page 276), nous avons analysé les distributions séparément. Seuls les micro-habitats «rives» (moins de 5 m de la ligne de rivage) et «substrats profonds» (1 m de profondeur dans la zone centrale de la cuvette) ont été considérés pour la petite cuve, étant donné sa taille. En octobre, la «grande» cuve était à son tour réduite (**fig. 20**, page 71). Nous n'avons alors considéré que les habitats «colonne d'eau», «rive» et «surface». Nous avons comparé la répartition des animaux durant chaque période. Nous avons également comparé ces distributions pour les données «fin de nuit», «milieu de journée» et «crépuscule» lors du mois de juin (période où l'important échantillonnage permettait cette subdivision de l'analyse).

#### Site B.

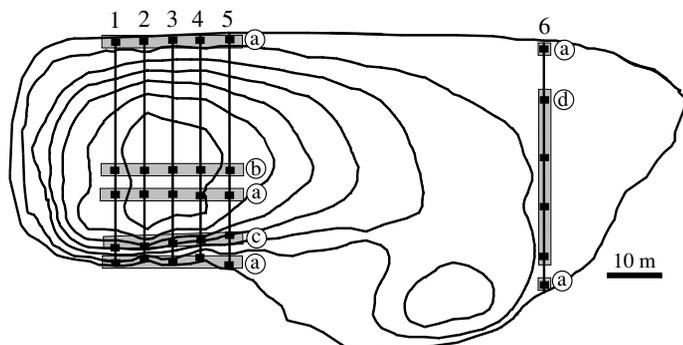
Les tritons ont été capturés à l'épuisette en 1997 dans les deux principaux micro-habitats : la zone libre et la zone à végétation dense (**fig. 57**, page 133). Les prélèvements ont eu lieu à l'aube (6h00), en milieu de journée (12h00), en fin de journée (18h00) et en milieu de nuit (0h00). Huit sessions de capture (deux à chaque période) ont été effectuées sur un cycle de 48 heures. Chaque session de capture durait 40 minutes. Contrairement aux autres sites, les pêches ont été réalisées à l'aveuglette.

#### Site C.

Les tritons ont été capturés en juillet-août 1999 à l'épuisette pour les micro-habitats : «substrat de la zone rivulaire sans végétation» (dénommé «rives sans végétation» dans la suite du texte ; 0 - 0.7 m de profondeur), «substrat de la zone rivulaire à végétation» (dénommé «rives avec végétation dans la suite du texte ; 0 - 0.7 m de profondeur), «surface de la zone à végétation» et «colonne d'eau» (depuis une barque ; 0.5 - 2 m de profondeur) et par prise au piège (*cf. infra*) pour le «substrat profond» (-3.2 à -4.9 m) : 20 pièges lestés à l'acier sur quatre transects passant par la zone profonde du lac. Les prélèvements ont été menés à l'aube, en journée et le soir.

**Site D.**

Deux techniques de capture ont été utilisées en juillet 1999. La première technique a consisté en une pêche à l'épuisette dans quatre micro-habitats du lac. Elle a été opérée dans des conditions analogues à celles du site A. Les tritons ont ainsi été capturés sur le substrat de la zone rivulaire (habitat que nous dénommons «rives» : 0 - 0.7 mètre de profondeur, en bottes ou cuissardes), sur le substrat profond (2.7 - 3.95 m de profondeur, en plongée libre), dans la colonne d'eau (0.5 - 2.4 m de profondeur, en plongée libre) et à la surface de l'eau (depuis le bord). Les prélèvements ont été effectués le matin et en fin d'après-midi.



**Fig. 52.** Position des pièges au site D (Smolikas). Rectangles noirs : pièges, aires grisées : répliquats ; a : substrat, b : substrat, colonne (-80 cm, -160 cm, -240 cm), sous-surface, c : substrat, colonne (-80 cm), sous-surface, d : substrat, sous-surface. 1, 2, 3, 4, 5, 6 : lignes tendues à travers le lac. Courbes de niveaux équidistantes de 0.5 m  
*Location of minnow traps in site D (Smolikas). Black rectangles: traps, shaded areas: replicates; a: substratum, b: substratum, water column (-80 cm, -160 cm, -240 cm), beneath the surface, c: substratum, water column (-80 cm), beneath the surface, d: bottom, beneath the surface. 1, 2, 3, 4, 5, 6: lines across the lake. Contours shown at 0.5 m interval.*

En plus de cette technique, nous avons installé des pièges, du type «pièges à vairons» (GRIFFITHS 1985). Les pièges consistaient en des bouteilles en plastique transparent de section carrée de 1.5 litre. Le fond d'une bouteille était coupé et le goulot d'une autre bouteille y était placé, le goulot pointant vers l'intérieur. Le bouchon dévissable était laissé sur l'autre goulot (pointant, lui, vers l'extérieur) (fig. 27, page 76). Les tritons entrant dans le piège ne peuvent alors pas ou presque pas en sortir. Aucun appât n'était fourni. Les pièges de fond ont été lestés à l'aide de plaques en acier. Six lignes de corde ont été tendues entre les extrémités du lac (dans le sens de sa largeur) (fig. 52). Cinq lignes consistaient en fait en des répliquats (lignes 1 à 5 sur la fig. 52) où les pièges étaient disposés d'une manière similaire : sur des transects passant par la zone profonde du lac. Ils ont été disposés sur le substrat le long des rives, sur les pentes (160 cm de profondeur) et dans la zone centrale, plus profonde (-3 m). Des pièges ont aussi été placés dans la colonne d'eau à différentes profondeurs (au niveau des pentes, à 80 cm de profondeur ; au milieu du lac, à 80,

160 et 240 cm de profondeur) ainsi que sous la surface de l'eau. Des pièges ont aussi été disposés sur un transect dans la zone peu profonde du lac (ligne 6 sur la **fig. 52**) : sur le substrat et juste sous la surface. Les pièges étaient inspectés toutes les 4 heures sur trois cycles consécutifs de 24 heures (prélèvements à 1h00, 5h00, 9h00, 13h00, 17h00, 21h00). Chaque session de capture faite depuis le bord et une barque durait environ une heure (**fig. 50**).

Les tritons, quel que soit le site étudié, ont été maintenus dans des bassins remplis d'eau (fréquemment renouvelée) du début à la fin des sessions de capture, sauf s'ils ont été marqués. Ainsi, un même individu n'est jamais compté deux fois dans les analyses de répartition.

#### 4.2.4. Régime alimentaire

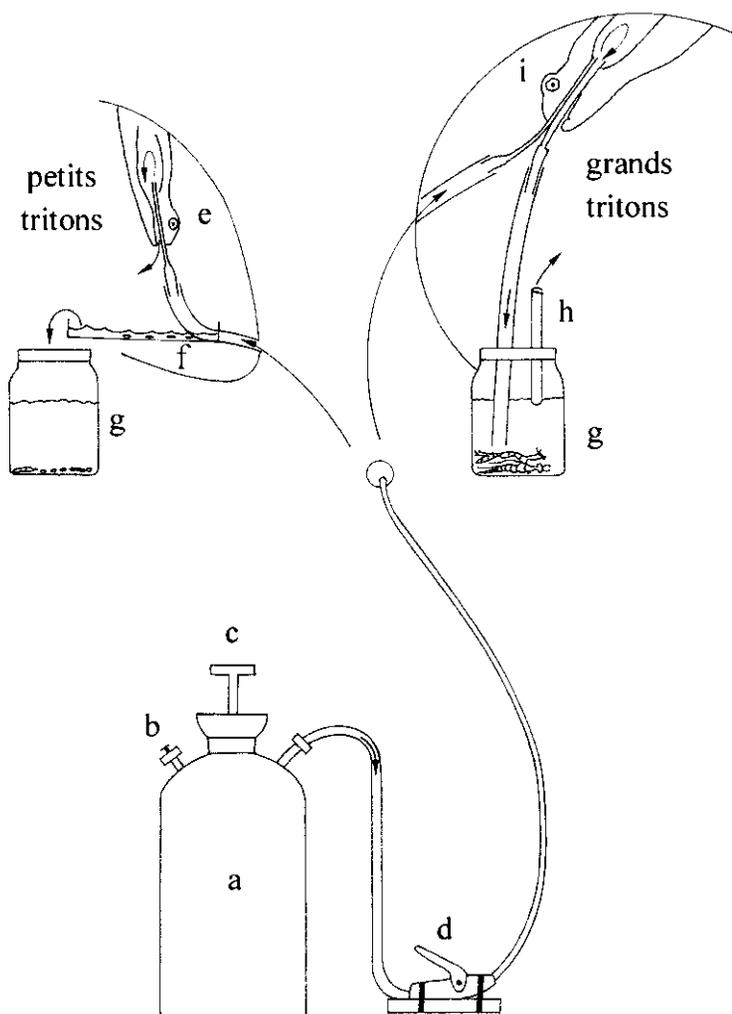
##### Echantillonnage

Les tritons des sites A et C capturés pour la détermination de l'occupation de l'espace ont aussi été utilisés pour l'étude du régime alimentaire. Au site B, deux autres missions (la première en mars, la seconde en avril 1997, espacées de 15 jours) ont été menées dans le cadre de l'étude du régime alimentaire. Elles ont consisté en des prélèvements dans les deux micro-habitats, à l'aube (6h00), en milieu de journée (12h00), en fin de journée (18h00) et en milieu de nuit (0h00) sur un cycle de 30 heures lors de la première mission (cinq sessions de capture) et de 48 heures lors de la seconde mission (huit sessions de capture). Chaque prélèvement durait 40 minutes. Au site D, les tritons dont nous avons étudié le régime ont été ceux prélevés à l'épuisette lors des échantillonnages.

Immédiatement après la capture, sous tente ou en refuge, nous avons procédé à la récolte des contenus stomacaux. Nous avons anesthésié les tritons dans une solution de phénoxyéthanol (0.5%). Nous avons ensuite introduit, dans leur œsophage, une sonde métallique du type de celle décrite par JOLY (1987) (**fig. 53**). Selon la taille du triton, nous avons utilisé des sondes de différents calibres, à deux embouts ou à embout unique. En ce qui concerne les sondes à deux embouts, le petit embout était relié à une pompe à eau dont on règle la pression manuellement. De l'eau était ainsi injectée dans l'estomac des tritons, mettant de ce fait les items alimentaires en suspension. Le courant produit pousse alors les proies vers le gros embout. Les proies sont finalement récoltées dans un petit pilulier en verre de 15 ml par l'intermédiaire d'un tuyau souple. Une cheminée obturée par un filet de maille 300 µm permettait à l'excédent d'eau d'être éliminé tout en maintenant les proies. N'étudiant pas le régime des petites larves dans cette étude, ce maillage était suffisant pour retenir toutes les proies consommées par les tritons. Les proies ont alors été laissées dans le pilulier. Les items stomacaux des différents tritons étaient ainsi indépendants les uns des autres. Les proies ont été conservées dans une solution de formol à 4%.

Après avoir été vidangés, les tritons ont été placés dans des bacs remplis d'eau et maintenus ainsi jusqu'à la fin des expériences. Les données issues du régime alimentaire sont donc indépendantes. Les tritons utilisés ont été mesurés (longueur museau-cloaque avec une précision de 1 mm) et pesés (poids frais avec une précision de 0.1 g).

Des observations directes du régime alimentaire des tritons ont aussi été réalisées en plongée, depuis le bord des points d'eau ou à bord d'une barque.



**Fig. 53.** Système de vidange gastrique. a : pulvérisateur d'eau, b : valve de réglage de la pression, c : piston, d : vanne-pédale, e : cathéter introduit dans l'œsophage, f : boîte de Petri, g : pilulier, h : cheminée d'évacuation d'eau, i : double cathéter introduit dans l'œsophage (d'après JOLY 1987).

*Stomach flushing device. a: water sprayer, b: valve, c: piston, d: pedal, e: catheter, f: Petri box, g: vial, h: chimney for water discharge, i: double catheter.*

## Analyse des proies

Les proies ont été identifiées en laboratoire sous binoculaire. Etant seulement intéressé par les catégories de proies consommées, nous n'avons pas poussé la détermination jusqu'à l'espèce, même si celle-ci était connue. Ainsi, selon les groupes, la classification pouvait aller jusqu'à la famille (p. ex. *Dytiscidae*), l'ordre (p. ex. *Hymenoptera*) ou le genre (p. ex. *Chirocephalus*) selon différents guides d'identification et, particulièrement, CHINERY (1973), AMOROS (1984) et TACHET *et al.* (1996). Les proies ont été mesurées sur un papier millimétré sous binoculaire, à la précision du millimètre pour la majorité des proies à l'exception des daphnies mesurées par catégories (0.4 - 0.8, 0.8 - 1.2, 1.2 - 1.6, >1.6 mm) ou de certaines proies auxquelles était attribuée une taille moyenne, inférieure ou supérieure à 1 mm (copépodes).

Afin de déterminer le poids frais des items alimentaires, nous avons utilisé des conversions poids frais - longueur pour les différentes catégories de proies (JORGENSEN 1979 ; P. JOLY, comm. pers.). Pour avoir des poids frais de contenus stomacaux indépendants de la taille des tritons, nous avons régressé les données par la longueur museau-cloaque des individus. Les valeurs de biomasse étaient alors converties en calories selon les formules présentées par CUMMINS & WUYCHECK (1971) et JORGENSEN (1979). Ces valeurs ont aussi été régressées par la taille des individus.

## Comparaison entre les deux formes

Nous avons comparé le régime alimentaire entre les deux formes chez les mâles, les femelles et les juvéniles (pour les juvéniles, uniquement au site A) pour chaque catégorie de proies consommées ainsi que pour la biomasse et l'équivalent calorique des proies ingérées et ce, lors de chaque période de capture. Quand l'échantillonnage le permettait, nous avons aussi comparé le régime à l'intérieur de micro-habitats où cohabitaient les deux formes, et à différents moments du nyctémère. Nous avons également comparé les associations de proies chez les métamorphes et les pédomorphes (deux proies sont associées quand un contenu stomacal contient au moins un représentant de chacune d'elles).

## Relation de taille proies - prédateurs

Nous avons comparé la taille des tritons branchiés (pédomorphes mâles et femelles et juvéniles branchiés) à celle des proies consommées. Nous avons, d'une part, établi des comparaisons générales et, d'autre part, en ne considérant que les daphnies. Nous avons répété ces analyses aux différentes périodes d'échantillonnage.

Nous avons également classé les tritons en trois catégories de taille égale : 19 - 32 mm, 33 - 46 mm et 47 - 60 mm afin de déceler une utilisation différente des principales catégories de proies (daphnies, *Chydorus*, copépodes, chirocéphales, insectes aquatiques et insectes terrestres) selon la taille des individus. Cette subdivision est arbitraire. Elle est utilisée afin de dégager des tendances entre les petits, moyens et grands tritons.

### 4.2.5. Performances prédatrices

Vingt tritons alpestres pédomorphes (10 mâles et 10 femelles) ont été capturés le 20 octobre 1999 au site A (lac de la Cabane). Ils ont été transportés de leur lac d'origine au laboratoire dans des boîtes réfrigérées. Au laboratoire, les tritons ont été marqués par ablation d'une phalange selon un code similaire à celui de TWITTY (1966). Ils ont été installés dans un aquarium de 250 x 30 cm avec une hauteur d'eau de 35 cm. La température était voisine de 14°C.

Les tritons étaient nourris durant trois jours avec la proie avec laquelle ils allaient être testés et étaient ensuite laissés à jeun durant deux jours. L'expérience proprement dite consistait alors à placer un pédomorphe dans un aquarium d'observation (50 x 25 x 30 cm) après ces deux jours de jeûne. La température de l'aquarium d'observation était maintenue à 14°C et l'éclairage au niveau du substrat était de 5000 lux. Cinq minutes après l'introduction du triton, nous avons introduit les proies. Dans la première série d'expériences, il s'agissait de daphnies vivantes (*Daphnia magna*) (0.40 g) ; dans la deuxième, d'artémias vivantes subadultes et adultes (0.40 g) ; dans la troisième, de larves de chironomes (*Chironomus*) de couleur rouge vif (0.40 g) et dans la quatrième, de 10 mouches vertes vivantes (0.20 g) dont les ailes ont en partie été sectionnées. Ces proies représentent les quatre catégories principales consommées par les tritons de cette population (petits crustacés planctoniques, chirocéphales, larves d'insectes et insectes terrestres). Quarante expériences ont ainsi été réalisées. Dès que les proies ont été introduites dans l'aquarium, le comportement du triton était observé et encodé pendant 20 minutes à l'aide d'un programme d'analyse comportementale développé par A. FERRARA au Service d'Ethologie de l'Université de Liège. Ce programme permet le séquençage des comportements en h/m/s. Les comportements pris en compte étaient : la tentative de capture d'une proie, le succès de capture et l'échec de capture. Ces valeurs permettaient de calculer le succès des tentatives de capture, le nombre absolu de tentatives de capture et le nombre de proies ingérées.

Après ces quatre séries d'expériences, les tritons étaient placés dans un aquarium de 250 x 30 cm, ne contenant qu'un filet d'eau dans le gravier afin d'induire leur métamorphose. Au bout de 40 jours, tous les tritons étaient métamorphosés et dénommés de ce fait métamorphes. Ils ont alors été placés de nouveau dans un aquarium de 250 x 30 cm avec une hauteur d'eau de 35 cm et nourris des quatre types de proies. Les 80 expériences ont alors été reprises selon le même protocole que celui employé avec les pédomorphes. L'avantage d'utiliser les mêmes individus plutôt que des individus différents est d'éliminer tout biais possible, par exemple suite à des différences de taille (les expériences se déroulant sur une courte période, la taille des individus n'a pas varié entre les expériences). Seule la structure pédomorphique est ainsi testée.

#### 4.2.6. Condition corporelle

Les mesures de longueur museau-cloaque (mm) et de poids frais (g) des tritons des différentes populations nous ont permis d'établir les coefficients de condition selon une formule dérivée de JORGENSEN (1992) :  $\text{condition} = (1000 \times \text{poids}) / \text{longueur}^3$ . Nous considérons la condition comme une indication du succès des individus. Néanmoins, afin de vérifier si la condition était bien positivement corrélée avec une augmentation des réserves, nous avons analysé les contenus en lipides et triglycérides chez les femelles pédomorphes (N = 9) et métamorphes (N = 9) du site A en collaboration avec F. HERVANT (Lyon). Les tritons ont été mesurés avec une précision de 1 mm (longueur museau-cloaque) et pesés avec une précision de 0.1 g. Ils ont ensuite été congelés individuellement à  $-30^{\circ}\text{C}$ . La procédure suit alors celle décrite par BARNES & BLACKSTOCK (1973) et HERVANT *et al.* (1999). Les tissus ont été broyés dans un mélange de chloroforme et de méthanol (2 : 1) et les lipides isolés par adjonction de KCl suivie d'une évaporation du solvant. La goutte de lipide est alors reprise dans un tampon spécial et les triglycérides dosés par spectrophotométrie.

#### 4.2.7. Procédures statistiques

Les occupations des micro-habitats par les différentes catégories de tritons ont été comparées par le test du chi-carré pour k échantillons indépendants. Des comparaisons spécifiques ont ensuite été faites en table de contingence 2 x 2 (SIEGEL & CASTELLAN 1988). Les fréquences de capture de proies s'éloignant d'une distribution normale, nous avons utilisé le test U de Mann-Whitney (avec approximation normale pour grands échantillons) et le test H de Kruskal-Wallis (SIEGEL & CASTELLAN 1988, ZAR 1996). Les données d'occurrence ont, quant à elles, été traitées à l'aide de chi-carré en table de contingence 2 x 2 (SIEGEL & CASTELLAN 1988). Les données de biomasse, énergie et condition, ont été comparées à l'aide d'une analyse de variance. Les analyses de biomasse et énergie ont été réalisées après transformation logarithmique des données ( $\log_{10}$ ) afin de normaliser les distributions et d'homogénéiser les variances. Afin de déterminer quels groupes diffèrent, nous avons employé une procédure de comparaison multiple. Parmi l'éventail des tests possibles, nous avons utilisé le test LSD protégé (*least significant difference test*) que nous avons ainsi employé seulement lorsque l'analyse de variance était significative. Afin de diminuer le nombre de comparaisons multiples (lequel entraîne une erreur d'expérimentation pouvant produire par chance uniquement un résultat significatif), nous n'avons appliqué le test LSD qu'aux comparaisons entre les deux formes (pour chacune des trois catégories : mâles, femelles, juvéniles) (DAY & QUINN 1989, RICE 1989, SOKAL & ROHLF 1995). Des tests-t ont aussi été employés lorsque les comparaisons ne portaient que sur deux catégories. Lorsque les données relatives à plusieurs populations ne répondaient pas aux critères imposés par une analyse de variance même après transformation, nous avons employé le test H de Kruskal-Wallis suivi du test U de Mann-Whitney, uniquement pour comparer les deux formes au sein de chaque sexe. Les rela-

tions entre la taille des proies et celle des prédateurs et la relation entre les contenus lipidiques et les coefficients de conditions ont été relevées par les coefficients de corrélation de rang de Spearman ( $r_s$ ) testés sur les tables de la loi normale (SIEGEL & CASTELLAN 1988). Nous avons utilisé des régressions linéaires et du second degré pour représenter ces relations graphiquement. Le choix des courbes s'est fait en prenant le modèle ayant le plus petit AIC. L'AIC (*Akaike information criterion*) est une expression arithmétique de la déviance et du nombre de degrés de liberté. Sélectionner un modèle avec un faible AIC revient à choisir un modèle qui s'ajuste bien aux données (SAKAMOTO *et al.* 1986). Les données de performances prédatrices étant dépendantes, nous avons utilisé le test païré de Wilcoxon (SIEGEL & CASTELLAN 1988). Nous avons employé l'abréviation SE, pour l'erreur-standard («erreur type»). Nous avons choisi d'appliquer un risque d'erreur  $\alpha$  de 0.05.

## 4.3. Résultats

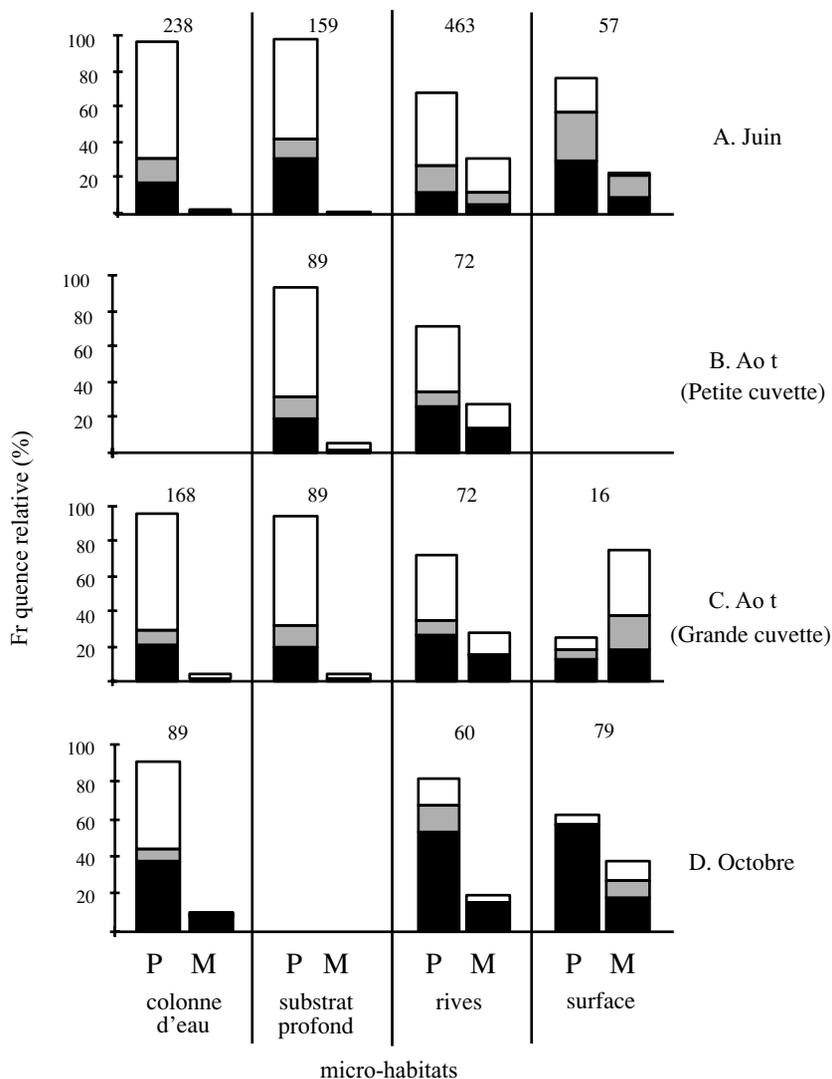
### 4.3.1. Utilisation des micro-habitats

#### Population A : lac de la Cabane (France)

917 tritons ont été capturés en juin, 161 dans la petite cuvette en août, 345 dans la grande cuvette en août et 228 en octobre. Il y a une différence significative dans la distribution des 6 catégories de tritons vis-à-vis des différents micro-habitats en juin ( $\chi^2 = 186$ , 15 dl,  $P < 0.001$ , **fig. 54A**), en août dans la petite ( $\chi^2 = 21$ , 5 dl,  $P = 0.01$  ; **fig. 54B**) et la grande cuvette ( $\chi^2 = 117$ , 15 dl,  $P < 0.001$  ; **fig. 54C**), et en octobre ( $\chi^2 = 74$ , 10 dl,  $P < 0.001$  ; **fig. 54D**). Les tritons branchiés occupent tous les habitats (rives, surface de l'eau, colonne d'eau, substrat profond), tandis que les métamorphosés ne se rencontrent quasiment qu'au long du rivage et à la surface de l'eau. En juin, tandis que les pédomorphes et les juvéniles branchiés occupaient tous les micro-habitats du lac, c'est-à-dire la rive, le substrat profond, la colonne d'eau et la surface de l'eau, les tritons métamorphosés étaient principalement trouvés à la surface de l'eau et sur le fond de la zone rivulaire. En août, dans la cuvette la plus profonde du lac divisé, les tritons métamorphosés étaient principalement trouvés le long de la rive. Les tritons étaient rares en surface à cette période. Toutefois, les métamorphes se rencontrent quand même, significativement, plus souvent en surface que sur le fond et en colonne. Dans la petite cuvette du lac divisé, au mois d'août, les tritons métamorphosés étaient plus abondants le long des rives que sur le substrat de la zone centrale plus profonde. En octobre, il n'y avait pas de différence significative entre les deux formes adultes et l'utilisation des micro-habitats «colonne» et «rives» ou «surface» (chi-carré ; **tableau 5**).

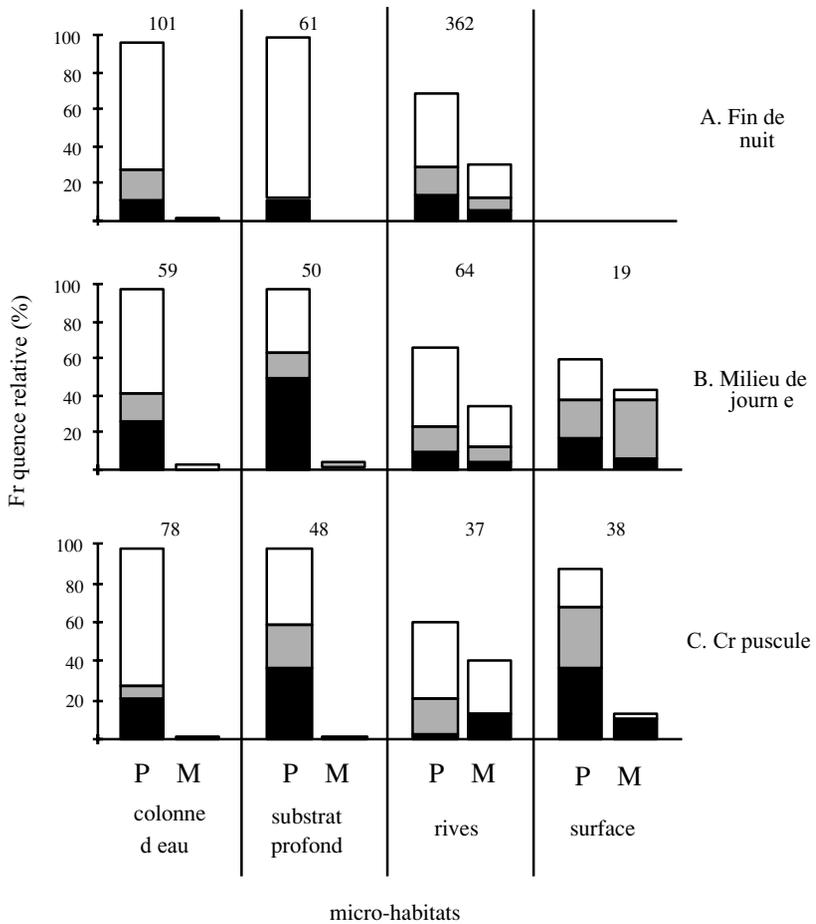
En juin, les distributions des 6 catégories de tritons entre les différents micro-habitats différaient significativement en fin de nuit ( $\chi^2 = 80$ , 10 dl,

$P < 0.001$  ; **fig. 55A**), au milieu de la journée ( $\chi^2 = 73$ , 15 dl,  $P < 0.001$  ; **fig. 55B**) et au crépuscule ( $\chi^2 = 98$ , 15 dl,  $P < 0.001$  ; **fig. 55C**). La tendance générale d'utilisation de l'ensemble des micro-habitats par les tritons branchiés et la restriction des animaux métamorphosés aux rives et à la surface s'observaient à ces différentes périodes (**tableau 6**).



**Fig. 54.** Utilisation spatiale des micro-habitats par les six catégories de tritons du site A (Lac de la Cabane) en 1997. A : juin, B : août (petite cuvette), C : août (grande cuvette), D : octobre. P : pedomorphes, M : métamorphes ; barres noires : femelles, barres grises : mâles, barres blanches : juvéniles.

*Spatial use of micro-habitats by the six categories of newts in site A in 1997. P: pedomorphs, M: metamorphs; black bars: females, shaded bars: males, open bars: juveniles.*



**Fig. 55.** Utilisation temporelle des micro-habitats par les six catégories de tritons du site A (Lac de la Cabane) en juin 1997 : fin de nuit, milieu de journée, crépuscule (du soir). P : pedomorphes, M : métamorphes ; barres noires : femelles, barres grises : mâles, barres blanches : juvéniles.

*Temporal use of micro-habitats by the six categories of newts in site A in June. P: pedomorphs, M: metamorphs; black bars: females, shaded bars: males, open bars: juveniles.*



**Fig. 56.** Lac de la Cabane (Site A) en juillet 1997.

**Tableau 5.** Valeurs du Chi-carré en table de contingence 2 x 2 pour les différences d'occupation des microhabitats entre les deux formes au site A (lac de la Cabane).  
*Difference in micro-habitat use between the two morphs in site A.*

mois	habitat	stade	$\chi^2$ à 1 dl	P
juin	fond/colonne vs rives	adultes	36.80	<0.001
		juvéniles	86.90	<0.001
août (grande cuvette)	fond/colonne vs surface	adultes	18.71	<0.001
	fond/colonne vs rives	adultes	16.56	<0.001
		juvéniles	17.22	<0.001
		fond/colonne vs surface	adultes	63.52
août (petite cuvette)	fond vs rives	adultes	5.90	<0.05
		juvéniles	8.04	<0.01
octobre	colonne vs rives	adultes	0.65	0.42
	colonne vs surface	adultes	3.72	0.05

Ne sont indiquées que les comparaisons pour lesquelles le nombre d'individus de chacune des deux formes est au moins égal à 10.

**Tableau 6.** Valeurs du Chi-carré en table de contingence 2 x 2 pour les différences d'occupation des microhabitats entre les deux formes en juin au site A (lac de la Cabane) : fin de nuit, milieu de journée et crépuscule.

*Difference in micro-habitat use between the two morphs in June in site A : end of the night, mid-day and dusk.*

période	habitat	stade	$\chi^2$ à 1 dl	P
fin de nuit	fond/colonne vs rives	adultes	11.92	<0.001
		juvéniles	41.69	<0.001
milieu de journée	fond/colonne vs rives	adultes	12.30	<0.001
		juvéniles	17.25	<0.001
crépuscule	fond/colonne vs surface	adultes	18.95	<0.001
	fond vs rives	juvéniles	33.91	<0.001

Ne sont indiquées que les comparaisons pour lesquelles le nombre d'individus de chacune des deux formes est au moins égal à 10.

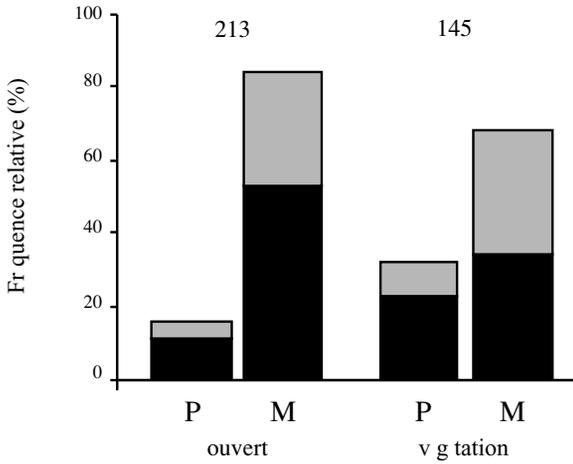
### Population B : Parana (Italie)

358 tritons ont été capturés en avril 1997. Les 4 catégories de tritons différaient significativement dans l'utilisation des deux micro-habitats ( $\chi^2 = 18.3$ , 3 dl,  $P < 0.001$  ; **fig. 58**). Quoique les deux formes se rencontraient dans les différents micro-habitats, les pédomorphes occupaient de préférence la zone à végétation, tandis que les métamorphes se rencontraient principalement en zone ouverte ( $\chi^2 = 12.82$ , 1 dl,  $P < 0.001$ ).

Les distributions des 4 catégories de tritons différaient significativement aux prélèvements de 12h00 ( $\chi^2 = 10.59$ , 3 dl,  $P < 0.05$ ) et de 18h00 ( $\chi^2 = 11.51$ , 3 dl,  $P < 0.01$ ) mais pas à ceux de 0h00 ( $\chi^2 = 3.68$ , 3 dl,  $P < 0.30$ , ns) et de 6h00 ( $\chi^2 = 2.09$ , 3 dl,  $P < 0.70$ , ns). A 12h00 et 18h00, les pédomorphes occupaient préférentiellement la zone à végétation tandis que les métamorphes se rencontraient principalement en zone ouverte ( $\chi^2 = 7.39$ , 1 dl,  $P < 0.01$  et  $\chi^2 = 10.14$ , 1 dl,  $P < 0.01$ , respectivement) (**fig. 59**).

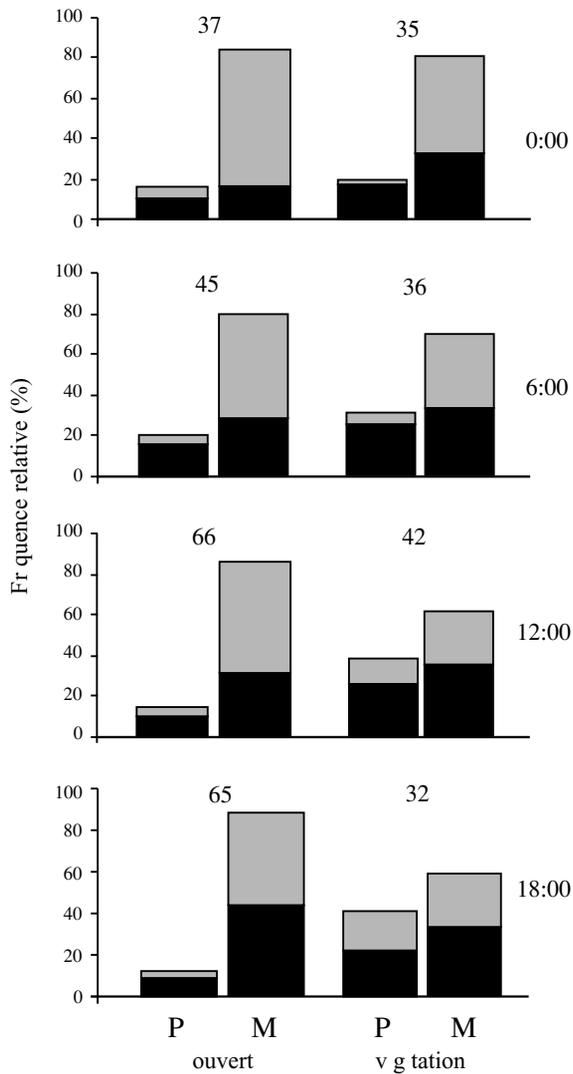


**Fig. 57.** Parana (site B) en mars 1997.



**Fig. 58.** Utilisation spatiale des deux micro-habitats par les quatre catégories de tritons adultes du site B (Parana) en avril 1997. P : pedomorphes, M : métamorphes ; barres noires : femelles, barres grises : mâles.

*Spatial use of both micro-habitats by the four categories of adult newts in site B in April, 1997. P: pedomorphs, M: metamorphs; black bars: females, shaded bars: males.*



**Fig. 59.** Utilisation temporelle des deux micro-habitats par les quatre catégories de tritons adultes du site B (Parana) en avril 1997. P : pedomorphes, M : métamorphes ; barres noires : femelles, barres grises: mâles.

*Temporal use of both micro-habitats by the four categories of adult newts in site B in April, 1997. P: paedomorphs, M: metamorphs; black bars: females, shaded bars: males.*

**Population C : Drakolimni du Tymphi (Grèce)**

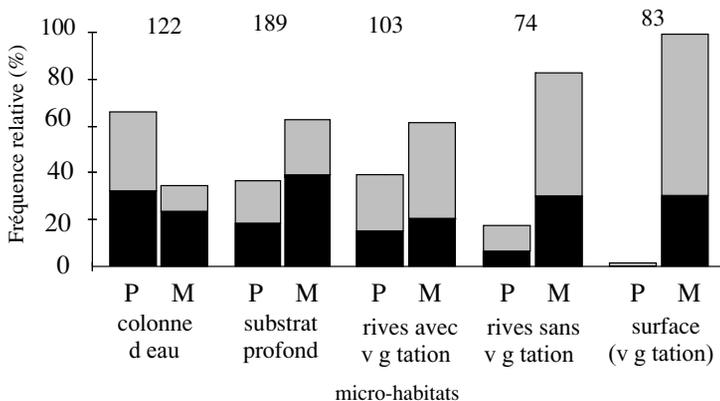
571 tritons adultes ont été capturés en juillet 1999. La répartition des tritons pédomorphes et métamorphes différait significativement entre les cinq microhabitats ( $\chi^2 = 101.7$ , 4 dl,  $P < 0.001$  ; **fig. 60**). En comparant les habitats deux à deux, il ressort que les deux formes différaient, de manière significative, dans leur patron de distribution pour chaque comparaison, excepté pour la comparaison entre les rives où pousse de la végétation et le substrat profond (chi-carré ; **tableau 7**). Quoique les métamorphes constituent les deux-tiers de la population, les pédomorphes étaient deux fois plus nombreux que les métamorphes dans la colonne d'eau. Les pédomorphes n'ont presque jamais été observés en surface, contrairement à de nombreux métamorphes. Ceux-ci se laissaient flotter à la surface de l'eau dans la zone à végétation (**fig 60**).

**Tableau 7.** Valeurs du Chi-carré en table de contingence 2 x 2 pour les différences d'occupation des microhabitats entre les deux formes au site C (Tymphi).

*Difference in microhabitat use between the two morphs in site C.*

habitat	$\chi^2$ à 1 dl	P
rives avec vég vs rives sans vég	9.28	$P < 0.01$
rives avec vég vs substrat profond	0.15	$P = 0.69$
rives avec vég vs colonne d'eau	16.04	$P < 0.001$
rives avec vég vs surface	37.87	$P < 0.001$
rives sans vég vs substrat profond	8.89	$P < 0.01$
rives sans vég vs colonne d'eau	42.57	$P < 0.001$
rives sans vég vs surface	12.9	$P < 0.001$
substrat profond vs colonne d'eau	20.26	$P < 0.001$
substrat profond vs surface	42.71	$P < 0.001$
colonne d'eau vs surface	85.63	$P < 0.001$

vég = végétation.



**Fig. 60.** Utilisation spatiale des micro-habitats par les quatre catégories de tritons adultes du site C (Tymphi). P : pedomorphes, M : métamorphes ; barres noires : femelles, barres grises : mâles. *Spatial use of micro-habitats by the four categories of adult newts in site C. P: paedomorphs, M: metamorphs; black bars: females, shaded bars: males.*



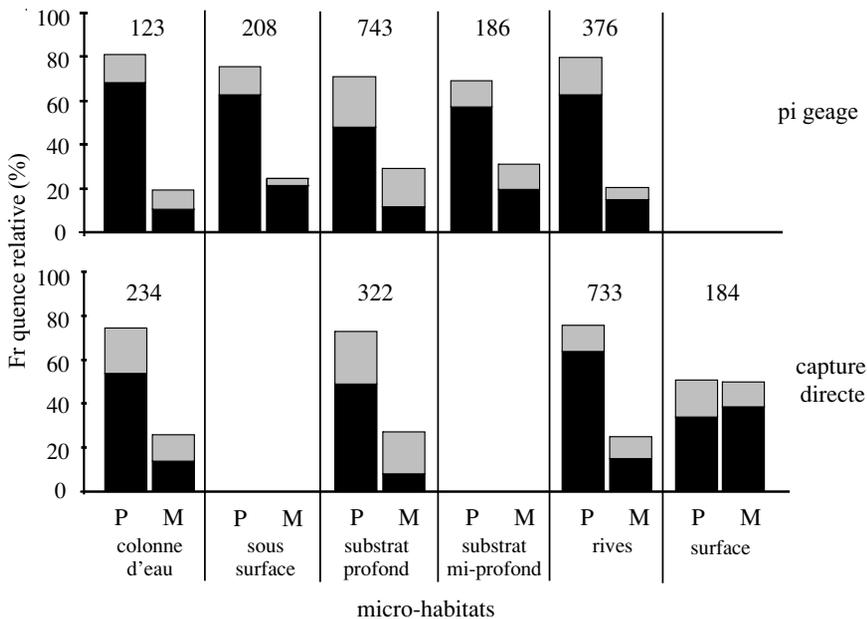
**Fig. 61.** *Triturus alpestris veluchiensis* métamorphe mâle (Tymphi, site C, août 1999).

**Population D : Drakolimni du Smolikas (Grèce)**

En juillet 1999, 1636 tritons adultes ont été capturés par piégeage et 1473 par capture directe (**fig. 62**). Les prélèvements ont été réalisés dans les mêmes micro-habitats (substrat profond, la colonne d'eau et les rives). Les deux méthodes montrent des résultats comparables pour ces trois habitats (substrat profond :  $\chi^2 = 0.39$ , 1 dl, P = 0.53 ; colonne d'eau :  $\chi^2 = 2.32$ , 1 dl, P = 0.13 ;

rives :  $\chi^2 = 2.18$ , 1 dl,  $P = 0.14$ ). Le substrat de moyenne profondeur au niveau des pentes du lac n'a été échantillonné que par piégeage. La surface a été inventoriée par les deux méthodes. Cependant, ces habitats ne sont pas les mêmes. En effet, alors que par piégeage on capture quatre fois plus de pédomorphes que de métamorphes, par capture directe à l'épuisette, on obtient un rapport équilibré ( $\chi^2 = 26.28$ , 1 dl,  $P < 0.001$ ). En fait, les pièges capturaient les tritons dans la partie supérieure de la colonne d'eau, juste sous la surface. Nous dénommons ce micro-habitat «sous-surface». Les tritons réellement en comportement de flottaison ont été observés dans des zones restreintes dépourvues de pièges. Ces tritons étaient observés en train de capturer des insectes terrestres tombés à la surface de l'eau.

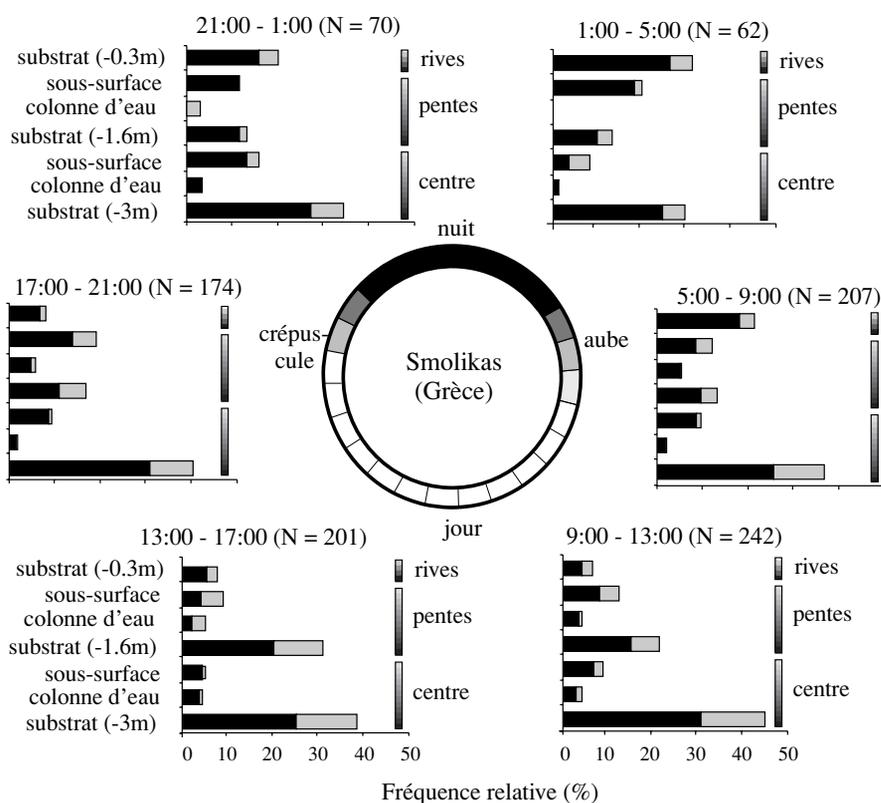
Le patron de répartition des tritons pédomorphes et métamorphes différait entre les 6 micro-habitats (colonne, substrat profond et mi-profond, sous-surface, rives : échantillons par piégeage ; surface: par capture directe) ( $\chi^2 = 59.71$ , 5 dl,  $P < 0.001$ ). En comparant les habitats deux à deux, l'habitat «surface» apparaît nettement différent des autres. Les pédomorphes n'y étaient pas plus nombreux que les métamorphes alors qu'ils constituaient les trois-quarts de la



**Fig. 62.** Utilisation spatiale des micro-habitats par les quatre catégories de tritons adultes du site D (Smolikas). P : pédomorphes, M : métamorphes ; barres noires : femelles, barres grises : mâles. Haut : capture par piégeage ; Bas : capture à l'épuisette.  
*Spatial use of micro-habitats by the four categories of adult newts in site D. P: pedomorphs, M: metamorphs; black bars: females, shaded bars: males. Up: capture by trapping, Down: capture by dip-netting.*

population. Les deux formes se distribuait de façon proche dans les autres habitats, quoique de petites différences subsistent (chi-carré ; **tableau 8** ; **fig. 62**).

Les tritons ne se distribuait pas de la même manière entre les micro-habitats aux différents moments de la journée et de la nuit (**fig. 63**). De nuit, les tritons étaient abondants le long des rives alors qu'ils y étaient rares de jour et en fin de journée. Inversement, les tritons étaient plus nombreux de jour sur le substrat de la zone en pente (intermédiaire entre la périphérie et le centre du lac). Les tritons restant sur les rives pendant la journée se cachaient pour la plupart sous les rebords du lac. C'est leur seul abri possible car il n'y a ni grosses pierres ni végétation en zone rivulaire. Un plus grand nombre de tritons a été capturé de jour, à l'aube et au crépuscule que de nuit. Les deux formes ne montraient pas de patron de répartition opposé lors des différentes périodes



**Fig. 63.** Utilisation spatio-temporelle des micro-habitats par les tritons pédomorphes et métamorphes du site D (Smolikas). Barres noires horizontales : pédomorphes, barres grises horizontales : métamorphes. Micro-habitats : rives (substrat), pentes (sous-surface, colonne d'eau et substrat) et centre du lac (sous-surface, colonne d'eau et substrat). Cercle : luminosité relative aux différentes heures de la journée.

*Spatio-temporal use of micro-habitats by paedomorphic and metamorphic newts in site D. Black horizontal bars: paedomorphs, shaded horizontal bars: metamorphs. Micro-habitats: shore (substratum), slopes (beneath the surface, water column and substratum) and center of the lake (beneath the surface, water column and substratum). Circle: relative luminosity at the different hours of the day.*

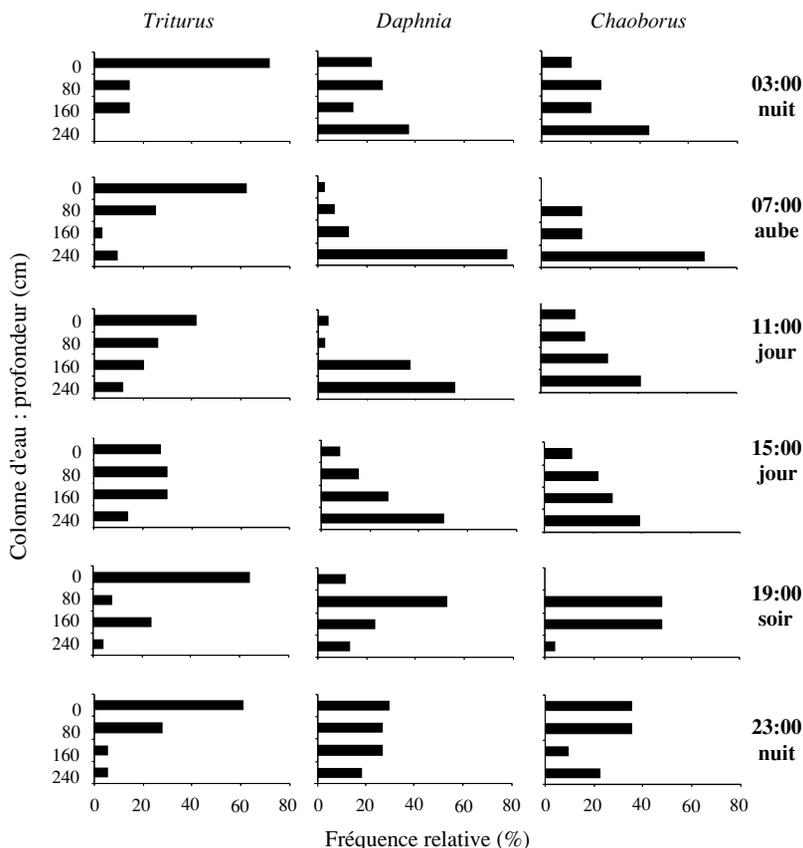
d'échantillonnage. Nous constatons néanmoins une proportion plus importante de métamorphes sur le fond du lac de jour et un peu plus aussi à l'aube et au crépuscule (**fig. 63**).

Dans la colonne d'eau, les tritons étaient nettement plus fréquents près de la surface, sauf durant la journée (**fig. 64**). Leurs proies les plus fréquentes (*cf. infra*), les daphnies et les *Chaoborus*, montraient un patron différent. Elles étaient particulièrement abondantes en profondeur, de nuit et à l'aube, et un peu plus fréquentes de jour. A 23h00, leur répartition était plus homogène. Le soir, elle était centrée sur le milieu de la colonne d'eau (**fig. 64**).

**Tableau 8.** Valeurs du Chi-carré en table de contingence 2 x 2 pour les différences d'occupation des microhabitats entre les deux formes au site D (Smolikas).  
*Difference in microhabitat use between the two morphs in site D.*

habitat	$\chi^2$ à 1 dl	P
colonne d'eau vs substrat profond	5.82	P < 0.05
colonne d'eau vs substrat mi-profond	5.51	P < 0.05
colonne d'eau vs rives	0.18	P = 0.67
colonne d'eau vs sous-surface	1.51	P = 0.22
colonne d'eau vs surface	29.87	P < 0.001
substrat profond vs substrat mi-profond	0.15	P = 0.70
substrat profond vs rives	9.82	P < 0.01
substrat profond vs sous-surface	1.76	P = 0.18
substrat profond vs surface	27.26	P < 0.001
substrat mi-profond vs rives	7.08	P < 0.01
substrat mi-profond vs sous-surface	1.85	P = 0.17
substrat mi-profond vs surface	13.64	P < 0.001
rives vs sous-surface	1.28	P = 0.26
rives vs surface	49.4	P < 0.001

substrat mi-profond : 160 cm de profondeur ; substrat profond : 300 cm de profondeur ; surface : tritons se laissant flotter à la surface de l'eau ; sous-surface : tritons nageant dans la colonne d'eau juste sous la surface.



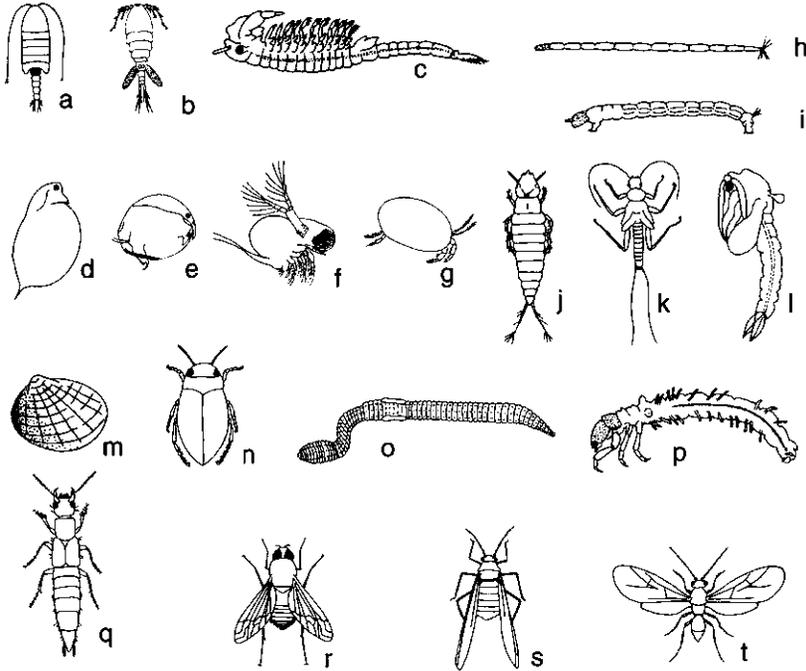
**Fig. 64.** Proportion des tritons, des daphnies et des *Chaoborus* aux différentes profondeurs échantillonnées dans la colonne d'eau du site D (Smolikas).  
*Proportion of the newts, water fleas and Chaborus at the different depths sampled in the water column of site D.*

### 4.3.2. Régime alimentaire

#### Population A : lac de la Cabane (France)

778 contenus stomacaux ont été obtenus (378 en juin, 218 en août et 182 en octobre) pour la comparaison entre les formes, soit 51067 proies déterminées. 44 contenus supplémentaires (juvéniles branchiés < 30 mm) ont été échantillonnés et déterminés pour la connection entre la taille des tritons et celle de leurs proies (10627 proies supplémentaires). Les principales proies des tritons alpestres étaient des crustacés (daphnies, chydoridés, *Polyphemus*, anostracés chirocéphalidés, calanides, cyclopidés, ostracodes), des larves d'insectes

(diptères chironomidés, cératopogonidés et culicidés, plécoptères, trichoptères, coléoptères dysticidés), des bivalves, des lombrics terrestres, des dytiscidés adultes et des insectes terrestres adultes (diptères, coléoptères, hémiptéroïdes, hyménoptères) (fig. 65).



**Fig. 65.** Principales proies des tritons alpestres du site A (Lac de la Cabane). a : calanide, b : cyclopidé, c : chirocéphalidé, d : daphnie, e : chydoridé, f : polyphémidé, g : ostracode, h : larve de cératopogonidé, i : larve de chironomidé, j : larve de dytiscidé, k : larve de plécoptère, l : nymphe de culicidé, m : bivalve, n : dytiscidé imago, o : lombric, p : larve de trichoptère, q : coléoptère imago terrestre (staphylinidé), r : diptère imago, s : hémiptéroïde imago terrestre, t : hyménoptère imago.

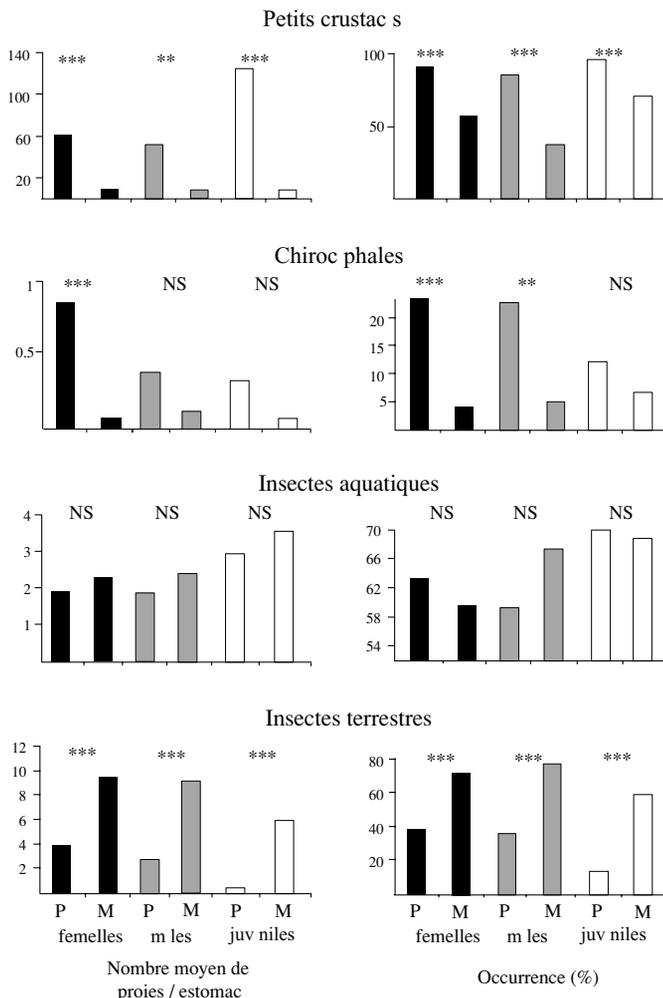
*Main prey of Alpine newts from site A.*

### Patron général du régime alimentaire

Afin de souligner les tendances générales de prédation, les proies ont été regroupées en quatre catégories : les petits crustacés, les chirocéphales, les insectes aquatiques (principalement des larves) et des insectes terrestres exogènes au milieu aquatique (principalement des adultes).

Le nombre de proies ingérées et l'occurrence des proies différaient significativement entre mâles pedomorphes et métamorphes, entre femelles métamorphes et pedomorphes et entre juvéniles branchiés et métamorphosés pour les petits crustacés et les insectes terrestres. Alors que les animaux branchiés consommaient davantage de petits crustacés, les animaux métamorphosés

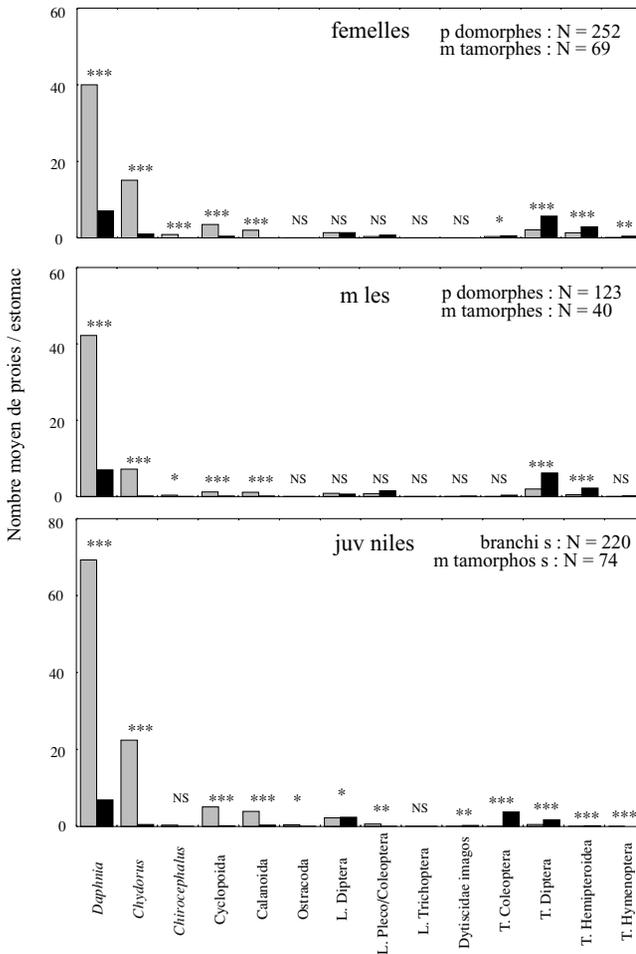
capturaient plus d'insectes terrestres. En ce qui concerne la prédation des chirocéphales, des différences significatives ont été soulignées uniquement pour les catégories d'adultes, les pedomorphes ayant des scores supérieurs à ceux des métamorphes. Aucune différence significative n'a été relevée dans l'analyse de la capture des larves d'insectes (test U de Mann-Whitney pour l'analyse du nombre de proies ingérées,  $\chi^2$  pour l'analyse de l'occurrence des proies) (**fig. 66**).



**Fig. 66.** Contents stomachs : global pattern in site A (Lac de la Cabane). Gauche : nombre moyen de proies par estomac. Droite : occurrence de chaque proie (proportion des estomacs contenant chaque type de proie). M : tritons métamorphosés (femelles : N = 69, mâles : N = 40, juvéniles : N = 74) ; P : tritons pedomorphiques et branchiés (femelles : N = 252, mâles : N = 123, juvéniles : N = 264). \*\* P < 0.01, \*\*\* P < 0.001, <sup>NS</sup> P > 0.05 (nombre de proies : test U de Mann-Whitney ; occurrence des proies : chi-carré).  
*Stomach contents: global pattern in site A. Left: mean prey number per stomach. Right: occurrence of each prey (proportion of stomachs containing each prey type). M: metamorphosed newts, P: paedomorphic and gilled newts.*

## Comparaison des spectres trophiques des deux formes

Les deux formes, tant adultes que juvéniles, différaient grandement au niveau de leurs habitudes alimentaires (test U ; **fig. 67**). En moyenne, pour les trois saisons assemblées, les pédomorphes consommaient significativement plus de plancton que les métamorphes (spécialement *Daphnia*, mais aussi *Chydorus*, *Chirocephalus*, Cyclopides et Calanides). Les métamorphes, quant à eux, capturaient significativement plus d'insectes (principalement des diptères adultes et des hétéroptères terrestres). Les spectres trophiques des mâles et femelles étaient similaires. Les mêmes variations ont été observées chez les juvéniles.



**Fig. 67.** Composition des contenus stomacaux des six catégories de tritons du site A (Lac de la Cabane) en 1997. \* P < 0,05, \*\* P < 0,01, \*\*\* P < 0,001, NS P > 0,05 (test U de Mann-Whitney). L = larve, T = terrestre, Pleco : Plecoptera ; barres grises : pédomorphes, barres noires : métamorphes.

*Diet (Composition of gut contents) of the six newts categories from site A in 1997. Shaded bars: pedomorphs, black bars: metamorphs.*

Ces caractéristiques du régime alimentaire ont été constatées en juin, août et octobre (test U ; **tableau 9**). Malgré une régularité générale entre les périodes d'échantillonnage, il n'y avait aucune différence significative de sélection de capture des proies entre les formes adultes, en ce qui concerne les chirocéphales en août et octobre, les *Chydorus* en juin et les invertébrés terrestres en août. Cependant, ces taxa étaient rares à ces dates.

En considérant les habitudes alimentaires en relation à l'utilisation des micro-habitats, les différences deviennent plus subtiles. Cependant, des différences significatives étaient toujours soulignées. Il en était ainsi pour les daphnies en juin et août, pour les *Chydorus* à chaque période, pour les calanides en août et pour les larves de diptères en octobre (test U ; **tableau 10**).

**Tableau 9.** Différences significatives en rapport avec le nombre de proies ingérées entre les femelles pédomorphes et métamorphes, les mâles pédomorphes et métamorphes et les juvéniles branchiés et métamorphosés, lors des trois périodes d'échantillonnage dans le site A : lac de la Cabane (test U de Mann-Whitney). L. = larve, T. = terrestre, Pleco.= Plecoptera  
*Significant differences in the number of ingested prey between female paedomorphs and metamorphs, male paedomorphs and metamorphs, and gilled and metamorphosed juveniles in each of the three sampling periods in site A.*

type	taxa	n tritons	Femelles			Mâles			Juvéniles		
			Jun	Août	Octobre	Jun	Août	Octobre	Jun	Août	Octobre
			129	88	104	94	41	28	155	89	50
crustacés aquatiques	<i>Daphnia</i>		***	**	***	***	**	**	***	***	***
	<i>Chydorus</i>		*	***	***		***	**	***	***	***
	<i>Chirocephalus</i>		***		-	*		-	*	-	-
	Cyclopoida		**	***	**		**	*	***	***	***
	Calanoida		**	***	***	**	*		***	***	***
	Ostracoda							-			
insectes aquatiques	L. Diptera				*			-			
	L. Pleco./Coleoptera		*		-	**		-	***		-
	L. Trichoptera			-	-			-			-
	Dytiscidae imagos							**			-
proies exogènes	Coleoptera T.									**	***
	Diptera T.		***		***	**	**		***	***	***
	Hemipteroidea T.		*		**				***	**	***
	Hymenoptera T.				***					*	***

**Tableau 10.** Différences significatives en rapport avec les contenus stomacaux entre les deux formes, adultes et juvéniles, au sein de différents micro-habitats et à différentes périodes dans le site A : lac de la Cabane (test U de Mann-Whitney). L. = larve, T. = terrestre, Pleco. = Plecoptera  
*Significant differences in gut contents between the two morphs in different habitats and periods in site A.*

type	taxa	n tritons	Rives (juin)		Rives (Août)		Rives (Oct)	Surface (Juin)	Surface (Oct)
			adultes	juv.	adultes	juv.	adultes	adultes	adultes
			61	57	55	23	34	35	32
crustacés aquatiques	<i>Daphnia</i>		*		*	***		*	
	<i>Chydorus</i>		*		***	***	***		***
	<i>Chirocephalus</i>		*		-	-	-		-
	Cyclopoida			-	**	***	*		
	Calanoida				*				
	Ostracoda							-	-
insectes aquatiques	L. Diptera						*		*
	L. Pleco./Coleoptera						-		-
	L. Trichoptera						-		-
	Dytiscidae imagos				-	-		-	
proies exogènes	T. Coleoptera								
	T. Diptera								
	T. Hemipteroidea								
	T. Hymenoptera					-			

Malgré la grande proportion de proies planctoniques dans leur alimentation, les observations directes ont montré que les tritons prenaient leurs proies une par une (excepté probablement pour les *Chydorus*). Sur le fond du lac, les tritons étaient en attente d'une proie et l'aspiraient ensuite ou la poursuivaient. Les tritons en surface se laissaient flotter et capturaient les proies exogènes (insectes terrestres) qui y étaient tombées.

Sur les données assemblées (1997), les proies planctoniques (*Chydorus*, Cyclopidés, Calanidés) sont les plus fortement associées chez les pédomorphes (N = 375) (**fig. 68A**). Par contre, chez les métamorphes (N = 109), elles l'étaient nettement moins, les plus fortes associations étant celles des proies exogènes (coléoptères, diptères et hyménoptères terrestres) (**fig. 68B**).



## Comparaisons des biomasses et calories des proies ingérées entre les deux formes

Les biomasses des proies ingérées différaient significativement entre les 6 catégories en 1997 ( $F_{5,760} = 7.011$ ,  $P < 0.001$ ), entre les trois périodes d'échantillonnage ( $F_{2,760} = 60.196$ ,  $P < 0.001$ ) et au niveau de l'interaction entre les deux facteurs ( $F_{10,760} = 2.728$ ,  $P < 0.01$ ). Si l'on considère séparément les périodes d'échantillonnage, des différences significatives apparaissent en juin et en août, mais pas en octobre (Anova-I ; **fig. 69**). Ainsi, les pédomorphes femelles ont des scores significativement supérieurs aux métamorphes femelles, de manière générale en 1997 et de manière spécifique en août ; les pédomorphes mâles seulement en août en regard des métamorphes mâles ; les juvéniles branchiés en 1997 et spécifiquement en juin et août (LSD protégé ; **fig. 69**).

Les contenus stomacaux exprimés en calories ne différaient pas entre les 6 catégories lorsqu'on considère les données assemblées ( $F_{5,760} = 1.456$ ,  $P = 0.20$ ), mais bien entre les trois périodes d'échantillonnage ( $F_{2,760} = 72.435$ ,  $P < 0.001$ ) et au niveau de l'interaction entre les deux facteurs ( $F_{10,760} = 2.788$ ,  $P < 0.01$ ). Les six groupes différaient significativement uniquement en août (ANOVA-I ; **fig. 69**). A cette période, les femelles pédomorphes et les juvéniles branchiés avaient des scores supérieurs, respectivement, aux femelles métamorphes et aux juvéniles métamorphosés (LSD protégé ; **fig. 69**).

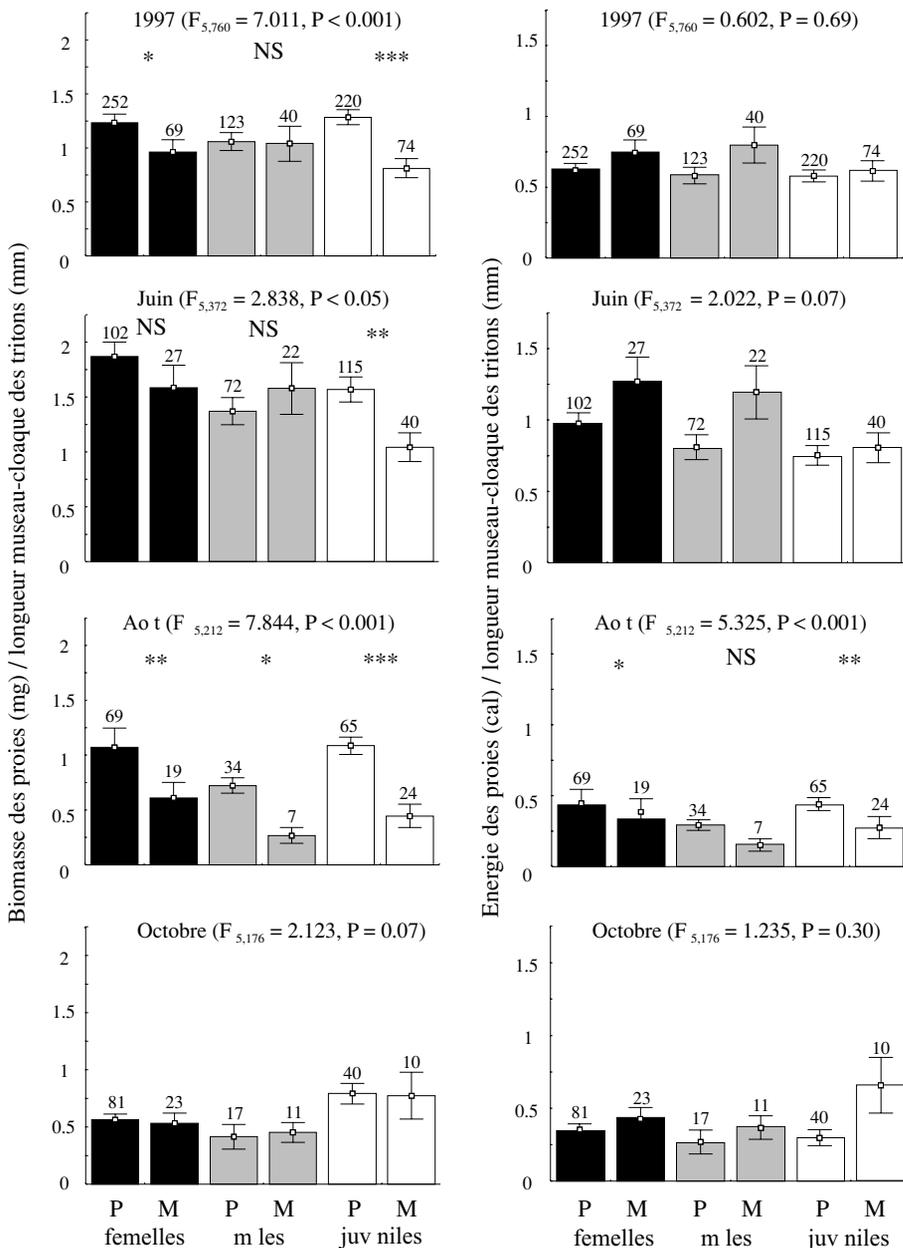
Les proies consommées par les métamorphes étaient plus énergétiques que celles ingérées par les pédomorphes ( $F_{5,772} = 52.13$ ,  $P < 0.001$ ), que ce soit chez les femelles, les mâles ou les juvéniles (LSD protégé).

## Relation entre la taille des proies et celle des prédateurs.

La longueur des tritons branchiés était directement corrélée à celle de leurs proies en juin, août (petite cuvette) et octobre, mais aucune relation significative n'a été soulignée dans la grande cuvette en août ( $r_s$  avec test-t ; **fig. 70**).

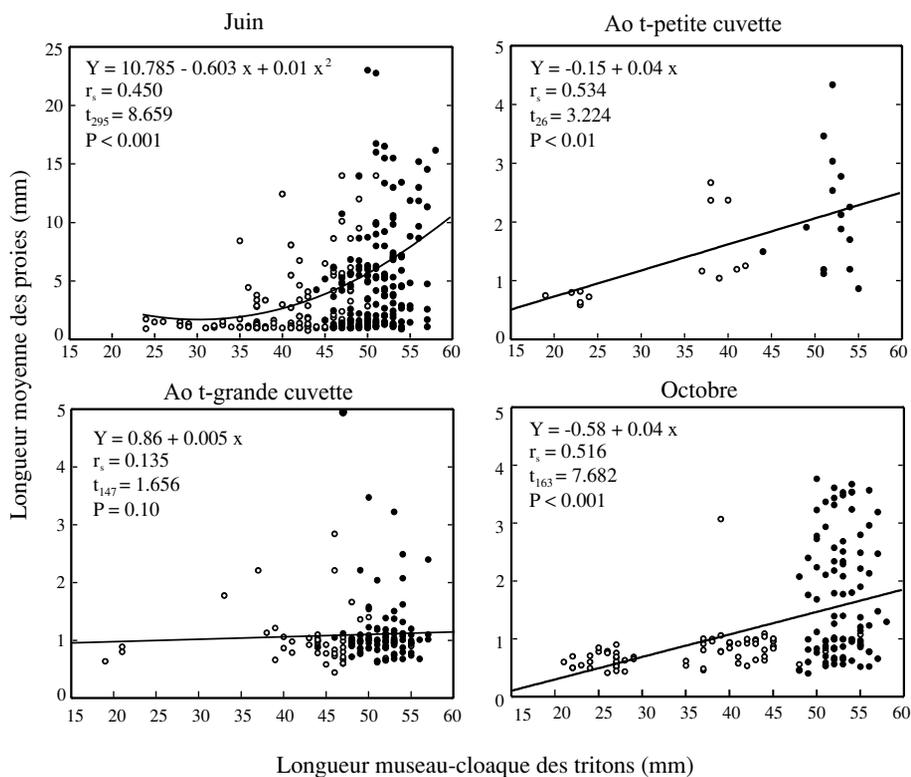
La longueur des tritons branchiés était directement corrélée à celle des daphnies ingérées lors de chaque période analysée : juin, août (petite et grande cuvette) et octobre ( $r_s$  avec test-t ; **fig. 71**).

Les tritons branchiés des trois classes de taille (19-32 mm, 33-46 mm, 47-60 mm) n'ont pas les mêmes habitudes alimentaires. Les plus petits consommaient davantage de daphnies, de *Chydorus* et de copépodes alors que les plus grands ingéraient plus de chirocéphales, d'insectes aquatiques et d'insectes terrestres (test H de Krukall-Wallis ; **fig. 72**).

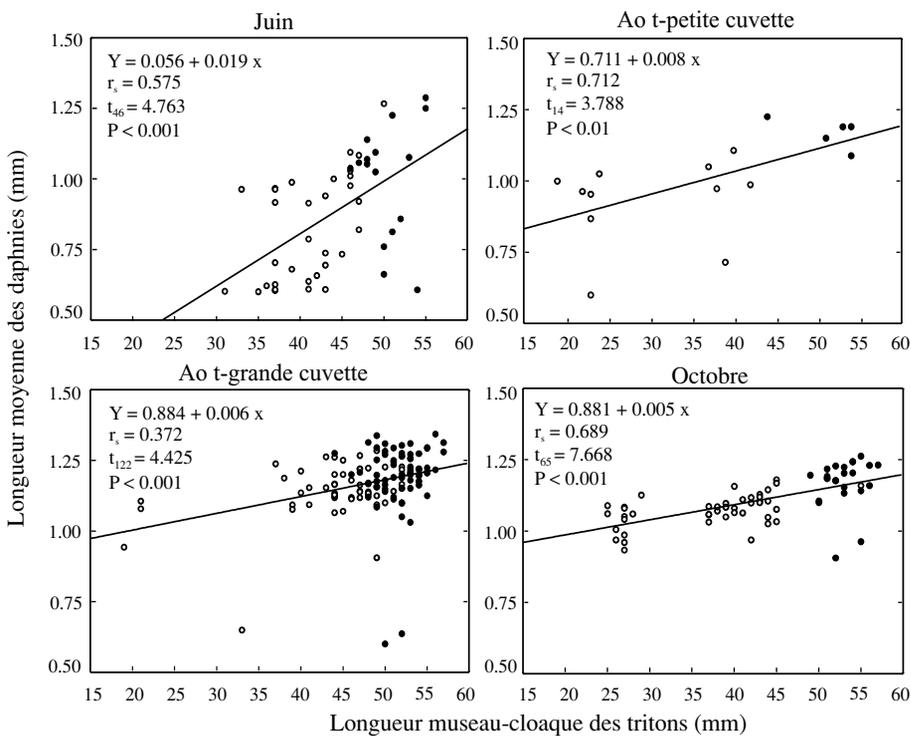


**Fig. 69.** Biomasse (mg) et Energie (calories) des proies ingérées (pondérées par la longueur museau-cloaque des tritons), pour chaque catégorie de triton adulte du site A (Lac de la Cabane) en 1997 (données associées), en juin, août et octobre (ANOVA). P : pedomorphes, M : métamorphes ; points : moyenne, moustaches : SE. \* P < 0.05, \*\* P < 0.01, \*\*\* P < 0.001, <sup>NS</sup> P > 0.05 (LSD protégé).

*Prey biomass (mg) and energy (calories) of stomachs contents weighted by newt snout-vent length for each newt category from site A in 1997 (pooled data), in June, August, and October. P: paedomorphs, M: metamorphs; dots: mean, whiskers: SE.*

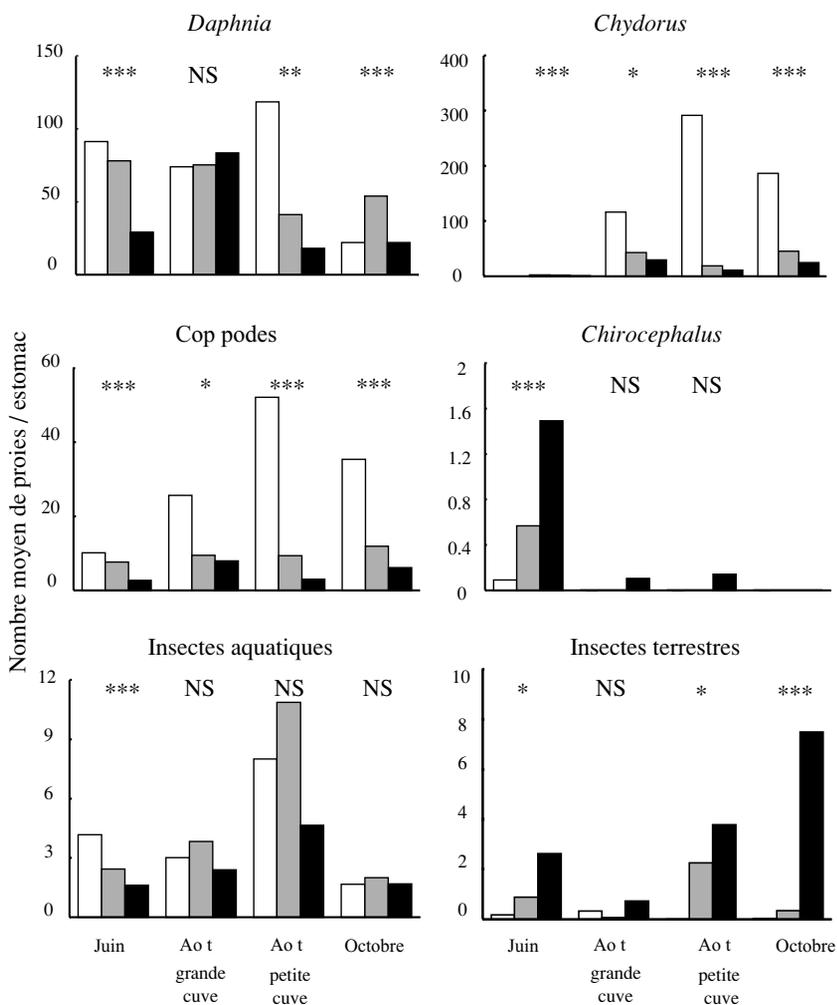


**Fig. 70.** Régressions entre la longueur partielle des tritons branchiés (mm) et la longueur moyenne des proies (mm) en juin, août (petite et grande cuvette) et octobre au site A (Lac de la Cabane). Cercles blancs : juvéniles, cercles noirs : adultes.  
*Regressions between snout-vent lengths (mm) of gilled newts and mean prey length (mm) in June, August (small and large basins), and October in site A. Open circles: juveniles, black circles: adults.*



**Fig. 71.** Régressions entre la longueur partielle des tritons branchiés (mm) et la longueur moyenne des daphnies ingérées (mm) en juin, août (petite et grande cuvette) et octobre au site A (Lac de la Cabane). Cercles blancs : juvéniles, cercles noirs : adultes.

*Regressions between snout-vent length (mm) of gilled newts and mean length (mm) of ingested Daphnia in June, August (small and large basins), and October in site A. Open circles: juveniles; black circles: adults.*

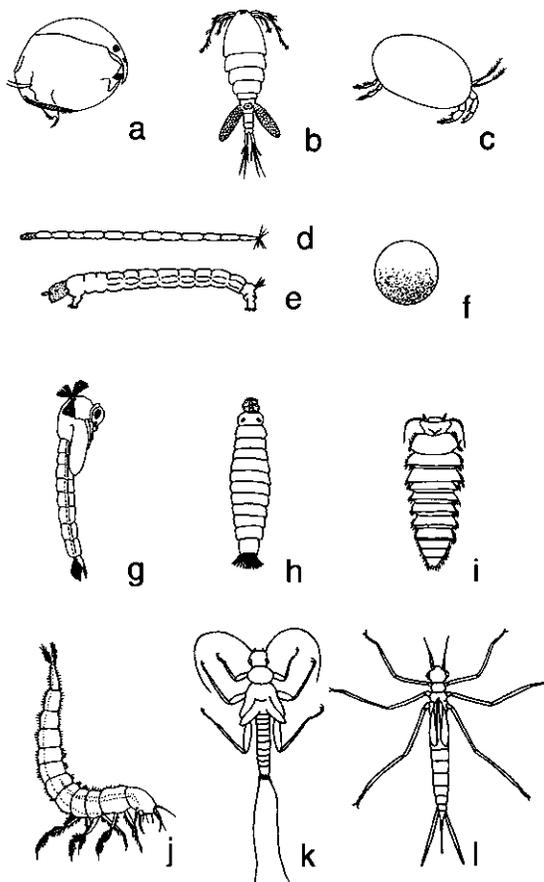


**Fig. 72.** Prédation sélective selon la taille des tritons branchiés au site A (lac de la Cabane). Barres blanches : 19-32 mm (juin : N = 11 ; août-grande cuvette : N = 3 ; août-petite cuvette : N = 6 ; octobre : N = 27) ; barres grisées : 33-46 mm (juin : N = 95 ; août-grande cuvette : N = 31 ; août-petite cuvette : N = 8 ; octobre : N = 37) ; barres noires : 47-60 mm (juin : N = 191 ; août-grande cuvette : N = 115 ; août-petite cuvette : N = 14 ; octobre : N = 101). \* P < 0.05, \*\* P < 0.01, \*\*\* P < 0.001, <sup>NS</sup>P > 0.05 (test H de Kruskal-Wallis).

*Variation in the contribution of principal prey types to the diet of gilled newts according to body size and date in site A in June, August (small and large basin) and October. Open bars: 19-32 mm; shaded bars: 33-46 mm; black bars: 47-60 mm.*

### Population B : Parana (Italie)

254 contenus stomacaux ont été obtenus pour la comparaison entre les deux formes adultes ainsi que 42 pour les juvéniles branchiés, soit 7827 proies déterminées. Les principales proies des tritons alpestres étaient des crustacés (chydoridés, cyclopidés, ostracodes), des larves d'insectes (diptères chironomidés et stratiomyidés, plécoptères, zygoptères, coléoptères hélodidés et dytiscidés), des œufs de tritons et des exuvies de tritons alpestres et de crapauds communs (**fig. 73**).

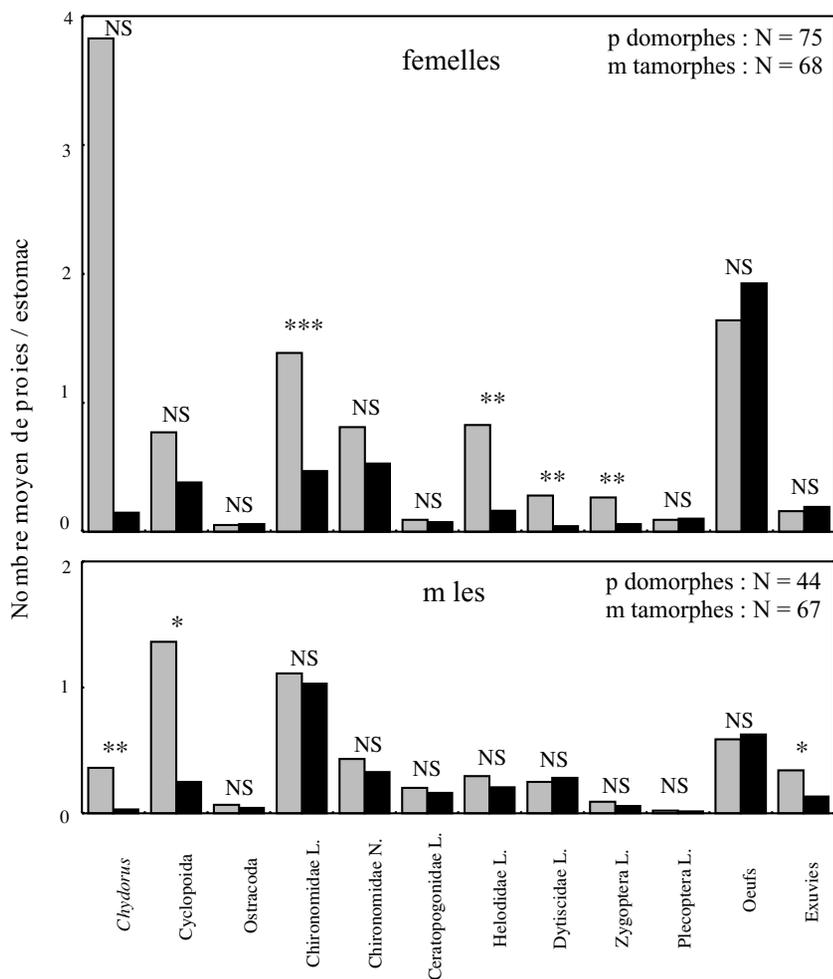


**Fig. 73.** Principales proies des tritons alpestres du site B (Parana). a : chydoridé, b : cyclopide, c : ostracode, d : larve de cératopogonid, e : larve de chironomid, f : œuf de triton, g : nymphes de chironomid, h : larve de stratiomyid, i : larve d'hélodid, j : larve de dytiscid, k : larve de plécoptère, l : larve de zygoptère.

*Main prey of Alpine newts from site B.*

### Comparaison des spectres trophiques des deux formes adultes

Les femelles des deux formes différaient significativement pour les larves de chironomidés, d'hélopidés et de zygoptères. Dans chaque cas, les scores des pédomorphes étaient supérieurs (test U ; **fig 74**). Les pédomorphes mâles ingèrent davantage de chydrides, cyclopoïdes et des mues d'amphibiens que les métamorphes mâles (test U ; **fig. 74**).

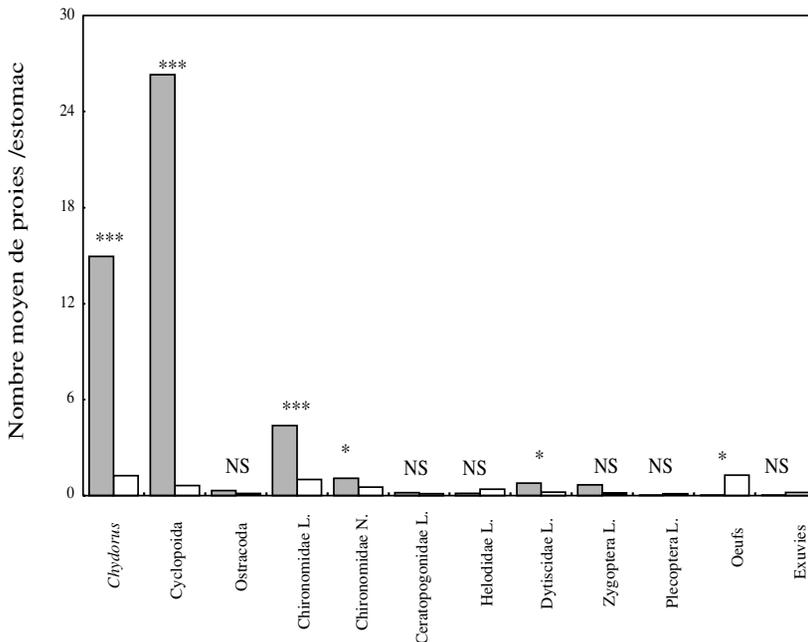


**Fig. 74.** Composition des contenus stomacaux des quatre catégories de tritons adultes du site B (Parana). Barres noires : métamorphes ; barres grises : pédomorphes. L. : larve, N. : nymphe. \*  $P < 0.05$ , \*\*  $P < 0.01$ , \*\*\*  $P < 0.001$ , <sup>NS</sup> $P > 0.05$  (test U de Mann-Whitney).

*Diet (Composition of gut contents) of the four adult newts categories in site B. L.: larvae, N.: pupae; black bars: metamorphs, shaded bars: paedomorphs.*

## Comparaison des spectres trophiques des juvéniles branchiés et des adultes

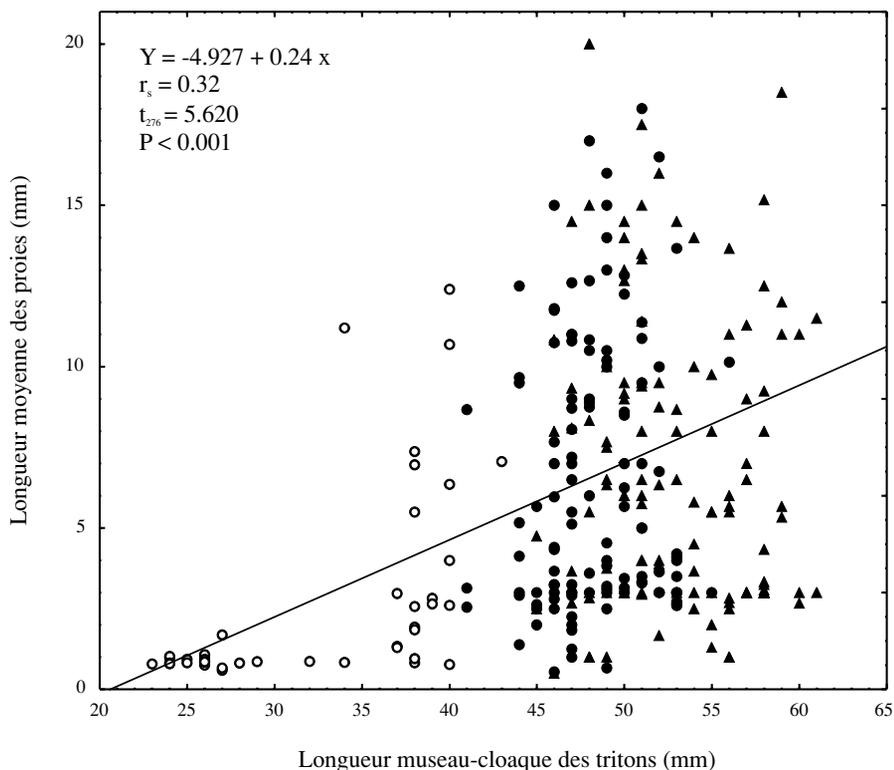
Les juvéniles branchiés avaient des scores significativement supérieurs aux adultes, principalement pour les *Chydorus* et les cyclopidés mais aussi pour les larves de Chironomidés et de dysticidés. La seule proie ingérée significativement plus souvent par les adultes était l'œuf des tritons (**fig. 75**).



**Fig. 75.** Composition des contenus stomacaux des juvéniles branchiés (N = 22) et des adultes (quatre catégories associées : N = 254) du site B (Parana). L. : larve, N. : nymphe ; barres hachurées : juvéniles branchiés, barres blanches : adultes. \* P < 0.05, \*\*\* P < 0.00, <sup>NS</sup>P > 0.05 (test U de Mann-Whitney).

*Diet (composition of gut contents) of gilled juveniles and adults (four categories pooled) in site B. L.: larvae, N.: pupae; shaded bars: gilled juveniles, open bars: adult.*

Il y avait une relation significative entre la taille des proies et celle des tritons (juvéniles branchiés et adultes considérés) ( $r_s = 0.32$ ,  $t_{276} = 5.620$ ,  $P < 0.001$  ; **fig. 76**).



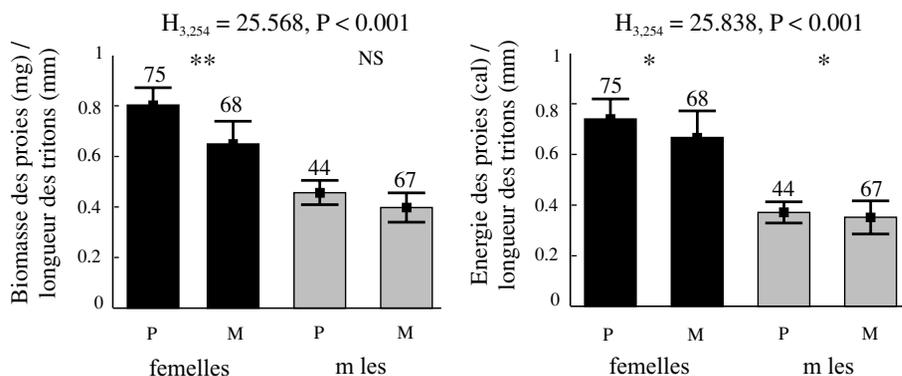
**Fig. 76.** Régression linéaire de la longueur moyenne des proies (mm) sur la longueur partielle des tritons (mm) au site B (Parana). Cercles blancs : juvéniles, cercles noirs : pedomorphes, triangles noirs : métamorphes.

*Linear regression of mean prey length (mm) in site B. Open circles: juveniles, black circles: pedomorphs, black triangles: metamorphs.*

### Comparaisons des biomasses des proies ingérées entre les deux formes

Il y avait une différence significative entre les valeurs de biomasse des proies ingérées (pondérées par la longueur des tritons) par les 4 catégories de tritons adultes ( $H_{3,254} = 25.568$ ,  $P < 0.001$ ; **fig. 77**). Les femelles des deux formes différaient significativement avec un score supérieur pour les pedomorphes (test U).

Les valeurs d'apport énergétique des proies ingérées (pondérées par la longueur des tritons) différaient significativement entre les 4 catégories de tritons adultes ( $H_{3,254} = 25.838$ ,  $P < 0.001$ ; **fig. 77**). Les femelles et mâles pedomorphes avaient des scores supérieurs, respectivement aux métamorphes femelles et mâles (test U).



**Fig. 77.** Biomasse (mg) et Energie (cal) des proies ingérées (pondérées par la longueur museau-cloaque des tritons), pour chaque catégorie de tritons adultes du site B (Parana) (test H de Kruskal-Wallis). P : pedomorphes, M : métamorphes ; points : moyenne, moustaches : SE. \*\* P < 0.01, \* P < 0.05, <sup>NS</sup> P > 0.05 (test U de Mann-Whitney).

*Prey biomass (mg) and energy (cal) (weighted by newt snout-vent length) of stomach contents for each adult newt category in site B. P: paedomorphs, M: metamorphs; dots: mean, whiskers: SE.*

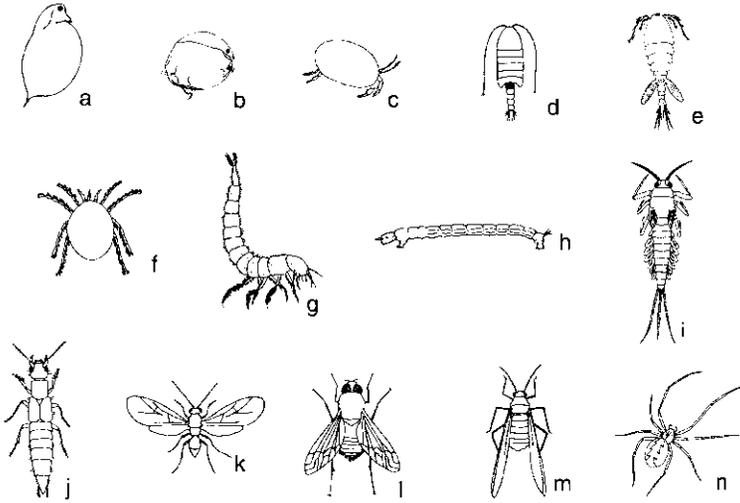
### Population C : Drakolimni du Tymphi (Grèce)

184 contenus stomacaux ont été obtenus pour la comparaison entre les deux formes adultes (métamorphes femelles : 45 ; pedomorphes femelles : 50 ; métamorphes mâles : 43 ; pedomorphes mâles : 46), soit 4834 proies déterminées. Les principales proies des tritons alpestres étaient des crustacés (daphnies, chydoridés, calanides, cyclopidés), des larves d'insectes (diptères chironomidés, hémiptéroïdes, éphéméroptères, coléoptères dytiscidés), des hydracariens et des invertébrés terrestres adultes (diptères, coléoptères, hémiptéroïdes, hyménoptères, arachnides) (**fig. 78**).

Les proies ont été regroupées en quatre catégories principales : les petits crustacés (daphnies, *Chydorus*, ostracodes, copépodes), les hydracariens, les insectes aquatiques (larves et adultes), et les invertébrés terrestres exogènes au milieu aquatique (surtout des insectes, mais aussi des araignées).

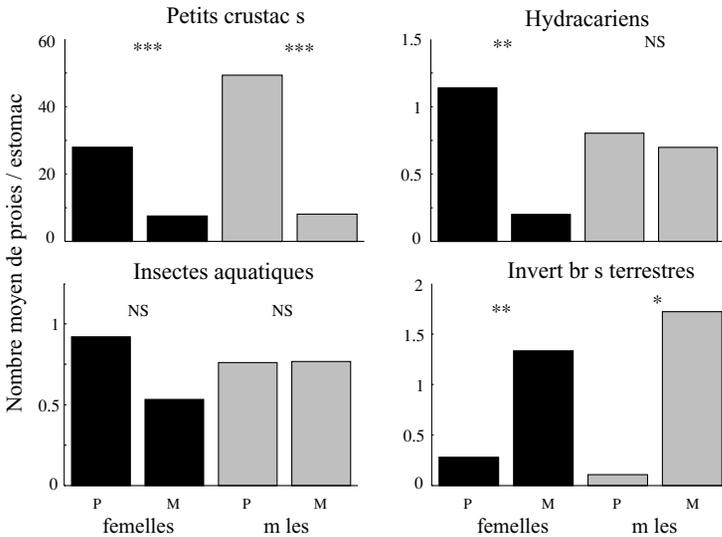
Les pedomorphes femelles et mâles consommaient davantage de petits crustacés que leurs équivalents métamorphes. Un plus haut score pour les hydracariens n'a été constaté que pour les pedomorphes femelles. Inversement, les métamorphes, tant mâles que femelles, avaient de plus hauts scores pour les invertébrés terrestres (test U ; **fig. 79**).

Les scores de biomasse et énergie pondérées variaient significativement entre les groupes de tritons (respectivement,  $F_{3,180} = 11.934$ ,  $P < 0.001$  et  $F_{3,180} = 7.960$ ,  $P < 0.001$  ; **fig. 80**). Les pedomorphes avaient des scores supérieurs, qu'il s'agisse des femelles ou des mâles (test LSD protégé ; **fig. 80**).



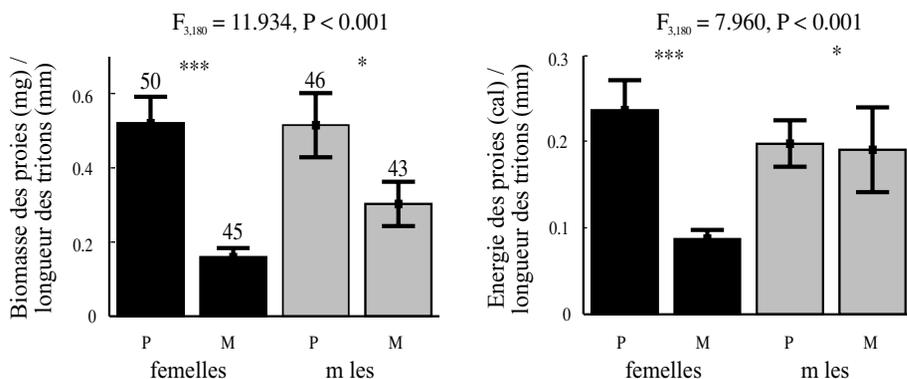
**Fig. 78.** Principales proies des tritons alpestres du site C (Tymphi). a : daphnie, b : chydoridé, c : ostracode, d : calanide, e : cyclopidé, f : hydracarien, g : larve de dytiscidé, h : larve de chironomidé, i : larve d'éphéméroptère, j : coléoptère terrestre imago, k : hyménoptère imago, l : diptère imago, m : hémiptéroïde terrestre, n : arachnide terrestre.

*Main prey of Alpine newts from site C.*



**Fig. 79.** Composition des contenus stomacaux des quatre catégories de tritons adultes du site C (Tymphi). P : pedomorphes (femelles : N = 50, mâles : N = 46), M : métamorphes (femelles : N = 45, mâles : N = 43). \* P < 0.05, \*\* P < 0.01, \*\*\* P < 0.001, <sup>NS</sup> P > 0.05 (test U de Mann-Whitney).

*Diet (composition of gut contents) of the four adult newts categories in site C. P: paedomorphs, M: metamorphs.*



**Fig. 80.** Biomasse (mg) et Energie (calories) des proies ingérées (pondérées par la longueur museau-cloaque des tritons), pour chaque catégorie de triton adulte du site C (Tymphi). P : pedomorphes, M : métamorphes ; points : moyenne, moustaches : SE. \*  $P < 0.05$ , \*\*\*  $P < 0.001$  (ANOVA et test post-hoc LSD protégé).

*Prey biomass (mg) and energy (calories) (weighted by newt snout-vent length) of stomach contents for each adult newt category from site D. P: paedomorphs, M: metamorphs; dots: mean, whiskers: SE.*

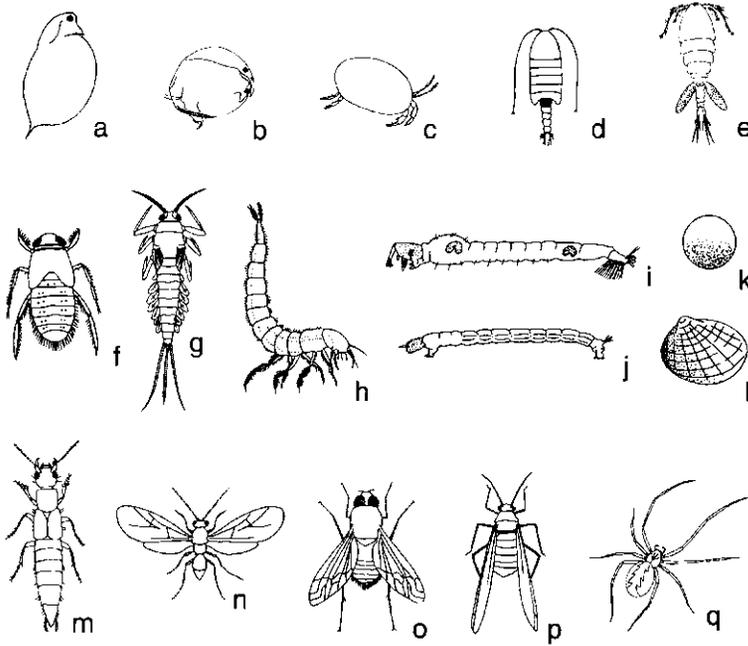
### Population D : Drakolimni du Smolikas (Grèce)

329 contenus stomacaux ont été obtenus pour la comparaison entre les deux formes adultes (métamorphes femelles : 80 ; pedomorphes femelles : 86 ; métamorphes mâles : 80 ; pedomorphes mâles : 83), soit 17131 proies déterminées. Les principales proies des tritons alpestres étaient des crustacés (daphnies, chydoridés, calanides, cyclopidés), des larves d'insectes (diptères chaoboridés et chironomidés, hémiptéroïdes, éphéméroptères, coléoptères dytiscidés), des bivalves, des œufs de tritons et des insectes terrestres adultes (diptères, coléoptères, hémiptéroïdes, hyménoptères, arachnides) (**fig. 81**).

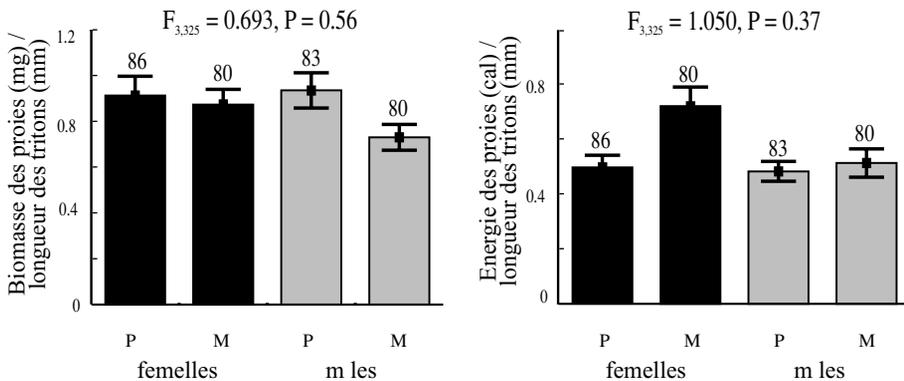
Les proies ont été regroupées en six catégories : les petits crustacés (daphnies, *Chydorus*, copépodes, ostracodes), les *Chaoborus* (larves de diptères pélagiques), les insectes aquatiques (larves et adultes), les bivalves, les œufs de tritons alpestres et les invertébrés terrestres exogènes au milieu aquatique (surtout des insectes mais aussi des araignées).

Les mâles et les femelles pedomorphes consommaient davantage de petits crustacés, de *Chaoborus*, d'insectes aquatiques et de bivalves et moins d'œufs de tritons et d'invertébrés terrestres que les métamorphes, mâles et femelles respectivement. Les mâles des deux formes différaient significativement pour toutes les proies sauf pour les invertébrés terrestres. Les femelles des deux formes, par contre, différaient significativement pour les insectes aquatiques, les bivalves, les œufs et les invertébrés terrestres (test U ; **fig. 83**).

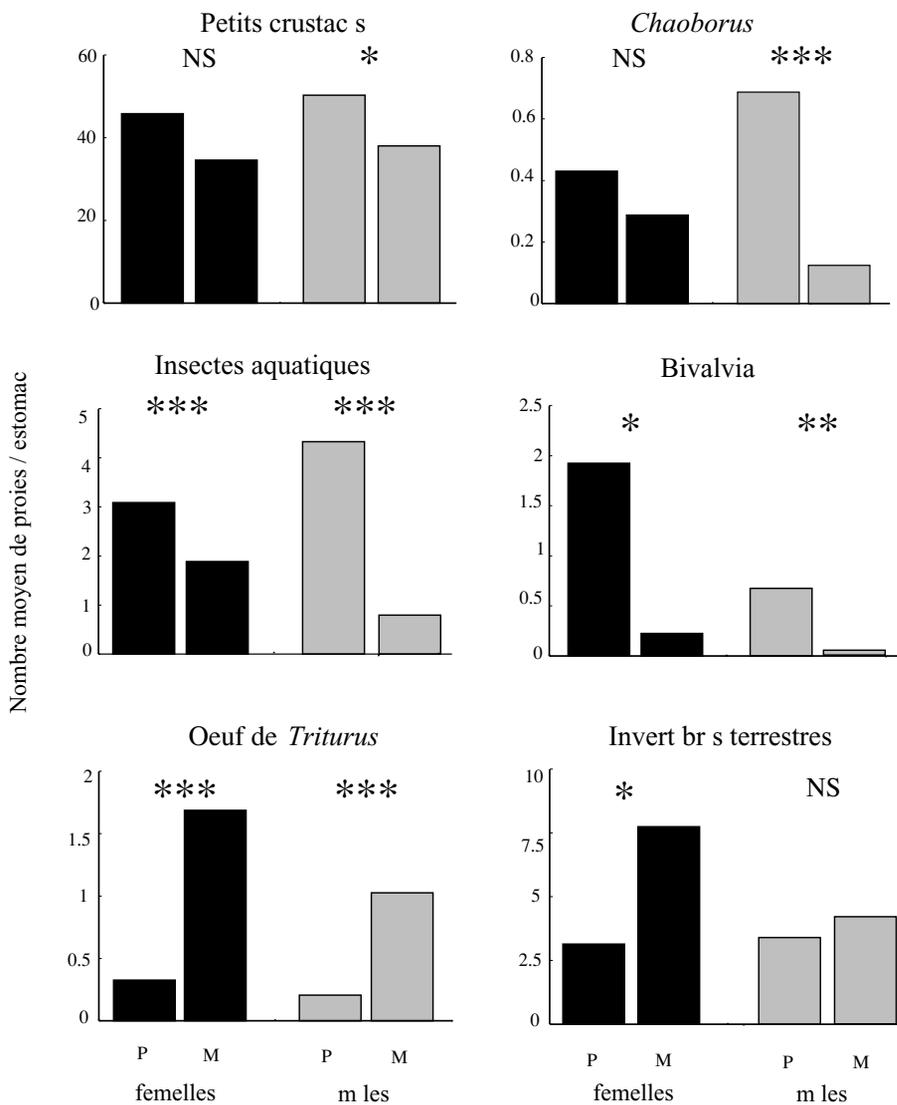
Il n'y avait pas de différence significative entre les valeurs de biomasse et d'énergie des proies ingérées (pondérées par la longueur des tritons) des 4 catégories de tritons adultes (respectivement,  $F_{3,325} = 0.693$ ,  $P = 0.56$  et  $F_{3,325} = 1.050$ ,  $P = 0.37$  ; **fig. 82**).



**Fig. 81.** Principales proies des tritons alpestres du site D (Smolikas). a : daphnie, b : chydoridé, c : ostracode, d : calanide, e : cyclopide, f : larve d'hémiptéroïde, g : larve d'éphéméroptère, h : larve de dytiscidé, i : larve de chaoboridé, j : larve de chironomidé, k : œuf de triton, l : bivalve, m : coléoptère terrestre imago, n : hyménoptère imago, o : diptère imago, p : hémiptéroïde terrestre, q : arachnide terrestre. *Main prey of Alpine newts from site D.*



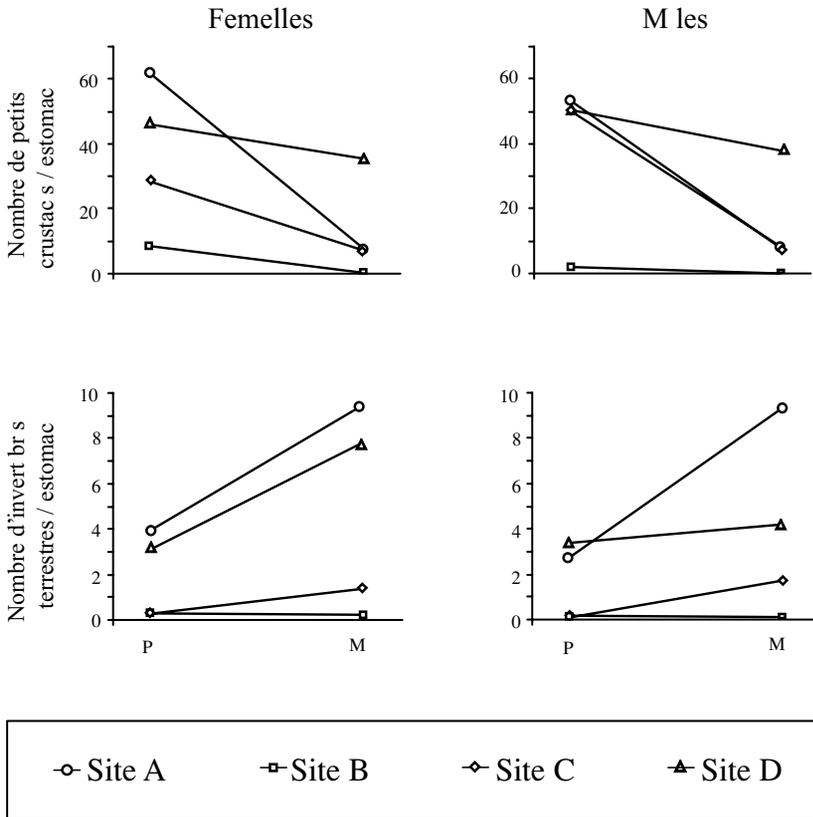
**Fig. 82.** Biomasse (mg) et Energie (calories) des proies ingérées (pondérées par la longueur museau-cloaque des tritons), pour chaque catégorie de triton adulte du site D (Smolikas) (ANOVA). P : pedomorphes, M : métamorphes ; points : moyenne, moustaches : SE. *Prey biomass (mg) and energy (calories) (weighted by newt snout-vent length) of stomach contents for each adult newt category from site D. P: paedomorphs, M: metamorphs; dots: mean, whiskers: SE.*



**Fig. 83.** Composition des contenus stomacaux des quatre catégories de tritons adultes du site D (Smolikas). P : pédomorphes (femelles : N = 86, mâles : N = 83), M : métamorphes (femelles : N = 80, mâles : N = 80). \* P < 0.05, \*\* P < 0.01, \*\*\* P < 0.001, <sup>NS</sup> P > 0.05 (test U de Mann-Whitney).  
*Diet (composition of gut contents) of the four adult newts categories in site D. P: pedomorphs, M: metamorphs.*

### Comparaison des tactiques prédatrices des 4 populations

Trois des populations (Lac de la Cabane, Tymphi et Smolikas) montrent la même tendance : de plus hauts scores pour les pédomorphes en considérant les petits crustacés et de plus hauts scores pour les métamorphes en considérant les invertébrés terrestres. Les scores de la population de Parana pour ces deux types de proies sont très bas chez les deux formes. En joignant une droite entre les scores de chaque forme pour les deux types de proies, on obtient des pentes qui ne sont ni égales, ni parallèles. Plus une pente est forte, plus les tritons se concentrent sur un type de proie particulier. Pour les petits crustacés, les plus fortes pentes sont celles du lac de la Cabane chez les femelles et du Tymphi et du lac de la Cabane pour les mâles. Pour les invertébrés terrestres, ce sont celles du lac de la Cabane et du Smolikas pour les femelles et du lac de la Cabane pour les mâles (fig. 84).



**Fig. 84.** Nombre moyen de petits crustacés et d'invertébrés terrestres par estomac chez les deux formes des sites A (Lac de la Cabane), B (Parana), C (Tymphi) et D (Smolikas). P : pédomorphes, M : métamorphes.

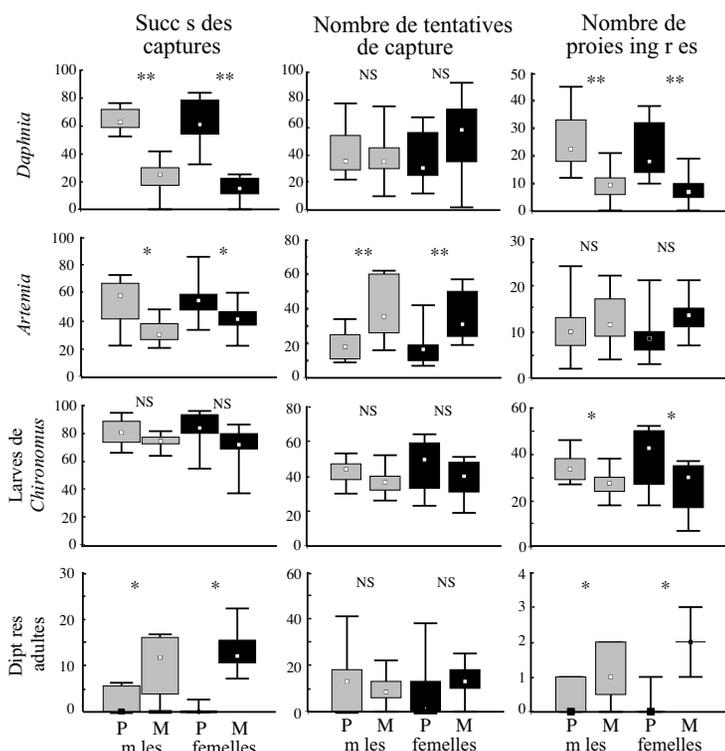
*Mean number of small crustaceans and terrestrial invertebrates by stomach in the two morphs in the sites A, B, C and D. P: pedomorphs, M: metamorphs.*

### 4.3.3. Performances prédatrices

Les pédomorphes, tant mâles que femelles, ont un succès de capture des proies significativement supérieur aux métamorphes pour les daphnies et les artémias, significativement inférieur pour les diptères adultes et similaire pour les larves de chironomes (test païré de Wilcoxon ; **fig. 85** : colonne de gauche).

Les pédomorphes, tant mâles que femelles, ont une fréquence de tentative de capture des proies significativement inférieure pour les artémias et similaire pour les daphnies, les larves de chironomes et les diptères adultes (test païré de Wilcoxon ; **fig. 85** : colonne centrale).

Les pédomorphes, tant mâles que femelles, ont une fréquence de proies ingérées significativement supérieure aux métamorphes pour les daphnies et les larves de chironomes, significativement inférieure pour les diptères adultes et similaire pour les artémias (test païré de Wilcoxon ; **fig. 85** : colonne de droite).



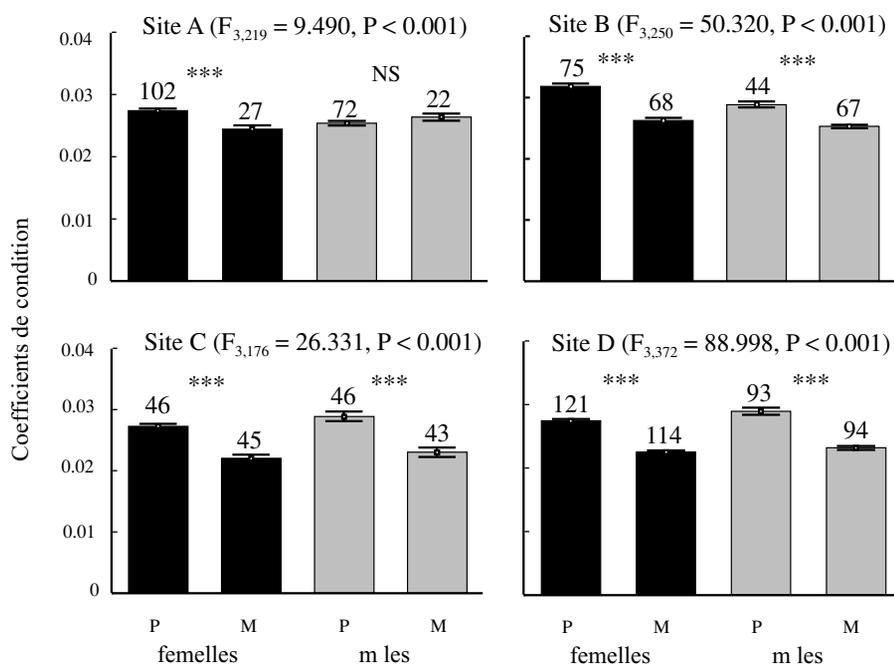
**Fig. 85.** Performances prédatrices en condition expérimentale des tritons du site A (expériences de 20 minutes). Boîtes grises : mâles, boîtes noires : femelles ; P : pédomorphes, M : métamorphes ; Points : médiane, boîtes : quartiles 25-75, moustaches : min-max ; \*  $P < 0.05$ , \*\*  $P < 0.01$ , <sup>NS</sup>  $P > 0.05$  (test païré de Wilcoxon). N = 10 individus pour chaque expérience.

*Predatory performances of newts from site A in 20 min-experiments. Shaded boxes: males; black boxes: females; P: paedomorphs, M: metamorphs. Dots: median, boxes: quartiles 25-75; whiskers: min-max.*

#### 4.3.4. Condition corporelle

##### Population A : lac de la Cabane (France)

Il y avait une différence significative entre les coefficients de condition des quatre catégories de tritons adultes en juin ( $F_{3,219} = 9.490$ ,  $P < 0.001$  ; **fig. 86**) et en octobre ( $F_{3,128} = 6.779$ ,  $P < 0.001$ ). A ces deux périodes d'échantillonnage, les scores des pédomorphes femelles étaient significativement supérieurs à ceux des métamorphes femelles, mais aucune différence n'a pu être soulignée en ce qui concerne les mâles (test LSD ; **fig. 86**). Les juvéniles branchiés avaient des coefficients de condition supérieurs à ceux des juvéniles métamorphosés en juin ( $t_{153} = 10.323$ ,  $P < 0.001$ ) et en octobre ( $t_{48} = 3.245$ ,  $P < 0.01$ ).



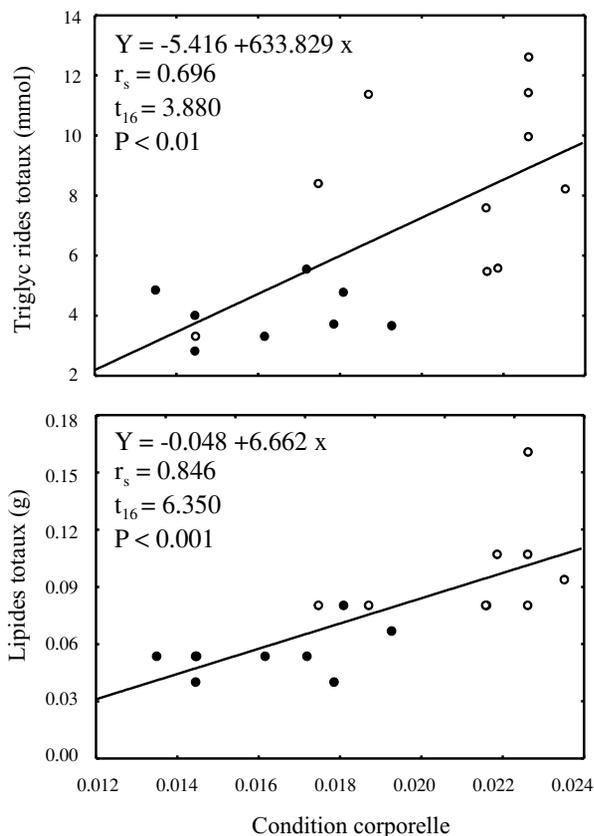
**Fig. 86.** Condition corporelle ( $1000 \times \text{poids} / \text{longueur museau-cloaque}^3$ ) des tritons adultes aux sites A, B, C et D (ANOVA). P : pédomorphes, M : métamorphes ; \*\*\*  $P < 0.001$ , <sup>NS</sup>  $P > 0.05$  (LSD protégé).

*Body condition ( $1000 \times \text{body weight} / \text{snout-vent length}^3$ ) for adult newts in sites A, B, C and D. P: paedomorphs, M: metamorphs.*

Les femelles pédomorphiques contenaient significativement plus de triglycérides et de lipides que les femelles métamorphiques (triglycerides :  $8.961 \pm 0.855$  mmol/triton pédomorphique,  $4.004 \pm 0.294$  mmol/triton métamorphique,  $t_{16} = 5.483$ ,  $P < 0.001$  ; lipides :  $0.097 \pm 0.009$  g/triton pédomorphique,  $0.055 \pm 0.004$  g/triton métamorphique,  $t_{16} = 4.258$ ,  $P < 0.001$ ). La concentration en triglycérides et en lipides était plus importante chez les femelles pédomor-

phiques que chez les métamorphiques, mais la différence n'était significative que pour les triglycérides (triglycérides :  $3.543 \pm 0.363$  mmol/g triton pédomorphique,  $2.282 \pm 0.209$  mmol/g triton métamorphique,  $t_{16} = 3.008$ ,  $P < 0.01$  ; lipides :  $0.038 \pm 0.002$  g/g triton pédomorphique,  $0.031 \pm 0.002$  g/g triton métamorphique,  $t_{16} = 1.886$ ,  $P = 0.07$ ).

Les lipides et triglycérides totaux étaient significativement directement corrélés avec la condition corporelle (respectivement,  $r_s = 0.696$ ,  $t_{16} = 3.880$ ,  $P < 0.01$  et  $r_s = 0.846$ ,  $t_{16} = 6.350$ ,  $P < 0.001$ ; **fig. 87**).



**Fig. 87.** Régression linéaire et corrélation entre les triglycérides totaux (mmol) et la condition corporelle ( $1000 \times \text{poids} / \text{longueur museau-cloaque}^3$ ), et entre les lipides totaux (g) et la condition corporelle. Cercles blancs : pédomorphes, cercles noirs : métamorphes.

*Linear regression and correlations between whole triglycerides (mmol) and body condition ( $1000 \times \text{fresh body weight} / \text{snout-vent length}^3$ ), and between whole lipids (g) and body condition. Open circles: paedomorph, black circles: metamorphs.*

**Population B : Parana (Italie)**

Les valeurs des coefficients de condition différaient significativement entre les 4 catégories de tritons adultes ( $F_{3,250} = 50.320$ ,  $P < 0.001$  ; **fig. 86**). Les scores des pédomorphes femelles et mâles étaient significativement supérieurs à ceux des métamorphes, respectivement femelles et mâles (test LSD ; **fig. 86**).

**Population C : Drakolimni du Tymphi (Grèce)**

Les valeurs des coefficients de condition différaient significativement entre les 4 catégories de tritons adultes ( $F_{3,176} = 26.331$ ,  $P < 0.001$  ; **fig. 86**). Les scores des pédomorphes femelles et mâles étaient significativement supérieurs à ceux des métamorphes, respectivement femelles et mâles (test LSD ; **fig. 86**).

**Population D : Drakolimni du Smolikas (Grèce)**

Les valeurs des coefficients de condition différaient significativement entre les 4 catégories de tritons adultes ( $F_{3,372} = 88.998$ ,  $P < 0.001$  ; **fig. 86**). Les scores des pédomorphes femelles et mâles étaient significativement supérieurs à ceux des métamorphes, respectivement femelles et mâles (test LSD ; **fig. 86**).

## 4.4. Discussion

Nous avons détecté de grandes différences, au niveau de l'utilisation des ressources, entre les pédomorphes et les métamorphes dans les lacs de montagne : principalement au site A (Lac de la Cabane), mais aussi aux sites C (Drakolimni-Tymphi) et D (Drakolimni-Smolikas). Par contre, les différences dans l'utilisation des ressources entre les deux formes étaient moins marquées à la mare du site B (Parana).

Les théories écologiques prédisent que les espèces coexistantes se partagent généralement les ressources, allégeant de ce fait leur compétition et favorisant leur maintien en syntopie (TOKESHI 1999). La même problématique que celle des espèces se pose ainsi pour les différentes formes d'une même espèce (SKULASON & SMITH 1995). Les partages de ressources observés entre les deux formes hétérochroniques allègent ainsi certainement leur compétition.

Parmi les quatre sites étudiés, c'est dans le site le plus profond, le site A que l'utilisation de l'habitat différait le plus entre les deux formes. En effet, alors que les métamorphes n'étaient quasiment capturés que dans les zones rivulaires peu profondes du lac et à la surface de l'eau, les pédomorphes l'étaient dans tous les habitats, c'est-à-dire aussi au fond du lac, jusqu'à 7 m de profondeur et dans la colonne d'eau. Un tel partage des ressources était aussi observé entre les juvéniles branchiés et métamorphosés. Il s'observait à toutes les saisons d'échantillonnage, même quand le lac était nettement moins profond et aux différentes heures de prélèvement, que ce soit en fin de nuit, en milieu de journée ou au crépuscule. La relation est moins nette dans les deux autres lacs. En effet, les métamorphes se rencontrent aussi abondamment sur le fond qu'en périphérie. Toutefois, dans ces sites, ils sont toujours plus abondants à la surface de l'eau. Dans le site C, ils sont aussi, proportionnellement, nettement moins abondants que les pédomorphes dans la colonne d'eau. Dans la petite mare du site B, les habitats étaient nettement moins hétérogènes. Les deux formes se rencontraient abondamment dans tous les micro-habitats, quoique les pédomorphes occupaient plus la végétation que les métamorphes.

L'utilisation des ressources trophiques diffère aussi considérablement entre les deux formes et ce, dans les trois lacs A, C et D. Le patron général dans ces sites était une prédation sélective du plancton (cladocères et copépodes) et de proies pélagiques plus volumineuses comme les anostracés chirocéphales au site A et les *Chaoborus* au site D, par les pédomorphes, tandis que les métamorphes consommaient davantage d'invertébrés terrestres.

Le partage des ressources trophiques pourrait être une conséquence indirecte de l'occupation différentielle de l'habitat. En effet, les pédomorphes étant plus abondants dans la colonne d'eau, ils ont davantage accès au plancton tandis que ceux présents à la surface de l'eau sont dans l'habitat propice à la cap-

ture d'invertébrés terrestres. Néanmoins, l'analyse intra-habitat du régime alimentaire au site A confirme les prédatons sélectives observées au niveau global, avec cependant une différence moins prononcée entre les deux formes. Le même nombre d'individus des deux formes, ayant été capturé au sein des différents micro-habitats des sites C et D, montre que les résultats obtenus pour ces populations ne semblent pas dus à une occupation différentielle de celui-ci.

Les variations de l'importance de la ségrégation alimentaire des deux formes pourraient aussi dépendre de la disponibilité des proies. Ainsi, il apparaît que le recouvrement alimentaire d'espèces proches est plus important lorsque les proies sont plus abondantes (SCHOENER 1982). La même règle semble aussi s'appliquer au niveau intraspécifique (HINDAR & JONSSON 1982, SMITH 1990a). Cependant, quoique la disponibilité des proies variait du printemps à l'automne au site A, les deux formes montraient des différences de régime à toutes les périodes d'échantillonnage. L'absence de différences, pour certaines proies à certaines périodes, n'était pas due à un recouvrement alimentaire entre les deux formes, consécutif d'une abondance de proies élevée. En effet, certaines proies étaient simplement absentes ou rares au début ou en fin de saison. Ainsi, il était exceptionnel de rencontrer des chirocéphales en octobre, alors qu'ils sont fort abondants au début de l'été. Une telle persistance de ségrégation alimentaire a aussi été montrée entre les différentes formes d'ombles (MALMQUIST *et al.* 1992) d'un autre site que celui étudié par HINDAR & JONSSON (1982). MALMQUIST *et al.* (1992) considèrent que la persistance du partage des ressources dans leur site d'étude serait due à sa stabilité écologique, son hétérogénéité et sa basse diversité d'espèces compétitrices : des arguments qui peuvent aussi très bien s'appliquer au site A (*cf. infra*).

Selon la règle de SCHOENER (1974), le partage des ressources serait principalement d'ordre spatial, suivi ensuite de l'alimentaire et enfin du temporel. En effet, un changement de régime pourrait simplement être dû à un changement d'habitat. Les situations que nous avons étudiées montrent que la situation hiérarchique proposée par SCHOENER peut bel et bien exister (site A). Cependant, elle n'est pas nécessairement une règle absolue. En effet, au site D, les deux formes occupent les habitats de manière similaire, mais ont, par contre, un régime différent. La situation au site B semble même en faveur d'un partage des ressources principalement temporel, les spectres trophiques et d'utilisation des micro-habitats étant fort proches. En effet, au site B, les métamorphes ne sont en situation de compétition avec les pédomorphes qu'une partie de l'année, celle en relation avec la période de reproduction. Ils mènent alors une vie terrestre le reste de l'année. Les tritons du site A ne paraissaient pas trop quitter l'eau. Mais, la situation n'est pas connue aux sites C et D, quoique les juvéniles métamorphosés soient majoritairement terrestres au site C.

L'hétérogénéité de l'habitat est un facteur favorisant le maintien des polymorphismes. Chaque forme peut en effet être avantagée dans des situations particulières telles la pleine eau ou le fond. La présence de niches ouvertes pourrait ainsi libérer la compétition intra-spécifique des formes (SKULASON &

SMITH 1995, SMITH & SKULASON 1996). Le polymorphisme permettrait ainsi une meilleure utilisation des ressources présentes. Pour qu'il y ait une ouverture de niche, les espèces compétitrices doivent être absentes ou en faible abondance dans les habitats «libres» ou encore ne pas utiliser certaines ressources dans l'habitat qu'elles occupent (SMITH 1990a). Les quatre populations de tritons étudiées répondent à ce critère. En effet, les tritons alpestres étaient les seuls vertébrés terrestres présents dans ces sites (à l'exception éventuelle de l'un ou l'autre individu colonisateur d'une autre espèce). Dans ces sites, les pédomorphes pourraient être favorisés par leur respiration branchiale et différentes caractéristiques de leur état somatique larvaire (hauteur de queue,...) par une vie plus limnétique. Ceci semble être particulièrement le cas dans le site A où la ségrégation écologique est très nette. Le faible partage des ressources spatiales au site B est probablement dû à la relative homogénéité de ce site de taille minuscule, sans gradient de profondeur, et où les densités de tritons sont considérables. La présence de métamorphes sur le fond des sites C et D est plus problématique. Il est possible que leur existence le long des rives ou en surface ne soit pas suffisamment favorable. L'absence de pierres sur le substrat des zones rivulaires jointe à l'abondance des tritons (de plusieurs fois supérieure à celle du site A, même lorsque ce dernier est presque à sec) fait que les métamorphes n'ont pas d'autre choix que de s'abriter en zone profonde. Ils la délaissent toutefois la nuit pour rejoindre les zones rivulaires. La température de l'eau pourrait aussi jouer un rôle. En effet, elle était beaucoup plus faible au fond du site A qu'au fond des sites C et D. Les métamorphes éviteraient ainsi peut-être des aires où la température est plus faible. Cependant, SCHABETSBERGER (1993) observait des métamorphes dans un écosystème profond fort froid (JERSABEK & SCHABETSBERGER 1996). Aussi, la plus grande profondeur au site A qu'aux sites C et D aurait peut-être favorisé une plus forte ségrégation.

L'évitement de la zone profonde du site A par les métamorphes pourrait aussi être une conséquence indirecte d'un avantage trophique particulier. En effet, la pédomorphose larvaire que nous avons étudiée est aussi un polymorphisme trophique. Ainsi, les pédomorphes conservent leur système de prise de nourriture larvaire, tandis que les métamorphes optent pour un nouveau système. Au sein du même habitat, les deux systèmes de capture fonctionnent par succion, mais avec un courant d'eau unidirectionnel rejeté vers l'arrière chez les pédomorphes. L'étude d'espèces américaines a montré que les deux formes ont des succès différents dans la capture des proies, suite à leur différent système de prise de nourriture (REILLY & LAUDER 1988, pour les stades larvaires et juvéniles métamorphosés ; WHITEMAN *et al.* 1996, pour les stades adultes). L'étude des performances prédatrices en laboratoire des tritons des deux formes du site A montre, en effet, que les pédomorphes sont plus performants que les métamorphes pour la prise de nourriture aquatique. Cependant, cette performance dépend du type et de la taille de la proie. Ainsi, les pédomorphes ont un plus haut succès de capture que les métamorphes pour des daphnies et des artémias et un succès plus faible pour des diptères imagos. Les daphnies et plus encore les artémias paraissent cependant aussi intéresser les métamorphes qui tentent d'en capturer beaucoup, mais échouent régulièrement. La difficulté des

pédomorphes à ingérer des proies terrestres volumineuses tient en leur petite ouverture buccale qui les empêche d'ingérer de grosses proies. Par contre, cette petite bouche, jointe à la présence de branchiospines, pourrait augmenter la succion et ainsi la performance de capture de petites proies aquatiques. Les branchiospines pourraient agir à deux niveaux dans la prise de nourriture. Tout d'abord, elles permettraient l'occlusion de l'ouverture arrière de la cavité buccale, durant la succion causée par l'augmentation de volume de la cavité. Cette occlusion se produit suite à l'adduction des arcs branchiaux. Ceci empêche alors toute entrée d'eau par l'arrière. Les branchiospines pourraient aussi favoriser la rétention de petites proies, telles les daphnies (LAUDER & REILLY 1994). Chez diverses espèces polymorphes, il apparaît ainsi que les branchiospines sont plus longues chez les formes pélagiques, ce qui pourrait favoriser un régime principalement planctonophage (AMUNDSEN 1988, MALMQUIST 1992). Chez les tritons alpestres, les branchiospines, en forme de petits triangles au bout arrondi, s'enchevêtrent. La tête d'une branchiospine, présente sur la rangée de gauche d'un arc branchial, prend alors place dans le creux séparant deux branchiospines sur la rangée de droite de l'arc branchial suivant. En assurant une haute performance d'aspiration buccale, cette structure permet la capture de proies une par une, mais ne permet pas une filtration efficace du plancton. Les tritons, même limnétiques, n'ont en effet jamais été observés en train de filtrer, contrairement à diverses espèces de poissons possédant de longues branchiospines (URIBE-ZAMORA 1975, LAMMENS & HOOGENBOEZEM 1991). Toutefois, comme les tritons alpestres branchiés ou pédomorphiques sont capables d'ingérer de grandes quantités de cladocères par attaque individuelle, leurs branchiospines sont probablement efficaces lors de la rétention des proies. Des études plus fines de ce système, comme cela a été fait pour la brème (HOOGENBOEZEM 1991), permettraient de comprendre sa fonctionnalité.

Selon les théories de recherche optimale des proies, un prédateur devrait choisir la tactique de recherche qui maximise son succès. Ainsi, si les proies présentes dans un environnement lui sont moins coûteuses en terme de recherche, de capture et d'ingestion, il aura tendance à sélectionner ce microhabitat (*patch model*). Si pour des raisons identiques, une proie rencontrée est moins intéressante (*prey model*), il devrait la laisser et continuer sa recherche d'une proie optimale (STEPHENS & KREBS 1996). Ainsi, il est supposé que la ségrégation spatiale de formes limnétiques et benthiques de salmonidés résulte de différences entre performances de formes trophiques alternatives (MALMQUIST 1992, MALMQUIST *et al.* 1992). Chez les perches-soleil, entre des formes caractérisées par des nageoires pectorales de longueur différente, la performance des tactiques de recherche des proies diffère aussi. Ces deux formes occupent de façon adaptative leur environnement. En effet, la forme plus apte à chasser en zone ouverte se trouve dans cette zone, tandis que l'autre se cantonne dans la végétation (EHLINGER 1990). Mais, alors que des mesures de performance du système de prise de nourriture ont été obtenues chez les deux formes hétérochroniques d'urodèles (REILLY & LAUDER 1988, WHITEMAN *et al.* 1996), aucune étude n'a cherché de lien direct entre la performance de leur morphologie trophique et le patron d'utilisation des ressources en situation

naturelle. La situation du partage des ressources trophiques au site A se conforme à la théorie de recherche optimale des proies. En effet, nos expériences de laboratoire ont prouvé une meilleure performance des pédomorphes pour du plancton et des métamorphes pour des proies terrestres. Les tritons du site A auraient donc intérêt, dans une optique de maximalisation, à utiliser l'habitat qui leur convient le mieux. La répartition des tritons dans le lac confirme ce modèle. En effet, les pédomorphes occupent principalement le fond et la colonne d'eau du site A, où abonde le plancton, tandis que les métamorphes occupent la zone rivulaire et la surface de l'eau, où sont présentes les proies terrestres. La prédation sélective du plancton par les pédomorphes et de proies terrestres par les métamorphes, dans les trois sites alpins, généralisent nos conclusions sur la performance de leur structure morphologique pour des types particuliers de proies. Par contre, comme nous l'avons souligné plus haut, d'autres facteurs interviennent dans la maximalisation du succès des individus. Ils pourraient ainsi expliquer les disparités dans l'occupation de l'espace entre les sites.

En optant pour une voie ontogénétique pédomorphique, un triton optera aussi pour une vie entièrement aquatique. Ainsi, bien que les animaux métamorphosés et branchiés, adultes ou juvéniles, n'utilisent pas les mêmes ressources trophiques, ils se retrouvent dans une situation compétitive avec les autres individus de leur forme. Ceci est particulièrement prononcé dans des populations où la maturité se produit tard, tel au site A (cf. **chapitre 5**). L'analyse de la relation entre la taille des proies et celle des tritons aux sites A et B nous a ainsi montré que les tritons choisissaient leurs proies selon leur taille. Ainsi, plus un triton était petit, plus ses proies l'étaient aussi. Parallèlement à cette sélection sur la taille, les petits tritons consommaient des proies d'espèces plus petites (daphnies, *Chydorus*, copépodes) que les grands tritons (chirocéphales, insectes terrestres). La disponibilité des proies (WERNER & HALL 1974, SMITH & PETRANKA 1987) et les limitations dues à la largeur de la bouche (SMITH & PETRANKA 1987, WEBB & SHINE 1993) sont des facteurs influençant la relation de taille entre proies et prédateurs, tandis qu'une tactique de recherche de nourriture optimale peut maximiser le succès par sélection de proies d'un gabarit particulier (NUUTINEN & RANTA 1986, RINCON & LOBON-CEBIA 1999). Dans la population du site A, la disponibilité en proies affecte l'importance de la relation. En effet, l'écart entre les distributions de taille des proies des petits et grands tritons était nettement plus marqué au mois de juin qu'aux périodes ultérieures, suite à la présence durant cette période de crustacés de grande taille (des chirocéphales). Toutefois, bien que la relation soit différemment marquée entre les saisons d'échantillonnage, elle est toujours manifeste. C'est seulement en août, dans la grande cuvette du site A, que l'on ne constate pas de différence significative. Ceci tient probablement à la très faible représentation des larves de petite taille dans notre échantillon. Quoique les différences de distribution de taille de proies entre les petits et grands tritons puissent être simplement attribuées à une différence d'ouverture buccale (les petits tritons étant dans l'impossibilité d'ingérer des grandes proies), les tritons font aussi preuve de choix entre des proies de petite taille. Ainsi, à chaque période

d'échantillonnage au site A, les petits tritons consommaient des daphnies plus petites que les plus grands tritons. Le partage des ressources allège ainsi certainement la compétition intramorphe et permet la coexistence des différents stades larvaires jusqu'au stade pédomorphique. En conséquence, il assure le maintien de la pédomorphose. Quoique cette sélection des proies puisse ainsi être déjà incluse dans une optique d'optimalité comportementale, l'étude des performances individuelles des tritons de différentes tailles vis-à-vis de proies de dimensions variées permettrait d'apporter une base morpho-fonctionnelle à cette ségrégation alimentaire.

Le maintien des polymorphismes trophiques s'avérant adaptatif en permettant une meilleure utilisation des ressources présentes, son évolution devrait dépendre de la disponibilité des ressources. En particulier, la proportion de chacune des formes devrait refléter la structure des ressources disponibles. Les travaux de MEYER (1989) supportent cette hypothèse. Cet auteur a en effet montré que l'abondance de mollusques était corrélée avec la prépondérance d'une forme de cichlidé à dents molariformes, mieux à même de broyer ces mollusques que la forme à dents papilliformes. Le même type de relation a été montré chez les épinoches (LAVIN & MCPHAIL 1986). Ainsi, dans des milieux de grande taille où le plancton est abondant, les morphotypes limnétiques planctonophages sont les plus abondants. Ceux-ci se caractérisent par un plus grand nombre de branchiospines et des mâchoires plus courtes que les formes benthiques. Ces dernières, quant à elles, sont plus communes dans les lacs eutrophes peu profonds. L'abondance relative de chacune des formes hétérochroniques de tritons pourrait ainsi être liée à la disponibilité des proies planctoniques et terrestres. Cependant, d'autres facteurs, telle la tendance à l'assèchement du site, pourraient aussi modifier radicalement cette structuration (*cf.* **chapitres 3 et 7**). Ainsi, la proportion des deux formes pourrait être prédite par la structuration des ressources du milieu, mais l'intégration d'autres facteurs doit être prise en compte.

Outre l'occupation de niches ouvertes, le polymorphisme devrait être favorisé par un succès identique des tactiques alternatives. En effet, les invertébrés terrestres ont une valeur plus énergétique que les petits éléments planctoniques. Or, les pédomorphes sont spécialisés sur un régime planctonophage, tandis que les métamorphes se concentrent sur des proies exogènes. Pour que les deux tactiques soient énergétiquement équivalentes, les pédomorphes doivent ainsi consommer un nombre de proies nettement plus important que les métamorphes. Cette situation est en effet observée dans les sites A, C et D. L'analyse des équivalents énergétiques des contenus stomacaux montre, de plus, que les deux formes ont globalement un même apport énergétique dans les sites A et D et que les pédomorphes ont même l'avantage sur les métamorphes au site C. Les pédomorphes du site B, quoique consommant des proies de même type, ont des contenus stomacaux plus énergétiques que les métamorphes. Les mesures de conditions montrent aussi que les pédomorphes ont un avantage à plus long terme sur les métamorphes, dans les différentes populations. Ils ont en effet plus d'embonpoint. Seule la situation au site A est moins

nette car les mâles des deux formes ne diffèrent pas selon ce critère. Aux sites B et C, cette plus grande condition des pédomorphes est en partie attribuable à leurs contenus stomacaux plus énergétiques. Dans les quatre sites, les pédomorphes peuvent aussi être avantagés par une plus grande souplesse alimentaire et une plus longue période d'activité. En effet, le comportement prédateur des métamorphes en phase terrestre est tributaire de conditions climatiques favorables et ne se fait principalement que la nuit. De plus, même quand ils sont présents dans l'eau, comme au site A, leur apport alimentaire peut être aussi diminué suite aux conditions climatiques. En effet, lors des périodes de pluie, moins d'insectes terrestres sont en activité. Il en tombe donc moins à la surface de l'eau. Or, les métamorphes utilisent fréquemment cet habitat pour se nourrir. Par contre, le plancton, même s'il migre à l'intérieur du milieu aquatique reste disponible pour les pédomorphes qui sont présents partout.

Selon WHITEMAN (1994), les basses températures, comme au site A, pourraient causer une contrainte aux larves. Elles ne pourraient ainsi pas se métamorphoser normalement et opteraient alors pour une voie pédomorphique, évitant de ce fait le coût d'une métamorphose. Nous pourrions aussi émettre l'hypothèse que l'expérience individuelle, en terme des ressources présentes, pourrait contribuer à la croissance des larves au-delà de la taille normale à la métamorphose ainsi qu'à l'acquisition de la maturité sexuelle dans cet état. Ainsi, un individu branchié se retrouvant dans la colonne d'eau ou sur le fond des lacs pourrait opter pour le maintien du trait qui lui confère le meilleur succès dans cet environnement, en l'occurrence un système de prise de nourriture unidirectionnel. A l'inverse, celui présent à la périphérie du lac, espace réduit, pourrait opter pour l'une ou l'autre tactique. La démonstration qu'un type particulier de nourriture puisse induire un polymorphisme a été faite par GREENE (1989) sur des chenilles. MEYER (1990) suppose qu'une telle induction pourrait aussi être possible dans le cas du polymorphisme des dents pharyngiennes de cichlidés. Néanmoins, une telle explication, à elle seule, semble un peu trop simpliste si l'on veut expliquer le maintien de la pédomorphose larvaire dans les différents sites étudiés. En effet, l'étendue du partage des ressources et la proportion des deux formes ne présentent pas les mêmes distributions dans les différents sites. Des individus se développant relativement lentement, en conséquence des contraintes thermiques des zones profondes de leur habitat, pourraient ainsi être «canalisés» pour un trait pédomorphique. Ils maintiendraient alors leur parcours ontogénétique pédomorphique comme une optique meilleure de développement. En effet, ils sont majoritairement confrontés à des proies pour lesquelles ils sont plus performants sous une forme branchiée que s'ils entreprenaient une métamorphose qui, de plus, leur occasionnerait un coût (*cf.* chapitre 7). Le maintien d'une tactique alternative, comme meilleur choix initial vis-à-vis d'une contrainte, pourrait alors devenir avantageux et conférer plus de succès à ces organismes pédomorphiques. Des expériences en environnement reconstitué donneraient certainement d'intéressants résultats sur les tactiques individuelles liées aux caractéristiques du milieu.



### **Box 5. Life-History traits**

**Aim** To test whether different developmental processes lead to paedomorphosis in the Alpine newt.

**Methods** Age and size structures of several hundreds of juveniles, paedomorphs and metamorphs were compared in different populations located in France, Italy and Greece using skeletochronology (counting of lines of arrested growth on stained cross-sections of bones). Individual survival and metamorphosis of marked paedomorphs were examined in a French lake using belly tattooing and pit-tagging.

**Results** Age and size structures depended on site, morph and sex. Paedomorphs and metamorphs had similar age and body length at two sites. Paedomorphs were younger than metamorphs at two other sites where they matured one to three years before metamorphs. Paedomorphs were able to undergo metamorphosis, but the phenomenon was rare in the alpine lake studied.

**Main conclusions** Whereas paedomorphosis resulted in a slower rate of somatic development in two populations (neotenic process), an acceleration of sexual maturation was observed in two other populations (progenetic process). These results support the hypothesis of multiple ontogenetic pathways depending on local environmental conditions. They also give support to models that consider gonadic development as the target of selection under different environmental pressures.

**Key words** Ontogenetic pathways – Neoteny – Progenesis – Somatic vs. Sexual development – Life-history traits – Body size – Age structure – Survival – Skeletochronology – Longitudinal analysis

# Chapitre 5

---

## Structures d'âge et de taille

### 5.1. Introduction

La maximalisation du succès héritable d'un individu requiert que son cycle de vie soit optimal vis-à-vis de l'âge à la maturité sexuelle et de sa fécondité. Un abaissement de l'âge à la maturité sexuelle et une augmentation de la fécondité sont deux facteurs qui peuvent augmenter le taux de croissance d'une population (ROFF 1992). Chez les organismes à forte productivité, il apparaît que, pour augmenter le taux d'augmentation intrinsèque de la population, une légère diminution de l'âge à la maturité équivaut à une très forte augmentation de la fécondité. La sélection devrait ainsi agir plus fortement sur l'âge à la première reproduction que sur la fécondité (ROFF 1992). Se reproduire tôt équivaut à avoir plus de chance de survivre jusqu'à la maturité. Ces organismes ont aussi un plus haut succès car leurs descendants naissent également plus tôt et se reproduisent à leur tour précocement (STEARNS 1992). Néanmoins, chez des espèces peu fécondes, dont le taux d'augmentation est proche de zéro, comme le condor de Californie, une augmentation de la fécondité a un plus haut poids qu'une maturité précoce (MERTZ 1971). La taille étant souvent corrélée à la fécondité, un retard d'acquisition de la maturité peut alors être associé à un plus haut succès reproducteur, lors de la première reproduction. Les théories d'optimalité prédisent ainsi que la valeur d'un trait est déterminée par l'étendue de ses coûts et bénéfices. Lorsque les bénéfices de la maturité dépassent ses coûts, l'animal devrait alors atteindre la maturité (STEARNS 1992). La diminution de l'âge à la maturité peut être intéressante jusqu'à un certain seuil. En effet, une femelle minuscule pourrait être incapable de produire des jeunes (STEARNS 1992). La métamorphose d'une forme juvénile en une forme adulte pourrait aussi être tout simplement impossible en dessous d'une certaine taille (CHARLESWORTH 1994). Mâles et femelles peuvent aussi se reproduire pour la première fois à des âges différents. Dans des systèmes sans structure sociale, les femelles devraient acquérir la maturité plus tardivement et à une plus grande taille que les mâles. Leur fécondité peut ainsi être augmentée. Cependant, dans des systèmes où les mâles sont en compétition, les mâles pourraient atteindre la maturité plus tard et à une plus grande taille que les femelles. Une telle stratégie de croissance leur conférerait ainsi un avantage compétitif lors des interactions avec les autres mâles (STEARNS 1992).

MACARTHUR & WILSON (1967) ont tenté d'établir les conditions environnementales favorisant le taux intrinsèque d'augmentation naturelle des populations ( $r$ ) et la capacité d'accueil de l'environnement ( $K$ ). Les adaptations associées à une stratégie de type  $r$  sont : une maturité précoce, un développement rapide, peu de soins parentaux et une fécondité importante, tandis que celles associées à une stratégie de type  $K$  sont inverses. Les traits favorisés par une sélection de type  $r$  sont prévus dans des milieux en deçà de l'atteinte de la capacité portante où les ressources sont abondantes. Ils le sont aussi dans des milieux imprévisibles, où la mortalité peut être élevée. Les milieux nouvellement colonisés, où surabondent les ressources, sont ainsi des milieux de type  $r$ . On peut s'attendre à rencontrer une sélection de type  $r$  durant ces premières étapes de colonisation et les périodes de croissance des populations fluctuantes. Bien entendu, les situations réelles ne sont que rarement purement  $r$  ou  $K$ , mais situées à différents points d'un continuum (PIANKA 1970, 1972, GOULD 1977).

La pédomorphose peut être produite par divers processus. D'un point de vue général, on peut citer la progénèse et la néoténie. Alors que la progénèse consiste en une accélération de la maturité sexuelle, la néoténie consiste en un ralentissement du développement somatique. Ces deux processus mènent à un phénotype sexuellement mature, mais conservant des caractères larvaires. En conjonction aux hypothèses de la sélection portant sur l'âge d'acquisition de la maturité sexuelle, ces processus hétérochroniques peuvent alors être regardés comme des adaptations écologiques. La progénèse serait ainsi le processus caractéristique des régimes de type  $r$  et la néoténie, celui des régimes de type  $K$  (GOULD 1977).

Outre le modèle de GOULD (1977) (**fig. 1**, page 21), d'autres modèles ont été proposés pour rendre compte des processus hétérochroniques. Ainsi, ALBERCH *et al.* (1979) établissaient des modèles linéaires, donnant plus de détails entre les variables «forme» et «temps» (**fig. 2**, page 23). Plus récemment, REILLY *et al.* (1997), dans une étude sur des salamandres, utilisaient les modèles de base d'ALBERCH *et al.* (1979) mais en les modifiant pour rendre compte des situations intra-spécifiques et inter-spécifiques. Ils proposaient aussi la séparation des caractères somatiques et sexuels dans l'analyse des relations entre ancêtres et descendants.

Chez les urodèles, la pédomorphose est généralement considérée comme résultant d'un processus néoténique (GOULD 1977, GILBERT 1994, RAFF 1996, RIDLEY 1996, SMITH & SKULASON 1996). Cette hypothèse a été récemment démontrée dans deux populations de tritons du genre *Triturus* (KALEZIC *et al.* 1996). Cependant, plusieurs études ont aussi inféré un processus progénétique d'après des analyses de structure de taille (HEALY 1974, BRUCE 1979, MCNAMARA 1997). En élevant des larves de *Notophthalmus* en condition expérimentale, il apparaissait que les larves atteignaient la maturité dans cet état, au même moment que les individus métamorphosés qui se maintenaient dans le milieu aquatique, mais plus précocement que ceux qui menaient une vie juvénile terrestre. HARRIS (1987) n'a ainsi pas pu conclure en faveur de l'un ou

l'autre processus. Plus récemment, RYAN & SEMLITSCH (1998) démontraient, en condition expérimentale, une maturation précoce chez les pédomorphes, mais sans changement de taille.

Selon WHITEMAN (1994), la pédomorphose pourrait avoir pour origine des avantages individuels de croissance dans un milieu favorable (hypothèse de «l'avantage pédomorphe») ou le développement trop lent de certains individus confrontés à un environnement contraignant (hypothèse du «meilleur d'un mauvais lot»). On s'attendrait dès lors à ce que des individus à croissance rapide acquièrent leur maturité précocement (progenèse), contrairement à des individus au développement plus lent.

Plusieurs méthodes ont été développées pour déterminer l'âge des animaux. La meilleure serait de suivre les individus dans la nature, depuis la naissance, par capture, marquage et recapture (CMR). Cependant, une telle pratique est souvent difficilement réalisable du fait des faibles probabilités de recapture ou de l'impossibilité du marquage des jeunes individus.

Une autre méthode consiste à utiliser les marques enregistrées par les tissus durs des animaux en croissance. En effet, ces marques de croissance peuvent être l'expression d'un rythme à périodicité connue (CASTANET *et al.* 1993). Cette technique employée sur des tissus squelettiques minéralisés est dénommée squelettochronologie (CASTANET *et al.* 1977). Les marques de croissance peuvent être observées sur os *in toto*, mais le sont généralement mieux sur des coupes transversales. Chez les amphibiens, dont les os sont faiblement vascularisés, la zone diaphysaire des os longs des membres est adéquate. Chez les poissons, les coupes peuvent être obtenues sur les rayons des nageoires ou les épines (PERONNET *et al.* 1991) et chez les mammifères sur des coupes de mandibules ou de dents (PASCAL & CASTANET 1978). Deux principaux types de marque de croissance sont reconnus. D'une part, des zones correspondent à des périodes d'ostéogenèse active. Elles sont, de ce fait, relativement larges. D'autre part, les lignes d'arrêt de croissance (LAC) représentent des arrêts temporaires d'ostéogenèse. Elles apparaissent, de ce fait, comme des traits étroits (CASTANET *et al.* 1993). En climat tempéré, ces lignes correspondent bien aux années écoulées (FRANCILLON 1979, HEMELAAR & VAN GELDER 1980).

Chez les urodèles du genre *Triturus*, la méthode squelettochronologique a été largement employée dans la détermination des structures d'âge (SMIRINA & ROCEK 1976, HAGSTRÖM 1977, FRANCILLON 1980, CAETANO *et al.* 1985, SMIRINA & SOFIANIDOU 1985, VERRELL & FRANCILLON 1986, ANDREONE 1990, CAETANO 1990, FRANCILLON-VIEILLOT *et al.* 1990, PAGANO *et al.* 1990, GUYETANT *et al.* 1991, MIAUD 1991, CAETANO & CASTANET 1993, MIAUD *et al.* 1993, ANDREONE *et al.* 1994, SCHABETSBERGER & GOLDSCHMIDT 1994, CVETKOVIC *et al.* 1996, DIAZ-PANIAGUA *et al.* 1996, JOLY & GROLET 1996, KALEZIC *et al.* 1996, MIAUD *et al.* 2000). Cependant, les comparaisons entre pédomorphes et métamorphes n'ont été faites clairement que par KALEZIC *et al.* (1996). Comme différents processus pédomorphiques ont été mis en évidence chez différentes espèces (GOULD 1977,

KALEZIC *et al.* 1996, RYAN & SEMLITSCH 1998) et que la pédomorphose a été constatée dans des environnements contrastés (BREUIL 1986, 1992, WHITEMAN 1994), l'objectif de ce chapitre était d'étudier les structures d'âge et de taille de tritons alpestres métamorphiques et pédomorphiques vivant en syntopie dans différents habitats du sud de l'Europe. La taille étant un mauvais prédicteur de l'âge (CASTANET *et al.* 1993), nous avons utilisé une analyse squelettochronologique pour cette étude. L'analyse des processus hétérochroniques chez le triton alpestre a aussi été l'occasion de discuter les différents modèles proposés (GOULD 1977, ALBERCH *et al.* 1979, REILLY *et al.* 1997).

## 5.2. Matériels et Méthodes

### 5.2.1. Sites et sujets étudiés

Les populations étudiées sont présentées au **tableau 11**. Une description détaillée des milieux étudiés est donnée au **chapitre 3**. Les populations contiennent toutes des pédomorphes mâles et femelles. Toutes, sauf celle de la Pianca, contiennent également des métamorphes mâles et femelles. Les structures d'âge des juvéniles ont été étudiées aux sites A et B (les juvéniles métamorphosés uniquement au site A, vu leur absence au site B). La maturité était établie sur base d'un cloaque développé, le sexe sur la forme du cloaque (enflé et lisse chez les mâles, allongé et ridé chez les femelles : **fig. 6**, page 46) et le stade pédomorphe ou branchié sur la présence de fentes branchiales.

**Tableau 11.** Sites et traits étudiés : structures d'âge (A) et de taille (B).  
*Studied sites and traits: age (A) and size (B) structure.*

Site	Localité	Altitude	A	B
A	Lac de la Cabane (France)	1950 m	+	+
B	Parana (Italie)	600 m	+	+
C	Drakolimni-Tymphi (Grèce)	2000 m		+
D	Drakolimni- Smolikas (Grèce)	2140 m		+
E	Mont Megna (Italie)	1200 m	+	+
F	Colorio (Italie)	960 m	+	+
G	La Pianca (Italie)	1000 m	+	+
H	Fontanelle (Italie)	950 m		+
I	Valtos (Grèce)	1750 m		+

### 5.2.2. Echantillonnage

Les tritons ont été capturés dans l'eau à l'aide d'une épuisette (**fig. 88**). Ils ont ensuite été anesthésiés au phénoxyéthanol 0.5% et mesurés (longueur museau-cloaque) avec une précision de 1 mm. Pour une partie de ces tritons, un ou deux des plus longs doigts des pattes postérieures ont alors été coupés à leur base et placés dans des microtubes remplis d'éthanol à 75°. Des prélèvements de tritons entiers ont également été effectués.



**Fig. 88.** Capture des tritons au lac de la Cabane (site A, juillet 1997). M. DENOEL.



**Fig. 89.** Marquage des tritons au lac de la Cabane (site A, juillet 1997). P. JOLY.

### 5.2.3. Squelettochronologie

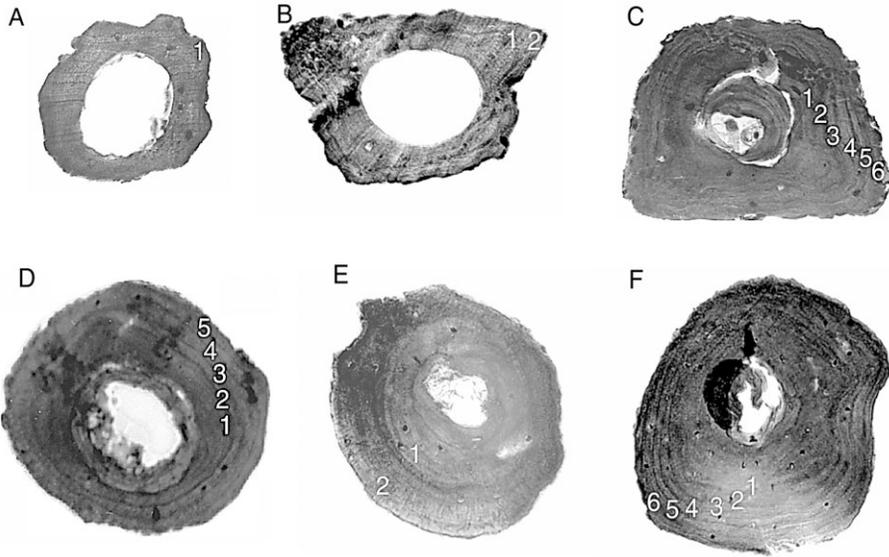
Les structures d'âge ont été obtenues par squelettochronologie sur os long : phalanges et humerus. La procédure suit les descriptions d'autres auteurs (par exemple, MIAUD *et al.* 1993, WAKE & CASTANET 1995) : sous binoculaire, la peau et les muscles étaient retirés afin de mettre les os à nu, en veillant à ne pas séparer les phalanges les unes des autres. Les os ont ensuite été placés individuellement dans un bain d'acide nitrique à 3 (phalanges) ou 5% (humerus) afin d'être décalcifiés et ce, pendant 15 à 45 minutes (phalanges) à 3-4 heures (humerus). Ils étaient alors maintenus en eau courante durant la nuit, afin d'arrêter le processus de décalcification par élimination de l'acide nitrique. Les os étaient alors placés sur la platine d'un microtome à congélation (MICROM) et enrobés dans des gouttes d'eau à -42° C. Des sections transversales de 16 µm étaient alors réalisées dans la zone diaphysaire des os. A l'aide d'un pinceau, une vingtaine de sections d'os étaient placées dans la cuvette, remplie d'eau, d'une lame porte-objet. L'eau était alors absorbée à l'aide d'une mèche de papier et remplacée par de l'hématoxyline de Ehrlich durant un quart d'heure. L'hématoxyline était alors retirée à l'aide d'une mèche de papier ou d'une pipette «pasteur» (par capillarité) et remplacée par de l'eau distillée pour une immersion d'au moins 15 minutes afin d'éliminer l'excédent de colorant. Les coupes étaient alors montées entre lame et lamelle dans de l'Aquamount à l'aide d'une aiguille fine. Les coupes étaient alors exposées à la lumière pendant plusieurs semaines jusqu'à ce que la décoloration les rende lisibles. Les lames étaient alors nettoyées et observées sous microscope. Des photographies ont été prises à cette étape. L'âge des animaux était déterminé en comptant le nombre de lignes hématoxylinophiles (plus fortement colorées et réfringentes en jouant avec la mise au point du microscope). Quelques exemples de coupes de phalanges et d'humerus sont présentées à la **figure 90**. Ces lignes représentent les phases d'arrêt de croissance ou plutôt de croissance extrêmement ralentie qui correspondent à la période hivernale des populations étudiées. Certaines coupes n'étant que peu lisibles, plusieurs ont été lues pour chaque individu afin de certifier l'estimation de l'âge. Nous n'avons pas tenu compte des coupes dont l'estimation de l'âge était imprécise (coupes abîmées, trop ou trop peu décalcifiées, marques pas assez nettes ou difficilement séparables des marques intra-annuelles).

Le taux de survie moyen ( $S_r$ ) a été calculé d'après la formule de ROBSON & CHAPMAN (in MIAUD *et al.* 2000) :

$$S_r = \frac{T}{(N + T - 1)}$$

avec N, la somme du nombre d'individus de chaque classe d'âge ( $N_x + N_{x+1} + N_{x+2} + \dots + N_{x+i}$ ) et T, la somme du nombre d'individus de chaque classe d'âge multipliée successivement par 0, 1, 2, 3 ( $0N_x + 1N_{x+1} + 2N_{x+2} + \dots + iN_{x+i}$ ). L'espérance de vie adulte (ESP) a été calculée d'après la formule de Seber (in MIAUD *et al.* 2000) :

$$ESP = 0.5 + \frac{1}{(1 - S_r)}$$



**Fig. 90.** Coupes histologiques d'os longs de tritons alpestres. A : phalange de pedomorphe mâle de 1 an (site B : Parana); B : phalange de pedomorphe femelle de 2 ans (site B); C : phalange de métamorphe femelle de 6 ans (site B) ; D : humérus de métamorphe mâle de 5 ans (site B) ; E : humérus d'un pedomorphe mâle de 2 ans (site F : Colorio); F : humérus d'un métamorphe femelle de 6 ans (site F).

*Histological cross-sections through long bones of Alpine newts. A: phalanx of a 1-year old male pedomorph (site B); B: phalanx of a 2-year old female pedomorph (site B); C: phalanx of a 6-year old female metamorph (site B); D: humerus of a 5-year old male metamorph (site B); E: humerus of a 2-year old male pedomorph (site F); F: humerus of a 6-year old female metamorph (site F).*

#### 5.2.4. Croissance

Nous avons représenté la croissance des tritons par le modèle de croissance de VON BERTALANFFY (incluant une taille initiale non nulle) :

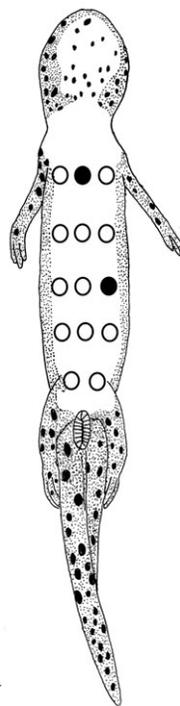
$$Y = A (1 - B e^{-kx})$$

Y représente la longueur museau-cloaque des tritons ; x, leur âge ; A, la longueur asymptotique ; B, la différence entre A et la taille à la naissance, exprimée comme une proportion de A ( $B = [A - \text{taille à la naissance}]/A$ ) et k, le taux de croissance, estimé selon la distribution des données (VON BERTALANFFY 1938, LOPEZ-VEIGA 1979, MOREAU 1987, STEARNS 1992). La modélisation de VON BERTALANFFY s'applique généralement bien à la croissance des poissons (MOREAU 1987) et amphibiens, dont le triton alpestre (MIAUD *et al.* 2000). Notre objectif étant d'obtenir un aperçu général de la croissance, ce modèle est suffisant (des modèles plus complexes incluant la saisonnalité n'auraient de toute manière pas été possibles car la précision de l'âge n'est que d'un an). Son paramètre k permet de comparer la productivité des différentes tactiques (pédormorphose et métamorphose). L'ajustement statistique fait par Statistica (STATSOFT France 2000) donne les valeurs des paramètres et des erreurs

standard (= «erreurs-types») associées. Le modèle s'applique particulièrement aux jeux de données complets entre l'éclosion et l'âge maximal (site A). Ce modèle caractérisant bien la croissance du triton alpestre au site A, nous l'avons aussi utilisé à titre indicatif pour d'autres populations pour lesquelles nous ne disposons pas de stades intermédiaires (absence de juvéniles à l'eau ou impossibilité d'en estimer l'âge précis suite à leur âge précoce à la maturité). La croissance des adultes a été représentée graphiquement par des régressions linéaires.

### 5.2.5. Suivi longitudinal des tritons

En juillet 1997, nous avons capturé des tritons dans les différents micro-habitats du site A et, en août 1997, uniquement dans la petite cuvette, une fois celle-ci séparée de la grande cuvette. Nous avons alors marqué 207 tritons (dont 159 adultes) par pose de transpondeurs de marque Trovan (respectivement 117 en juillet et 90 en août). L'injection était faite sur la face ventrale, à la limite des flancs, à hauteur des pattes postérieures. La marque était alors poussée le long des flancs jusqu'à atteindre le voisinage de la patte antérieure (FABER 1997). En octobre 1997, 248 autres tritons (dont 232 adultes) ont été marqués par tatouage sur la face ventrale, selon un code dérivé de celui proposé par JOLY & MIAUD (1989) (fig. 91). Les tritons étaient anesthésiés, dans une solution à 0.5% de phénoxyéthanol, avant les manipulations et étaient placés dans de l'eau fraîche après celles-ci. La longueur museau-cloaque était alors mesurée avec une précision d'un millimètre. Des campagnes de recapture ont été organisées en août 1997, mai et octobre 1998, mai et octobre 1999 et mai 2000. Notre objectif était de déterminer le devenir des tritons et donc de capturer un maximum d'individus à chaque période de capture.



**Fig. 91.** Patron de marquage par tatouage des tritons. Cercles blancs : points de marquages possibles sur le ventre du triton (de gauche à droite, de haut en bas, ligne 1 : 1-2-3, ligne 2 : 4-7-10, ligne 3 : 20-40-70, ligne 4 : 100-200-400, ligne 5 : 700-1000). Cercles noirs : exemple d'un code de marquage (triton numéro 72) (redessiné d'après JOLY & MIAUD 1989).

*Marking pattern by tattooing in newts. Open circles: possible marking sites on the newt's belly (from left to right, from up to down, line 1: 1-2-3, line 2: 4-7-10, line 3: 20-40-70, line 4: 100-200-400, line 5: 700-1000). Full circles: example of a marking code (newt number 72) (redrawn from JOLY & MIAUD 1989).*

### 5.2.6. Procédures statistiques

Nous avons employé le test non paramétrique U de Mann-Whitney pour comparer les structures d'âge entre les deux formes (SIEGEL & CASTELLAN 1988). Les longueurs des deux formes ont, par contre, été comparées à l'aide d'un test de Student. Comme la distribution des données de croissance des adultes s'éloignait de la normalité, nous avons calculé le coefficient non-paramétrique de corrélation de Spearman ( $r_s$ ). L'hypothèse nulle que les deux variables sont indépendantes et que la valeur de  $r_s$  diffère de zéro a été testée selon la table de la loi normale (grands échantillons) (SIEGEL & CASTELLAN 1988). Nous avons testé l'influence des populations, formes et sites simultanément à l'aide d'une analyse de variance, effectuée après transformation logarithmique (SOKAL & ROHLF 1995). Nous avons employé l'abréviation SE, pour l'erreur standard («erreur-type») et SD, pour l'écart-type. Nous avons choisi d'appliquer un risque d'erreur  $\alpha$  de 0.05.

## 5.3. Résultats

### 5.3.1. Population A : Lac de la Cabane (France)

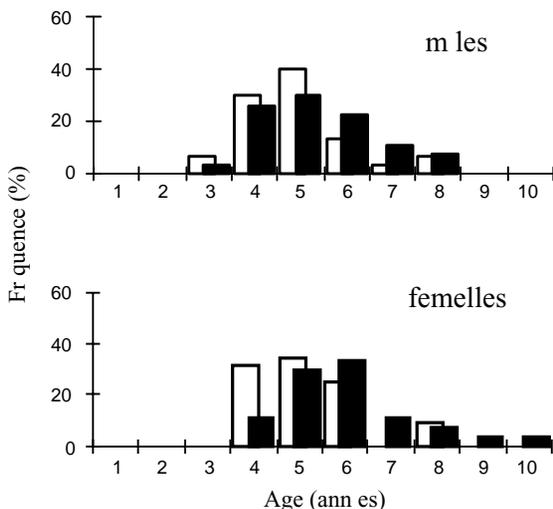
Chez les mâles, les structures d'âge ne différaient pas significativement entre les pédomorphes (N = 30) et les métamorphes (N = 27) (test U = 337, Z = -1.087, P = 0.28). Toutefois, les femelles différaient légèrement : les femelles pédomorphes (N = 32) arrivant à maturité un peu avant les métamorphes (N = 27) (test U = 288, Z = -2.191, P < 0.05). L'âge à la première reproduction était de 3-4 ans chez les mâles et de 4-5 ans chez les femelles. La longévité des mâles était de 8 ans pour les deux formes, tandis que chez les femelles elle était de 8 ans chez les pédomorphes et de 10 ans chez les métamorphes (fig. 92). La médiane était de 5 ans pour chaque catégorie de tritons, excepté pour les femelles métamorphosées où elle était de 6 ans.

Les taux moyens de survie (Sr) étaient de 0.612 pour les pédomorphes femelles, 0.675 pour les métamorphes femelles, 0.670 pour les pédomorphes mâles et 0.707 pour les métamorphes mâles. Les espérances de vie adulte moyenne (ESP) étaient respectivement de 3.1, 3.6, 3.5 et 3.9 ans. Toutes classes confondues, Sr = 0.695 et ESP = 3.8.

Les tailles des tritons (longueur museau-cloaque) étaient similaires entre les pédomorphes et métamorphes mâles (respectivement,  $\bar{X} \pm SE = 49.1 \pm 0.7$  mm et  $49.4 \pm 1$  mm ; test  $t_{73} = -0.52$ , P = 0.60) et femelles (respectivement,  $\bar{X} \pm SE = 52 \pm 0.7$  mm et  $53.1 \pm 0.9$  mm ; test  $t_{75} = -1.78$ , P = 0.08) (fig 93).

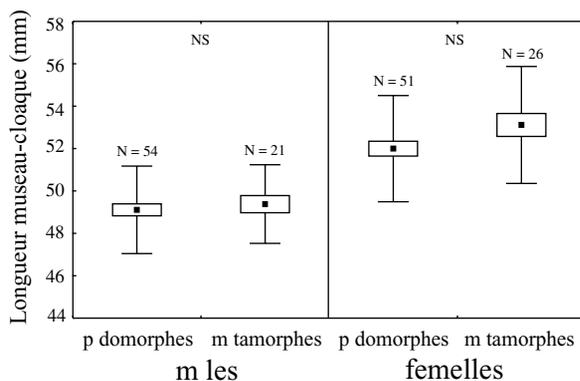
Les courbes de croissance (ajustées selon l'équation de VON BERTALANFFY) des pédomorphes et métamorphes étaient très proches. Les taux de croissance ( $K \pm SE$ ) étaient respectivement de  $0.479 \pm 0.016$  et  $0.466 \pm 0.025$  (fig. 94). Il y

avait une relation directement proportionnelle entre l'âge et la taille chez les métamorphes mâles et femelles et chez les pédomorphes mâles, mais pas femelles ( $r$  de Spearman ; **fig. 95**). Toutefois, des tritons de même taille peuvent avoir des âges différents, tels les pédomorphes mâles de 50 mm qui peuvent avoir 4, 5, 6, 7 ou 8 ans.



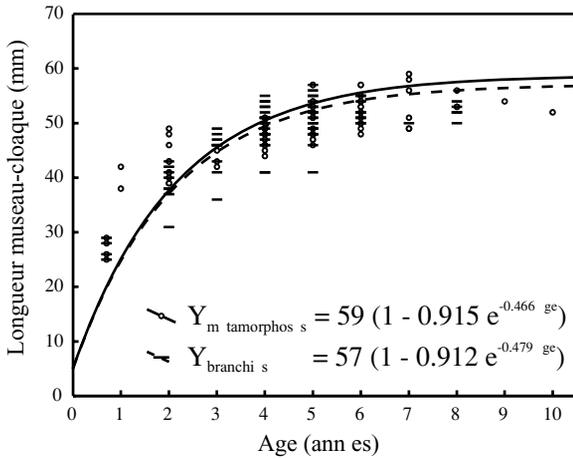
**Fig. 92.** Structures d'âge des tritons du site A (Lac de la Cabane). Mâles métamorphes (N = 27) et pédomorphes (N = 30) ; femelles métamorphes (N = 27) et pédomorphes (N = 32). Barres noires : métamorphes ; barres blanches : pédomorphes.

*Age structures of metamorphs and paedomorphs of site A. Black bars: metamorphs; open bars: paedomorphs.*

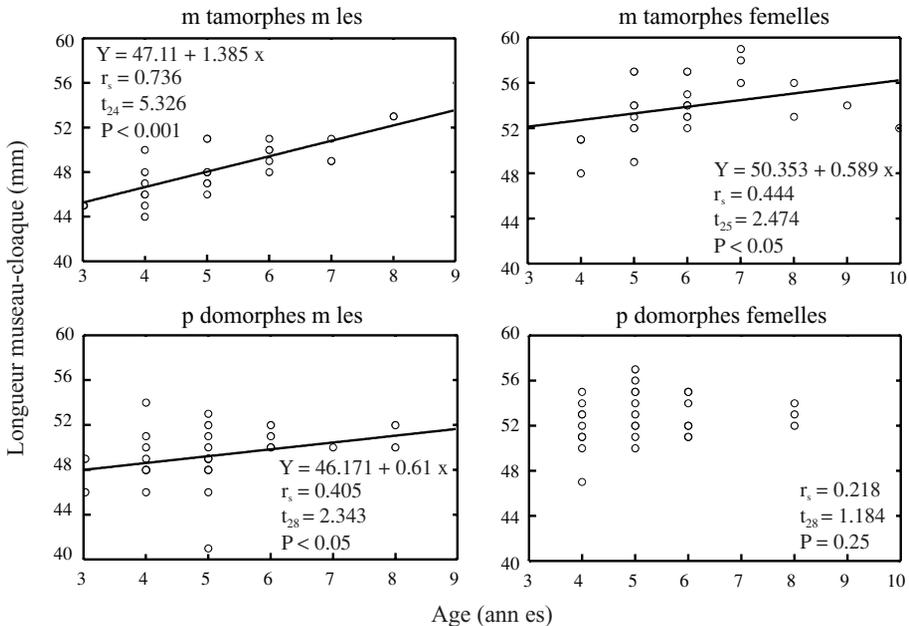


**Fig. 93.** Longueur museau-cloaque (mm) des métamorphes et pédomorphes, mâles et femelles du site A (Lac de la Cabane). Points : moyenne ; boîtes : SE ; moustaches : SD. <sup>NS</sup> P > 0.05 (test t).

*Snout-vent length (mm) of metamorphs and paedomorphs, males and females. Dots : mean; boxes: SE; whiskers: SD.*



**Fig. 94.** Croissance des tritons branchiés (juvéniles branchiés et pédomorphes) et métamorphosés (juvéniles métamorphosés et métamorphes) du site A (Lac de la Cabane) : régression de VON BERTALANFFY entre l'âge et la longueur museau-cloaque (données transversales).  
*Growth of gilled (gilled juveniles and paedomorphs) and metamorphosed (metamorphosed juveniles and metamorphs) newts of site A: VON BERTALANFFY regression between age and snout-vent length (transversal data).*



**Fig. 95.** Croissance de chaque catégorie de tritons adultes du site A (Lac de la Cabane) : coefficients de corrélation de Spearman et régression linéaire (données transversales).  
*Growth of each adult newt category of site A: coefficient of correlation of Spearman and linear regression (transversal data).*

### Suivi longitudinal des tritons

Sur les 391 tritons adultes marqués en 1997, 25 ont été recapturés en mai 1998 (sur un effectif total d'adultes de 332 tritons), 44 en octobre 1998 (N = 458), 23 en mai 1999 (N = 374), 26 en octobre 1999 (N = 695) et 15 en mai 2000 (N = 534). 14 des 105 tritons adultes capturés en octobre 1997 (après que les tritons tatoués ont été libérés dans l'eau) étaient marqués par tatouage. La régression linéaire de la proportion de tritons marqués sur le temps donne une estimation de la disparition des animaux marqués 37 mois après le marquage, soit en décembre 2000 (**fig. 97**). Le taux de survie après 1 an (période octobre 1997 – octobre 1998) était de 0.72. Pour la deuxième année de capture (comparaison octobre 1998 – octobre 1999), il n'était plus que de 0.39. L'espérance de vie estimée des animaux adultes marqués était d'au moins 3 ans (**fig. 97**).

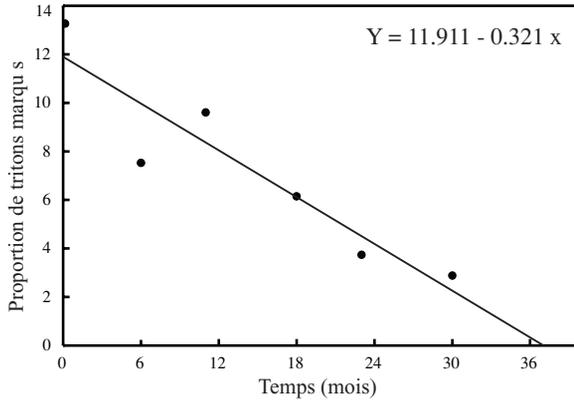
Sur les 391 tritons adultes marqués, 101 ont été recapturés entre août 1997 et mai 2000. 252 des tritons marqués en 1997 étaient des pédomorphes. Les recaptures de ceux-ci ont montré que 12 s'étaient métamorphosés et étaient donc devenus des métamorphes (prélèvements de 1997 : 1 individu ; 1998 : 6 individus ; 1999 : 4 individus ; 2000 : 1 individu), tandis que 69 autres individus recapturés avaient gardé leurs attributs de pédomorphe. Ainsi, 15% des pédomorphes recapturés s'étaient métamorphosés.

La plupart des tritons ne grandissaient pas entre les périodes de capture et nombre d'entre eux rapetissaient (**fig. 98**). Les variations de taille ne différaient ni entre les femelles pédomorphes et métamorphes (respectivement,  $\bar{X} \pm SE = -0.11 \pm 0.02$  mm/mois et  $-0.05 \pm 0.04$  mm/mois ; test  $t_{47} = -1.439$ ,  $P = 0.16$ ), ni entre les mâles pédomorphes et métamorphes (respectivement,  $\bar{X} \pm SE = -0.01 \pm 0.04$  mm/mois et  $-0.03 \pm 0.02$  mm/mois ; test  $t_{26} = 0.306$ ,  $P = 0.76$ ).



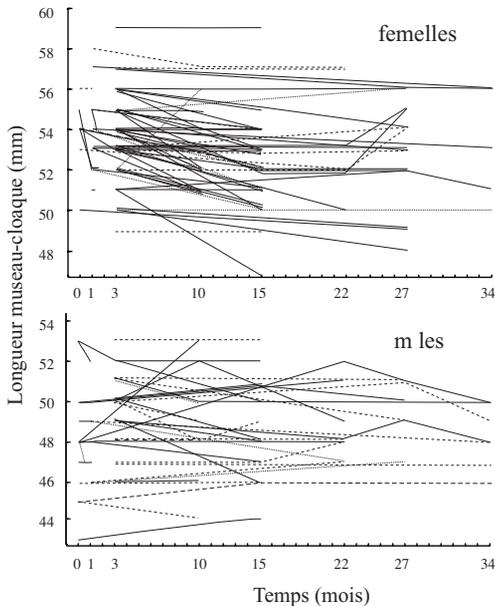
**Fig. 96.** *Triturus a. alpestris* pédomorphe mâle (lac de la Cabane, site A, France, mai 1998).

L'activité en phase aquatique est annuelle chez au moins une partie de la population métamorphique. Ainsi, 14 métamorphes marqués ont été recapturés lors de deux années successives, tandis que 8 l'ont été après seulement 2 ou 3 ans. Le fait que quelques métamorphes (N = 4) aient été capturés aux périodes précédant (octobre) et suivant (mai) le gel du lac est en faveur d'une présence dans l'eau durant la période hivernale.



**Fig. 97.** Proportion des tritons marqués aux différentes périodes d'échantillonnage et régression linéaire (0 : octobre 1997 ; 6 : mai 1998 ; 11 : octobre 1998 ; 18 : mai 1999 ; 23 : octobre 1999 ; 30 : mai 2000).

*Relative frequency of marked newts at the different sampling dates and linear regression.*

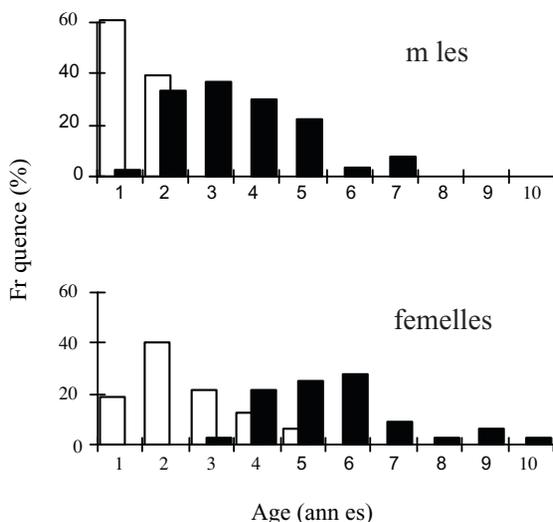


**Fig. 98.** Variations de la longueur museau-cloaque (mm) des tritons marqués. Traits continus : pedomorphes ; traits interrompus espacés : métamorphes; traits interrompus étroits : pedomorphes métamorphosés.

*Variations in snout-vent length (mm) of marked newts. Solid lines: pedomorphs; large dashed lines: metamorphs, small dashed lines: metamorphosed pedomorphs.*

### 5.3.2. Population B : Parana (Italie)

Les structures d'âge différaient largement entre les pédomorphes (N = 28) et métamorphes (N = 37) mâles (test U = 69, Z = -5.948, P < 0.001), ainsi qu'entre les pédomorphes (N = 32) et métamorphes (N = 32) femelles (test U = 45.5, Z = -6.264, P < 0.001). Les médianes étaient à 1 et 3 ans chez les pédomorphes et métamorphes mâles et à 2 et 5 ans chez les femelles. La plupart des pédomorphes mâles atteignaient leur maturité sexuelle à 1 an, tandis que la plupart des mâles métamorphes n'acquerraient leur maturité que plus tard, à 2 ou 3 ans. Les différences d'âge à la maturité sexuelle sont encore plus grandes chez les femelles, avec la majorité des pédomorphes femelles atteignant leur maturité à l'âge de 2 ans et la plupart des métamorphes femelles à 4 ans ou plus tard. Tandis que l'âge des pédomorphes mâles n'excédait pas 2 ans, il atteignait 7 ans chez les métamorphes mâles. La plus vieille femelle pédomorphique avait 5 ans, tandis que la femelle métamorphique la plus âgée avait 10 ans (**fig. 99**).

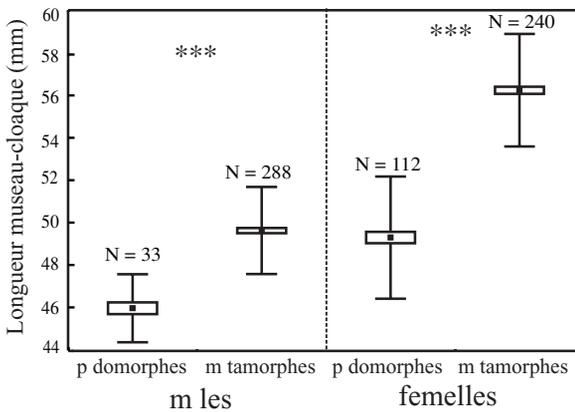


**Fig. 99.** Structures d'âge des tritons du site B (Parana). Mâles métamorphes (N = 37) et pédomorphes (N = 28) ; femelles métamorphes (N = 32) et pédomorphes (N = 32). Barres noires : métamorphes ; barres blanches : pédomorphes.

*Age structures of metamorphs and pedomorphs of site B. Black bars: metamorphs; open bars: pedomorphs.*

Les tailles des tritons (longueur museau-cloaque) différaient grandement entre les deux formes. Les pédomorphes étaient plus petits que les métamorphes et ce, qu'il s'agisse des mâles (pédomorphes :  $\bar{X} \pm SE = 45.4 \pm 0.3$  mm ; métamorphes :  $49.7 \pm 0.1$  mm ; test  $t_{319} = -9.91$ , P < 0.001) ou des femelles (pédomorphes :  $\bar{X} \pm SE = 49.3 \pm 0.3$  mm ; métamorphes :  $56.2 \pm 0.2$  mm ; test  $t_{350} = -22.25$ , P < 0.001 ; **fig. 100**).

Les caractéristiques des structures d'âge de la population du site B (maturité précoce) et l'absence dans ce milieu de juvéniles terrestres font que nous n'avons pas ou peu disposé de données entre la naissance et la maturité, c'est-à-dire durant la phase de croissance principale. Nous avons cependant utilisé le modèle de VON BERTALANFFY afin d'avoir une idée des taux de croissance. Ainsi le taux de croissance ( $K \pm SE$ ) des pédomorphes mâles était de  $2.901 \pm 0.259$  contre  $1.19 \pm 0.266$  pour les métamorphes mâles et celui des pédomorphes femelles était de  $1.412 \pm 0.249$  contre  $0.475 \pm 0.032$  pour les métamorphes femelles. Il n'y a aucune relation significative entre l'âge et la longueur du corps, que ce soit chez les métamorphes mâles ( $r_s = -0.246$ ,  $t_{35} = -1.503$ ,  $P = 0.14$ ) et femelles ( $r_s = -0.199$ ,  $t_{30} = 1.113$ ,  $P = 0.27$ ) ou chez les pédomorphes mâles ( $r_s = -0.149$ ,  $t_{26} = -0.768$ ,  $P = 0.45$ ) ou femelles ( $r_s = 0.113$ ,  $t_{27} = 0.591$ ,  $P = 0.56$ ).

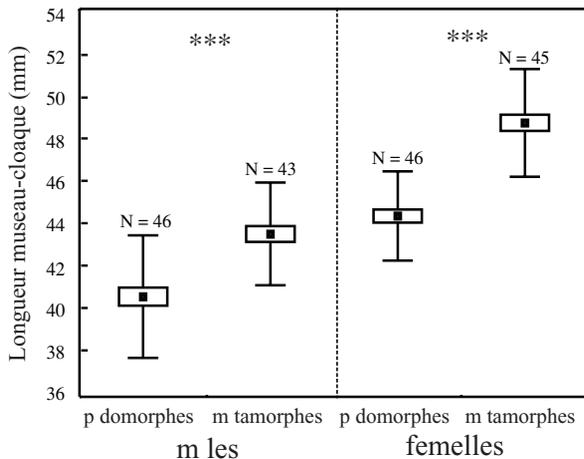


**Fig. 100.** Longueur museau-cloaque (mm) des métamorphes et pédomorphes, mâles et femelles du site B (Parana). Points : moyenne ; boîtes : SE ; moustaches : SD. \*\*\*  $P < 0.001$  (test t).

*Snout-vent length (mm) of metamorphs and paedomorphs, males and females of site B. Dots: mean; boxes: SE; whiskers: SD.*

### 5.3.3. Population C : Drakolimni – Tymphi (Grèce)

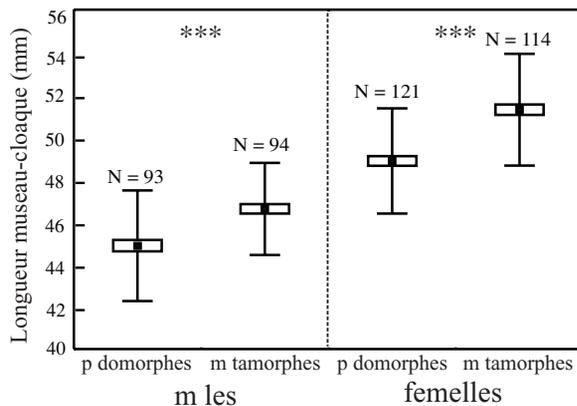
Les deux formes n'avaient pas les mêmes structures de taille (longueur museau-cloaque). Les pédomorphes étaient un peu plus petits que les métamorphes et ce, qu'il s'agisse des mâles (pédomorphes :  $\bar{X} \pm SE = 40.7 \pm 0.4$  mm ; métamorphes :  $43.6 \pm 0.4$  mm ; test  $t_{87} = -5.204$ ,  $P < 0.001$ ) ou des femelles (pédomorphes :  $\bar{X} \pm SE = 44.4 \pm 0.3$  mm ; métamorphes :  $48.7 \pm 0.4$  mm ; test  $t_{89} = -8.983$ ,  $P < 0.001$  ; **fig. 101**).



**Fig. 101.** Longueur museau-cloaque (mm) des métamorphes et pédomorphes, mâles et femelles du site C (Drakolimni-Tymphi). Points : moyenne ; boîtes : SE ; moustaches : SD. \*\*\* P < 0.001 (test t).  
*Snout-vent length (mm) of metamorphs and paedomorphs, males and females of site C. Dots: mean; boxes: SE; whiskers: SD.*

### 5.3.4. Population D : Drakolimni – Smolikas (Grèce)

Les deux formes n’avaient pas les mêmes structures de taille (longueur museau-cloaque). Les pédomorphes étaient un peu plus petits que les métamorphes et ce, qu’il s’agisse des mâles (pédomorphes :  $\bar{X} \pm SE = 44.9 \pm 0.3$  mm ; métamorphes :  $46.6 \pm 0.2$  mm ; test  $t_{185} = -4.941$ ,  $P < 0.001$ ) ou des femelles (pédomorphes :  $\bar{X} \pm SE = 48.9 \pm 0.2$  mm ; métamorphes :  $51.3 \pm 0.3$  mm ; test  $t_{233} = -7.252$ ,  $P < 0.001$  ; **fig. 102**).



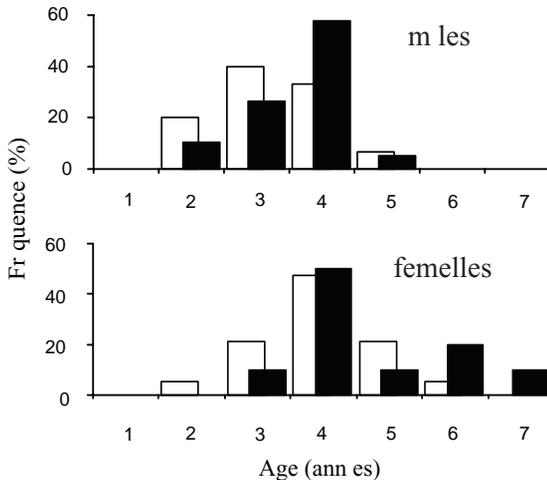
**Fig. 102.** Longueur museau-cloaque (mm) des métamorphes et pédomorphes, mâles et femelles du site D (Drakolimni-Smolikas). Points : moyenne ; boîtes : SE ; moustaches : SD. \*\*\* P < 0.001 (test t).  
*Snout-vent length (mm) of metamorphs and paedomorphs, males and females of site D. Dots: mean; boxes: SE; whiskers: SD.*

### 5.3.5. Population E : Mont-Megna (Italie)

Quoique les structures d'âge étaient un peu décalées vers des âges plus jeunes chez les pédomorphes, il n'y avait aucune différence significative entre les pédomorphes (N = 19) et métamorphes mâles (N = 16) ( $U = 112$ ,  $Z = -1.421$ ,  $P = 0.19$ ) et entre les pédomorphes (N = 19) et métamorphes femelles (N = 10) ( $U = 67.5$ ,  $Z = -1.262$ ,  $P = 0.21$ ). Les médianes étaient inférieures chez les pédomorphes mâles (3 ans) que chez les métamorphes mâles (4 ans) et identiques (4 ans) chez les femelles des deux formes. La maturité sexuelle était atteinte à 2 et 3 ans chez les pédomorphes mâles, entre 2 et 4 ans chez les métamorphes mâles, entre 2 et 4 ans chez les pédomorphes femelles et à 3 ou 4 ans chez les métamorphes femelles. Les longévités étaient respectivement de 5, 5, 6 et 7 ans (**fig. 103**).

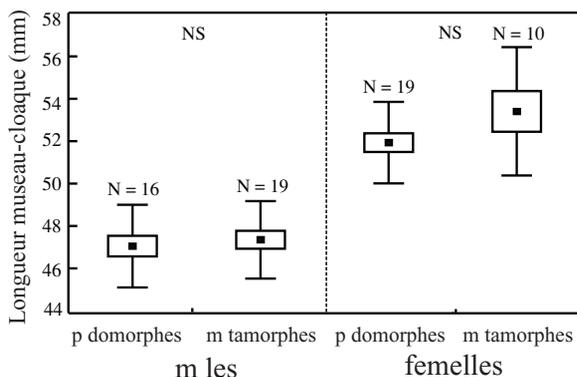
Les longueurs museau-cloaque des pédomorphes et métamorphes ne différaient pas significativement, que ce soit chez les mâles (pédomorphes :  $\bar{X} \pm SE = 47.1 \pm 0.5$  mm ; métamorphes :  $47.4 \pm 0.4$  mm ; test  $t_{33} = -0.469$ ,  $P = 0.64$ ) ou les femelles (pédomorphes :  $\bar{X} \pm SE = 51.9 \pm 0.4$  mm ; métamorphes :  $53.4 \pm 0.9$  mm ; test  $t_{27} = -1.603$ ,  $P = 0.13$ ) (**fig. 104**).

Le taux de croissance ( $K \pm SE$ ) des pédomorphes était un peu supérieur à celui des métamorphes :  $0.703 \pm 0.037$  contre  $0.509 \pm 0.030$ . Il n'y avait aucune relation significative entre l'âge et la longueur du corps, que ce soit chez les métamorphes mâles ( $r_s = -0.101$ ,  $t_{17} = -0.419$ ,  $P = 0.68$ ) et femelles ( $r_s = 0.392$ ,  $t_8 = 1.204$ ,  $P = 0.26$ ) ou chez les pédomorphes mâles ( $r_s = 0.334$ ,  $t_{14} = 1.326$ ,  $P = 0.21$ ) ou femelles ( $r_s = 0.281$ ,  $t_{17} = 1.209$ ,  $P = 0.24$ ).



**Fig. 103.** Structures d'âge des tritons du site E (Mt. Megna). Mâles métamorphes (N = 16) et pédomorphes (N = 19) ; femelles métamorphes (N = 10) et pédomorphes (N = 19). Barres noires : métamorphes ; barres blanches : pédomorphes.

*Age structures of metamorphs and paedomorphs of site E. Black bars: metamorphs; open bars: paedomorphs.*

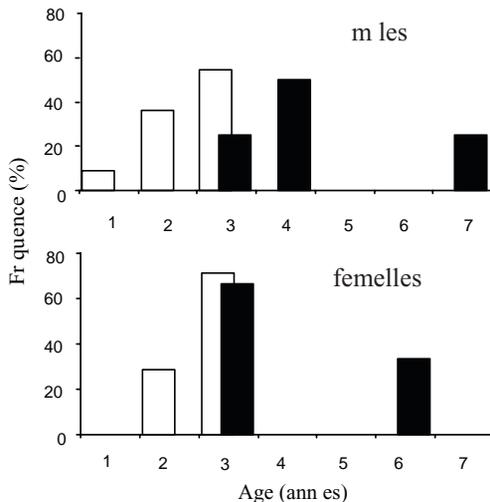


**Fig. 104.** Longueur museau-cloaque (mm) des métamorphes et pédomorphes, mâles et femelles du site E (Mt. Megna). points : moyenne ; boîtes : SE ; moustaches : SD. NS  $P > 0.05$  (test t).

*Snout-vent length (mm) of metamorphs and paedomorphs, males and females of site E. Dots: mean; boxes: SE; whiskers: SD.*

### 5.3.6. Population F : Colorio (Italie)

Il y avait une différence significative de structure d'âge entre les mâles pédomorphes (N = 11) et métamorphes (N = 4) ( $U = 3, P < 0.05$ ), mais pas entre les femelles pédomorphes (N = 14) et métamorphes (N = 3) ( $U = 10, P = 0.20$ ). Les médianes étaient à 3 ans chez les pédomorphes mâles contre 4 chez les métamorphes du même sexe et à 3 chez les femelles des deux formes. Les plus jeunes individus avaient 1 an chez les pédomorphes mâles, 3 ans chez les métamorphes mâles, 2 ans chez les pédomorphes femelles et 3 ans chez les métamorphes femelles (**fig. 105**).



**Fig. 105.** Structures d'âge des tritons du site F (Colorio). Mâles métamorphes (N = 4) et pédomorphes (N = 11) ; femelles métamorphes (N = 3) et pédomorphes (N = 11). Barres noires : métamorphes ; barres blanches : pédomorphes.

*Age structures of metamorphs and paedomorphs of site F. Black bars: metamorphs; open bars: paedomorphs.*

Les longueurs museau-cloaque des pédomorphes et métamorphes ne différaient pas significativement, que ce soit chez les mâles (pédomorphes :  $\bar{X} \pm SE = 44.5 \pm 0.3$  mm ; métamorphes :  $43 \pm 1.4$  mm ; test  $t_{13} = 1.668$ ,  $P = 0.12$ ) ou les femelles (pédomorphes :  $\bar{X} \pm SE = 46 \pm 0.3$  mm ; métamorphes :  $48 \pm 4.2$  mm ; test  $t_{15} = -1.102$ ,  $P = 0.29$ ).

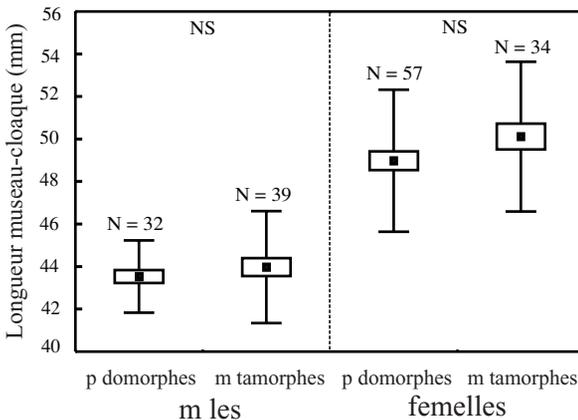
### 5.3.7. Population G : La Pianca (Italie)

L'absence de métamorphes dans ce site ne nous a permis que d'analyser les structures d'âge des pédomorphes. Les médianes étaient à 3 ans chez les pédomorphes mâles ( $N = 14$ ) et femelles ( $N = 17$ ). Les plus jeunes individus avaient 2 ans et les plus âgés 4 ans, que ce soit chez les mâles ou les femelles.

Les longueurs museau-cloaque moyennes ( $\pm SE$ ) des pédomorphes étaient de  $45.3 \pm 0.3$  mm chez les mâles ( $N = 14$ ) et de  $49 \pm 0.5$  mm chez les femelles ( $N = 17$ ).

### 5.3.8. Population H : Fontanelle (Italie)

Les longueurs museau-cloaque des pédomorphes et métamorphes ne différaient pas significativement, que ce soit chez les mâles (pédomorphes :  $\bar{X} \pm SE = 43.5 \pm 0.3$  mm ; métamorphes :  $43.9 \pm 1.4$  mm ; test  $t_{69} = -0.821$ ,  $P = 0.41$ ) ou les femelles (pédomorphes :  $\bar{X} \pm SE = 49 \pm 0.4$  mm ; métamorphes :  $50.1 \pm 0.6$  mm ; test  $t_{89} = -1.537$ ,  $P = 0.13$  ; **fig. 106**).

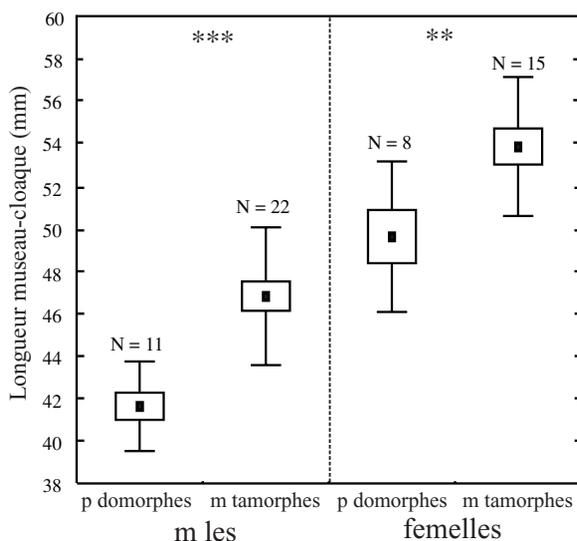


**Fig. 106.** Longueur museau-cloaque (mm) des métamorphes et pédomorphes, mâles et femelles du site H (Fontanelle). Points : moyenne ; boîtes : SE ; moustaches : SD. NS  $P > 0.05$  (test t).

*Snout-vent length (mm) of metamorphs and paedomorphs, males and females of site H. Dots : mean; boxes: SE; whiskers: SD.*

### 5.3.9. Population I : Valtos (Grèce)

Les deux formes n'avaient pas les mêmes structures de taille (longueur museau-cloaque). Les pédomorphes étaient un peu plus petits que les métamorphes et ce, qu'il s'agisse des mâles (pédomorphes :  $\bar{X} \pm SE = 41.6 \pm 0.6$  mm; métamorphes :  $46.8 \pm 0.7$  mm ; test  $t_{31} = -4.792$ ,  $P < 0.001$ ) ou des femelles (pédomorphes :  $\bar{X} \pm SE = 49.6 \pm 1.3$  mm ; métamorphes :  $53.9 \pm 0.9$  mm ; test  $t_{21} = -2.880$ ,  $P < 0.01$  ; **fig. 107**).

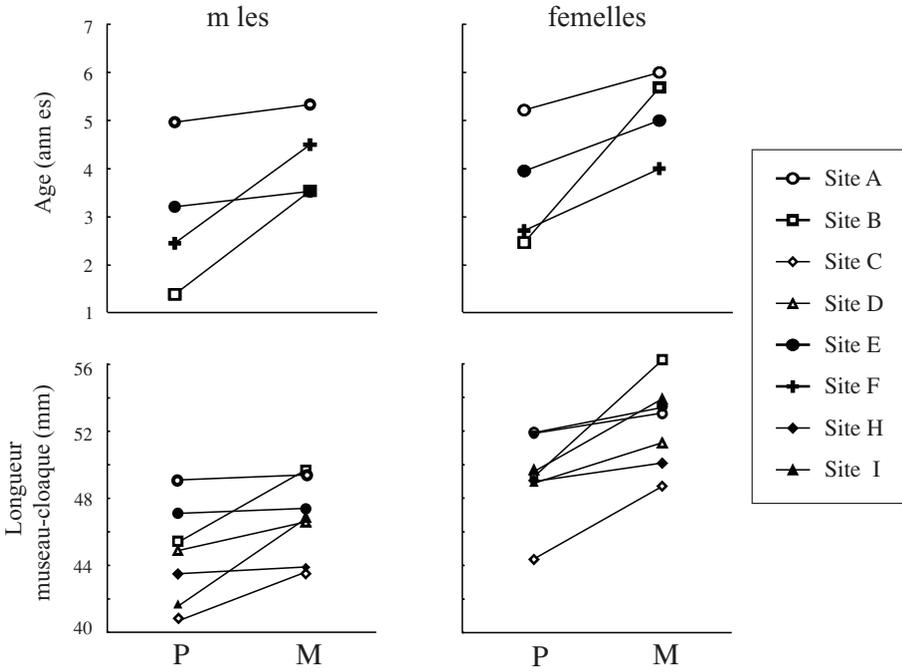


**Fig. 107.** Longueur museau-cloaque (mm) des métamorphes et pédomorphes, mâles et femelles du site I (Valtos). Points : moyenne ; boîtes : SE ; moustaches : SD. \*\*  $P < 0.01$ , \*\*\*  $P < 0.001$  (test t).

*Snout-vent length (mm) of metamorphs and paedomorphs, males and females of site I. Dots: mean; boxes: SE; whiskers: SD.*

### 5.3.10. Comparaison des populations

Les différences d'âge entre les deux formes variaient selon les populations considérées (**fig. 108**). Une analyse de la variance à trois critères révèle que le site, la forme et le sexe des tritons ont une influence sur leur âge. De même, toutes les interactions d'ordre 2 à l'exception de «forme x sexe» sont significatives (**tableau 12**). Les différences de longueur corporelle entre les deux formes variaient également selon le site étudié (**fig. 108**). Une analyse de la variance à trois critères révèle que le site, la forme et le sexe des tritons ont aussi une influence sur leur longueur corporelle. De même, toutes les interactions d'ordre 2 et d'ordre 3 étaient significatives (**tableau 13**).



**Fig. 108.** Age moyen (années) et longueur museau-cloaque moyenne (mm) des pedomorphes et metamorphes, mâles et femelles dans les différentes populations étudiées. P : pedomorphes ; M : metamorphes.

*Mean age (years) and snout-vent length (mm) of metamorphs and paedomorphs, males and females in the different studied populations. P: paedomorphs; M: metamorphs.*

**Tableau 12.** Résumé d'une analyse de variance à 3 critères (population, forme, sexe) de l'âge des tritons (avec transformation en  $\log_{10}$ ).  
*Summary of a three-way analysis of variance of the age of newts.*

Source de variation	dl	SC	CM	F	P
Site	3	5.1723	1.7241	103.952	< 0.001
Forme	1	1.6173	1.6173	88.526	< 0.001
Sexe	1	0.4623	0.4623	24.861	< 0.001
Site x forme	3	2.1242	0.7081	41.891	< 0.001
Site x sexe	3	0.6328	0.2109	12.865	< 0.001
Forme x sexe	1	0.0005	0.0005	0.006	0.94
Site x forme x sexe	3	0.0314	0.0105	0.665	0.57
Résidus	327	6.1109	0.0187		
total	342	11.9093			

**Tableau 13.** Résumé d'une analyse de variance à 3 critères (population, forme, sexe) de la longueur museau-cloaque des tritons (avec transformation en  $\log_{10}$ ).  
*Summary of a three-way analysis of variance of the snout-vent length of newts.*

Source de variation	dl	SC	CM	F	P
Site	6	0.4823	0.0804	161.78	< 0.001
Forme	1	0.1058	0.1058	212.880	< 0.001
Sexe	1	0.4151	0.4151	835.383	< 0.001
Site x forme	6	0.076	0.1277	25.693	< 0.001
Site x sexe	6	0.0210	0.0035	7.046	< 0.001
Forme x sexe	1	0.0245	0.0245	4.1157	< 0.05
Site x forme x sexe	6	0.00730	0.0012	2.448	< 0.05
Résidus	1681	0.8353	0.0005		
total	1708	1.9878			

## 5.4. Discussion

Les analyses squelettochronologiques montrent que les structures d'âge différaient entre pedomorphes et métamorphes, principalement dans la population B, mais aussi dans une moindre mesure dans la population F. Par contre, les structures d'âge étaient similaires dans les populations A et E. La pedomorphose résultait ainsi d'un retard du développement somatique, sans modification de développement des organes reproducteurs dans les populations A et E, mais d'une précocité de la maturité sexuelle dans les populations B et F.

### 5.4.1. Processus hétérochroniques

Les classifications des processus pedomorphiques ont été nombreuses depuis les premières synthèses de DE BEER (1930, 1940, 1951). GOULD (1977) a simplement renommé quelques-uns de ces processus. Selon ces définitions qui prennent comme point de comparaison la forme à la maturité sexuelle, la pedomorphose observée dans les sites B et F est due à une progénèse tandis que celle des populations A et E est imputable à une néoténie. La néoténie avait été mise en évidence par squelettochronologie (KALEZIC *et al.* 1996). Elle était aussi généralement considérée comme étant le processus responsable de la pedomorphose larvaire des urodèles (GOULD 1977, GILBERT 1994, RAFF 1996, RIDLEY 1996, SMITH & SKULASON 1996). Des cas de pedomorphose avaient aussi été attribués à une progénèse, mais seulement en condition expérimentale (RYAN & SEMLITSCH 1998) ou par inférence de critères peu fiables, telles la structure de lobes testiculaires (BRUCE 1976) ou la taille d'espèces actuelles (HEALY 1974) et fossiles (MCNAMARA 1997). Notre étude démontre ainsi, d'une part, que les deux processus peuvent mener à la pedomorphose en environnement naturel et, d'autre part, qu'ils peuvent avoir lieu chez une même espèce.

ALBERCH *et al.* (1979) ont proposé un modèle plus détaillé que celui de GOULD (1977) pour rendre compte des processus hétérochroniques (*cf.* **fig. 2**, page 23). L'avantage de leur modèle est de représenter, sous forme de courbes de croissance, les ontogénies ancestrales et descendantes. En effet, le modèle de GOULD est une représentation schématique (le modèle en horloge : *cf.* **fig. 1**, page 21) qui donne une compréhension du phénomène, mais sans paramètres affectant la croissance. Une autre différence entre les deux études tient dans la décomposition de la néoténie et de l'accélération de Gould en deux processus distincts : d'une part la néoténie et le post-déplacement et d'autre part l'accélération et le pré-déplacement (ALBERCH *et al.* 1979). Cette séparation est intéressante. En effet, elle montre qu'une pedomorphose sans modification du temps de développement des organes sexuels pourrait être produite par une modification du taux de croissance (néoténie) ou par un décalage de son initiation (post-déplacement). Chez les urodèles, une telle classification est difficile car il n'est pas évident ou possible d'attribuer la pedomorphose à l'un ou l'autre de ces processus.

Chez le triton alpestre, le développement larvaire initial semble être identique entre les deux chemins ontogénétiques. Ensuite, au moment où devrait se produire la métamorphose, il y a bifurcation des ontogénies. Le développement somatique s'accroît rapidement lors de la voie métamorphique, tandis qu'il est plus lent dans la voie pédomorphique. Il n'est pas nécessairement nul. En effet, de nombreux pédomorphes montrent des signes variés de métamorphose. Les expériences de laboratoire montrent ainsi que la métamorphose des adultes est plus lente que celle des larves (*cf.* **chapitre 7** ; BRANDON 1976). Ainsi, si on considère le début des modifications entre les deux voies de développement, on se retrouve avec une néoténie (développement ralenti) et un post-déplacement (développement enclenché en retard). Toutefois, il pourrait aussi n'y avoir aucune métamorphose, même lente. Les trajectoires de croissance pouvant prendre des formes variables, elles peuvent ainsi avoir une forme sigmoïde avec une accentuation du «S» plus ou moins accusée. Un post-déplacement concerne ainsi une pente avec un taux de croissance initialement nul, tandis qu'une néoténie implique une pente initiale, mais toutefois plus faible que celle de l'ancêtre. Toutes ces caractéristiques font que la terminologie de GOULD (1977) permet une vue d'ensemble du phénomène en laissant uniquement la distinction entre les événements somatiques et sexuels (néoténie et pro-génèse). Nous conservons ainsi le vocable de néoténie pour les situations où le développement des organes sexuels n'est pas décalé entre ancêtres et descendants. Mais, nous gardons à l'esprit, que les taux de croissance et d'initiation d'étapes de développement peuvent varier au cours du temps.

La progénèse chez le triton alpestre ne correspond pas exactement à celle décrite par ALBERCH *et al.* (1979). Selon ces auteurs, lors d'une ontogénie progénétique, le développement somatique suit la trajectoire ancestrale mais s'arrête simplement plus tôt, avec acquisition parallèle de la maturité. Le modèle en horloge de GOULD (1977) ne convient pas non plus parfaitement car il montre que le développement est simplement tronqué par l'acquisition de la maturité sexuelle. Taille et forme sont ainsi plus petites et corrélées. Ainsi, pour avoir une progénèse type, la maturité sexuelle des pédomorphes devrait se produire à un stade précédant celui de la métamorphose des larves optant pour une voie métamorphique. Nous n'avons malheureusement pas la taille et l'âge classique de métamorphose des larves de cette population. Néanmoins, l'absence de juvéniles métamorphosés à l'eau lors de nos visites et les caractéristiques du développement des larves dans d'autres populations (MIAUD 1990 ; obs. pers.) permettent d'affirmer que cette métamorphose se produit après quelques mois de développement. Ainsi, les individus progénétiques acquièrent leur maturité dans un phénotype larvaire qui est déjà sur une voie pédomorphique. Ce n'est donc pas une simple troncation. La maturité étant tout de même largement décalée, nous interprétons toujours ce phénomène comme une progénèse. Notre définition de ce processus est ainsi une acquisition précoce des événements reproducteurs dans un *soma* juvénile. Cette définition était aussi employée par GOULD (1977), mais nous ne restreignons pas la progénèse à une acquisition de la maturité lors d'un arrêt de développement somatique. Ainsi, nous conservons le sens premier de la progénèse tel qu'il avait été donné par GIARD (1887).

L'acquisition de la maturité sexuelle nécessite aussi un certain temps et une taille minimale (STEARNS 1992) qui ne pourrait être atteinte par les jeunes larves de tritons alpestres. Des analyses morphologiques poussées devraient permettre de préciser la modification exacte des structures au cours du temps.

Les patrons de croissance varient beaucoup entre populations, mais aussi entre espèces. Ils pourraient avoir été sélectionnés, dans telle ou telle direction complexe, selon les circonstances locales. La modification du taux, de l'initiation et de l'arrêt du développement pourraient agir de concert, avec des amplitudes variables, en réponse à la sélection. Ils correspondraient à des adaptations locales. Plutôt que de néoténie ou progénèse stricte, il y aurait ainsi une tendance néoténique ou progénétique. La distinction de ces tendances reste particulièrement intéressante afin de comprendre les stratégies favorisant la pédomorphose dans des environnements variés.

#### 5.4.2. Hétérochronie en mosaïque

Conformément aux données séparées des âges et des tailles, les courbes de croissance sont presque identiques au site A et largement différentes au site B. Les taux de croissance des pédomorphes (obtenus en appliquant le modèle de VON BERTALLANFFY, corrigé pour une taille à l'éclosion non nulle) étaient près de trois fois supérieurs à ceux des métamorphes du site B. Ainsi, outre une acquisition précoce de la maturité sexuelle, les pédomorphes misent aussi sur la croissance générale du corps. Ces résultats supportent ainsi les hypothèses de RYAN & SEMLITSCH (1998). Alors que différents traits larvaires sont pédomorphiques, la taille globale pourrait être considérée comme une pérarmorphose produite par accélération car les juvéniles branchiés grandissent plus rapidement que les juvéniles métamorphosés. L'hétérochronie pourrait ainsi être en mosaïque, les caractères larvaires ne suivant pas la direction d'un développement de la taille du corps. Cependant, le terme «gigantisme» est plus adéquat que «pérarmorphose» pour décrire une augmentation de taille (GOULD 1977).

A d'autres niveaux, le développement d'éléments, telles les pièces osseuses, n'est pas nécessairement dépendant de la métamorphose au sens strict des pédomorphes (passage d'une forme aquatique présentant des fentes branchiales ouvertes et des branchies à une forme terrestre). Ainsi, des pédomorphes peuvent présenter des structures crâniennes pleinement métamorphosées alors que d'autres peuvent garder une structure larvaire (REILLY 1986, DJOROVIC & KALEZIC 2000). Cette dissociation varie selon les populations : l'appareil hyobranchial montre ainsi des signes de métamorphose moins prononcés dans certaines populations (DJOROVIC & KALEZIC 2000) que dans une population grecque (ROCEK 1996). Chez les *Notophthalmus*, la pédomorphose est principalement limitée à la rétention de quelques éléments hyobranchiaux et branchiaux. En effet, les os du crâne subissent une métamorphose normale chez tous les individus étudiés, qu'il s'agisse de pédomorphes ou de métamorphes (REILLY 1986). Par contre, les ambystomes montrent une pédomorphose plus

complète en retenant de nombreux caractères larvaires (REILLY 1987). Les stratégies de développement diffèrent ainsi entre les espèces (REILLY 1987) et les populations (DJOROVIC & KALEZIC 2000). Les différences de stratégies de développement pourraient venir d'une tendance différente des populations et espèces à se métamorphoser. Cette variabilité pourrait être la résultante d'environnements particuliers, soumis à des assèchements réguliers, par exemple. Au sein de populations de tritons alpestres, certains adultes exhibent des caractères pédomorphiques très prononcés, tandis que d'autres ont des branchies en régression. Au site A, la métamorphose des pédomorphes est considérablement ralentie, donnant ainsi une large gamme de formes à différents stades de développement.

### **5.4.3. La taille : un faible indicateur de l'âge pour la détermination des processus hétérochroniques**

Nos résultats montrent que des individus de même taille peuvent avoir des âges différents. Il est donc nécessaire de considérer l'âge et la taille comme deux traits séparés dans les études des processus hétérochroniques. Dans tous les cas où on ne dispose pas d'une relation proche du type 1 : 1 entre les deux traits, il est imprudent d'inférer des structures d'âge à des structures de taille (REILLY *et al.* 1997). Les données obtenues sur des organismes fossiles restent donc sujettes à caution, à moins que des structures pertinentes associées à l'âge ou à la maturité soient présentes.

### **5.4.4. Hétérochronie intraspécifique vs. interspécifique**

REILLY *et al.* (1997) considèrent que les patrons interspécifiques doivent être traités indépendamment des patrons intraspécifiques. Ils proposent l'utilisation du terme «pédomorphose» pour traiter les relations entre des espèces distinctes et celle du terme «pédogenèse» pour rendre compte des phénomènes intraspécifiques. Selon ces auteurs, les perspectives ne sont pas les mêmes dans les deux situations. En effet, la deuxième n'implique pas de changement phylétique. Ces auteurs appuient leur argumentation sur le problème du point de référence. En effet, étudiant des ambystomes-taupes pédomorphes et métamorphes, ils constatent, comme nous l'avons aussi montré pour le triton alpestre, qu'une métamorphose reste possible après la maturité. Alors que les trajectoires diffèrent, les tritons pourraient ainsi avoir une forme finale identique. Selon que l'on considère la forme finale, la forme à la maturité sexuelle ou l'évènement de métamorphose, on obtiendrait ainsi des processus différents. Il est vrai que ce type de métamorphose tardive peut poser un problème. Néanmoins, nous considérons que la maturité sexuelle est l'élément-clé de référence. Le processus d'intérêt est donc situé avant une éventuelle métamorphose tardive (en terme de processus de base bien sûr, car l'optique d'une possibilité de vie terrestre ultérieure pourrait être avantageuse à ces animaux confrontés à des environnements variables). Une perte totale ultérieure de la

métamorphose peut alors mener à une espèce totalement pédomorphique. On se retrouve ainsi dans le cas classique qui peut être associé avec la terminologie interspécifique. De plus, alors que l'exemple de l'ambystome était proposé par REILLY *et al.* (1997) pour expliquer ce problème, il est de nombreuses espèces, tel l'axolotl utilisé par ces mêmes auteurs dans une étude interspécifique et même des *Eurycea* pédomorphes, qui peuvent, dans des conditions extrêmement rares, entreprendre une métamorphose (en laboratoire, cela peut se produire par injection de thyroxine : KEZER 1952, BRUCE 1976). De surcroît, la limite entre des espèces actuelles, particulièrement chez les complexes d'ambystomes (SHAFFER & MCKNIGHT 1996) et plus encore entre des espèces fossiles, est loin d'être nette. L'intérêt d'une comparaison intraspécifique réside dans la démonstration d'avantages directs qui peuvent éventuellement favoriser la formation d'espèces. Ces espèces pouvant s'isoler les unes des autres progressivement, leur distinction en tant qu'entité individualisée reste ainsi souvent délicate et ne peut être qu'approximative. Les définitions biologiques des espèces tolèrent en effet des flux géniques avec des groupes apparentés, pourvu qu'une cohésion à l'intérieur du taxon soit maintenue et que les échanges soient limités (TEMPLETON 1989).

REILLY (1994) montrait également les processus pédomorphiques en comparant des espèces d'urodèles apparentées. Il concluait ainsi que la pédomorphose chez l'axolotl et le cryptobranche était due à une néoténie. Il se basait pour cela sur les trajectoires développementales de leur proche parent exhibant la condition métamorphique, respectivement la salamandre-tigre et la salamandre géante japonaise. Une telle comparaison nous paraît des plus hasardeuses car ces deux espèces métamorphiques ne sont pas les ancêtres de l'axolotl et du cryptobranche. De plus, l'analyse des structures d'âge d'espèces actuelles montre qu'au sein d'une même espèce et même sous-espèce, l'âge à la maturité varie selon les populations. Les conditions locales (phase d'activité, température,...) dues, entre autres, à l'altitude et à la latitude des sites offrent en effet des conditions de développement différentes (CAETANO & CASTANET 1993, DIAZ-PANIAGUA *et al.* 1996, MIAUD *et al.* 2000 ; cette étude). Quoique optant pour un trait d'histoire de vie similaire (la métamorphose par exemple), des individus de populations différentes peuvent donc avoir des patrons de croissance différents. Ces différences de trajectoires développementales peuvent aussi être imputées à des hétérochronies de croissance (CAETANO & CASTANET 1993). Ainsi, les conclusions tirées par REILLY *et al.* (1994) varieraient certainement s'ils étudiaient les mêmes taxons, mais provenant d'environnements différents. A titre d'exemple, ils utilisent la salamandre-tigre comme ancêtre métamorphique de l'axolotl. Or, cette espèce se rencontre depuis le niveau de la mer jusqu'à 3350 m d'altitude et du Canada au Mexique (PETRANKA 1998).

### 5.4.5. Gains obtenus par une absence de métamorphose

RYAN & SEMLITSCH (1998) émettaient l'hypothèse que les salamandres qui ne se métamorphosaient pas pourraient avoir plus d'énergie disponible pour la croissance ou le développement sexuel. Ils démontraient cette hypothèse avec un élevage de larves de salamandres. Au cours de cette expérience, les pédomorphes acquéraient la maturité plus précocement que les métamorphes et ce, à une taille identique. D'autres exemples, comme le dimorphisme des ailes chez les insectes, montrent aussi que l'énergie gagnée par l'absence de formation des ailes (surtout de la coûteuse musculature associée) permet la maturité précoce des femelles microptères (ROFF & FAIRBAIRN 1991). Nos résultats sur la population F semblent confirmer en situation naturelle l'hypothèse de RYAN & SEMLITSCH (1998). La faible taille de la population étudiée nous impose cependant de rester prudents quant à une généralisation. Par contre, la population B répond sans équivoque à l'hypothèse d'une maturité précoce. Les structures d'âge sont même extrêmement décalées entre les deux formes : les médianes diffèrent de 2 ans chez les mâles et 3 ans chez les femelles. La taille des deux formes diffère cependant aussi considérablement, contrairement à ce qui était observé dans l'expérience de RYAN & SEMLITSCH (1998). Cependant, cette caractéristique s'accorde bien avec la diminution de taille généralement observée chez les organismes progénétiques (GOULD 1977).

La raison principale de la petite taille des pédomorphes du site B tient, à notre sens, dans la reproduction relativement tardive des métamorphes (quelques années). En effet, alors que les ambystomes pédomorphes étudiés par RYAN & SEMLITSCH (1998) peuvent acquérir leur maturité après sept mois, les ambystomes métamorphes le peuvent à une date toute proche, aux alentours d'un an. Cette maturité précoce confère ainsi un partage du temps entre les deux formes d'ambystome. Il amène les pédomorphes à se reproduire quelques semaines ou mois avant les métamorphes dans les populations naturelles (KRENZ & SEVER 1995). Le gain de croissance gagné par l'absence de métamorphose pourrait permettre l'atteinte d'une taille identique à celle des métamorphes, qui ne sont qu'un peu plus vieux. Dans notre population B, par contre, le gain de croissance ne pourrait pas être suffisant pour égaler la taille des métamorphes ayant une ontogenèse de plusieurs années supplémentaires.

Les structures de taille des tritons du site H sont identiques et ne nous permettent pas d'établir d'hypothèse quant au processus pédomorphique engagé. Au site A, par contre, les structures d'âge et de taille sont similaires. L'énergie gagnée par l'absence de métamorphose ne semble ainsi attribuée ni à la croissance somatique ni à l'acquisition précoce de la maturité sexuelle. Ceci apparaît principalement chez les mâles car les femelles pédomorphes sont un rien plus jeunes que les femelles métamorphes. Cette différence entre les sexes pourrait être due à un plus grand avantage pour les femelles à se reproduire précocement, en terme du nombre de descendants par exemple. Les pédomorphes des sites C, D et I sont tous, en moyenne, plus petits que les métamorphes. Il pourrait ainsi s'agir d'une progénèse, mais toutefois vraisemblablement plus

limitée qu'au site B car les différences de taille entre les deux formes sont moins prononcées. Cependant, la néoténie pouvant aussi mener à une plus petite taille, si elle touche la taille globale de l'organisme (GOULD 1977), il ne nous est pas permis, pour le moment, d'établir une ferme conclusion. Une note de SMIRINA & SOFIANIDOU (1985) laisserait entendre une néoténie au site D, mais, vu le faible effectif analysé, les résultats restent sujets à caution.

#### 5.4.6. L'âge : une cible de la sélection

Les traits d'histoire de vie et en particulier l'âge à la maturité pourraient être les cibles principales de la sélection, reléguant au second plan la rétention de la morphologie larvaire (RYAN & SEMLITSCH 1998). Les situations où le premier avantage serait une reproduction précoce (site B et F) répondent à ce postulat. Néanmoins, indépendamment d'un découplage de l'évolution du *soma* et du *germen*, nous considérons que la morphologie somatique pourrait aussi être la cible principale de la sélection dans des situations où un morphotype alternatif serait adaptatif. La situation du partage des ressources, associée à une néoténie au site A, est un argument en faveur de notre hypothèse alternative (*cf.* **chapitre 4**). Quoiqu'aucun cas ne le démontre encore, avantages morphologiques et reproducteurs ne sont certainement pas incompatibles. Il pourrait ainsi y avoir une action plus cohérente de la sélection sur un tout fonctionnel incluant les organes somatiques et reproducteurs. Ce serait au travers de cet aspect intégré que la sélection pourrait agir, favorisant alors un développement précoce des organes reproducteurs au travers d'une morphologie larvaire. Si les deux traits étaient indépendants, le même trait reproducteur aurait dû être modelé chez les métamorphes qui font face aux mêmes caractéristiques environnementales. Abaisser l'âge à la première reproduction est ainsi vraisemblablement possible uniquement chez les individus restant dans le milieu aquatique, c'est-à-dire chez les pédomorphes. De plus, le gain d'une absence de métamorphose devrait permettre l'optimisation de l'énergie en direction des organes reproducteurs.

#### 5.4.7. Optimisation sur l'âge vs. la fécondité

Les avantages d'une reproduction précoce sont néanmoins à prendre en considération en relation avec la fécondité. En effet, la taille et la fécondité sont des traits corrélés chez les urodèles (SEMLITSCH 1985). Chez des organismes, comme les condors de californie, qui ne produisent qu'un jeune par an (MERTZ 1971), une diminution de la fécondité pourrait avoir plus d'effet sur le nombre de descendants qu'une diminution de l'âge d'acquisition de la maturité sexuelle. Toutefois, chez des organismes hautement productifs, tels les tritons (plus d'une centaine d'œufs : MIAUD 1990), l'avancée de l'âge à la première reproduction contribue plus à une augmentation de l'effectif d'une population qu'une maturité retardée (ROFF 1992). Une analyse de la fécondité de chaque classe d'âge permettrait de modéliser quantitativement le succès à vie des deux

formes de tritons. Elle nécessite cependant des prélèvements importants qui ne pourraient être réalisés que dans des populations d'effectifs élevés.

#### 5.4.8. Influence des conditions écologiques locales

Selon les modèles évolutifs de WHITEMAN (1994), la pédomorphose pourrait être déterminée par diverses caractéristiques des habitats aquatiques et terrestres. Ainsi, la pédomorphose devrait être sélectionnée lorsque les taux de croissance individuels sont plus importants dans l'environnement aquatique que dans l'environnement terrestre. Elle résulte alors d'une accélération de la maturité sexuelle des larves à croissance rapide (hypothèse de l'avantage pédomorphe). Une telle précocité de la première reproduction peut mener à un succès reproducteur à vie plus important (ROFF 1992, STEARNS 1992). Elle contribue particulièrement à un haut taux intrinsèque d'augmentation naturelle des populations. Il est particulièrement adaptatif après la colonisation de nouveaux habitats, des catastrophes ou des situations compétitives avec d'autres espèces (HEALY 1974). Par contre, lorsque l'environnement aquatique induit un taux de croissance plus faible que le milieu terrestre, la pédomorphose est attendue chez les larves qui se développent le plus lentement. Elles font alors le mieux qu'elles puissent faire, étant donné le coût et le seuil minimal d'une métamorphose (hypothèse du «meilleur d'un mauvais lot»). Les milieux froids de haute-altitude entourés d'un milieu terrestre favorable correspondraient à ce type de situation. Les larves à croissance plus rapide peuvent alors tirer avantage de l'exploitation de l'habitat terrestre (WHITEMAN 1994).

Nos données confortent en partie ces modèles évolutifs. Ainsi, le site A, situé à haute altitude, n'offre qu'une courte saison de croissance et de basses températures. Le développement des amphibiens, animaux ectothermes, étant tributaire de la température (KNIGHT 1937, ROME *et al.* 1992), il est donc nettement ralenti dans un tel milieu. La température et la période durant laquelle les points d'eau sont libres de glace nous semblent plus importantes que l'altitude. En effet, à même altitude, ces paramètres peuvent considérablement varier selon la conformation des sites (taux d'ensoleillement) et leur localisation latitudinale (plus haute température dans les montagnes du sud de l'Europe que dans la chaîne alpine). La similarité des structures d'âge des deux formes du site A montre une vie reproductive voisine. Elle conforte l'aspect de contrainte de la pédomorphose dans des sites aquatiques durs où la maturité sexuelle ne pourrait survenir qu'après une longue période de développement ralenti. Quoiqu'une régulation de la taille de la population puisse être dépendante de la densité (RICKLEFS 1990), une maturité tardive assure une démographie plus stable qu'une progénèse. La stabilité de la proportion des deux formes au cours des années est permise par la permanence du lac (du moins durant la période d'étude, une catastrophe étant toujours possible). Une telle similarité de structures d'âge caractérisait aussi les deux formes de la population E. L'altitude de ce site était cependant moindre et ses températures supérieures, ce qui permet

ainsi probablement un âge plus précoce à la maturité. La faible disponibilité en proies et la compétition avec d'autres espèces, jointes à une température plutôt faible, y ont peut-être empêché une acquisition fort précoce de la maturité. L'apparente permanence du site a, elle aussi, probablement permis l'établissement d'une structure d'âge étalée des pédomorphes. Le site d'étude de KALEZIC *et al.* (1996) était aussi permanent et situé en altitude. La néoténie, tout comme dans nos sites A et E, y était aussi le processus responsable de la pédomorphose.

Les processus pédomorphiques ont également été interprétés sur base de la théorie r-K de MACARTHUR & WILSON (1967) (GOULD 1977). Selon cette théorie, la progénèse est attendue sous des régimes de type r et la néoténie sous des régimes de type K (en fait s'approchant de régimes proches des extrêmes car les situations réelles ne sont que rarement purement r ou K). Ainsi, la progénèse pourrait être adaptative dans des environnements temporaires, perturbés, sujets à des catastrophes et la néoténie dans des milieux équilibrés, plus stables.

Les sites B et F sont de taille réduite, à élévation moyenne et relativement bien ensoleillés. Ils sont tous deux instables : en particulier le site F que nous avons vu presque asséché. Même leur profondeur maximale est des plus faibles : 70 cm pour le site B et 30 cm pour le site F. Ces conditions écologiques pourraient favoriser un renouvellement des populations plus instables, par progénèse. La permanence du site A et de celui de KALEZIC *et al.* (1996) confirme, par contre, la présence de la néoténie en milieu stable.

Après des catastrophes, un milieu vide et souvent riche en proies permet une croissance rapide des individus qui, profitant de ces conditions favorables, opteraient pour une vie aquatique et un trait d'histoire de vie progénétique. Leur faible âge à la première reproduction permettrait ainsi une restructuration rapide des populations. Des catastrophes fréquentes réduisent aussi la possibilité d'une maturité tardive des organismes branchifères à moins que des stratégies d'enfouissement dans la vase existent. Selon nos expériences de laboratoire, cela ne semble pas être le cas (*cf.* **chapitre 7**). De plus, la simple diminution du niveau d'eau (SEMLITSCH 1987, SEMLITSCH & WILBUR 1989) et l'augmentation de densité ont pour conséquence une augmentation du nombre de larves devenant métamorphes plutôt que pédomorphes (HARRIS 1987, SEMLITSCH 1987), du moins chez des espèces américaines. On peut donc supposer que les structures d'âge de ces populations, ainsi que le rapport des deux formes fluctuent au cours du temps. Les diminutions de la proportion de pédomorphes dans deux des sites que nous avons étudiés, après régression du niveau d'eau et à des densités très élevées, le confirment. Cependant, dans des milieux riches et pourtant stables, nous n'excluons pas la progénèse. Comme mentionné plus haut, une maturité sexuelle précoce devrait être sélectionnée pour des individus en condition de croissance rapide dans le milieu aquatique et, *a fortiori*, si le milieu terrestre est défavorable.

### 5.4.9. La pédomorphose facultative : tactique fixée vs. réversible

Les différents phénotypes alternatifs chez les espèces polymorphiques peuvent être fixés. Ainsi, un individu ne peut, au cours de son existence, que présenter une seule morphologie. Toutefois, chez de nombreuses espèces, un individu ayant adopté un phénotype particulier peut également opter pour un autre phénotype. Il y a ainsi réversibilité phénotypique. Néanmoins, au niveau morphologique, ce changement n'a généralement lieu qu'une seule fois. Le terme «irréversible» a ainsi été souvent utilisé pour différencier ce changement d'état unique, d'une réversibilité multiple, commune lors des tactiques sexuelles (GROSS 1991, HENSON & WARNER 1997).

La similarité des structures d'âge des pédomorphes et métamorphes du site A montre que peu de pédomorphes se métamorphosent. Le suivi longitudinal des tritons sur le terrain confirme ce point. Cependant, la métamorphose a quand même lieu chez au moins 15% des pédomorphes. Ces métamorphoses se produisant au cours des trois années de suivi, il est vraisemblable que ces animaux métamorphosés n'aient plus une longue espérance de vie. En effet, les structures d'âge nous apprennent que l'espérance de vie adulte des tritons n'est que de 4 ans. La proportion de capture d'adultes au site A confirme aussi les données issues des structures d'âge. En effet, les prédictions, obtenues par régression sur le temps de la proportion d'animaux marqués, montrent que, après 37 mois, tous les adultes marqués devraient avoir disparu. Les métamorphoses observées chez des adultes après une, deux ou trois années laissent supposer qu'ils étaient vieux lors de cet événement. Cette métamorphose est progressive. De nombreux pédomorphes montrent ainsi un développement variable de leurs branchies. Le ralentissement du développement de structures somatiques cadre ainsi bien avec un processus néoténique.

Le site A se sépare chaque année en deux cuvettes dont une s'assèche complètement alors que des centaines d'adultes, en majorité pédomorphes s'y retrouvent piégés. Les expériences de SEMLITSCH (1987) suggèrent que les métamorphoses observées pourraient être une conséquence de cet événement majeur. L'observation d'un pédomorphe métamorphosé, une dizaine de jours après sa capture dans la cuvette en voie d'assèchement, plaide en cette faveur. Des expériences en environnement contrôlé montrent que cela est effectivement possible chez les tritons de cette population (*cf.* **chapitre 7**). Néanmoins, les caractéristiques des structures d'âge et le faible pourcentage de métamorphoses laissent présager que seule une faible fraction des pédomorphes se métamorphose suite à l'assèchement de leur lac. Des observations de terrain et de laboratoire (*cf.* **chapitres 3 et 7**) montrent en effet que les pédomorphes peuvent conserver leurs attributs larvaires suite à l'assèchement de leur point d'eau.

Outre une stratégie d'évitement du risque d'assèchement, la métamorphose d'organismes ayant opté pour une ontogénie pédomorphique pourrait s'avérer adaptative en permettant la colonisation de nouveaux milieux et

l'échange entre populations dans d'éventuels systèmes en méta-populations. La faible espérance de vie des pédomorphes métamorphosés limite cependant le pouvoir colonisateur de ces animaux. Il reste cependant possible, particulièrement si d'autres sites se trouvent à proximité. La situation particulière du lac de la Cabane montre, qu'à l'heure actuelle, coloniser d'autres points d'eau n'est pas adaptatif. En effet, tous les autres lacs présents ont été empoisonnés. Ils ne constituent ainsi plus que des pièges où les tritons ne pourront survivre ou se reproduire. Les points d'eau situés sur d'autres massifs sont fort éloignés. De plus, ils contiennent aussi, pour la plupart, des salmonidés. Dans le passé, néanmoins, de tels déplacements auraient vraisemblablement permis l'échange de gènes entre les différents sites du col-bas (aire du lac de Cabane). En effet, l'empoisonnement des autres lacs (lac du Milieu et lac Noir) ne serait que récent (BREUIL 1985). Dans un contexte général de perpétuation de l'espèce, une possibilité de dispersion et de colonisation adaptative resterait intéressante. Seule la configuration des habitats rend adaptatif ou non un tel comportement erratique et peut favoriser son extinction si aucun autre avantage n'y est associé.

#### **5.4.10. Caractéristiques générales des structures d'âge et de taille**

Les taux de survie annuels au site A sont proches des données de la littérature sur d'autres populations. Ils sont, tous groupes confondus, de 0.69 dans notre population contre 0.65 dans un site de basse altitude (MIAUD 1991a,b) à 0.67 (SCHABETSBERGER & GOLDSCHMIDT 1994) et 0.81 (MIAUD *et al.* 2000) à haute altitude. La mortalité intervient ainsi principalement au cours des stades embryonnaires ou larvaires, comme cela a été montré par MIAUD (1991a).

La croissance des ectothermes se poursuit souvent durant toute leur vie. Cependant, elle se ralentit fortement après l'acquisition de la maturité sexuelle. Cette situation concerne également les amphibiens urodèles (CAETANO & CASTANET 1993). Ainsi, la croissance des tritons alpestres est nettement ralentie après l'acquisition de la maturité sexuelle. Le suivi longitudinal, durant 3 années consécutives des tritons marqués individuellement au site A, montre que de nombreux tritons ne grandissent pas entre les périodes de capture, voire même que beaucoup rapetissent. Une telle diminution de taille avait été constatée entre le début et la fin de la saison active dans d'autres milieux (GÜTLEB 1990, WHITEMAN *et al.* 1996). Les tritons, ayant acquis une taille suffisante pour la reproduction dans un environnement froid contraignant, ne semblent ainsi pas gagner suffisamment d'énergie pour miser à la fois sur leur croissance et sur la fécondité immédiate.

Le fait que les femelles du site B sont plus grandes que celles du site A, alors que la taille des mâles est identique dans les deux sites, pourrait révéler un avantage supplémentaire des femelles à acquérir une plus grande taille. Les transplantations de tritons à développement lent en situation naturelle (lac

alpin) montrent que le développement est considérablement accéléré en situation expérimentale (SCHABETSBERGER & GOLDSCHMIDT 1994). Une diminution de température entraînant une diminution d'activité et de croissance, l'altitude des sites a été mise en évidence pour expliquer les structures d'âge (ANDREONE *et al.* 1994, MARUNUCHI *et al.* 2000). Mais comme l'ont souligné MIAUD *et al.* (2000), les conditions de développement propre à chaque habitat sont un indicateur plus précis que l'altitude. Ces auteurs ont ainsi montré une relation entre la durée de phase active et les paramètres des structures d'âge (maturité, longévité). Cependant, à altitude voisine, les tritons alpestres étudiés par SCHABETSBERGER & GOLDSCHMID (1994) et MIAUD *et al.* (2000) mettent une dizaine d'années pour arriver à maturité, alors que ceux du site A mettent deux fois moins de temps. Quoique la phase de vie active puisse être plus longue au site A, la température des sites et la disponibilité en nourriture sont certainement des facteurs influençant les paramètres de croissance.



**Fig. 109.** Parana (site B, Italie, mars 1998).



## **Box 6. Sexual selection**

**Aim** To estimate the strength of sexual selection and isolation in mating encounters within and between morphs of the Alpine newt.

**Methods** Qualitative and quantitative analyses of two hundred and forty-eight dyadic and sixty triadic encounters involving 368 adult individuals from a French alpine lake. Use of isolation asymmetry, propensity asymmetry and joint isolation indexes. Quantification of the secondary sexual traits of males and females.

**Results** Behavioural patterns did not differ between sexually active paedomorphs and metamorphs. Their absolute and relative frequencies were similar in the two morphs. Both paedomorphs and metamorphs used luring movements of the tail to attract unresponsive females. The two morphs also interfered in competitive interactions. Spermatophore transfers between and within morphs were equally successful. However, paedomorphic males displayed to females less frequently than metamorphic males. The two morphs differed largely on the basis of epigamic characteristics, but the majority of these traits did not affect mating success.

**Main conclusions** Morphology and behaviour follow different ontogenetic pathways in paedomorphs and metamorphs. Decoupling of the two traits offers the possibility of morphological evolution without alteration of sexual behaviour patterns. The similar courtship behaviour of the two morphs favours sexual compatibility between them. Because of the large flow of genes between the two heterochronic morphs, these results do not support sympatric speciation models, but are consistent with the maintenance of polymorphism in natural populations.

**Key words** Sexual isolation – Sexual selection – Mate choice – Courtship – Morphological vs behavioural change – Alternative mating tactics – Isolation indexes

# Chapitre 6

---

## Interactions sexuelles

### 6.1. Introduction

Les espèces sont définies, selon le concept biologique, comme des groupes de populations naturelles capables d'intercroisement et qui sont reproductivement isolés d'autres groupes semblables (MAYR 1963). Toutefois, tant chez les plantes que chez les animaux, les formes hybrides sont loin d'être exceptionnelles et ce, particulièrement entre des espèces récemment individualisées (VALLÉE 1959, COUSIN 1967, PECIO & RAFINSKI 1985). Ainsi, les espèces peuvent être mieux définies comme des groupes d'organismes ou de populations qui, malgré d'éventuels flux géniques avec d'autres groupes analogues, maintiennent une cohésion et une identité génétique au fil du temps (TEMPLETON 1989). L'isolement reproducteur n'est alors pas nécessairement total entre les espèces. Il représente en fait plutôt une tendance d'organismes qui évitent de se reproduire avec ceux d'autres formes, races ou espèces (GILBERT & STARMER 1985). De nombreuses études ont examiné en détail l'isolement sexuel entre de tels groupes. Elles montraient ainsi que son intensité variait selon les groupes concernés (MALAGOLOWKIN-COHEN *et al.* 1965, HOUCK *et al.* 1988, TILLEY *et al.* 1990, MARKOW 1991, VERRELL & TILLEY 1992, ARNOLD *et al.* 1996, HOLLOCHER *et al.* 1997). Certaines études révélaient un isolement sexuel asymétrique. Ainsi, les membres d'un sexe pouvaient se montrer plus sélectifs que ceux de l'autre envers des congénères appartenant à un autre groupe (KANESHIRO 1976, ARNOLD *et al.* 1996, FRASER & BOAKE 1997, MICHALAK *et al.* 1997, BORDENSTEIN *et al.* 2000). Le comportement sexuel a été identifié, à maintes reprises, comme étant à la base de cet isolement sexuel (LITTLEJOHN & LOFTUS-HILLS 1968, HOIKALA 1986, VERRELL 1989a, VERRELL & ARNOLD 1989, FRASER & BOAKE 1997, MICHALAK *et al.* 1997).

Différentes études ont analysé l'isolement sexuel entre les différentes formes syntopiques d'espèces polymorphes, mais la plupart d'entre elles n'impliquaient qu'un faible nombre de croisements (BARLOW 1976, KORNFELD *et al.* 1982, BARLOW 1983, MAEKAWA & ONOZATO 1986, SMITH 1990b, ROFF & FAIRBAIRN 1991, ZIUGANOV & ZOTIN 1995). Chez les urodèles, les pédomorphes se reproduisent ensemble et avec les métamorphes (KRENZ & SEVER 1985, SEMLITSCH & WILBUR 1989, BOVERO 1991, WHITEMAN *et al.* 1999). Cependant, le succès des rencontres homomorphiques et hétéromorphiques reste inconnu.

Toutefois, le choix des membres d'une forme contre ceux de l'autre forme pourrait être voisin du choix d'organismes pour d'autres organismes conspécifiques présentant des caractères sexuels secondaires particuliers, mais avec, éventuellement, des conséquences évolutives plus profondes.

La théorie de la sélection sexuelle a été initialement proposée par DARWIN (1871) pour expliquer le succès plus élevé de certains individus. Selon DARWIN, les animaux peuvent lutter de deux manières différentes : par action directe contre les rivaux ou par séduction des membres du sexe opposé. Les caractères sexuels secondaires du plus fort (par exemple, les cornes) ou du plus «charmeur» (par exemple, la coloration) seraient alors sélectionnés. Les organismes sont ainsi en compétition avec comme résultat une diminution des ressources (les partenaires sexuels) présentes. Ces deux types de sélection sexuelle sont parfois dénommés, respectivement, sélection intrasexuelle et intersexuelle. Cependant, cette distinction n'est pas toujours employée car ces divisions sont souvent dépendantes (HALLIDAY 1992). L'évolution des caractères sexuels secondaires n'est toutefois pas uniquement dépendante de la sélection sexuelle. En effet, elle pourrait aussi dépendre de la sélection naturelle. Certains traits pourraient ainsi avoir été sélectionnés par la pression de prédation ou par un partage des ressources trophiques. Néanmoins, il a été montré à de nombreuses reprises que les organismes choisissent leurs partenaires sexuels et que de tels choix peuvent se faire sur base de caractères sexuels secondaires (ANDERSSON 1994). FISHER (1958) suggérait qu'une préférence sexuelle d'un type particulier pourrait conférer un avantage sélectif et ainsi devenir établie dans une espèce. Selon cette théorie, en sélectionnant un caractère sexuel secondaire, un organisme sélectionnerait ainsi d'autres traits qui seraient supposés être reliés à une meilleure survie. Il y aurait ainsi un auto-renforcement des préférences reproductrices.

Le rapport des sexes (*sex-ratio*) n'est pas toujours équilibré dans les populations naturelles. De surcroît, tous les membres d'une population ne sont pas sexuellement actifs en même temps. En effet, d'une part, mâles et femelles peuvent, en moyenne, commencer à se reproduire à des moments différents et, d'autre part, l'activité sexuelle peut décroître avec le temps plus rapidement chez les mâles ou chez les femelles. Le fait de s'être reproduit peut également avoir une influence sur la motivation sexuelle. EMLEN & ORING ont ainsi proposé le terme «rapport des sexes opérationnel» (*operational sex-ratio* ou OSR) pour décrire le rapport entre les femelles fertiles et les mâles sexuellement actifs à un moment donné. Plus l'OSR est déséquilibré, plus grande sera la variance dans le succès reproducteur des membres du sexe limité et plus le degré de polygamie sera élevé. Le comportement des espèces, et en particulier leurs préférences sexuelles, devrait ainsi varier avec l'OSR (EMLEN & ORING 1977).

Quoique les urodèles soient des animaux souvent clairement dimorphiques, en particulier dans le genre *Triturus* (HALLIDAY 1977a), les informations disponibles sur le choix des partenaires sont assez fragmentaires. Néanmoins, plusieurs études ont pu montrer son action tant de la part des femelles envers les mâles que l'inverse. Ainsi, les femelles de *Triturus carnifex*

(MALACARNE & CORTASSA 1983), *T. cristatus* (HEDLUND 1990) et *T. v. vulgaris* (GREEN 1991) se montrent sélectives pour des mâles arborant de hautes crêtes dorsales. Mais en fait, du moins chez *T. v. vulgaris*, cette préférence ne semble être exhibée que par des femelles préalablement fécondées (GABOR & HALLIDAY 1997). Les femelles se montrent ainsi moins sélectives au début de la période de reproduction. Un tel changement pourrait être relié au rapport des sexes opérationnel. Dans cette population, il était en effet biaisé en faveur des femelles au début de la période de reproduction et en faveur des mâles à la fin de cette période. La fécondation serait ainsi assurée par une première reproduction sans sélection du partenaire et la descendance maximalisée par une sélection ultérieure (GABOR & HALLIDAY 1997). Cette maximalisation pourrait être appuyée par le fait que les mâles arborant de hautes crêtes sont aussi ceux qui se sont bien nourris (GREEN 1991). Cependant, aucune étude n'a encore montré de liens avec le succès des descendants. La sélection sexuelle peut aussi s'opérer sur d'autres traits que la hauteur de crête dorsale, tels la taille du corps (MATHIS 1991) ou le taux d'exhibition de parades sexuelles (VINNEDGE & VERRELL 1998). Les mâles montrent aussi des préférences pour de grandes femelles (VERRELL 1982b, 1985, 1986, 1989c). Cette sélection paraît adaptative car la taille des femelles est corrélée à leur fécondité (VERRELL 1986).

La diversité au niveau des tactiques sexuelles au sein des individus du même sexe pourrait davantage être la règle que l'exception chez les animaux (HENSON & WARNER 1997). Des tactiques reproductrices alternatives ont été observées dans différents groupes, tels les insectes (CONVEY 1989), les poissons (GROSS 1984), les amphibiens (VERRELL 1989b, DENOEL 1999), les oiseaux (HUGIE & LANK 1997) et les mammifères (STOCKLEY *et al.* 1996). La plupart de ces tactiques peuvent être considérées comme le résultat d'une stratégie conditionnelle. Une telle stratégie permet à un individu d'acquiescer de l'information sur sa capacité à obtenir du succès au travers de tactiques alternatives et d'exprimer la tactique qui maximalise son succès (GROSS 1996). Ainsi, chez certaines espèces de poissons, les petits individus peuvent exhiber des tactiques opportunistes (*sneakers*) de manière à accéder à leur partenaire reproducteur (GROSS 1985, PONCIN *et al.* 1996). Cependant, ce ne sont pas nécessairement les plus petits qui se montrent opportunistes. En effet, chez les libellules, les plus petits mâles ont une importante masse musculaire pour leur taille. Ils sont ainsi mieux à même de défendre un territoire que les plus grands individus (CONVEY 1989).

Ces tactiques peuvent être fixées ou réversibles (VERRELL 1989b, GROSS 1984, HENSON & WARNER 1997). Les changements entre des alternatives peuvent être déterminés par des facteurs externes tels des opportunités de reproduction (DUNBAR 1982, VERRELL 1983, GOLDSCHMIDT *et al.* 1992), l'intensité lumineuse et le risque de prédation (MAGURRAN & SEGHERS 1990, REYNOLDS *et al.* 1993). Des organismes morphologiquement différents, tels les métamorphes et pédomorphes, pourraient ainsi utiliser des tactiques différentes afin d'attirer leur partenaire sexuel.

Chez les urodèles, les tactiques de cour sont nombreuses et peuvent dépendre de différents facteurs (VERRELL 1989b, DENOEL 1999). Ainsi, selon la

manière dont répond une femelle, le mâle pourra exécuter davantage certains comportements que d'autres (HALLIDAY 1975). Chez la plupart des espèces, le passage à la phase de transfert du spermatophore est une transition-clé. En effet, à ce moment, le mâle perd alors la femelle de vue. Cependant, alors que certaines espèces, comme le triton ponctué, nécessitent une réponse positive de la part de la femelle pour initier un tel comportement, d'autres, comme le triton alpestre, n'en ont pas besoin (HALLIDAY 1990). Ainsi, les tactiques alternatives du triton alpestre sont de devancer une femelle répondant négativement et de l'attirer ensuite par des mouvements de leurre (mouvement d'ondulation de la queue) ou d'attendre une réaction positive de la femelle avant de passer au transfert du spermatophore et de se passer alors de ces comportements de leurre (DENOEL *et al.* 2001a). De tels mouvements caudaux observés chez d'autres espèces pourraient aussi avoir un tel effet de leurre (WAMBREUSE & BELS 1984, PECIO & RAFINSKI 1985, GIACOMA & SPARREBOOM 1987, ARNTZEN & SPARREBOOM 1989, RAFINSKI & PECIO 1992).

Si la femelle *Notophthalmus viridescens* se montre coopérative, le mâle exhibera seulement une brève parade. Mais, en cas d'un désintérêt de la femelle, il pourra alors l'agripper de ses membres postérieurs et la maintenir en un long amplexus avant de la relâcher pour déposer son spermatophore. La femelle le suit alors généralement (VERRELL 1982a).

A côté de ces situations dyadiques, des mâles rivaux peuvent interférer avec un couple (ARNOLD 1976). Leur tactique peut consister à attendre à proximité du couple jusqu'au moment où le courtisan devance la femelle pour entamer la phase de transfert de sperme. Le rival peut alors s'intercaler entre les deux partenaires et donner un coup de museau sur la queue du mâle courtisan. Il lui fait ainsi croire qu'il s'agit de la femelle. En réponse à ce stimulus, le mâle courtisan peut alors déposer inutilement un spermatophore sur le substrat (ARNOLD 1976, VERRELL 1984, MASSEY 1988, ZUIDERWIJK 1990, SPARREBOOM 1996, VERRELL & KRENZ 1998). L'intrus peut aussi adopter une tactique opportuniste en courtisant la femelle sans acte de mimétisme femelle (VERRELL 1988) ou en l'éloignant activement du mâle courtisan (ARNOLD 1976, SPARREBOOM 1996). Il peut aussi déposer ses propres spermatophores sur ceux d'autres mâles (GARTON 1972, ARNOLD 1976, MCWILLIAMS 1992). Face au risque d'interférence sexuelle, les mâles courtisans pourront déployer une défense sexuelle en éloignant la femelle (ARNOLD 1976, VERRELL 1984) ou en l'emprisonnant en la maintenant en amplexus (VERRELL 1983).

Alors que les polymorphismes pourraient être maintenus en tant que tels par une absence de sélection sexuelle, ils pourraient aussi être des intermédiaires-clés dans la formation des espèces. L'étude des interactions sexuelles entre formes est ainsi nécessaire à la compréhension de l'évolution des polymorphismes et des espèces. L'objectif de ce chapitre est de déterminer l'importance de la compatibilité ou de l'isolement sexuel entre les tritons alpestres pédomorphiques et métamorphiques en menant des rencontres dyadiques homomorphiques et hétéromorphiques ainsi que triadiques en situation contrôlée. L'analyse des parades et des tactiques de cour, jointe à une approche du

choix des partenaires selon leurs caractères sexuels secondaires, permettra de donner une base à cet éventuel isolement entre les formes conspécifiques.

## 6.2. Matériels et méthodes

### 6.2.1. Sujets d'étude

Les tritons adultes ont été capturés dans la semaine suivant le dégel du site A (lac de la Cabane, France, Alpes-de-Haute-Provence), en mai 1998 (série dyadique 1), en mai 1999 (série dyadique 2) et en mai 2000 (série triadique). Le lot dyadique 1 était composé de 60 mâles et 60 femelles, le lot dyadique 2 de 53 mâles et de 58 femelles et le triadique de 60 mâles et 60 femelles. Les animaux ont été capturés dans la zone littorale du lac à l'aide d'une épuisette et maintenus temporairement sur place dans des cuves remplies d'eau du lac. Les tritons ont ensuite été ramenés au laboratoire, par voie terrestre, dans des boîtes réfrigérées contenant un peu d'eau et d'ouate. Leurs caractéristiques morphologiques sont illustrées sur la **figure 111** (page 225). Les photographies des pedomorphes et métamorphes, mâles et femelles, sont présentées sur les **figures 10 à 13** (page 59-60).

### 6.2.2. Maintien des animaux

Les tritons ont été maintenus dans 4 à 7 aquariums séparés, selon leur sexe et leur stade, dans un laboratoire climatisé à 13-14°C. Le fond des aquariums était constitué de gravier. Des pierres ont également été installées afin de fournir des abris aux animaux. Des diffuseurs d'air assuraient l'oxygénation de l'eau. La photopériode correspondait à la situation naturelle de reproduction des tritons (14 L / 8 N). L'aube et le crépuscule ont été simulés à l'aide d'un éclairage moins puissant, juste avant l'allumage et juste après la coupure de l'éclairage principal. Les tritons ont été nourris en suffisance tous les 2 jours, l'après-midi, principalement à l'aide de larves de chironomes vivantes, mais parfois aussi avec des daphnies. Quelques jours ont été laissés au tritons pour s'habituer, avant le début des expériences, à leur nouvel environnement.

### 6.2.3. Protocole expérimental

#### Rencontres dyadiques

Deux séries d'expériences ont été réalisées. Elles mettaient en jeu des tritons de la même forme (rencontres homotypiques : série 1) et des tritons de formes différentes (rencontres hétérotypiques : série 2). Ainsi, nous avons mené quatre types de croisements lors des rencontres dyadiques. Les caractéristiques de ces croisements sont présentées dans le **tableau 14**.

**Tableau 14.** Protocole expérimental des rencontres sexuelles dyadiques.  
*Experimental design of the dyadic sexual encounters.*

rencontre (série)	croisement	code	N
homotypique (#1)	pédomorphe mâle x pédomorphe femelle	PP	99
homotypique (#1)	métamorphe mâle x métamorphe femelle	MM	59
hétérotypique (#2)	pédomorphe mâle x métamorphe femelle	PM	46
hétérotypique (#2)	métamorphe mâle x pédomorphe femelle	MP	44

N : nombre de rencontres organisées ; code : abréviation utilisée dans ce chapitre.

Les tritons des séries 1 et 2 n'étaient pas les mêmes. Nous référerons aux abréviations – MM, PP, MP et PP – pour discuter les croisements dans la suite du texte, la première lettre correspondant au mâle et la seconde à la femelle (P pour pédomorphe et M pour métamorphe).

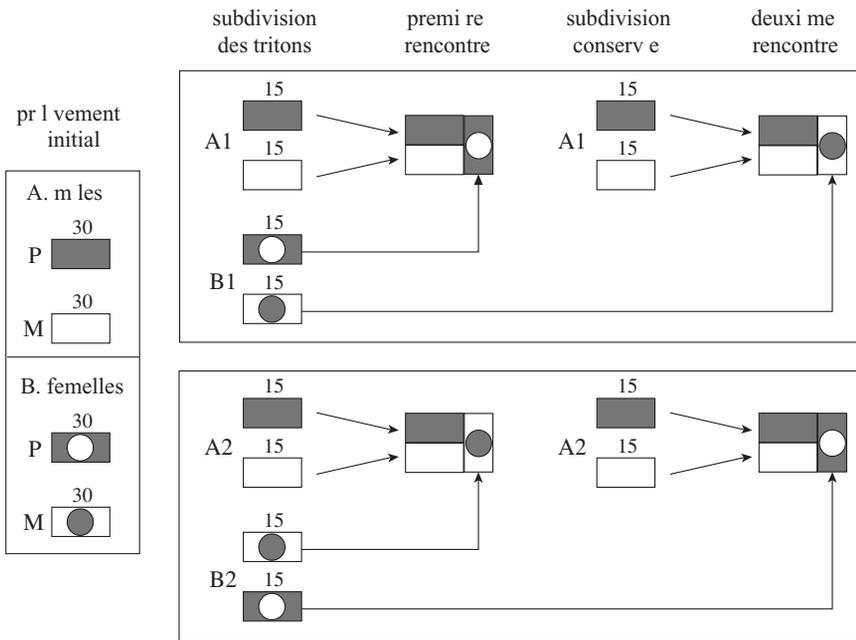
Les femelles inséminées ont été placées dans des aquariums particuliers. Elles n'ont plus été utilisées dans les autres expériences. Nous n'avons réalisé aucune rencontre mettant en jeu plus d'une fois les mêmes partenaires sexuels.

Les expériences des séries 1 et 2 consistaient à réunir, le matin, 1 mâle et 1 femelle dans un aquarium d'observation (50 x 20 x 25 cm). L'aquarium était éclairé par deux tubes au néon fournissant une intensité lumineuse de 5000 lux au niveau du substrat. L'eau était remplacée entre chaque rencontre. Sa température était contrôlée ( $\bar{X} \pm SD = 14.0 \pm 0.5^\circ\text{C}$ ). Le fond de l'aquarium était identique à celui des aquariums de maintien, mais aucun abri ni nourriture n'étaient fournis durant l'expérience. Si, après 45 minutes, aucune activité sexuelle n'était observée, le couple était remplacé par un autre. Les interactions sexuelles ont été enregistrées avec une caméra vidéo Sony Hi8 V-600E. Des commentaires oraux et écrits ont été pris pour décrire des éléments particuliers du comportement qui pourraient passer inaperçus sur les bandes vidéo. Si le mâle, pendant plus d'une minute, ne manifestait plus aucun comportement dirigé vers la femelle, la rencontre était considérée comme terminée.

### Rencontres triadiques

Les rencontres consistaient à placer deux mâles (1 métamorphe et 1 pédomorphe) avec 1 femelle (métamorphe ou pédomorphe) dans un aquarium d'observation (60 x 30 x 30 cm) dont le fond était garni de gravier. L'intensité lumineuse était de 5000 lux au niveau du substrat (2 tubes au néon) et la température maintenue à 13°C. 60 rencontres ont été organisées avec 30 mâles métamorphes, 30 mâles pédomorphes, 30 femelles métamorphes et 30 femelles pédomorphes (**fig. 110**). Les mâles ont tous été utilisés à deux reprises : une première fois avec une femelle d'une forme et une deuxième fois avec une femelle de l'autre forme. Afin d'éviter un effet dû à la première rencontre avec un type particulier de femelle, les mâles ont été séparés en deux groupes. Les groupes A1 et A2 étaient chacun constitués de 15 pédomorphes et 15 métamorphes mâles. Ces deux groupes ont été placés dans deux aquariums

différents (250 x 30 x 35 cm). Les mâles du groupe A1 ont été confrontés, lors des expériences, à des femelles pédomorphes et ceux du groupe A2, à des femelles métamorphes. Après chaque expérience, ces mâles ont été placés dans deux autres aquariums de même dimension. A la fin de ces 30 expériences et après un jour d'attente, les expériences étaient reprises avec les mêmes mâles, mais avec une femelle d'une autre forme. Ainsi, les mâles du groupe A1 étaient confrontés à des femelles métamorphes et ceux du groupe A2 à des femelles pédomorphes. Afin d'éviter tout effet temporel, les rencontres étaient organisées alternativement avec des tritons des groupes A1 et A2 à raison de 4 rencontres par jour (entre 7h30 et 13h30). Après l'introduction des tritons dans l'aquarium d'observation, leurs comportements ont été observés et enregistrés avec une caméra vidéo digitale Sony TRV-510. L'expérience était arrêtée après l'achèvement d'une séquence sexuelle contenant des dépôts de spermatophore ou, le cas échéant, après 60 minutes.



**Fig. 110.** Protocole expérimental des rencontres sexuelles triadiques. P : pédomorphes (blocs gris), M : métamorphes (blocs blancs) ; Blocs pleins : mâles, blocs avec cercles : femelles ; Valeur au-dessus des blocs : nombre de tritons.  
*Experimental design of the triadic sexual encounters. P: paedomorphs, M: metamorphs.*

### 6.2.4. Détermination des caractères sexuels secondaires

A la fin de la rencontre sexuelle, les tritons ont été marqués par ablation des phalanges selon un code individuel dérivé de celui de TWITTY (1966). Ce type de marquage n'affecte ni la survie, ni la condition des tritons (ARNTZEN *et al.* 1999). Les phalanges régénèrent après quelques mois (GÜTLEB 1991b).

Différentes caractéristiques morphologiques des tritons ont été répertoriées à ce stade.

Pour les mâles :

- longueur museau-cloaque,
- hauteur maximale de la queue,
- diamètre du cloaque,
- poids frais corporel,
- des données de longueur museau-cloaque et de poids frais, a été calculée la condition (poids/longueur<sup>3</sup>)
- nombre de points noirs sur les deux flancs,
- nombre de points noirs contrastés sur les deux flancs.

Pour les femelles :

- longueur totale,
- longueur museau-cloaque,
- poids frais corporel.

Toutes les mesures de longueur ont été prises avec une précision d'un millimètre à l'exception du diamètre du cloaque pour lequel la précision était d'un dixième de millimètre. Le poids était mesuré à un dixième de gramme près.

### 6.2.5. Encodage des données

Lors d'une précédente étude (DENOEL 1996), nous avons défini les caractéristiques qualitatives de la cour, lors des rencontres dyadiques, des mâles métamorphes du triton alpestre de populations belges et espagnoles. Nous avons globalement suivi la nomenclature utilisée dans cette étude, suivant les modifications apportées par DENOEL (1999). Cette nomenclature est, elle-même, en partie basée sur des observations antérieures de HALLIDAY (1977), ARNTZEN & SPARREBOOM (1989), ANDREONE (1990) et BOVERO (1991) (**tableau 15**).

Nous avons attribué un code alphabétique aux différents comportements manifestés par le mâle. Une première vision du film vidéo nous a permis d'enregistrer la succession des comportements du ou des mâle(s) selon le code défini sur une bande magnétique audio. L'écoute de la bande audio nous a alors permis d'encoder les séquences comportementales sur un programme d'analyse comportementale développé par A. Ferrara au sein du Service d'Ethologie et de Psychologie animale de l'Université de Liège. Ce programme permet la présentation des données encodées en heures/minutes/secondes. Une seconde vision du film a alors permis de prendre en compte le comportement de la femelle vis-à-vis de celui du mâle et d'analyser en particulier certains comportements.

**Tableau 15.** Liste des comportements de cour décrits lors des rencontres dyadiques chez le triton alpestre lors de cette étude et des précédentes.  
*List of courtship behaviours exhibited by male Alpine newts in dyadic encounters and described in this study and others.*

cette étude	Denoël 1996, 1999	Bovero 1991	Andreone 1990	Arntzen & Sparreboom 1989	Halliday 1977a
approche ( <i>approach</i> )	approche ( <i>approach</i> )	male ( <i>female advance</i> )	male advance	-	<i>approach</i>
reniflage ( <i>sniff</i> )	reniflage ( <i>sniff</i> )	water-tasting	water-tasting	-	<i>sniff</i>
coup de museau ( <i>touch</i> )	coup de museau ( <i>touch</i> )	<i>tocchi</i>	<i>touches (tocchi)</i>	-	-
mouvement-vers-l'avant ( <i>move to the front</i> )	mouvement-vers-l'avant ( <i>move to the front</i> )	<i>move to the front</i>	<i>move to the front</i>	-	<i>move to the front</i>
déploiement caudal ( <i>unfolding</i> )	-	-	-	-	-
poursuite ( <i>follow</i> )	poursuite ( <i>follow</i> )	male advance	male advance	-	<i>follow</i>
éventail ( <i>fan</i> )	éventail ( <i>fan</i> )	<i>fan (sventolio)</i>	<i>fan (sventolio)</i>	<i>fan</i>	<i>fan</i>
éventail statique ( <i>static fan</i> )	éventail statique ( <i>static fan</i> )	<i>inter fan bouts</i>	<i>inter fan bouts</i>	-	« <i>pauses between bouts</i> »
ondulation distale ( <i>wiggle tail bent</i> )	ondulation distale ( <i>distal fan</i> )	<i>wiggle tail bent</i>	<i>wiggle tail bent</i>	<i>wiggle tail bent</i>	-
étendard en dos-de-chat ( <i>cat-buckle with lean-in</i> )	étendard en dos-de-chat ( <i>cat-buckle with lean-in</i> )	<i>lean in &amp; cat buckle (gabbia di gatto)</i>	<i>lean in &amp; cat buckle</i>	<i>lean-in &amp; cat-buckle</i>	<i>lean-in</i>
inversion ( <i>inversion</i> )	inversion ( <i>inversion</i> )	-	-	-	-
rameur ( <i>rower</i> )	-	-	-	-	-
devancer ( <i>creep</i> )	devancer ( <i>creep</i> )	<i>creep (strisciamento)</i>	<i>creep (strisciamento)</i>	<i>creep</i>	<i>creep</i>
tremblement caudal ( <i>quiver</i> )	trembler ( <i>quiver</i> )	<i>quiver</i>	<i>quiver</i>	« <i>undulating movements of the tail</i> »	<i>quiver</i>
pliage ( <i>tail fold</i> )	pliage ( <i>fold-up his tail</i> ) <i>concerning-fashion</i>	-	-	-	« <i>fold his tail</i> »
pliage distal ( <i>distal tail-fold</i> )	-	-	-	-	-
dépot ( <i>deposition</i> )	dépot et avancer encore	<i>deposizione</i>	<i>deposizione</i>	<i>deposizione</i>	<i>deposizione</i>
position de freinage ( <i>braking posture</i> )	freiner	<i>brake (freno)</i>	<i>brake</i>	<i>brake</i>	<i>brake</i>
queue frémissante ( <i>trembling tail</i> )	queue frémissante ( <i>trembling tail</i> )	-	-	-	-
appât distal ( <i>distal lure</i> )	appât distal ( <i>distal lure</i> )	<i>(distal) lure</i>	<i>(distal) lure</i>	<i>brake wiggle tail bent</i>	-
queue latérale ( <i>lateral tail</i> )	queue latérale ( <i>lateral tail</i> )	-	-	-	-
ondulation distale du transfert ( <i>wiggle tail bent</i> )	queue latéro-distale ( <i>latero-distal tail</i> )	<i>(distal) lure</i>	-	<i>brake wiggle tail bent</i>	-
repousser ( <i>push-back</i> )	repousser ( <i>push-back</i> )	<i>push back</i>	<i>push back</i>	<i>push-back</i>	<i>push-back</i>

## 6.2.6. Analyse des données lors des rencontres dyadiques

### Description des comportements lors des rencontres sexuelles homotypiques

Nous avons décrit qualitativement les comportements déployés par les mâles lors des rencontres dyadiques. Les dessins représentant les différentes parades ont été réalisés à partir de diapositives ou de films vidéos (acquisition des images sur ordinateur).

Nous avons aussi mené une étude quantitative des fréquences absolues des comportements de cour pour 71 rencontres contenant des parades et durant plus d'une minute (PP : N = 38, MM : N = 33). Cette série contenant des mesures répétées, nous avons aussi effectué les analyses en prenant les valeurs moyennes sur les individus (PP : N = 22, MM : N = 16). Nous avons également comparé les fréquences relatives des parades lors des phases d'exhibition et de transfert.

### Succès des rencontres

Le succès des rencontres dyadiques a été analysé à quatre niveaux.

- la «probabilité de parader» définie comme la proportion de rencontre durant lesquelles le mâle exhibe des parades ;
- la «probabilité de succès des rencontres» définie comme la proportion de rencontres qui résultait en la prise d'au moins un spermatophore par la femelle ;
- la «probabilité de succès des paradants» définie comme la proportion de rencontres avec parades qui résultait en la prise d'au moins un spermatophore par la femelle ;
- la «probabilité de succès des transférants» définie comme la proportion de rencontres avec transfert de sperme qui résultait en la prise d'au moins un spermatophore. Ces calculs de probabilités ont été réalisés pour les quatre types de croisements. Nous symbolisons les probabilités par le symbole  $\pi$ .

Les valeurs de probabilité ont été utilisées pour calculer les mesures d'isolement joint, d'asymétrie d'isolement et d'asymétrie de «tendance» (ARNOLD *et al.* 1993, 1996).

L'isolement joint, IJ (EHRMAN 1965, TILLEY *et al.* 1990, VERRELL & TILLEY 1992, ARNOLD *et al.* 1993, 1996, MICHALAK *et al.* 1997), mesure la casure globale quand les rencontres mettent en jeu des partenaires de formes différentes. Les valeurs d'IJ s'étendent de 0 (proportions homotypiques égalant les hétérotypiques) à 2 (quand toutes les rencontres homotypiques ont du succès, mais pas les hétérotypiques) :

$$IJ = \pi_{MM} + \pi_{PP} - \pi_{MP} - \pi_{PM}$$

L'asymétrie d'isolement, IA (ARNOLD *et al.* 1993, 1996, MICHALAK *et al.* 1997), décrit la différence de succès reproducteur entre les deux types de rencontres hétérotypiques. Les valeurs d'IA s'étendent de 0 (pas d'asymétrie) à 1 (asymétrie complète) :

$$IA = \left| \pi_{MP} - \pi_{PM} \right|$$

L'asymétrie de «tendance» , AT (ARNOLD *et al.* 1993, 1996, MICHALAK *et al.* 1997), décrit la différence de succès reproducteur entre les deux types de rencontres homotypiques. Les valeurs de PA s'étendent de 0 (pas d'asymétrie) à 1 (asymétrie complète) :

$$AT = \left| \pi_{MM} - \pi_{PP} \right|$$

### Paramètres comportementaux des 4 types de croisement

Différentes caractéristiques des rencontres étant susceptibles d'augmenter leur succès, nous avons déterminé, pour chacun des 4 types de croisements (PP : N = 38, MM : N = 33, PM : N = 29, MP : N = 26), les paramètres suivants :

- le nombre de dépôts de spermatophore au cours des rencontres où au moins un spermatophore a été déposé ;
- la latence de parades du mâle, c'est-à-dire la durée précédant l'exhibition des premières parades ;
- la durée de la période de parades précédant le premier dépôt ;
- la latence de réponse positive de la femelle, c'est-à-dire la durée mise par la femelle pour manifester une attitude positive ;
- la proportion du temps durant laquelle la femelle se montrait positive ;
- la proportion du temps passé à parader vis-à-vis des phases de parade et d'orientation ;
- la durée moyenne et la durée des bouffées d'éventail (des rencontres avec au moins 10 bouffées d'éventail) ;
- la proportion des durées des bouffées d'éventail sur le temps passé en éventail et en éventail statique (seules les rencontres avec au moins 10 actes sont considérées).

Les scores de ces paramètres, à l'exception de la latence de parades du mâle et de la femelle et du dépôt du premier spermatophore, devraient être supérieurs dans les rencontres ayant plus de succès. Nous les considérons ainsi comme des estimateurs du succès des rencontres.

### **Respiration en surface**

Les pédomorphes disposant d'un organe respiratoire supplémentaire, les branchies, nous avons comparé les proportions de rencontres, avec montée en surface, pour respirer, chez les métamorphes et pédomorphes (en associant les séries 1 et 2).

### **Influence de la femelle sur les parades de la phase de transfert du sperme**

Nous avons déterminé l'influence de la femelle sur les parades exhibées par le mâle lors de la phase du transfert des rencontres homotypiques. Chaque mâle au cours d'une rencontre peut faire face à deux situations : une femelle se montrant positive (avançant vers lui) ou négative (n'avançant pas vers lui).

Les mâles pouvant déployer des tactiques alternatives lorsque la femelle se montre non réceptive (ce qui serait surtout attendu lors de rencontres hétérotypiques), nous avons comparé des paramètres de la rencontre dépendant du comportement de la femelle :

- la proportion de transferts de sperme au cours desquels le mâle exhibait les comportements «appât distal» et «trembler» (lesquels sont considérés leurrer les femelles non réceptives : DENOEL *et al.* 2001a) ;
- la proportion d'entrées dans la phase de transfert du sperme (exhibition du comportement «devancer») sans réponse positive préalable de la femelle ;
- la proportion de dépôts de spermatophore sans toucher de queue de la femelle (lequel procure un stimulus indiquant au mâle que la femelle est consentante [HALLIDAY 1990]).

### **Influence des caractères sexuels secondaires**

Nous avons déterminé :

- pour quelles caractéristiques morphologiques (*cf. supra*), les pédomorphes différaient des métamorphes (seuls les individus sexuellement actifs ont été utilisés pour cette analyse) ;
- si le succès pouvait être associé à des différences morphologiques (autres que la présence de fentes branchiales et de branchies) lors des rencontres avec des métamorphes et pédomorphes femelles. Le succès était représenté par la latence de réponse positive de la femelle, la proportion du temps de la rencontre durant lequel la femelle se montrait positive et la prise de spermatophore (= «insémination») par la femelle lors des rencontres avec parades ;
- si la taille et le poids des femelles étaient associés à leur succès (paradées ou non par les mâles ; dépôt ou non de spermatophores par le mâle) ;
- si la manière dont réagit la femelle pouvait être attribuée à son poids.

### 6.2.7. Analyse des données lors des rencontres triadiques

Nous avons déterminé le succès des rencontres de chaque type de mâle avec des femelles pédomorphes et métamorphes. Seules les caractéristiques générales de la rencontre ont été prises en compte :

- la tendance à parader (le fait d'exhiber des parades en direction de la femelle) ;
- l'auteur (métamorphe ou pédomorphe) de la première initiative de parade ;
- le type d'interaction (perturbation : le rival ne fait que passer ; interférence sexuelle : le rival courtise la femelle paradée par le mâle courtisan);
- l'influence de l'interaction (la rencontre s'arrête [fuite de la femelle ; fuite du mâle courtisan et pas de parades du rival ; approche, poursuite ou parade du mâle rival par le courtisan ; la rencontre continue [parade de la femelle par le mâle courtisan avec ou sans le mâle rival ; fuite du mâle courtisan et parade de la femelle par le mâle rival ; détournement de la femelle courtisée par le mâle rival]) ;
- le nombre de dépôts de spermatophores suite à une tactique «parades» ou «interférence sexuelle».

### 6.2.8. Procédures statistiques

Lorsque les distributions des fréquences s'éloignaient significativement de la loi normale (test de KOLMOGORNOV-SMIRNOV) et n'étaient pas homogènes (test de LEVENNE), nous avons effectué des transformations arcsinus (arcsin) ou logarithmiques (en base 10), suivant que les données étaient ou non des proportions, avant d'appliquer une analyse de variance (SOKAL & ROHLF 1997). Lorsque ces transformations ne répondaient pas parfaitement aux conditions d'utilisation des tests paramétriques, nous avons employé des tests non paramétriques : test U de MANN-WHITNEY, test pairé de WILCOXON, test H de KRUSKALL-WALLIS et coefficient de corrélation de SPEARMAN suivi d'un test-t (SIEGEL & CASTELLAN 1988). Les fréquences absolues des comportements du mâle face au comportement de la femelle ont été standardisées, avant application du test pairé de WILCOXON, en les divisant par le nombre total de comportements exhibés durant la phase de transfert correspondante. Cette pondération est nécessaire car le nombre de comportements diffère entre les deux catégories.

Afin d'obtenir un nombre suffisant d'observations, nous avons utilisé plusieurs fois certains individus. Les analyses ont alors été établies sur des données associées (*pooled data*). LEGER & DIDRICHSONS (1994) considèrent que cette procédure n'affecte pas les résultats pourvu que la variabilité intra-sujet soit plus grande que celle inter-sujet ou que le nombre de répétitions soit uniformément réparti. Il apparaît que la variabilité intra-spécifique est importante

chez les tritons (MICHALAK 1996, MICHALAK *et al.* 1997, obs. pers.). De plus, le nombre de mesures répétées dans notre protocole expérimental était faible en comparaison du nombre élevé d'individus utilisés ( $N = 235$ ). Le nombre moyen d'individus utilisés ( $\pm$  SE) était de  $2.1 \pm 0.1$ . A titre de vérification, nous avons également comparé nos résultats relatifs aux variables comportementales et aux caractères sexuels secondaires, avec des analyses sur des données sans mesures répétées, c'est-à-dire en prenant les valeurs moyennes pour les individus utilisés plus d'une fois.

Les données de probabilités et de mesures de coefficients (d'isolement joint, d'asymétrie d'isolement et d'asymétrie de tendance) dépendent de données binaires, une rencontre pouvant avoir un succès nul ou égal à un. Il s'agit donc de distributions binomiales dont les erreurs standard (= «erreurs-types») se calculent aisément par la formule :

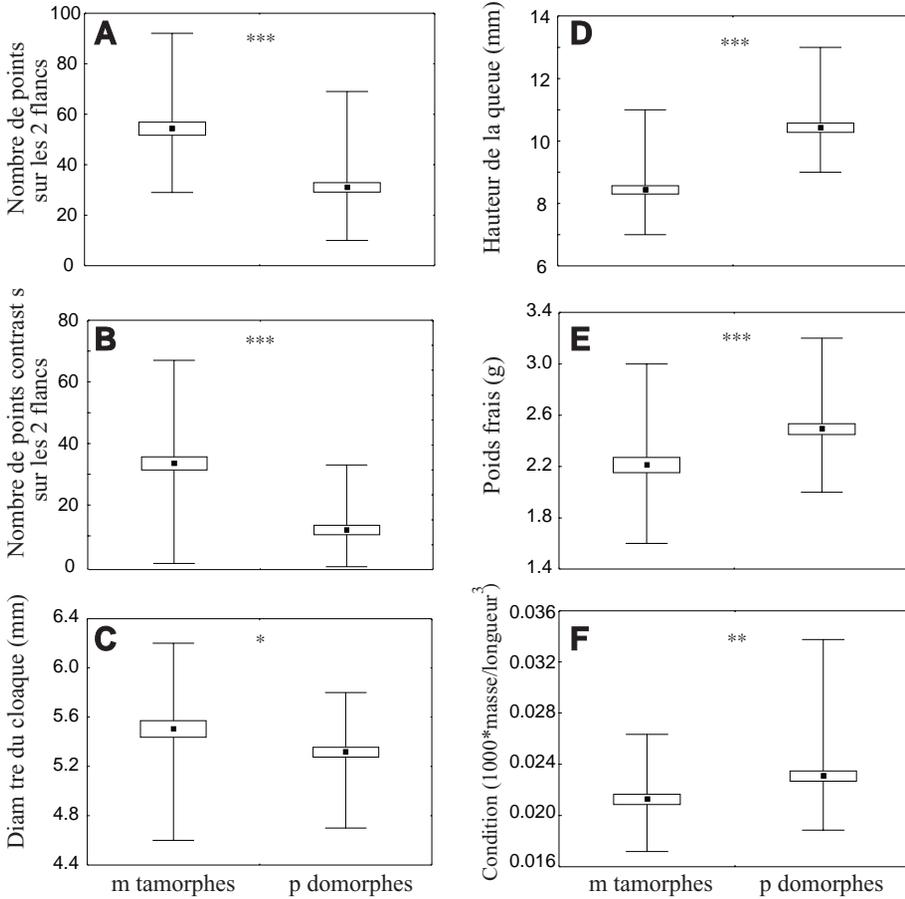
$$2 \sqrt{\frac{p(1-p)}{m}}$$

où  $p$  est la probabilité de succès et  $m$  le nombre d'évènements. Les valeurs des coefficients et leurs erreurs standard sont alors comparées à l'aide d'un test-t. (LINDSEY 1995, ARNOLD *et al.* 1996, MICHALAK *et al.* 1997, McCULLAGH et NELDER 1989). L'hypothèse nulle d'égalité du succès des rencontres a, quant à elle, été testée en table de contingence  $4 \times 2$  avec un test du chi-carré (SIEGEL & CASTELLAN 1988). Nous avons employé l'abréviation SE, pour l'erreur-type. Nous avons choisi d'appliquer un risque d'erreur  $\alpha$  de 0.05.

## 6.3. Résultats

### 6.3.1. Caractères sexuels secondaires des deux formes

Les mâles métamorphes ( $N = 34$ ) et pédomorphes ( $N = 45$ ) différaient significativement sous tous les points analysés, à l'exception de la longueur museau-cloaque ( $U = 591.5$ ,  $Z = -1.718$ ,  $P = 0.09$ ). Les scores pour les métamorphes étaient supérieurs pour le nombre de points sur les flancs ( $U = 157.5$ ,  $Z = 6.015$ ,  $P < 0.001$  ; **fig. 111A**), le nombre de points contrastés sur les flancs ( $U = 124.5$ ,  $Z = 6.342$ ,  $P < 0.001$  ; **fig. 111B**) et le diamètre du cloaque ( $U = 536$ ,  $Z = 2.267$ ,  $P < 0.05$  ; **fig. 111C**). Les scores pour les pédomorphes étaient supérieurs pour la hauteur de la queue ( $U = 112$ ,  $Z = -6.466$ ,  $P < 0.001$  ; **fig. 111D**), le poids frais ( $U = 412.5$ ,  $Z = -3.490$ ,  $P < 0.001$  ; **fig. 111E**) et la condition corporelle ( $U = 474.5$ ,  $Z = -2.876$ ,  $P < 0.01$  ; **fig. 111F**).



**Fig. 111.** Caractères morphologiques des mâles métamorphes (N = 34) et pédomorphes (N = 45). A : nombre de points sur les deux flancs, B : nombre de points contrastés sur les deux flancs, C : diamètre du cloaque, D : hauteur de la queue, E : poids frais et F : condition. \* P < 0.05, \*\* P < 0.01, \*\*\* P < 0.001 (test U de Mann-Whitney). Points : moyenne, boîtes : SE, moustaches : min – max.  
*Morphological characters of male metamorphs (N = 34) and pedomorphs (N = 45). A: number of dots on both flanks, B: number of contrasted dots on both flanks, C: cloacae size, D: tail depth, E: body weight, and F: body condition. Points: mean, boxes: SE, whiskers: min-max.*

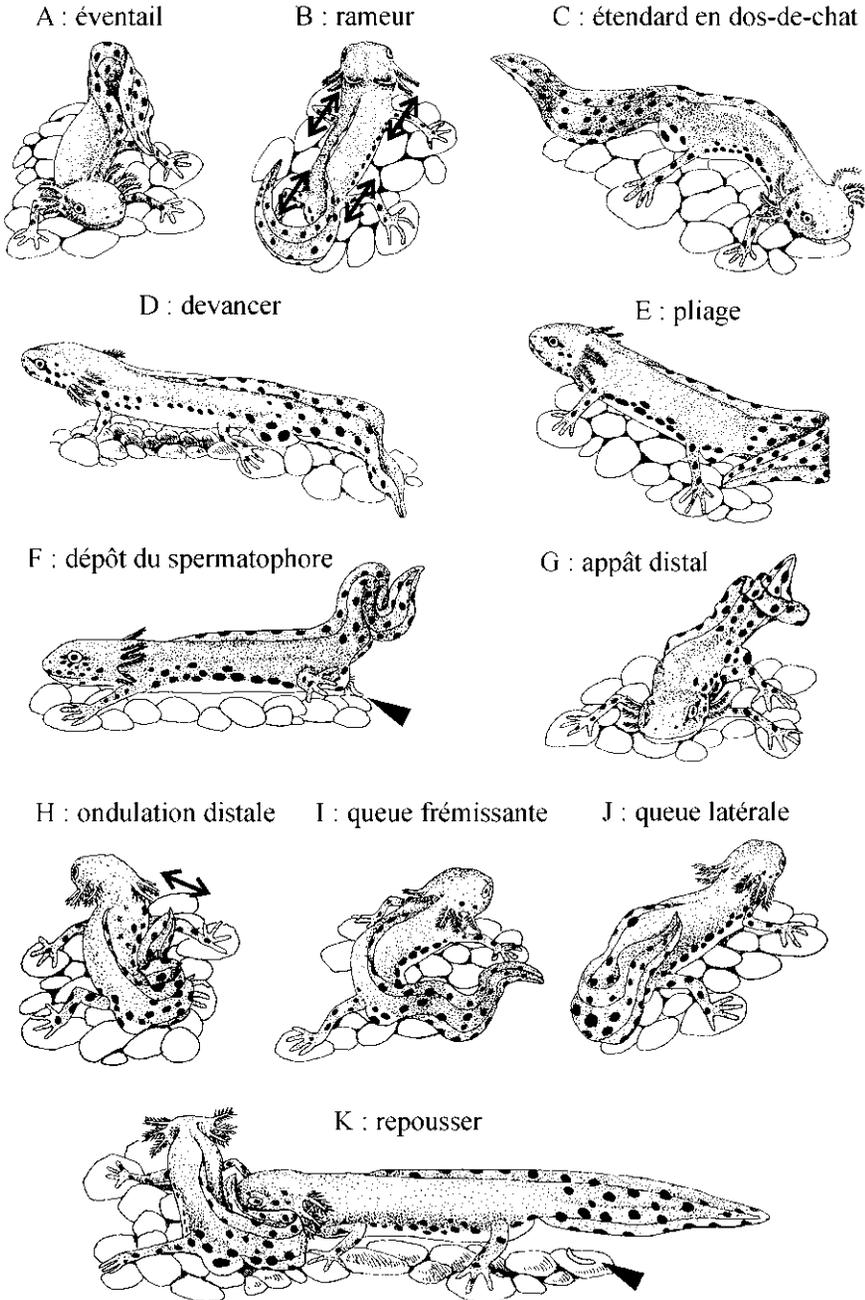
### 6.3.2. Description qualitative des comportements lors des rencontres dyadiques

Les parades exhibées par les mâles pédomorphes et métamorphes sont similaires. Leur description correspond aux données de la littérature sur les métamorphes provenant d'autres populations (par exemple, DENOEL 1999). Un nouveau comportement est cependant décrit : le «rameur» (cf. *infra*). En résumé, une rencontre dyadique peut être divisée en quatre phases : l'orientation, phase mobile, durant laquelle les animaux se rencontrent, les phases de parade en éventail et en étendard où le mâle courtise la femelle et la phase de transfert de spermatophore où le mâle transfère son sperme et exécute différents mouvements caudaux.

**Phase d'orientation.** Une rencontre commence par une **approche** de la femelle par le mâle, du mâle par la femelle ou par simple contact des partenaires explorant leur milieu. Lorsqu'un contact est établi, le mâle peut approcher son museau de la femelle et la **renifler** (fig.113), comme l'attestent les mouvements de son plancher buccal, voire lui donner de petits **coups de museau**. Le mâle peut alors tenter de se placer devant la femelle, lui bloquant ainsi le chemin, en un comportement dénommé **mouvement-vers-l'avant**. Le mâle peut aussi poursuivre la femelle, avant de se placer devant elle (**poursuite**).

**Phase d'exhibition en éventail.** Le mâle, après s'être placé devant la femelle, rabat sa queue le long d'un de ses flancs, presque toujours celui proche de la femelle, de telle sorte que son extrémité dépasse de peu vers l'avant les pattes postérieures. Le mâle fait alors onduler rapidement sa queue le long de son flanc, créant ainsi un courant d'eau en direction de la femelle, en un mouvement dénommé l'**éventail** (fig. 112A et 114). Dans certaines situations, l'extrémité de la queue du mâle se trouve en dessous d'une de ses pattes postérieures. Chaque bouffée d'éventail peut être interrompue par des pauses où le mâle maintient sa queue immobile contre son flanc (**éventail fixe**) ou par une lente oscillation de l'extrémité de la queue (**ondulation distale** : fig. 112H). Le mâle en train d'exécuter un éventail peut aussi ramener sa queue le long de son autre flanc (**inversion**), que la femelle soit ou non dans l'axe du courant d'eau créé par le mâle. Le mâle déploie parfois aussi la queue sur un angle droit, voire obtus depuis une position initiale en éventail (**déploiement caudal**). Lorsque le déploiement est très rapide, il s'apparente au **coup de fouet**, pouvant pousser mâle et femelle en arrière. Ce déploiement peut avoir lieu à la transition des phases d'orientation et d'exhibition lorsque le mâle se place devant la femelle.

**Phase d'exhibition en étendard.** Le mâle, tout en exhibant l'éventail, peut commencer à voûter le dos à la manière d'un chat, puis à se dresser sur les pattes, principalement les postérieures qui peuvent être tendues et même quitter le sol (**dos-de-chat**). Le mâle étend alors la queue plus ou moins perpendiculairement au corps en direction de la femelle (**étendard**). Ces deux parades sont presque toujours associées (**dos-de-chat en étendard** : fig. 112C et 115) et entrecoupées



**Fig. 112.** Comportements sexuels des mâles lors des rencontres dyadiques. Doubles flèches : mouvement, pointes de flèche : position du spermatophore.  
*Male sexual behaviours during the dyadic encounters. Double arrows: movements, heads of arrow: location of the spermatophore.*

de bouffées d'éventail séparées par des éventails statiques. La phase se termine souvent par le **rameur**, durant lequel le mâle, dont le corps est proche du sol et la queue partiellement repliée contre un flanc, effectue un mouvement d'avant en arrière sans bouger le point de contact des pattes avec le sol (**fig. 112B**).

**Phase de transfert du spermatophore.** Après l'une ou l'autre des phases de parade, le mâle peut se détourner de la femelle et la **devancer** (**fig. 112D et 116**). Il peut alors faire amplement **trembler** la queue dans l'axe du corps et la replier derrière son corps (**pliage : fig. 112E**), faisant parfois osciller l'extrémité de la queue dans cette position (**pliage distal**). Il peut alors rapprocher la queue repliée de l'arrière de son corps et commencer à extruder un spermatophore du cloaque tout en soulevant la queue repliée et en avançant. Il exhibe ainsi son cloaque enflé à la vue de la femelle (**dépôt : fig. 112F et 117**). Le mâle, tout en avançant d'une longueur corporelle, pivote afin d'adopter une position perpendiculaire à la femelle (**position de freinage**). Dans cette position statique, le mâle peut alors exhiber différents mouvements caudaux. Il peut ainsi faire lentement onduler la queue dans une position où elle est distante du corps, parallèle ou formant un angle aigu avec celui-ci (**queue frémissante : fig. 112I**), faire osciller uniquement l'extrémité de la queue de gauche à droite et vice-versa, la queue étant étendue plus ou moins perpendiculairement au corps et pointant généralement légèrement vers le haut (**appât distal : fig. 112G et 118**), accoler la queue le long du flanc, la faisant ou non trembler lentement (**queue latérale : fig. 112J et 119**) ou n'en faisant osciller que l'extrémité en un mouvement très proche de l'**ondulation distale** exhibée lors de la phase de parade (**fig. 112H**). Toujours dans la position de freinage, le mâle peut appliquer la queue contre le museau de la femelle, l'entourant partiellement et la poussant alors violemment vers l'arrière (**repousser : fig. 112K**). Ce mouvement amène la femelle à repasser dans la zone de dépôt du spermatophore.

Contrairement au mâle, le comportement de la femelle est assez rudimentaire. Il consiste principalement à rester immobile ou à s'éloigner du mâle (réponse négative) ou à s'approcher du mâle légèrement ou très activement (réponse positive). En se dirigeant vers le mâle, la femelle peut aussi le toucher, lorsqu'il exhibe le «pliage caudal» ou la «queue latérale» par exemple (**toucher de queue**) ou prendre le spermatophore au niveau de son cloaque («**insémination**»). La femelle peut, tout comme le mâle, aussi aller **respirer**. Elle peut également exhiber des parades s'apparentant au répertoire sexuel du mâle. Cependant, ses mouvements sont différemment exécutés et de ce fait dénommés parades **pseudo-mâles**. Exceptionnellement, la femelle peut aussi consommer un spermatophore trouvé sur le substrat ou appliquer son corps sur le substrat et soulever ses avant-bras et ses cuisses.



**Fig. 113.** Comportement sexuel des *Triturus alpestris* pédomorphes (lac de la Cabane, mai 1998) : le mâle renifle la femelle.



**Fig. 114.** Comportement sexuel des *Triturus alpestris* pédomorphes (lac de la Cabane, mai 1998) : le mâle (à gauche) exhibe le mouvement d'éventail à la femelle.



**Fig. 115.** Comportement sexuel des *Triturus alpestris* pédomorphes (lac de la Cabane, mai 1998) : le mâle (en arrière plan) exhibe l'étendard en dos-de-chat à la femelle.



**Fig. 116.** Comportement sexuel des *Triturus alpestris* pédomorphes (lac de la Cabane, mai 1998) : le mâle (à gauche) entame le transfert du spermatophore en devantant la femelle.



**Fig. 117.** Comportement sexuel des *Triturus alpestris* pédomorphes (lac de la Cabane, mai 1998) : le mâle (à gauche) dépose un spermatophore sur le substrat.



**Fig. 118.** Comportement sexuel des *Triturus alpestris* pédomorphes (lac de la Cabane, mai 1998) : le mâle (à gauche) exhibe l'appât distal à la femelle. Le spermatophore est situé entre les deux partenaires sexuels.



**Fig. 119.** Comportement sexuel des *Triturus alpestris* pédomorphes (lac de la Cabane, mai 1998) : le mâle (à gauche) exhibe la queue latérale à la femelle. Le spermatophore est juste en contact avec le cloaque de la femelle.

### 6.3.3. Aspects quantitatifs du comportement de cour lors des rencontres dyadiques

#### Fréquences des comportements lors des rencontres homotypiques

Les fréquences absolues des différents comportements exhibés par les mâles métamorphes et pédomorphes ne diffèrent pas significativement (données associées : **tableau 16**). Les comparaisons faites sur les données où nous avons utilisé les moyennes des mesures répétées sur les individus mènent aux mêmes résultats.

Les fréquences relatives des parades de la phase d'exhibition et de transfert présentent les mêmes caractéristiques chez les pédomorphes et les métamorphes. Cependant, les métamorphes utilisent proportionnellement plus l'éventail et les pédomorphes, l'inversion (**fig. 120 ; tableau 17**). Durant la phase d'exhibition, les mâles exhibent principalement l'éventail. Durant la phase de transfert, ils exhibent surtout la queue latérale, mais aussi à fréquences relatives similaires : l'ondulation distale, la queue frémissante et l'acte «repousser».

**Tableau 16.** Fréquences absolues moyennes (min-max) des différents comportements exhibés par les mâles métamorphes (N = 33) et pédomorphes (N = 38) durant les rencontres dyadiques (données associées).

*Mean frequencies (min-max) of behaviours exhibited by male metamorphs (N = 33) and paedomorphs (N = 38) during dyadic encounters (pooled data).*

phase	comportement	métamorphes moyenne (min-max)	pédomorphes moyenne min-max	U	Z	P
exhibition	éventail	83.8 (4 - 231)	69 (2 - 355)	559	0.784	0.43
	éventail statique	66.9 (0 - 212)	56.8 (2 -237)	572	0.634	0.53
	ondulation distale (E)	1.8 (0 - 16)	3 (0 - 24)	497	-1.493	0.14
	inverion	1.7 (0 - 11)	3 (0 - 23)	505	-1.407	0.16
	dos-de-chat en étendard	3.4 (0 - 15)	3.6 (0 - 12)	525.5	-1.170	0.24
	rameur	0.6 (0 - 6)	0.8 (0 - 18)	613	0.161	0.87
	déploiement caudal	2.5 (0 - 20)	1.8 (0 - 11)	603.5	-0.271	0.79
	coup de museau	2.1 (0 - 51)	0.3 (0 - 3)	521	1.222	0.22
transfert	devancer	5.1 (0 -19)	3.6 (0 - 16)	566	0.703	0.48
	trembler	0.5 (0 - 4)	0.3 (0 - 2)	614.5	-0.144	0.89
	pliage	4.9 (0 - 18)	3.5 (0 - 16)	569	0.669	0.50
	dépôt	2.8 (0 - 9)	2.3 (0 - 9)	585	0.48	0.63
	queue frémissante	2.4 (0 - 9)	2.2 (0 - 8)	625.5	-0.017	0.99
	appât distal	0.3 (0 - 2)	0.3 (0 - 2)	580	0.542	0.59
	ondulation distale (T)	1.5 (0 - 7)	1.6 (0 - 10)	562	-0.749	0.46
	queue latérale	5.9 (0 - 19)	5.1 (0 - 24)	596.5	0.352	0.73
repousser	3 (0 -13)	2.4 (0 - 18)	624	0.035	0.97	

ondulation distale : (E) au cours de la phase d'exhibition, (T) au cours de la phase de transfert

**Tableau 17.** Fréquences relatives moyennes (min-max, en %) des comportements exhibés par les mâles lors des phases d'exhibition (métamorphes : N = 33, pédomorphes : N = 38) et de transfert (métamorphes : N = 23, pédomorphes : N = 27) des rencontres dyadiques (données associées).

*Mean relative frequencies of behaviours (min-max, in %) exhibited by males during the display (metamorphs: N = 33, paedomorphs: N = 38) and transfer (metamorphs: N = 23, paedomorphs: N = 27) phases of the dyadic encounters. (pooled data).*

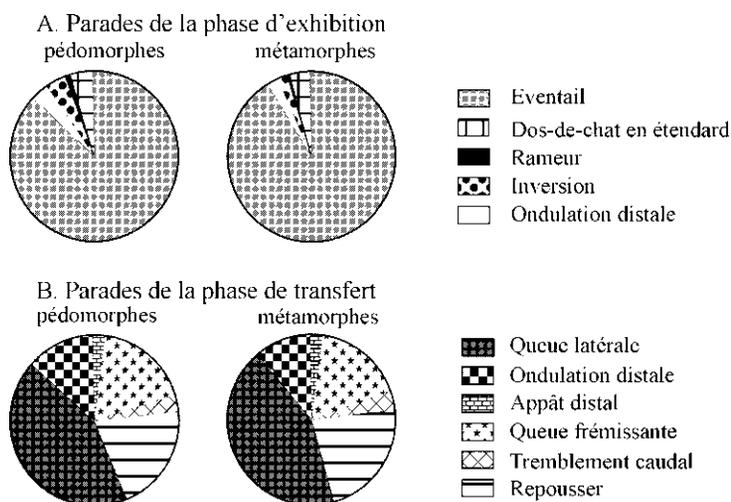
phase	comportement	métamorphes moyenne (min-max)	pédomorphes moyenne min-max	U	Z	P
exhibition	éventail	92.3 (75 - 100)	86.4 (66.1 - 100)	367.5	2.992	<0.01
	ondulation distale	2.3 (0 - 19.4)	3.2 (0 - 20.9)	466.5	-1.850	0.06
	inverion	1.5 (0 - 10)	3.7 (0 - 18)	428	-2.294	<0.05
	dos-de-chat en étendard	3.4 (0 - 25)	6 (0 - 33.3)	462	-1.902	0.06
	rameur	0.5 (0 - 4.2)	0.8 (0 - 10.3)	614.5	-0.144	0.89
transfert	trembler	9 (0 - 1)	8 (0 - 100)	301.5	-0.175	0.86
	queue frémissante	19 (0 -40)	19 (0 - 33)	288	-0.438	0.66
	appât distal	5 (0 - 33)	3 (0 -17)	271	0.769	0.44
	ondulation distale	11 (0 -38)	14 (0 - 33)	239.5	-1.382	0.17
	queue latérale	40 (0 - 53)	39 (0 - 50)	-0.049	-0.05	0.96
	repousser	17 (0 - 36)	17 (0 - 37)	305	0.107	0.915

**Tableau 18.** Succès des rencontres et coefficients d'asymétrie des rencontres hétérotypiques (AI) et homotypiques (AT) et d'isolement joint (IJ), pour les quatre phases de cour envisagées entre les deux formes : mâle pédomorphe x femelle pédomorphe (PP), mâle métamorphe x femelle métamorphe (MM), mâle pédomorphe x femelle métamorphe (PM), mâle métamorphe x femelle pédomorphe (MP).

*Mating frequencies and coefficients of isolation asymetry (AI), propensity asymetry (AT), and joint sexual isolation (IJ) for four stages of courtship in sexual encounters between paedomorphs and metamorphs.*

Phase	Succès reproducteur				AI ± SE	AT ± SE	IJ ± SE
	$\pi_{PP}$	$\pi_{MM}$	$\pi_{PM}$	$\pi_{MP}$			
tendance à parader*	0.647 (n = 99)	0.848 (n = 59)	0.827 (n = 46)	0.682 (n = 44)	0.144 ± 0.090 <sup>NS</sup>	0.201 ± 0.067*	0.014 ± 0.112 <sup>NS</sup>
succès des rencontres	0.071 (n = 99)	0.186 (n = 59)	0.043 (n = 46)	0.159 (n = 44)	0.116 ± 0.063 <sup>NS</sup>	0.116 ± 0.057*	0.055 ± 0.085 <sup>NS</sup>
succès des "paradants"	0.111 (n = 63)	0.220 (n = 50)	0.053 (n = 38)	0.226 (n = 31)	0.173 ± 0.083*	0.109 ± 0.071 <sup>NS</sup>	0.052 ± 0.109 <sup>NS</sup>
succès des "transférants"	0.226 (n = 31)	0.423 (n = 26)	0.133 (n = 15)	0.350 (n = 20)	0.217 ± 0.138 <sup>NS</sup>	0.197 ± 0.123 <sup>NS</sup>	0.166 ± 0.185 <sup>NS</sup>

\* P < 0.05, <sup>NS</sup> P > 0.05 (phases : chi-carré ; coefficients : régression logistique).



**Fig. 120.** Fréquences relatives des parades exhibées par les mâles pédomorphes (N = 38) et métamorphes (N = 33) durant les phases d'exhibition (A) et de transfert (B).  
*Relative frequencies of courtship displays exhibited by paedomorphic and metamorphic males during the display (A) and transfer (B) phases.*

## Succès des rencontres dyadiques

Les coefficients d'isolement joint ne diffèrent pas significativement de zéro. Les rencontres homotypiques (entre partenaires de la même forme) n'ont donc pas plus de succès que les rencontres hétérotypiques (entre partenaires de forme différente) (**tableau 18**). Une asymétrie d'isolement significative a été uniquement constatée en prenant en compte le succès des mâles ayant exhibé des parades (**tableau 18**). Ainsi, lors des rencontres hétérotypiques, le succès d'un croisement entre un mâle métamorphe et une femelle pédomorphe est supérieur à celui où le mâle est pédomorphe et la femelle métamorphe. Une asymétrie de tendance significative a été soulignée en ce qui concerne la probabilité de parader et le succès des rencontres (**tableau 18**). Ainsi, les pédomorphes courtisent moins souvent les femelles que les métamorphes.

Il n'y a pas de différence significative entre, d'une part, le type de croisement et, d'autre part, la latence de cour, la latence de réponse positive de la femelle et le temps précédant le premier dépôt (**tableau 19**). De même, la proportion du temps durant lequel les femelles se montraient positives ne diffère pas entre les quatre traitements (**tableau 19**).

**Tableau 19.** Succès des rencontres dyadiques : latence de cour, latence de réponse positive de la femelle, latence de transfert (temps précédant le premier dépôt), proportion du temps durant lequel les femelles répondaient positivement lors des 4 croisements : mâle pédomorphe x femelle pédomorphe (PP), mâle métamorphe x femelle métamorphe (MM), mâle pédomorphe x femelle métamorphe (PM), mâle métamorphe x femelle pédomorphe (MP).

*Success of dyadic encounters: courtship latency, female positive response latency, transfer latency and time proportion in which females were responsive in the four crosses.*

	PP	MM	PM	MP	Test
<b>Latence de cour (secondes)</b>					
	810 ± 82 (N = 36)	541 ± 51 (N = 11)	799 ± 94 (N = 29)	710 ± 87 (N = 36)	$F_{3,163} = 1.373$ P = 0.25
<b>Latence de réponse positive de la femelle (secondes)</b>					
	207 ± 39 (N = 30)	318 ± 102 (N = 27)	334 ± 79 (N = 19)	188 ± 52 (N = 19)	$F_{3,91} = 0.976$ P = 0.41
<b>Latence de transfert (secondes)</b>					
	337 ± 70 (N = 26)	457 ± 128 (N = 21)	370 ± 80 (N = 15)	278 ± 47 (N = 20)	$F_{3,78} = 0.220$ P = 0.88
<b>Femelle positive (% du temps)</b>					
	18 ± 4 (N = 38)	19 ± 4 (N = 32)	15 ± 4 (N = 30)	22 ± 4 (N = 23)	$F_{3,119} = 0.853$ P = 0.47

Au niveau des performances du mâle, il n'y a pas de différence significative entre le type de croisement et le nombre de spermatophores déposés au cours des rencontres comprenant des dépôts (**tableau 20**). Les mâles déposaient jusqu'à 9 spermatophores par rencontre ( $\bar{X} \pm SE = 3.4 \pm 0.2$ ). Il n'y a pas non plus de différence significative entre, d'une part, le type de croisement et,

d'autre part, la proportion du temps durant lequel le mâle parade (**tableau 20**), la proportion des durées des bouffées d'éventail (**tableau 20**) et la durée moyenne des bouffées d'éventail (**tableau 20**). Les distributions de durées des bouffées d'éventail des métamorphes et pédomorphes lors des rencontres homotypiques sont représentées sur la **figure 121** (ne sont indiquées que les bouffées inférieures ou égales à 30 secondes, soit 97% des données). Le mode est à 2 secondes chez les métamorphes et à 3 chez les pédomorphes.

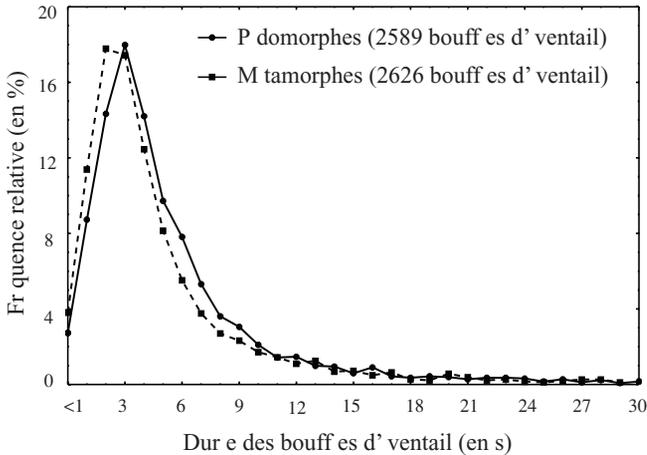
### Respiration en surface

Les mâles métamorphes vont respirer en surface dans 33 % des rencontres (N = 60), tandis que les pédomorphes y vont dans 32% des rencontres (N = 66) ( $\chi^2 = 0.02$ , P = 0.90).

**Tableau 20.** Performance moyenne des mâles ( $\pm$  SE) au cours des quatre croisements : nombre de spermatophores déposés par rencontre; proportion du temps passé à parader sur le temps passé dans les phases d'orientation et de parade; proportion du temps passé à exécuter des bouffées d'éventail sur le temps passé en éventail et en éventail statique; durée moyenne des bouffées d'éventail. Croisements : mâle pédomorphe x femelle pédomorphe (PP), mâle métamorphe x femelle métamorphe (MM), mâle pédomorphe x femelle métamorphe (PM), mâle métamorphe x femelle pédomorphe (MP). ANOVAs sur valeurs transformées (arcsin racine carrée pour les proportions; racine carrée pour les comptages).

*Mean male performance ( $\pm$  SE) in the four crosses: number of spermatophores deposited per encounter; proportion of time spent by males in displays (considering the orientation and display phases); ratio of the duration of fanning bouts to the time spent in fan and static fan; mean duration of fanning bouts.*

	PP	MM	PM	MP	Test
Nombre de spermatophores déposés par rencontre	3.20 $\pm$ 0.32 (N = 30)	3.88 $\pm$ 0.46 (N = 25)	3.13 $\pm$ 0.54 (N = 15)	3.14 $\pm$ 0.50 (N = 21)	F <sub>3,87</sub> = 0.668 P = 0.57
Proportion de la durée des parades	0.75 $\pm$ 0.04 (N = 32)	0.77 $\pm$ 0.04 (N = 38)	0.65 $\pm$ 0.05 (N = 30)	0.76 $\pm$ 0.05 (N = 25)	F <sub>3,121</sub> = 2.227 P = 0.09
Proportion de la durée des éventails	0.57 $\pm$ 0.02 (N = 34)	0.60 $\pm$ 0.03 (N = 28)	0.60 $\pm$ 0.04 (N = 22)	0.60 $\pm$ 0.04 (N = 15)	F <sub>3,95</sub> = 0.264 P = 0.85
Durée moyenne des bouffées d'éventail (en secondes)	7.17 $\pm$ 0.39 (N = 34)	6.95 $\pm$ 0.54 (N = 30)	9.00 $\pm$ 0.84 (N = 24)	7.21 $\pm$ 0.65 (N = 18)	F <sub>3,102</sub> = 1.874 P = 0.14



**Fig. 121.** Fréquences relatives des durées des bouffées d'eventail (en s) chez les métamorphes et les pédomorphes lors des rencontres homotypiques.

*Relative frequencies of the fanning bouts durations (in s) in metamorphs and pedomorphs during homotypic encounters. © Springer-Verlag.*

### Influence de la femelle sur les parades de la phase de transfert du sperme

Les mâles, tant pédomorphes que métamorphes, déployaient cinq des six parades de la phase de transfert, à des fréquences différentes selon la manière dont répondait la femelle (**tableau 21**). Ainsi, lorsque la femelle se montrait négative, les mâles exhibaient significativement plus souvent les comportements «trembler», «appât distal» et «ondulation distale» et lorsqu'elle s'approchait du mâle, ils exhibaient principalement les comportements «queue latérale» et «repousser». La «queue frémissante» était par contre utilisée quelle que soit la réponse de la femelle (**tableau 21**). Les comparaisons faites sur les données où nous avons utilisés les moyennes des mesures répétées sur les individus mènent aux même résultats. La femelle pouvait, rarement, mordre la queue du mâle lors de l'appât distal ou de l'ondulation distale.

Il n'y a pas de différence significative entre d'une part, le type de croisement, et d'autre part la proportion moyenne des entrées dans la phase de transfert (comportement «devancer») lorsque la femelle ne répondait pas positivement, la proportion moyenne des dépôts de sperme sans toucher de queue préalable de la part de la femelle et la proportion de transferts avec exhibition du comportement «appât distal» (**tableau 22**). Les mêmes individus pouvaient répondre de manière différente selon les rencontres. Ils déployaient ainsi ou non l'appât distal et devançaient ou non des femelles ne manifestant aucune attitude positive et déposaient ou non des spermatozoaires devant ces femelles.

**Tableau 21.** Fréquences relatives moyennes (min-max, en %) des comportements exhibés par les mâles pédomorphes (N = 27) et métamorphes (N = 22) durant la phase de transfert vis-à-vis de femelles manifestant une attitude négative et positive. Les fréquences ont été analysées à l'aide du test païré de Wilcoxon (données poolées).

*Mean relative frequencies (min-max, in %) of the behaviours exhibited by paedomorphic (N = 27) and metamorphic (N = 22) males during sperm transfer phase in front of unresponsive and responsive females.*

forme	comportement	moyenne (min-max) : femelle		Z.	P
		négative	positive		
pédomorphes	trembler	12.6 (0-100)	0.1 (0-2.3)	2.701	<0.01
	appât distal	6.5 (0-50)	0	2.366	<0.05
	ondulation distale	36.3 (0-100)	4.1 (0-50)	3.782	<0.001
	queue frémissante	10.4 (0-50)	17.4 (0-50)	1.480	0.139
	queue latérale	12.3 (0-50)	52.3 (0-100)	4.130	<0.001
	repousser	3.5 (0-33.3)	22.4 (0-50)	4.015	<0.001
métamorphes	trembler	6.1 (0-33.3)	0	2.023	<0.05
	appât distal	7(0-33.3)	0	2.521	<0.05
	ondulation distale	27.9 (0-100)	14.6 (0-40)	3.107	<0.01
	queue frémissante	16.9 (0-100)	2 (0-10)	0.146	0.88
	queue latérale	9.2 (0-37.5)	58.2 (0-100)	3.945	<0.001
	repousser	1.1 (0-25)	20.8 (0-41.2)	3.516	<0.001

**Tableau 22.** Proportion moyenne ( $\pm$  SE) de comportements liés à la réponse de la femelle lors des 4 croisements : mâle pédomorphe x femelle pédomorphe (PP), mâle métamorphe x femelle métamorphe (MM), mâle pédomorphe x femelle métamorphe (PM), mâle métamorphe x femelle pédomorphe (MP).

*Mean ratio ( $\pm$  SE) of behaviours connected with the female response in the 4 crosses.*

	PP	MM	PM	MP	Test
Devancements de la femelle sans manifestation positive de cette dernière					
	33.7 $\pm$ 6.1 % (N = 33)	29 $\pm$ 6.7 % (N = 31)	17.8 $\pm$ 6.9 % (N = 14)	26.9 $\pm$ 7.2 % (N = 21)	H <sub>3,99</sub> = 2.014 P = 0.56
Dépôts de sperme sans toucher de queue de la part de la femelle					
	39.6 $\pm$ 6.8 % (N = 32)	36.1 $\pm$ 7.6 % (N = 27)	42.6 $\pm$ 11.2 % (N = 14)	50.2 $\pm$ 10.5 % (N = 20)	H <sub>3,93</sub> = 0.893 P = 0.83
Transferts avec exhibition du comportement «appât distal»					
	11.7 $\pm$ 4.7 % (N = 26)	21.8 $\pm$ 7.7 % (N = 22)	29 $\pm$ 9.7 % (N = 14)	10.7 $\pm$ 6.9 % (N = 20)	H <sub>3,82</sub> = 6.972 P = 0.07

### Influence des caractères sexuels secondaires

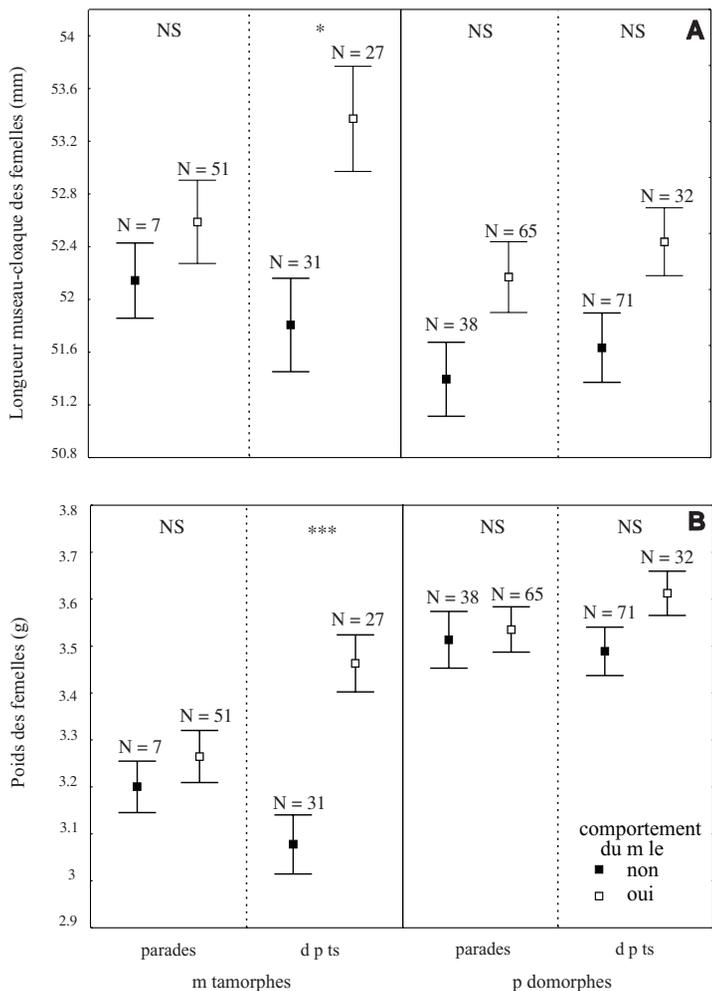
Il n'y a pas de relation significative entre les 3 types de succès analysés (pourcentage du temps durant lequel la femelle se montre positive, latence de réponse positive de la femelle et insémination) et la plupart des caractères des mâles (**tableau 23**). Seules trois comparaisons sont significatives, cependant l'analyse sans mesure répétée montre que seule la relation inversement proportionnelle entre le succès d'insémination des métamorphes femelles et la hauteur de la queue est significative.

**Tableau 23.** Coefficients de corrélation de Spearman entre les caractères morphologiques mâles et trois mesures de leur succès : le pourcentage du temps durant lequel la femelle se montre positive, la latence de réponse positive de la femelle et l'insémination (données associées). *Coefficients of correlation of Spearman between morphological characters of males and three measures of their success: time proportion during which females were responsive, female responsiveness latency, and insemination (pooled data).*

variables		métamorphes femelles				pédomorphes femelles			
réponse femelle	caractère mâle	N	$r_s$	$t_{(N-2)}$	P	N	$r_s$	$t_{(N-2)}$	P
proportion du temps positive	points	60	0.029	0.221	0.83	58	0.109	0.818	0.42
	points contrastés	60	0.032	0.243	0.81	58	0.174	1.319	0.19
	cloaque	60	0.040	0.308	0.76	58	0.260	2.017	0.05
	hauteur de queue	60	-0.205	-1.593	0.12	58	-0.250	-1.935	0.06
	longueur	60	0.007	.052	0.96	58	-0.016	-0.123	0.90
	poids corporel	60	-0.042	-0.319	0.75	58	-0.074	-0.553	0.58
	condition	60	-0.108	-0.825	0.41	58	-0.138	-1.040	0.30
première réponse positive	points	44	-0.133	-0.868	0.39	45	-0.153	-1.013	0.32
	points contrastés	44	-0.051	-0.332	0.74	45	-0.054	-0.353	0.73
	cloaque	44	-0.183	-1.205	0.24	45	-0.028	-0.184	0.86
	hauteur de queue	44	-0.019	-0.125	0.90	45	0.192	1.282	0.21
	longueur	44	0.315	2.154	<0.05	45	0.084	0.555	0.58
	poids corporel	44	.0267	0.173	0.86	45	0.111	0.735	0.47
	condition	44	-0.223	-1.480	0.15	45	0.126	0.832	0.42
"insémination"	points	73	0.052	0.438	0.66	75	0.089	0.760	0.45
	points contrastés	73	0.087	0.735	0.47	75	0.113	.973	0.33
	cloaque	73	.0523	.441	0.66	75	.244	2.157	<0.05
	hauteur de queue	73	-0.261	-2.279	<0.05	75	-0.133	-1.143	0.26
	longueur	73	-0.011	-0.095	0.93	75	-0.071	-0.608	0.55
	poids corporel	73	-0.014	-0.116	0.91	75	-0.120	-1.032	0.31
	condition	73	-0.015	0.129	0.90	75	-0.140	-1.210	0.23

longueur = longueur museau-cloaque

Il y a une différence significative au niveau de la longueur et du poids des femelles, entre les rencontres durant lesquelles les mâles métamorphes ont déposé au moins un spermatophore et celles où les mâles n'en ont déposé aucun (longueur :  $U = 754$ ,  $Z = 2.502$ ,  $P < 0.05$  ; poids :  $U = 173.5$ ,  $Z = 3.819$ ,  $P < 0.001$  ; **fig. 122**). Par contre, aucune différence significative n'a été notée en ce qui concerne l'exécution de parades chez les mâles, métamorphes et pédomorphes, et les rencontres avec dépôt chez les mâles pédomorphes (**fig. 122**). Il n'y a pas non plus de relation significative entre la manière dont réagit la femelle et son poids ( $r_s = 0.147$ ,  $t_{28} = 0.786$ ,  $P = 0.44$ ).



**Fig. 122.** Longueur museau-cloaque (A) et poids (B) des femelles paradées et non paradées et en face desquelles les mâles déposaient ou non des spermatophores (chez les métamorphes et les pédomorphes). Points : moyenne, moustaches : SE. \*  $P < 0.05$ , \*\*\*  $P < 0.001$ , NS  $P > 0.05$  (test U de Mann-Whitney).

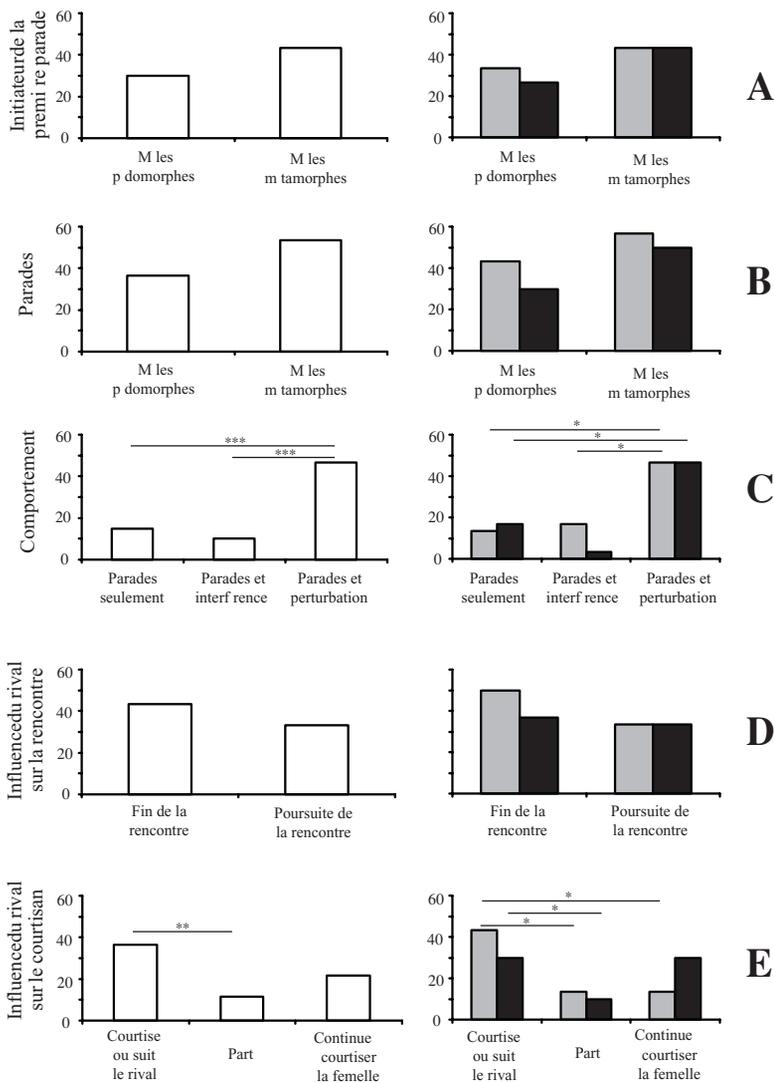
*Snout-vent length (A) and body weight (B) of females displayed and not displayed by males and in front of which males deposited and did not deposit spermatophores (in metamorphs and pedomorphs). Dots: mean, whiskers: SE.*

### 6.3.4. Description des comportements lors des rencontres triadiques

Les différents comportements de cour observés dans les rencontres dyadiques sont également présents lors des rencontres triadiques. Sur les 60 rencontres organisées (données associées sur les rencontres avec les deux types de femelle), 44 comprenaient des interactions sexuelles. L'initiative de 18 de ces rencontres sexuelles a été prise par des pédomorphes, alors que 26 l'ont été par des métamorphes mâles ( $\chi^2= 2.3$ ,  $P = 0.12$  ; **fig. 123A**). Bien que n'étant pas nécessairement les premiers à montrer des parades, les mâles métamorphes et pédomorphes pouvaient exhiber des comportements sexuels dans la suite de l'expérience. En effet, plusieurs rencontres sexuelles peuvent se produire durant la période d'observation. Les métamorphes ont ainsi montré des comportements de cour dans 32 des rencontres, tandis que les pédomorphes ne se sont montrés sexuellement actifs que dans 22 des rencontres. Toutefois, la différence n'est pas significative ( $\chi^2= 3.4$ ,  $P = 0.07$  ; **fig. 123B**).

Les séquences sexuelles pouvaient être classées en trois catégories principales : les parades, les interférences et les perturbations. Dans 9 des expériences, les interactions n'ont concerné qu'un des mâles avec la femelle, l'autre mâle n'approchant pas le couple. Il s'agit ainsi d'un exemple classique de parades observées lors des rencontres dyadiques. Dans 28 autres expériences, pendant qu'un mâle, le «courtisan», exhibait des parades à la femelle, un autre mâle, le «rival», s'approchait du couple, le longeait ou s'intercalait entre les partenaires, voire les reniflait, mais ne manifestait aucune activité sexuelle (**fig. 124A-B-C**). Nous dénommons une telle séquence «perturbation». Dans 6 des expériences, le mâle rival ne se contentait pas de passer au niveau du couple. En effet, il manifestait des comportements de cour en direction de la femelle. Il s'approchait d'abord de la femelle, la reniflait et se plaçait devant elle ou un peu de côté. Il se mettait ainsi, soit entre le mâle courtisan et la femelle, soit à côté de lui devant la femelle. Le mâle rival pouvait alors rabattre sa queue contre son flanc et exhibait le mouvement d'éventail à la femelle (**fig. 124D-E**). A une occasion, le mâle rival commençait à exhiber des parades à la femelle juste après que le mâle ait commencé à devancer la femelle. Il s'agit de ce qui est communément dénommé «interférence sexuelle». Nous employons ce terme pour les deux types d'interférence : pendant que le mâle courtisan exhibe des parades en direction de la femelle et pendant qu'il entame le transfert de spermatophore. Il y avait significativement plus de rencontres contenant ce que nous dénommons une «perturbation» ( $N = 28$ ) que de rencontres avec interférence sexuelle ( $N = 6$ ) ou uniquement des parades ( $N = 9$ ) (respectivement,  $\chi^2= 19.9$ ,  $P < 0.001$  et  $\chi^2= 14.11$ ,  $P < 0.001$  ; **fig. 123C**) ; ces deux derniers types d'activités sexuelles ne diffèrent pas en fréquence ( $\chi^2= 0.69$ ,  $P = 0.41$  ; **fig. 123C**).

Nous avons classé les séquences où un mâle rival interagit avec un couple sans montrer de parades dans la catégorie «perturbation». En effet, bien que ne manifestant aucune activité sexuelle, le rival modifie l'issue de la séquence sexuelle dans 26 des expériences (**fig. 123D**). Le passage du mâle rival, dans 20 des expériences, n'interrompait pas systématiquement la séquence sexuelle du

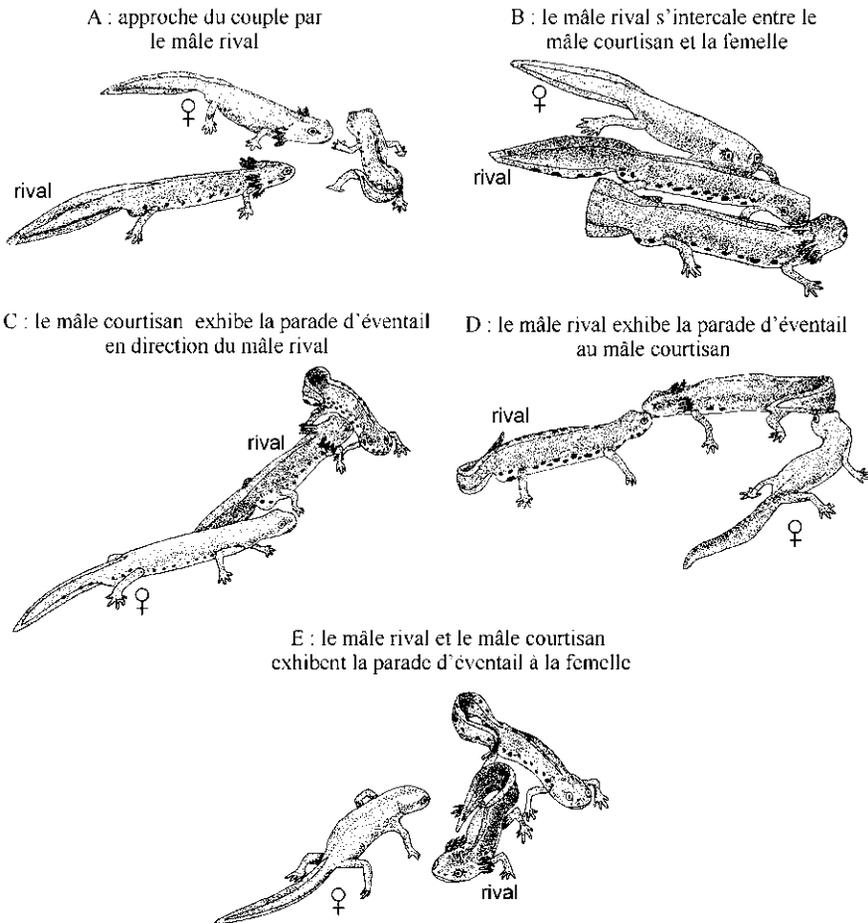


**Fig. 123.** Patron global des rencontres triadiques. Pourcentage de rencontres : initiées par les mâles des deux formes (A), durant lesquelles les mâles des deux formes ont exhibé des parades (B), des différents types (C), pour lesquelles le rival cause l'arrêt de la rencontre ou n'a pas d'influence (D) et pour lesquelles le rival modifie le comportement du courtisan (E). Colonne de gauche : données associées sur les rencontres où la femelle est métamorphe et pédomorphe (N = 60) ; colonne de droite : données relatives aux rencontres mettant en jeu des femelles métamorphes (barres grisées ; N = 30) et des femelles pédomorphes (barres noires ; N = 30). \* P < 0.05, \*\* P < 0.01, \*\*\* P < 0.001 (test du  $\chi^2$ ). Absence d'astérisque : P > 0.05.

*Global pattern of triadic encounters. Proportion of encounters: which are initiated by the two morphs (A), during which males of the two morphs exhibited sexual displays (B), of the different categories (C), for which the rival causes the end of the encounter or does not have any influence (D), and for which the rival causes the switch of behaviour of the courter (E). Left column: pooled data on encounters involving metamorphic and paedomorphic females; Right column: separate data on encounters involving metamorphic females (shaded bars) and paedomorphic females (black bars).*

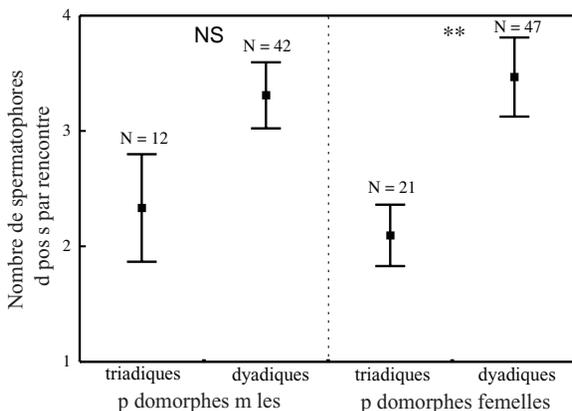
couple (**fig. 123D**). Plus particulièrement, suite à l'arrivée d'un rival, le mâle courtisan pouvait réaliser trois types de comportements : s'approcher, renifler ou exhiber des parades en direction du mâle rival (N = 22) (**fig. 124C**), s'en aller (N = 7) ou continuer à courtiser la femelle (N = 13) (**fig. 124E**). Alors qu'il courtisait une femelle, le mâle courtisan, voyant passer ou étant reniflé par un mâle rival, se détournait ainsi régulièrement de sa femelle pour suivre, voire courtiser le mâle rival (**fig. 124C**). La femelle était alors fréquemment abandonnée par le mâle courtisan. Quoiqu'il délaissait plus fréquemment sa femelle au profit du rival, il n'y avait pas de différence significative entre les deux types de comportement ( $\chi^2= 3.3$ ,  $P = 0.07$  ; **fig. 123E**).

Les données issues des 30 rencontres mettant en jeu des femelles pédo-morphes et les 30 rencontres avec des femelles métamorphes (**fig. 123**, colonne de droite) montrent les mêmes caractéristiques que celles observées sur les données associées (**fig. 123**, colonne de gauche) et ne diffèrent pour aucune des variables prises en compte (test du  $\chi^2$ ).



**Fig. 124.** Perturbation (A-B-C) et interférence sexuelle (D-E) causées par le mâle rival.  
*Perturbation (A-B-C) and sexual interference (D-E) caused by the male rival.*

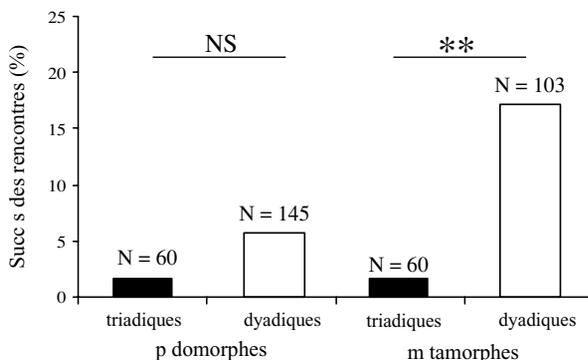
Les nombres de spermatophores déposés par les mâles métamorphes et pédomorphes lors des rencontres dyadiques et triadiques diffèrent significativement ( $F_{3,118} = 3.153$ ,  $P < 0.05$  ; **fig. 125**). Le test LSD, en comparaison post-hoc, révèle comme seule différence significative le nombre de dépôts par les mâles métamorphes lors des rencontres dyadiques et triadiques ( $P < 0.01$  ; **fig. 125**). Les scores des rencontres triadiques étaient inférieurs à ceux des rencontres dyadiques chez les pédomorphes et les métamorphes.



**Fig. 125.** Nombre moyen de spermatophores ( $\pm$  SE) déposés par rencontre par les mâles pédomorphes et métamorphes lors des rencontres triadiques et dyadiques. Ne sont considérées que les rencontres où les mâles ont déposé au moins 1 spermatophore. \*\*  $P < 0.01$ , NS  $P > 0.05$  (test LSD).

*Mean number ( $\pm$  SE) of spermatophores deposited per encounter by the paedomorphic and metamorphic males during the triadic and dyadic encounters. We only used encounters in which at least one spermatophore was deposited.*

Le succès était plus faible lors des rencontres triadiques que lors des rencontres dyadiques. Cependant, la différence n'était significative qu'en considérant les rencontres impliquant des métamorphes mâles (métamorphes mâles :  $\chi^2 = 7.45$ ,  $P < 0.01$  ; pédomorphes mâles :  $\chi^2 = 1.7$ ,  $P = 0.19$  ; **fig. 126**).



**Fig. 126.** Taux de succès des rencontres triadiques et dyadiques : données pour les pédomorphes et métamorphes mâles. \*\*  $P < 0.01$ , NS  $P > 0.05$  (test du  $\chi^2$ ).

*Success rate of the triadic and dyadic encounters: data for paedomorphic and metamorphic males.*

## 6.4. Discussion

### 6.4.1. Caractéristiques générales du comportement sexuel

#### Succès des rencontres : comparaison interpopulationnelle

Les proportions de transferts réussis (9 à 12% selon le type de rencontre dyadique) sont basses en comparaison avec les chiffres de la littérature chez les tritons alpestres métamorphosés : 31% chez *T. alpestris* (HALLIDAY 1977a), 24% chez *T. a. alpestris* de Belgique et 35% chez *T. a. cyreni* (DENOEL 1996). Néanmoins, de faibles succès ont aussi été signalés chez d'autres espèces du genre *Triturus*, comme *T. boscai* avec seulement 17% de spermatozoaires transférés (RAFINSKI & PECIO 1992). GABOR & HALLIDAY (1997) montraient que le taux de succès des rencontres était plus élevé au début de la saison de reproduction qu'à la fin, suite à l'insémination des femelles. Les différences de succès entre les tritons du Lac de la Cabane (site A) et les autres populations ne sont pas dues à la période de reproduction. En effet, nous avons capturé les tritons tôt dans la saison, juste après le dégel du lac.

Le faible succès des rencontres dans notre population pourrait être davantage une conséquence du comportement des individus de cette population. En effet, les mâles de cette population produisent une grande quantité de spermatozoaires par rencontre, bien plus que ceux des autres populations de la même espèce. Le nombre moyen de spermatozoaires déposés par rencontre était ainsi de 3.4 avec un maximum de 9 observé à plusieurs reprises. Suite à leur mauvais positionnement, les femelles, quant à elles, ratent de nombreux spermatozoaires en s'approchant des mâles. Toutefois, cela pourrait aussi être une tactique pour tester la performance des mâles. Elles ratent ainsi davantage de spermatozoaires que ne le font les femelles d'autres populations où moins de spermatozoaires sont déposés. Il y aurait ainsi, comme l'a souligné ARNOLD (1976) pour des espèces américaines, une relation inversement proportionnelle entre le nombre de spermatozoaires produits et le succès de capture. Ainsi, alors que le mâle du *Plethodon jordani* ne dépose généralement qu'un spermatozoaire par rencontre, mais avec un succès de transfert presque total, celui d'*Ambystoma maculatum* peut en déposer une centaine avec un succès de transfert bien moindre (ARNOLD 1976).

#### Patron général du comportement de cour

Le comportement sexuel des tritons alpestres lors des rencontres dyadiques est conforme aux descriptions de la littérature sur les tritons alpestres métamorphiques (HALLIDAY 1977a, 1990, ARNTZEN & SPARREBOOM 1989, ANDREONE 1990, DENOEL 1996, 1999, DENOEL *et al.* 2001a). Le patron qualitatif de base de la cour du triton alpestre semble ainsi commun aux différentes populations. Les autres études avaient été faites sur des populations belges (sous-espèce *alpestris*), espagnoles (sous-espèces *cyreni*) et italiennes

(sous-espèce *apuanus*). Une séquence sexuelle commence ainsi par une rencontre des tritons, un positionnement du mâle et une poursuite de la femelle si elle s'enfuit (phase d'orientation). S'ensuit alors des parades consistant en des mouvements caudaux (éventail, ondulation distale, étendard en dos-de-chat lors des phases de parade en éventail et en étendard) et une phase de transfert durant laquelle le mâle devance la femelle et exhibe différents mouvements caudaux avant et après le dépôt d'un spermatophore sur le substrat. Ce spermatophore sera alors ou non pris par le cloaque de la femelle suivant le mâle. Toutefois, un comportement fréquemment employé après l'étendard en dos-de-chat n'apparaît pas dans les autres populations. Nous l'avons dénommé le «rameur». Ce comportement consiste en un mouvement d'avant en arrière du corps du mâle sans bouger le point de contact des pattes avec le sol.

### Tactiques alternatives des mâles

Lorsqu'une femelle d'urodèle ne se montre pas réceptive à la cour du mâle, les mâles peuvent employer des tactiques alternatives (VERRELL 1982a, MASSEY 1988, VERRELL 1989b, DENOEL 1999, DENOEL *et al.* 2001a). Ainsi, lorsque la femelle du triton alpestre ne manifeste pas d'attitudes positives aux avances du mâle, ce dernier peut quand même la devancer, afin d'effectuer un transfert du sperme, au contraire d'autres espèces, tel le triton ponctué (HALLIDAY 1990). Nous avons montré que ces deux tactiques sont associées à différents comportements et ont des succès considérablement différents (DENOEL *et al.* 2001a). Ainsi, un mâle devançant une femelle qui ne répond pas positivement à ses avances, exhibe des parades à effet de leurre : l'appât distal et le tremblement de la queue. Celles-ci sont efficaces (du moins l'appât distal) en attirant les femelles après le transfert. Par contre, un mâle devançant une femelle qui l'approche exécute de courtes phases de transfert sans exhiber ces parades à effet de leurre (tremblement de la queue) ou en ne les exécutant que brièvement et plus rarement (appât distal). Le succès de la tactique du leurre n'était que de 6% contre 31% pour la tactique d'attente d'une femelle se montrant positive (DENOEL *et al.* 2001a). L'étude des tritons du lac de la Cabane (sud-est de la France) confirme les résultats obtenus chez les tritons alpestres de Belgique. Ainsi, les mâles, tant métamorphes que pédomorphes, utilisent principalement le tremblement de la queue et l'appât distal lorsque la femelle ne se montre pas positive. De façon semblable à ce que nous avons aussi montré pour les tritons de Belgique (DENOEL *et al.* 2001a), les mâles du site français utilisent davantage la queue latérale et l'acte repousser lorsque la femelle se montre positive.

La tactique du leurre est largement employée dans le monde animal (WICKLER 1968) et particulièrement chez les tritons (WAMBREUSE & BELS 1984, PECIO & RAFINSKI 1985, GIACOMA & SPARREBOOM 1987, ARNTZEN & SPARREBOOM 1989, RAFINSKI & PECIO 1992). Quoiqu'elle n'apporte qu'un faible succès, elle permet d'attirer dans au moins un cas sur deux les femelles non réceptives (DENOEL *et al.* 2001a). L'exhibition des deux tactiques dépend des circonstances et peut être exhibée par les mêmes individus. Elle peut ainsi

être interprétée comme les résultats d'une stratégie conditionnelle. Les tritons utilisent ainsi ce que DUNBAR (1982) appelle «*a side-payment strategy*», c'est-à-dire l'exhibition d'une tactique qui maximalise leur succès sur les opportunités présentes et ce, même si elles n'offrent que de petits gains.

### **Influence des congénères**

Les rencontres triadiques ont un succès largement inférieur à celui des rencontres dyadiques. En effet, seuls 2% des spermatophores sont transférés, que le mâle soit pédomorphe ou métamorphe. Ce faible succès des rencontres triadiques est dû aux perturbations causées par la présence d'un deuxième mâle. En effet, l'approche du couple par ce mâle entraîne plus d'une fois sur deux la fin de la rencontre. Le plus souvent, le mâle perturbateur ne faisait que passer et était alors approché par le mâle courtisan, voire même paradé durant un court instant. Le fait que le courtisan délaisse une femelle statique pour un mâle en mouvement pourrait provenir d'une erreur d'interprétation : le mâle détectant des phéromones femelles, mais n'ayant pas de réaction positive de la part de celle-ci. Voyant un individu passer, il pourrait croire qu'il s'agit en fait de la femelle paradée qui s'enfuit. En effet, lors de situations dyadiques, lorsqu'une femelle s'éloigne du mâle, ce dernier la poursuit, se replace devant elle et recommence à la courtiser. Les simples perturbations causées par le mâle rival semblent être la situation la plus fréquente. Ceci est partiellement dû aux dimensions de l'aquarium qui entraîne le rapprochement des individus. Cette situation n'est toutefois pas anormale car, dans les sites naturels, les densités peuvent être extrêmement élevées localement. Très rarement, le mâle rival peut réellement interférer de manière sexuelle avec le couple. Le mâle rival interfère en s'intercalant entre les deux partenaires et en exhibant des parades à la femelle. Il peut alors la devancer et déposer un spermatophore sur le substrat. Un tel comportement avait été précédemment montré chez des tritons alpestres métamorphes provenant d'une autre population (VERRELL 1988). Cependant, dans notre population, l'interférence avec la parade (que nous séparons ainsi de la fréquente et simple perturbation que nous avons observée), est plus rare que dans celle rencontrée par VERRELL (1988). De plus, l'interférence dans notre population n'a présenté qu'une seule fois, sur les six cas observés, une similitude directe avec celle observée dans les autres études : c'est-à-dire celle où le mâle rival n'approche le couple qu'une fois le mâle courtisan vulnérable lorsqu'il a devancé la femelle au début du transfert et qu'il ne la voit donc plus (ARNOLD 1976, VERRELL 1984, 1988, MASSEY 1988, ZUIDERWIJK 1990, SPARREBOOM 1996, VERRELL & KRENZ 1998). Les mâles de notre population n'exhibent de parades aux femelles courtisées que suite à une rencontre lors de leurs déplacements. Ils profitent ainsi de cette opportunité de la même manière que s'ils rencontraient des femelles isolées. Il ne semble donc pas y avoir de tactique alternative bien programmée consistant à détourner la femelle à d'autres mâles. Tout comme l'avait souligné VERRELL (1988), les mâles de tritons alpestres n'emploient pas la tactique du mimétisme femelle. Cette tactique est employée par les mâles rivaux d'autres espèces de tritons, lorsqu'ils s'intercalent entre les deux partenaires sexuels. Le mâle rival applique alors son

museau sur la queue du mâle courtisan qui s'était détourné de la femelle pour entamer le transfert. Le courtisan est ainsi leurré. Ce toucher caudal constitue, en effet, un stimulus amenant le mâle à déposer un spermatophore (VERRELL 1984, HALLIDAY 1990).

## 6.4.2. Interactions sexuelles homotypiques vs. hétérotypiques

### Compatibilité sexuelle

Les deux formes hétérochroniques étudiées sont sexuellement compatibles : les coefficients d'isolement joint ne diffèrent pas de zéro. Le taux de succès des rencontres homotypiques est de 11% et celui des rencontres hétérotypiques de 9%. Plus particulièrement, le succès des transferts de spermatophores du mâle à la femelle était de 12% lors des rencontres homotypiques et de 10% dans les rencontres hétérotypiques.

Contrairement à différentes études entre des espèces ou sous-espèces différentes (ARNOLD *et al.* 1996, MICHALAK *et al.* 1997), il apparaît ainsi que, quelle que soit leur trajectoire ontogénétique, les tritons d'une forme du lac de la Cabane peuvent se reproduire avec des individus de l'autre forme sans perte de succès. Un tel flux de gènes serait peut-être permis par les faibles différences génétiques constatées entre les deux formes (BREUIL & GUILLAUME 1984, VOSS & SHAFFER 1997). En effet, il semble que plus deux populations de salamandres sont génétiquement et géographiquement différentes, plus elles sont sexuellement isolées (TILLEY *et al.* 1990). Une telle similarité génétique pourrait conférer des phéromones de cour similaires et donc impliquer de l'exogamie (*outbreeding*). La synthèse de telles substances a prouvé qu'elles étaient effectives en attirant des femelles (KIKUYAMA *et al.* 1995) ou en augmentant leur réceptivité (ROLLMAN *et al.* 1999). Ces études chimiques n'en sont qu'à leur début et l'analyse des effets populationnels, polymorphiques et génétiques améliorera certainement notre compréhension de l'évolution de ces espèces.

### Compatibilité temporelle et spatiale

L'isolement reproducteur pourrait aussi être de nature temporelle (MAYR 1963). Ainsi, chez les saumons kokanees (KURENKOV 1978) et les ombles chevaliers (SIGURJONSDOTTIR & GUNNARSSON 1989), les formes syntopiques se reproduisent à des périodes différentes. Dans une population d'*Ambystoma talpoideum*, l'isolement sexuel peut avoir lieu parce que les femelles pédomorphiques tendent à se reproduire principalement avec des mâles pédomorphiques en raison de leur reproduction précoce. En effet, après 7 mois de développement, les pédomorphes peuvent devenir matures directement dans le milieu aquatique, alors que les métamorphes terrestres doivent attendre des conditions climatiques favorables pour rejoindre le milieu aquatique. Ils y arrivent ainsi quelques semaines, voire jusqu'à deux mois après que les

pédomorphes ont commencé à se reproduire (KRENZ & SEVER 1995). Or, tant les femelles ambystomes (KRENZ & SEVER 1995) que les femelles *Triturus* (GABOR & HALLIDAY 1997) dédaignent souvent davantage leur partenaire sexuel une fois qu'elles ont été fécondées. Ainsi, lorsque les métamorphes sont présents, les femelles pédomorphes se sont déjà reproduites, ce qui limite les échanges inter-morphes. Cependant, dans notre population, les métamorphes et les pédomorphes étaient présents ensemble et au même moment, juste après le dégel. Il n'y aurait ainsi pas de décalage temporel des évènements reproducteurs ou, s'il en existait un, il serait minime. Le fait que les métamorphes soient présents dès le dégel et qu'ils n'aient pas été observés à terre, en migration, laisse supposer que les métamorphes passent l'hiver sous l'eau et peuvent ainsi avoir une reproduction coordonnée à celle des pédomorphes.

Une occupation d'habitats différents a aussi été invoquée pour expliquer l'isolement reproducteur et les processus de spéciation sympatrique (BUSH 1994, SMITH & SKULASON 1996). Il en est ainsi des formes pélagiques et benthiques d'espèces de poissons polymorphiques (MEYER 1990, LU & BERNATCHEZ 1999). Cependant, l'isolement spatial des deux formes de tritons étudiées ne semble pas, à l'état actuel, suffisant pour permettre une spéciation sympatrique dans le site étudié (site A : lac de la Cabane). En effet, les rencontres hétéromorphiques sont fréquentes en situation naturelle, les deux formes cohabitant sur le fond des zones rivulaires (*cf.* **chapitre 4**).

### Asymétrie de tendance et d'isolement

Quoique les fréquences d'exogamie ne diffèrent pas de celles de l'endogamie au sein de la population étudiée, une asymétrie de tendance a été observée lors des rencontres dyadiques. En effet, les rencontres impliquant des pédomorphes ont moins de succès que celles impliquant des individus métamorphiques (7 *vs.* 19% de spermatophores transférés). Les pédomorphes courtisent moins les femelles que ne le font les métamorphes. Une asymétrie d'isolement a aussi été détectée. Ainsi, en considérant les rencontres impliquant des mâles paradant, les rencontres hétérotypiques avec un mâle pédomorphe ont un succès inférieur aux rencontres avec un mâle métamorphe (5 *vs.* 23% de spermatophores transférés). Ainsi, alors que ces mâles pédomorphiques sont en train de parader, certaines femelles tendent à les éviter. Une telle asymétrie d'isolement n'est pas due à l'asymétrie de tendance. En effet, le succès des rencontres homotypiques impliquant des mâles pédomorphiques est deux fois plus élevé que celui des rencontres dans lesquelles le mâle est pédomorphe et la femelle, métamorphe. Lors des rencontres triadiques, les mâles métamorphes entamaient légèrement plus souvent les parades et participaient à un peu plus d'interactions sexuelles. Cependant, l'absence de signification statistique de ces résultats ne permet pas de conclure à des différences nettes. Cette faible tendance des mâles pédomorphiques à s'engager dans des interactions sexuelles confirme toutefois les résultats obtenus lors des rencontres dyadiques (asymétrie de tendance significative).

## Base comportementale

Les parades déployées par les mâles lors des rencontres sexuelles agissent comme des signaux spécifiques reconnus par les femelles de la même espèce et interviennent ainsi dans l'isolement des espèces (MAYR 1963, BUTLIN & RITCHIE 1994). Comme le laissait présager la compatibilité sexuelle entre les deux formes, les pédomorphes emploient qualitativement les mêmes comportements sexuels que les métamorphes, lors des rencontres dyadiques. Les fréquences d'utilisation des différents comportements sont aussi fort proches qu'il s'agisse des éléments de la phase d'exhibition ou de transfert de sperme. Les tactiques sexuelles, mises en jeu par les mâles des deux formes, pour attirer les femelles, sont donc similaires.

Des séquences comportementales, nous avons retenu cinq paramètres que nous avons utilisés comme estimateur du succès des individus ou des rencontres : la latence de cour, la latence de réponse de la femelle, le temps précédant le premier dépôt, la durée des rencontres et la proportion de temps durant lequel les femelles se montrent positives. L'analyse de ces paramètres confirme les résultats tirés du succès des transferts de spermatophore. Cela signifie que les deux formes sont compatibles.

## Sélection sexuelle

En plus d'une différence de la structure du système de prise de nourriture et des branchies, les deux formes diffèrent considérablement au niveau des caractères sexuels secondaires. Tandis que les métamorphes ont un plus gros cloaque et davantage de points noirs sur les flancs que les pédomorphes, ces derniers ont une plus haute queue et un plus gros poids corporel que les métamorphes.

Sur base des théories de la sélection sexuelle (DARWIN 1871, ARNOLD 1983, WEST-EBERHARD 1983, ANDERSSON 1994, MOLLER 1998), nous pouvons suspecter que des mâles aux caractères sexuels secondaires prononcés sont plus attractifs que des mâles aux livrées discrètes. Une telle sélection a été prouvée chez plusieurs espèces de tritons du genre *Triturus* qui présentent un dimorphisme sexuel prononcé (MALACARNE & CORTASSA 1983, HEDLUND 1990, GREEN 1991, GABOR & HALLIDAY 1997). Néanmoins, dans nos expériences, presque aucun caractère sexuel secondaire n'apparaît lié aux principaux estimateurs du succès de la rencontre (insémination, pourcentage du temps durant lequel la femelle se montre positive et latence de réponse positive de la femelle). Cette absence de sélection pourrait peut-être être partiellement due à une plus faible sélectivité au début de la période de reproduction comme cela a été montré chez *T. vulgaris* (GABOR & HALLIDAY 1997). VERRELL (1990) et MICHALAK & RAFINSKI (1999) soulignaient que cette discrimination pourrait aussi avoir principalement lieu dans des expériences durant lesquelles un choix était donné à la femelle. Les expériences triadiques que nous avons menées montrent cependant que les assortiments, d'une manière générale, ne se font pas sur base du type de partenaire.

En conséquence de leur structure d'âge similaire (*cf.* **chapitre 5**), les deux formes étudiées ne diffèrent pas en longueur. Un choix des partenaires selon leur taille ayant été montré chez une autre espèce d'urodèles (MATHIS 1991) – quoique cela ne soit pas une généralité (HOUCK & FRANCILLON-VIEILLOT 1988) – pose alors la question d'un isolement reproducteur dans des populations où la pédomorphose est de nature progénétique. Dans ces populations, les pédomorphes sont de taille fort réduite vis-à-vis des métamorphes (*cf.* **chapitre 5**) et pourraient être contre-sélectionnés. Quoiqu'il soit connu que ces pédomorphes ont accès à la reproduction et peuvent se reproduire avec les métamorphes (BOVERO 1991), l'étendue de leur compatibilité sexuelle n'est pas connue.

Plusieurs études sur les urodèles ont montré que les mâles peuvent faire preuve de préférences dans leur sélection des femelles (VERRELL 1982b, 1985, 1986, 1989a). Contrairement à l'absence apparente de choix des femelles envers les mâles, les tritons alpestres mâles métamorphes du lac de la Cabane sélectionnent les femelles selon leur longueur et leur poids. Ainsi, les femelles devant lesquelles les mâles déposent des spermatophores sont plus grandes que celles devant lesquels les mâles n'en déposaient pas. Chez les tritons femelles, la taille est corrélée avec la fécondité (VERRELL 1986). Sélectionner de plus grandes et plus grosses femelles est ainsi adaptatif. En effet, cela augmente le succès héritable des mâles (*inclusive fitness*). Par contre, les pédomorphes mâles se montrent moins sélectifs dans leur choix des femelles. Il serait peut-être risqué pour ces mâles de laisser passer des opportunités. En effet, quand elles se présentent, ces mâles semblent ignorés par au moins quelques femelles comme le laissent sous-entendre les coefficients d'asymétrie d'isolement (*cf. supra*).

### **Influence du besoin en oxygène**

L'exhibition des parades requiert une consommation d'oxygène. Face à un manque d'oxygène, les tritons peuvent accélérer leurs séquences sexuelles, mais sont souvent amenés à quitter la femelle pour prendre de l'air en surface. Ils diminuent ainsi leurs chances de la retrouver lorsqu'ils regagnent le substrat (HALLIDAY & SWEATMAN 1976, HALLIDAY 1977b, HALLIDAY & HOUSTON 1991). La présence de branchies pourrait ainsi compenser la demande d'oxygène due à l'exhibition des parades et ainsi augmenter le succès des pédomorphes qui pourraient se passer de monter en surface. Les observations en milieu naturel de SELISKAR & PEHANI (1935) sur les montées en surface de métamorphes et pédomorphes le laissaient ainsi suggérer. Toutefois, comme l'avaient également montré BOVERO *et al.* (1994) en situation expérimentale, nous n'avons constaté aucune différence entre le nombre de montées en surface par les deux formes. La petite taille des branchies des tritons alpestres adultes ne suffirait pas ainsi à compenser les demandes en oxygène.

## Maintien du polymorphisme

La compatibilité sexuelle entre les deux formes est en faveur du maintien du polymorphisme. Les interactions sexuelles ne sont pas non plus défavorisées par un isolement temporel et spatial car les deux formes occupent les mêmes aires de reproduction au même moment. La quasi-absence de préférence sexuelle envers les membres de l'une ou l'autre forme hétérochronique du triton alpestre pourrait avoir été sélectionnée en conséquence de l'avantage d'un brassage génétique entre les deux formes, favorisant de ce fait la dispersion des gènes qui pourraient être liés à la pédomorphose. Quoique aucune étude n'ait été portée à ce niveau, la disparité observée entre certains sites et la mise en évidence d'une base génétique chez d'autres espèces pédomorphiques laissent présager l'action de gènes qui permettraient la possibilité d'une pédomorphose (VOSS & SHAFFER 1997). Le fait qu'une forme plus performante lors des rencontres (les métamorphes dans notre étude) n'ait pas supplanté la forme un peu moins performante en situation naturelle pourrait être lié à des avantages spécifiques de la forme alternative (HOLLOCHER *et al.* 1997, SEEHAUSEN *et al.* 1999). Dans le site étudié, cet avantage est lié à l'utilisation des ressources. Le polymorphisme est en effet adaptatif, permettant un meilleur partage des ressources spatiales et alimentaires (*cf.* **chapitre 4**).

En permettant la survie des phénotypes alternatifs en cas de variation environnementale (assèchement, prédation), le maintien de la plasticité phénotypique pourrait être plus avantageux que la spéciation des deux formes. Néanmoins, comme cela semble être observé chez les cichlidés, les formes peuvent se montrer sélectives. Cette sélection des partenaires selon leur aspect extérieur (lequel peut être lié à des structures trophiques particulières) aurait ainsi pu mener aux processus de spéciation sympatrique rapide connus dans ce groupe (MEYER 1990). Cependant, il semblerait que, même chez les cichlidés, les formes alternatives puissent aussi se reproduire indépendamment de la forme de leur partenaire, ce qui est en faveur du maintien du polymorphisme (KORNFIELD *et al.* 1982). Il en est de même chez les criquets. En effet, les femelles à ailes courtes se reproduisent autant avec des mâles microptères qu'avec des macroptères (ROFF & FAIRBAIRN 1991). Ainsi, outre des intermédiaires d'évènements de spéciation sympatrique, les polymorphismes trophiques peuvent être considérés comme des stratégies évolutives alternatives.



### **Box 7. Environmental effects**

**Aim** To determine the effect of environmental factors on morphological and behavioural changes.

**Methods** Two hundred and eighty two Alpine newts were caught in two natural populations, one in Italy and the other in France. They were placed in several aquaria under different environmental conditions : fasting *vs.* unlimited food; progressive drying *vs.* stable water level; reduced *vs.* full space with and without possibility of terrestrial migration ; water deprivation with hard and soft substrate. The analysis was based on the dates of metamorphosis or migrations of the paedomorphs.

**Results** The dates of metamorphosis differed between food and fasting treatments. Paedomorphs metamorphosed earlier in the fasting treatment than in the food treatment. Slow drying and reduced space did not affect the dates of metamorphosis of the paedomorphs. Water deprivation induced a rapid metamorphosis. Newts neither burrowed into the substratum nor protected themselves against desiccation by cocoon building. Paedomorphs were able to migrate on land. This behavioural pattern was more often observed in experiments where water level was decreased than in stable water and reduced space experiments.

**Main conclusions** These results confirm and extend optimality models that predict paedomorphosis under advantageous conditions and stressful aquatic habitats. In terms of ontogenetic pathways, a paedomorphic newt is confronted with two possibilities — metamorphosing or remaining a paedomorph. Using only cues from its aquatic habitat — such as food and water supply — a newt may, metamorphose or migrate, and thus escape unfavourable aquatic environments, enabling it to survive and potentially colonize other ponds.

**Key words** Polyphenism – Metamorphosis – Environmental factors – Food – Drying – Density – Migration

# Chapitre 7

---

## Influence de l'environnement

### 7.1. Introduction

La survie et le succès des organismes dépendent de leur capacité à faire face à des modifications environnementales (RICKLEFS 1990). La réaction des organismes est alors dénommée «norme de réaction». Mais, alors que certains génotypes répondront d'une manière identique à différentes conditions environnementales (norme de réaction «non-plastique»), d'autres produiront des phénotypes particuliers dans chaque environnement (norme de réaction «plastique»). La plasticité phénotypique dont ils font preuve est généralement supposée être adaptative dans des habitats variables (STEARNS 1989, SCHLICHTING & PIGLIUCCI 1998). Elle peut être maintenue si les alternatives présentent chacune des avantages particuliers dans des environnements spécifiques (MCCOLLUM & VAN BURSIK 1996, VAN BURSIK & RELYEA 1998). A titre d'exemple, si les têtards de *Scaphiopus* n'accéléraient pas leur métamorphose en réaction à l'assèchement de leur point d'eau, ils finiraient desséchés. Mais, s'ils le faisaient partout, leur faible taille à la métamorphose diminuerait leur chance de survie (NEWMAN 1992). Face aux changements, certains organismes pourront altérer leur morphologie tandis que d'autres pourront changer d'habitat. Les deux réponses peuvent aussi se produire en même temps (SCHLICHTING & PIGLIUCCI 1998).

De nombreuses espèces peuplent des points d'eau dont les caractéristiques biotiques et abiotiques varient au cours du temps. Les modifications concernent, entre autres, le niveau d'eau, la présence de prédateurs, la disponibilité en proies et la densité. Ces espèces peuvent alors répondre de manière particulière à ces facteurs extérieurs. Les manipulations expérimentales en environnements reconstitués permettent alors de tester l'influence des différents facteurs indépendamment les uns des autres (NEWMAN 1992).

**Fluctuation du niveau d'eau.** De nombreuses espèces vivent ou se reproduisent dans des milieux aquatiques soumis à fluctuation du niveau d'eau, voire à un assèchement total. Alors que les amphibiens adultes peuvent généralement mener une vie terrestre, leurs larves ou têtards sont adaptés à une vie active aquatique (en ce qui concerne les espèces à cycle de vie complexe) (HARRIS 1999). Il en est de même des poissons (JOHNELS & SVENSSON 1954) et

de nombreux invertébrés (WIGGINS *et al.* 1980). En cas d'assèchement, ces animaux nécessitant un milieu de vie aquatique seront alors exposés à un haut risque de mortalité. Face à la disparition de leur habitat aquatique, ils ont développé différentes stratégies. Ils peuvent ainsi changer de milieu moyennant ou non une transformation morphologique ou bien survivre dans un milieu asséché grâce à différentes adaptations (JOHNELS & SVENSSON 1954, WIGGINS *et al.* 1980, NEWMAN 1992).

Dans les milieux désertiques, la présence d'eau de surface est souvent restreinte à de courtes périodes (WILBUR 1990). Toutefois, différentes espèces d'amphibiens s'y rendent pour s'y reproduire et y déposer leurs œufs. Selon les situations, les mares pourront rester en eau plus ou moins longtemps. Ainsi, au Texas, des crapauds à couteaux *Scaphiopus couchii* se rendent dans des sites qui sont en eau de trois jours à quelques semaines. Leurs têtards accélèrent alors leur développement pour se métamorphoser avant l'assèchement de leur point d'eau (du moins au-dessus d'un seuil de huit jours). La plasticité phénotypique serait maintenue suite à un évitement de la mortalité, mais aussi grâce à une taille plus grande à la métamorphose qui augmente les chances de survie (NEWMAN 1988, 1989, 1992). La même influence de la dessiccation a aussi été montrée chez la grenouille rousse se reproduisant dans des pièces d'eau temporaire de zones tempérées (LAURILA & KUJASALO 1999) et légèrement chez le crapaud calamite, du moins à basse densité (TEJEDO & REQUES 1994). La réponse à l'assèchement ne pourrait être qu'un sous-produit de la sélection opérant au travers d'autres mécanismes, tels qu'une diminution de la nourriture, une augmentation de la densité, de la température ou encore une augmentation des produits d'excrétion et de la quantité de gaz carbonique dissous. Toutefois, des expériences de laboratoire isolant les effets confondants ont confirmé l'importance de la seule diminution du niveau d'eau (DENVER 1997a, DENVER *et al.* 1998, LAURILA & KUJASALO 1999).

La pédomorphose est aussi dépendante des régimes d'assèchement. En effet, lorsque le niveau d'eau diminue, davantage de larves de la salamandre-taupe (*Ambystoma talpoideum*) optent pour une métamorphose. La pédomorphose est ainsi principalement attendue dans des milieux permanents (SEMLITSCH 1987, SEMLITSCH *et al.* 1990). Même dans des conditions où la pédomorphose a été sélectionnée durant plusieurs générations, un plus grand nombre de larves se transforment face au risque de dessiccation (SEMLITSCH & WILBUR 1989). Cependant, aucun lien n'a pu être montré entre la réponse des larves et l'historique d'assèchements des points d'eau d'où elles proviennent (SEMLITSCH *et al.* 1990).

Suite à l'assèchement de leur point d'eau, certains organismes peuvent s'enfouir sous terre et s'y maintenir jusqu'au retour de l'eau. Parmi les vertébrés, un tel enfouissement a été observé chez des poissons des genres *Protopterus* (SMITH 1931, JOHNELS & SVENSSON 1954, BLANC *et al.* 1956, WASAWO 1959, GREENWOOD 1986) et *Lepidogalaxias* (PUSEY 1990), chez des urodèles pédomorphiques des genres *Siren* et *Pseudobranchius* (FREEMAN 1958, GELBACH *et al.* 1973) et chez de nombreuses espèces d'anoures (RUIBAL *et al.*

1969, TYLER 1989). Le terrier peut être petit comme chez *Protopterus annectens* (JOHNELS & SVENSSON 1954) ou très long comme chez *P. aethiopicus* (WASAWO 1959). Il peut être initialement rempli d'eau et s'assécher alors progressivement ou encore être creusé à même le sol sec. *P. dolloi* peut aussi creuser jusqu'à rencontrer des nappes d'eau «souterraines». Certaines espèces peuvent également sécréter une enveloppe protectrice (cocon) qui limite leur perte d'eau (RENO 1972, McCLANAHAN *et al.* 1976, RUIBAL & HILLMAN 1981, McDIARMID & FOSTER 1987, ETHERIDGE 1990, WITHERS 1995). La torpeur des animaux durant cet enkystement implique également des adaptations physiologiques (chute de la fréquence des battements cardiaques, de la consommation d'oxygène et de l'excrétion urinaire) et des modifications morphologiques (résorption des branchies, amaigrissement) (GELBACH *et al.* 1973, DELANEY *et al.* 1974, FISHMAN *et al.* 1986). Elle peut même durer plus d'une année (GELBACH *et al.* 1973).

Une autre stratégie d'organismes aquatiques (des poissons) confrontés à la disparition de l'eau de leur habitat consiste à migrer vers un autre habitat aquatique. Cette migration peut s'effectuer par le milieu aquatique avant que des cuvettes destinées à être asséchées ne soient isolées de milieux permanents plus profonds. Elle peut aussi se produire moyennant une locomotion terrestre entre les habitats aquatiques comme c'est le cas chez certaines espèces de poissons-chats (INGER 1952, JOHNELS 1957, GOUGNARD & VANDEWALLE 1980).

**Pression de prédation.** Selon les habitats et le temps, la proportion de prédateurs peut augmenter, influant ainsi sur la survie de leurs proies. Les têtards de crapauds et les larves de tritons sont ainsi supposés entreprendre une métamorphose plus précocement en présence de prédateurs. Une telle modification de développement leur permettrait alors de quitter l'habitat aquatique. Néanmoins, cette relation n'est pas toujours claire et des retards de métamorphose ont même été constatés en présence de prédateurs (LAURILA & KUJASALO 1999). Chez les salamandres, un nombre moins élevé de larves deviennent pedomorphiques en présence d'un prédateur. Cependant, elles ne se métamorphosent pas pour autant. En effet, elles misent apparemment sur la croissance somatique et grandissent ainsi en tant que larves (JACKSON & SEMLITSCH 1993). La présence de prédateurs peut également induire des changements morphologiques adaptatifs, permettant une fuite ou une protection vis-à-vis du prédateur. Ainsi, en présence de prédateurs, les têtards de la grenouille *Rana sylvatica* (VAN BUSKIRK & REILYA 1998) et de la rainette *Hyla chrysoscelis* (MCCOLLUM & VAN BUSKIRK 1996) développent une plus grande queue.

**Disponibilité en nourriture.** La disponibilité en nourriture a aussi un effet sur les patrons de développement. WILBUR & COLLINS (1973) ont ainsi modélisé la chronologie de la métamorphose sur base des taux de croissance individuels des larves d'amphibiens. Leur modèle prédit qu'au-dessus du seuil d'atteinte de la taille minimale pour la métamorphose, une larve à bas taux de croissance se métamorphoserait contrairement à une autre ayant un haut taux de croissance. Ce modèle est supporté chez *Scaphiopus couchii* (NEWMAN 1994) et *S.*

*hammondii* (DENVER *et al.* 1998). En effet, chez ces espèces, les têtards se métamorphosent plus tôt lorsque la nourriture est limitée. Toutefois, cette relation n'est pas universelle. Ainsi, à de hautes densités larvaires, c'est la relation inverse qui est observée chez le crapaud calamite. Cependant, aucun impact de la nourriture n'a été observé à basse densité (TEJEDO & REQUES 1994). Une métamorphose précoce est aussi observée lorsque davantage de nourriture est distribuée aux têtards de rainettes *Hyla gratiosa* et *H. cinerea* et ce, lorsque le surplus de nourriture intervenait tôt lors du développement (LEIPS & TRAVIS 1994). L'adoption d'une voie de développement, particulièrement en conséquence d'un manque de nourriture, n'est pas nécessairement une réponse stratégique des organismes. En effet, il pourrait aussi s'agir d'une simple contrainte empêchant la formation normale des structures (NEWMAN 1992, STRATHMANN *et al.* 1992)

La relation n'est pas claire non plus chez les urodèles pédomorphiques. Ainsi, alors que LICHT (1992) ne montre aucun effet du taux de nourriture sur la pédomorphose chez *Ambystoma gracile*, SPRULES (1974b), élevant des larves plus âgées, constate que les larves peu nourries de la même espèce ont tendance à devenir pédomorphes. SEMLITSCH (1987) obtient des résultats en agrément avec ceux de LICHT sur *A. talpoideum*, tandis que VOSS (1995) ne les confirme qu'en élevant des larves à basse température. Il n'obtient en effet davantage de métamorphes que lorsque la température et la disponibilité en nourriture sont élevées. La disparité dans les résultats pourrait aussi venir de différences de réponse des animaux à différents stades de développement (DENVER 1997a) ou de stratégies particulières des larves provenant d'environnements défavorables (WHITEMAN 1994).

**Variation de densité.** La densité de peuplement peut également avoir une influence sur la tendance à se métamorphoser des amphibiens. Ainsi, à basse densité, les larves de tritons et de salamandres ont davantage tendance à devenir pédomorphiques qu'à haute densité (*Notophthalmus viridescens* : HARRIS 1987, *Ambystoma talpoideum* SEMLITSCH 1987). Les têtards du crapaud *Scaphiopus couchii* se métamorphosent aussi plus précocement à haute densité (NEWMAN 1994). Par contre, chez une espèce voisine, *S. hammondii*, les individus élevés isolément se métamorphosaient plus tôt que ceux élevés en groupe (DENVER 1997a, DENVER *et al.* 1998).

Différents modèles ont été proposés pour expliquer le maintien de la pédomorphose facultative comme meilleur compromis de croissance entre une vie aquatique ou terrestre (WILBUR & COLLINS 1973, WERNER 1986, WHITEMAN 1994). L'objectif de ce chapitre est de tester, en laboratoire, l'effet de différentes variables environnementales sur la métamorphose des tritons pédomorphiques. Sous l'hypothèse d'un avantage de la condition pédomorphique, nous nous attendons à avoir moins de tritons se métamorphosant à basse densité, à un haut taux de nourriture et en présence permanente d'eau. Dans un site d'altitude, les pédomorphes sont majoritaires et leur proportion au sein de la population est stable au cours des années malgré un assèchement estival annuel. Nous avons également testé la possibilité d'une

migration terrestre sous différentes conditions. Toutefois, certains sites temporaires n'étant pas à proximité de points d'eau permanents, nous avons vérifié si les pédomorphes étaient capables d'enfouissement dans un substrat argileux. Cette manipulation expérimentale est aussi l'occasion de déterminer un éventuel coût de la métamorphose entre des animaux nourris de manière identique.

## 7.2. Matériels et Méthodes

### 7.2.1. Sujets d'étude et protocole

#### Influence de la quantité de nourriture

Quarante tritons alpestres pédomorphes adultes (20 mâles et 20 femelles) ont été capturés dans le site G (La Pianca, Italie) le 31 août 1999 (Toscane, Italie ; pour plus de détails, se reporter au **chapitre 3**).

Les tritons ont été marqués le 1<sup>er</sup> septembre 1999 par ablation des phalanges (une par triton) selon un code dérivé de celui de TWITTY (1966). Cette méthode de marquage n'affecte ni la survie, ni la condition des tritons (ARNTZEN *et al.* 1999). Les tritons ont alors été répartis dans quatre aquariums identiques (80 x 40 x 30 cm) avec cinq mâles et cinq femelles dans chacun d'entre eux. Le fond des aquariums était garni de gravier. L'éclairage consistait en des tubes au néon produisant 5000 lux au niveau du substrat des aquariums (photopériode 14 L / 8 N). La température était contrôlée et maintenue à 14°C. Les tritons ont été nourris de larves de chironomes tous les deux jours (1.2 g par aquarium).

L'expérience a débuté le 11 septembre 1999 (jour 0). Deux traitements ont été appliqués. Nous les dénommons, respectivement, «nourriture» et «régime». Dans le premier traitement, 1.2 g de larves de chironomes étaient donnés par aquarium une fois par jour. Nous considérons cette quantité de nourriture comme non limitante (*cf.* valeurs de biomasses ingérées : **chapitre 4** et observations en laboratoire). Dans le traitement «régime», aucune nourriture n'était donnée aux tritons. Chaque traitement était répliqué une fois et appelé ainsi «groupe I» et «groupe II». L'expérience durait 120 jours. Nous avons prélevé les tritons aux jours 0, 30, 60, 90 et 120 afin de contrôler leur état (métamorphe et pédomorphe selon que leurs fentes branchiales étaient, respectivement, closes ou ouvertes) et de prendre des mesures de la croissance (longueur museau-cloaque, longueur de la queue, hauteur maximale de la queue et poids frais). La précision des mesures de longueur était de 1 mm et celle des mesures de poids, de 0.1 g. Les tritons du traitement «régime» ont été intensivement nourris après l'expérience afin de compenser leur perte de poids.

### **Influence d'un faible niveau d'eau et d'un assèchement temporaire avec substrat argileux**

Vingt tritons alpestres pédomorphes adultes (10 mâles et 10 femelles) ont été capturés dans le site G (La Pianca, Italie) le 31 août 1999 (pour plus de détails sur le site, se reporter au **chapitre 3**). Ils ont été distribués entre deux aquariums (chacun de 80 x 40 x 30 cm) à raison de 5 mâles et 5 femelles par aquarium. Le fond était constitué d'une couche de 5 cm d'argile provenant d'une mare temporaire abritant des pédomorphes (site F : Colorio) pour un des aquariums et d'argile provenant de l'Ardenne belge pour l'autre aquarium. Le niveau d'eau était diminué de moitié au deuxième jour d'expérience. Au 3<sup>ème</sup> jour, seul 1 cm d'eau était laissé dans l'aquarium et ce, jusqu'au 15<sup>ème</sup> jour. L'eau était alors retirée pour 3 jours avant d'être remise (1 cm de hauteur de nouveau) jusqu'au 60<sup>ème</sup> jour. Aucune nourriture ne leur a été donnée durant l'expérience. Les animaux étaient inspectés au 30<sup>ème</sup> et 60<sup>ème</sup> jour pour voir s'ils s'étaient métamorphosés. Leur position (épigée, hypogée, dispersée, regroupée) dans l'aquarium était également inspectée régulièrement. L'éclairage consistait en des tubes au néon produisant 5000 lux au niveau du substrat des aquariums (photopériode 14 L / 8 N). La température était contrôlée et maintenue à 15°C.

### **Influence de l'assèchement total**

Vingt-deux tritons alpestres pédomorphes adultes (11 mâles et 11 femelles) ont été capturés au site A (lac de la Cabane, France), en octobre 1999 (pour plus de détails sur le site, se reporter au **chapitre 3**). Ils ont été placés dans un aquarium de 250 x 30 cm dont la hauteur d'eau était de 35 cm. L'eau a ensuite été retirée pour ne laisser qu'un filet d'eau humide sur le gravier constituant le fond de l'aquarium. Les tritons ont été prélevés tous les deux jours durant 40 jours afin de noter leur état : pédomorphe ou métamorphe. Ils n'ont pas été nourris durant l'expérience. L'éclairage consistait en des tubes au néon produisant 5000 lux au niveau du substrat des aquariums (photopériode 14 L / 8 N). La température était de 15°C.

La largeur de l'ouverture buccale a été mesurée au début et à la fin de l'expérience (c'est-à-dire sur des pédomorphes et métamorphes respectivement) avec une précision de 0.5 mm. Nous avons choisi de mesurer ce paramètre morphologique car il intervient dans le succès de la prise de nourriture des tritons (*cf.* **chapitre 4**).

### **Influence de l'assèchement et de la densité à long terme**

Quatre-vingt tritons alpestres pédomorphes (40 mâles et 40 femelles) ont été capturés au site A (lac de la Cabane, France) en mai 2000. Ils ont été répartis à raison de 10 tritons par aquarium, sans mélanger les mâles et les femelles. Six aquariums ont été utilisés pour tester l'effet de la densité. Afin de tester la densité, nous avons préféré réduire l'espace vital plutôt que d'utiliser des nombres différents d'individus et cela pour deux raisons. La première est statistique. En effet, il est préférable d'avoir des effectifs égaux pour chaque

catégorie afin de mener des comparaisons entre les traitements. La seconde est éthique car en doublant et quadruplant la densité, il nous aurait fallu capturer le double de tritons dans le milieu naturel. Ainsi, nous avons utilisé trois superficies différentes (12 dm<sup>2</sup>, 24 dm<sup>2</sup> et 48 dm<sup>2</sup>). Elles représentaient des régimes à basse, moyenne et haute densité. Le niveau d'eau était maintenu stable à 35 cm. Deux aquariums supplémentaires ont été utilisés pour tester l'effet d'une diminution progressive du niveau d'eau. Leur superficie étant de 48 dm<sup>2</sup>, la comparaison se fait avec le traitement «basse densité». Le niveau d'eau était à 35 cm au jour 0 et était diminué de 1 cm tous les 4 jours jusqu'à ce que la profondeur de l'eau ne soit plus que de 8 cm. Le fait de retirer de l'eau pouvant être un élément perturbateur, nous l'avons simulé dans les aquariums où nous testions l'effet de la densité. L'eau était oxygénée et filtrée. Le fond était constitué de gravier. Des larves de chironomes vivants étaient distribuées quotidiennement dans les aquariums (70 mg par triton). L'éclairage consistait en des tubes au néons produisant 5000 lux au niveau du substrat des aquariums (photopériode 14 L / 8 N). En cas de décès, un triton était rajouté à l'aquarium, mais il n'était pas inclus dans l'analyse des résultats.

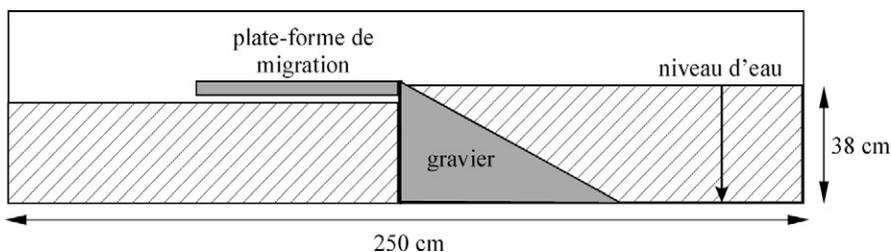
### **Influence de l'assèchement et de la densité à court terme avec possibilité de migration**

120 tritons pédomorphes ont été capturés au site A (Lac de la Cabane, France) en mai 1998, 1999 et 2000.

Un aquarium de 250 cm de long et de 60 cm de large a été divisé en deux parties égales de 125 cm de longueur (**fig. 127**). La subdivision consiste en une vitre verticale de 38 cm de hauteur. Une pente douce formée de gravier a été aménagée dans une des deux parties de l'aquarium afin de donner un accès vers l'autre partie. Une plate-forme a été installée à une hauteur de 38 cm au-dessus de l'autre partie qui ne présente aucune pente. Une fois dans l'eau de cette autre partie, il est impossible à un triton de rejoindre la première partie. Le fond est garni de gravier. Un abri est aussi installé. L'eau est oxygénée et la température maintenue vers 15°C. L'éclairage consistait en des lampes au mercure produisant une intensité lumineuse de 2000 lux au niveau du substrat des aquariums (photopériode 14 L / 8 N).

Dix pédomorphes du même sexe ont été placés dans la partie pentue de l'aquarium (**fig. 127** : partie droite). Ils ont été nourris à raison de 70 mg de larves de chironomes par triton une fois par jour. Durant les deux premiers jours, nous avons empêché la migration des tritons vers l'autre partie de l'aquarium remplie d'eau afin d'habituer les tritons à leur nouvel environnement (*cf.* stress du transport et du nouvel aquarium). Pour ce faire, une cloison a été posée entre les compartiments de l'aquarium. Lors des expériences-témoins, la position des tritons était enregistrée quotidiennement, le soir, durant 21 jours. Des expériences ont aussi consisté à diminuer tous les soirs le niveau d'eau (niveau d'eau durant le jour 0 : +38 cm, 1 : +38 cm, 2 : +34 cm, 3 : +30 cm, 4 : +26 cm, 5 : +22 cm, 6 : +18 cm, 7 : +14 cm, 8 : +11 cm, 9 : +8 cm, 10 : +7 cm, 11 : +6 cm, 12 : +5 cm, 13 : +4 cm, 14 : +3 cm, 15 : +2 cm, 16 : +1 cm, 17 : +1 cm, 18 : +1 cm, 19 : +0.7 cm, 20 : +0.7 cm,

21 : +0.7 cm). La densité de peuplement variant au fur et à mesure de l'assèchement, nous avons aussi organisé des expériences en niveau d'eau stable, mais en diminuant de 12 dm<sup>2</sup> la surface au sol (en laissant la pente identique). Chacune des trois expériences a été réalisée deux fois avec des femelles et deux fois avec des mâles.



**Fig. 127.** Aquarium expérimental où un assèchement progressif rapide est simulé (partie droite) et où une migration est possible vers la partie gauche (eau permanente) grâce à une pente et une plateforme.

*Experimental aquarium in which a fast progressive drying is simulated (left side) and in which migration is possible to the left part (permanent water) by means of a ramp and a platform where water is permanent.*

### 7.2.2. Procédures statistiques

Nous avons comparé l'impact de la disponibilité en nourriture, de la densité et de l'effet d'une diminution du niveau d'eau sur la date de métamorphose à l'aide de tests d'analyse de survie. En effet, tous les tritons n'ont pas eu le temps de se métamorphoser au cours des 120 jours d'expérience. Les données sont alors dites censurées (ANDERSEN et KEIDING 1998). L'hypothèse nulle à tester est ainsi l'égalité de survie (tritons restant pedomorphes) des deux traitements. Particulièrement, nous sommes intéressés à des risques à court terme des traitements utilisés. Nous avons ainsi utilisé le test de GOHAN (WILCOXON généralisé) qui donne un poids plus important aux métamorphosés précoces (HILL *et al.* 1996, LE CHAP 1997). Les dates de migrations ont aussi été comparées avec une analyse de survie. En effet, là aussi, tous les évènements n'ont pas eu le temps de se produire dans le laps de temps de l'expérience. En plus d'une analyse de survie, nous avons comparé les résultats des différents groupes, au dernier jour des expériences, à l'aide d'un test de Fisher. Nous avons employé ce test plutôt qu'un test du chi-carré car certaines cellules de la table de contingence contiennent des valeurs inférieures à 5 (hypothèse nulle d'une égalité d'évènements de métamorphose ou d'une égalité d'évènements de migration) (SIEGEL & CASTELLAN 1988).

Tous les tritons s'étant métamorphosés avant la fin de l'expérience d'assèchement total, nous avons comparé les dates de métamorphose des mâles et femelles à l'aide du test U de MANN-WHITNEY (SIEGEL & CASTELLAN 1988).

Un modèle auto-régressif à moyenne mobile pour mesures répétées

(JONES 1993) a été ajusté pour évaluer les changements de croissance avec le temps lors des traitements «nourriture» et «régime» chez les mâles et les femelles (les données des deux groupes ont été associées). Des équations linéaires et quadratiques ont été établies pour décrire les relations entre les variables. Le Critère d'Information d'Akaike (AIC), une fonction arithmétique de la déviance et du nombre de paramètres estimés (SAKAMOTO *et al.* 1986), a été calculé pour le modèle nul (ajustant une tendance unique pour les deux traitements) et le modèle de covariance (contenant, d'une part, le niveau de nourriture comme covariable et, d'autre part, l'interaction avec le temps). La différence entre la déviance des deux modèles permet l'application d'un test du chi-carré. Les pentes ont été testées comme différentes de zéro en appliquant un test-t (rapport entre l'estimation du coefficient et son erreur standard [= «erreur-type»] appliqué à une table de la loi normale).

Afin de tester si la métamorphose entraîne un coût, nous avons appliqué un test-t à l'augmentation en poids corporel (pondérée par le poids corporel initial) des tritons se métamorphosant et ne se métamorphosant pas (SOKAL & ROHLF 1997).

Les données relatives à la largeur de la bouche des pédomorphes et des métamorphes ne sont pas indépendantes. En effet, les métamorphes sont en fait les pédomorphes qui se sont transformés au cours de l'expérience. Nous avons ainsi comparé les deux échantillons à l'aide d'un test païré de Wilcoxon (SIEGEL & CASTELLAN 1988).

Nous avons employé l'abréviation SE, pour l'erreur-type et SD, pour l'écart-type. Nous avons choisi d'appliquer un risque d'erreur  $\alpha$  de 0.05.

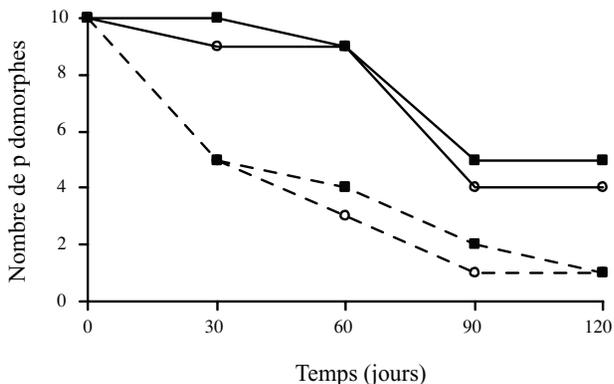
## 7.3. Résultats

### 7.3.1. Influence de la quantité de nourriture

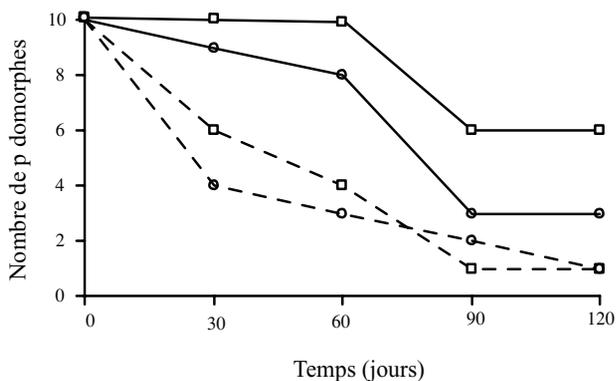
#### Métamorphose

Quel que soit le traitement, des pédomorphes se métamorphosaient durant les 120 jours de l'expérience (**fig. 128**). Les dates de métamorphose différaient significativement entre les traitements «nourriture» et «régime». Elles étaient plus précoces dans le traitement «régime» que dans le traitement «nourriture» pour toutes les comparaisons (traitement «nourriture» I vs. traitement «régime» I : Wilcoxon = 2.39,  $P < 0.05$  ; traitement «nourriture» I vs. traitement «régime» II : Wilcoxon = 1.99,  $P < 0.05$  ; traitement «nourriture» II vs. traitement «régime» I : Wilcoxon = 2.76,  $P < 0.01$  ; traitement «nourriture» II vs. traitement «régime» II : Wilcoxon = 2.41,  $P < 0.05$ ). Il n'y avait pas de différences significatives entre les réplicats (traitement «nourriture» I vs. traitement «nourriture» II : Wilcoxon = -0.40,  $P = 0.69$  ; traitement «régime» I vs. traitement «régime» II : Wilcoxon = -0.20,  $P = 0.84$ ) (**fig. 128**). En

considérant les sexes séparément (données associées pour les deux réplicats), les mâles aussi bien que les femelles se métamorphosaient plus rapidement dans le traitement «régime» que dans le traitement «nourriture» (chez les mâles, traitement «nourriture» vs. traitement «régime» : Wilcoxon = 1.97,  $P < 0.05$  ; chez les femelles : traitement «nourriture» vs. traitement «régime» : Wilcoxon = 2.92,  $P < 0.01$ ) (fig. 129). Quoique les femelles semblaient se métamorphoser plus tardivement que les mâles, la chronologie des évènements de métamorphose ne différait pas significativement entre les sexes dans le traitement «nourriture» (Wilcoxon = -1.57,  $P = 0.12$ ) et le traitement «régime» (Wilcoxon = -0.53,  $P = 0.60$ ) (fig. 129).



**Fig. 128.** Influence de la disponibilité en nourriture sur la date de métamorphose des pedomorphes du site G (la Pianca) dans les 2 réplicats. Traits continus : traitement «nourriture» ; traits interrompus : traitement «régime» ; carrés : groupe I ; cercles : groupe II.  
*Effect of food availability on metamorphosis date in pedomorphs (from site G) of the two replicates. Solid lines: «food» treatment; dashed lines: «fasting» treatment; boxes: group I; circles: group II.*



**Fig. 129.** Influence de la disponibilité en nourriture sur la date de métamorphose des pedomorphes mâles et femelles du site G (la Pianca). Traits continus : traitement «nourriture» ; traits interrompus : traitement «régime» ; carrés : femelles ; cercles : mâles.  
*Effect of food availability on metamorphosis date in pedomorphic males and females from site G. Solid lines: «food» treatment; dashed lines: «fasting» treatment; boxes: females; circles: males.*

## Croissance

Le **tableau 24** résume les différences significatives des patrons de croissance des tritons dans les traitements «nourriture» et «régime». Le modèle de covariance (tenant compte de la disponibilité en nourriture et de l'interaction avec le temps) s'ajustait mieux aux données que le modèle nul (tendance unique pour les deux traitements), quelle que soit la variable morphologique considérée (longueur museau-cloaque, longueur de la queue, hauteur de la queue et poids corporel) tant chez les femelles que chez les mâles.

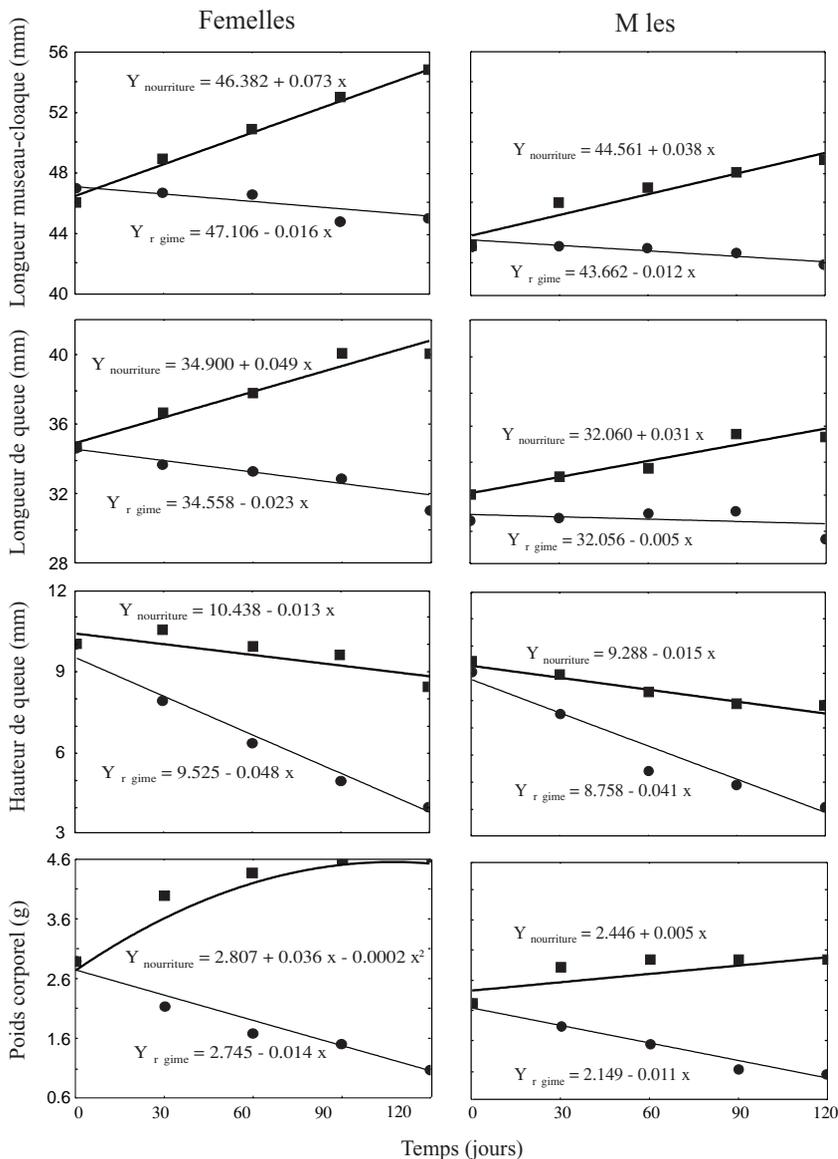
Dans le traitement «nourriture», toutes les pentes de régression entre les variables morphologiques (longueur museau-cloaque, longueur de la queue, poids corporel) et le temps étaient significativement positives, à l'exception toutefois de la hauteur de la queue qui était significativement négative (**fig. 130 ; tableau 25**). Durant le déroulement de l'expérience, les tritons nourris gagnaient jusqu'à 11 mm de longueur museau-cloaque et 3.3 g de poids.

Dans le traitement «régime», toutes les pentes de régression entre les variables morphologiques (longueur museau-cloaque, longueur de la queue, hauteur de la queue et poids corporel) et le temps étaient significativement négatives (**fig. 130 ; tableau 25**). Durant le déroulement de cette expérience, les tritons devenaient plus petits (jusqu'à une perte de 3 mm en longueur museau-cloaque) et perdaient du poids (jusqu'à 2.7 g, c'est-à-dire 71% de leur poids corporel initial).

**Tableau 24.** Différences de patrons de croissance pour les mâles et les femelles entre les traitements «nourriture» et «régime» : Critère d'Information d'Akaike (AIC) pour le modèle nul (ajustant une tendance unique pour les deux traitements) et le modèle de covariance (contenant, d'une part, la nourriture comme covariable et, d'autre part, l'interaction avec le temps). Les tests du chi-carré ont été étallés sur base de la différence de déviance entre les 2 modèles.

*Differences in growth patterns for males and females between the treatments «food» and «fasting»: Akaike Information Criterion (AIC) for the null model (fitting one simple trend for both treatments) and for the covariance model containing the food supply as a covariate factor and interaction with time.*

Variable	Sexe	AIC modèle nul	AIC modèle de covariance	$\chi^2$	dl	P
Longueur museau-cloaque	femelle	270.90	217.22	55.68	2	< 0.001
	mâle	248.47	208.03	42.44	2	< 0.001
Longueur de queue	femelle	260.54	199.33	61.21	2	< 0.001
	mâle	240.75	215.77	24.98	2	< 0.001
Hauteur de queue	femelle	210.18	153.28	56.90	2	< 0.001
	mâle	193.31	168.59	24.72	2	< 0.001
Poids corporel	femelle	174.40	88.14	88.26	2	< 0.001
	mâle	114.61	41.73	74.88	2	< 0.001



**Fig. 130.** Régressions linéaires et quadratiques entre le temps et la morphologie (longueur museau-cloaque, longueur de la queue, hauteur de la queue et poids corporel) chez les mâles et les femelles du site G (la Pianca), dans les traitements expérimentaux «nourriture» (traits épais, carrés noirs) et «régime» (traits fins, ronds noirs). Carrés et cercles noirs : valeurs moyennes à chaque date (N = 10). Se reporter aux tableaux 24 et 25 pour les résultats des tests statistiques.

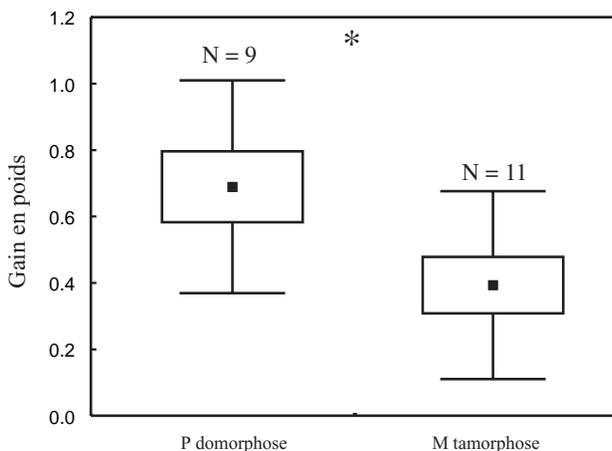
*Linear and quadratic regressions between time and morphology (snout-vent length, tail length, tail depth and body weight) in males and females from site G, in «food» (thick lines, squares) and «fasting» (thin lines, circles) experimental treatments. Black squares and circles: mean values at each date (N = 10). See Tables 24 and 25 for the results of the statistical tests.*

**Tableau 25.** Test de signification pour une pente non-nulle entre les variables morphologiques et le temps.*Significance test for a non-zero slope between morphological and time variables.*

Trait	Variable	Sexe	Pente	SE	t-test	P	
nourriture	Longueur du corps	femelle	0.073	0.007	10.436	< 0.001	
		mâle	0.045	0.006	7.082	< 0.001	
	Longueur de queue	femelle	0.049	0.006	8.440	< 0.001	
		mâle	0.031	0.007	4.395	< 0.001	
	Hauteur de queue	femelle	-0.013	0.004	3.552	< 0.001	
		mâle	-0.015	0.004	3.770	< 0.001	
	Poids corporel	femelle	0.016	0.002	8.338	< 0.001	
		mâle	0.005	0.002	3.940	< 0.001	
	régime	Longueur du corps	femelle	-0.016	0.007	2.218	< 0.05
			mâle	-0.012	0.006	2.046	< 0.05
Longueur de queue		femelle	-0.023	0.006	3.785	< 0.001	
		mâle	-0.005	0.008	0.558	NS	
Hauteur de queue		femelle	-0.048	0.004	12.204	< 0.001	
		mâle	-0.041	0.005	9.032	< 0.001	
Poids corporel		femelle	-0.014	0.002	10.007	< 0.001	
		mâle	-0.010	0.001	8.642	< 0.001	

### Coût de la métamorphose

La plupart des individus du traitement «régime» se sont métamorphosés durant les 120 jours de l'expérience. Il n'a ainsi été possible d'estimer le coût de la métamorphose que pour les tritons du traitement «nourriture». Les individus qui se métamorphosaient durant l'expérience gagnaient moins de poids que ceux qui restaient pédomorphes. Le poids corporel moyen pondéré ( $\pm$  SE) était de  $0.39 \pm 0.09$  g chez les tritons se métamorphosant contre  $0.69 \pm 0.11$  g chez les tritons restant pédomorphes (test-t = 2.196, dl = 18, P < 0.05 ; **fig. 131**).



**Fig. 131.** Gain en poids (pondéré par le poids corporel initial) des tritons du site G (la Pianca) qui se métamorphosent et de ceux qui restent pédomorphes durant les 120 jours de l'expérience «nourriture». Boîtes : SE ; moustaches : SD.

*Gain in biomass (weighted by the initial body weight) in newts from site G that undergo metamorphosis and in newts that remain paedomorphs during the 120 days of the «food» experiment. Boxes: SE; whiskers: SD.*

### 7.3.2. Influence d'un faible niveau d'eau et d'un assèchement temporaire avec substrat argileux

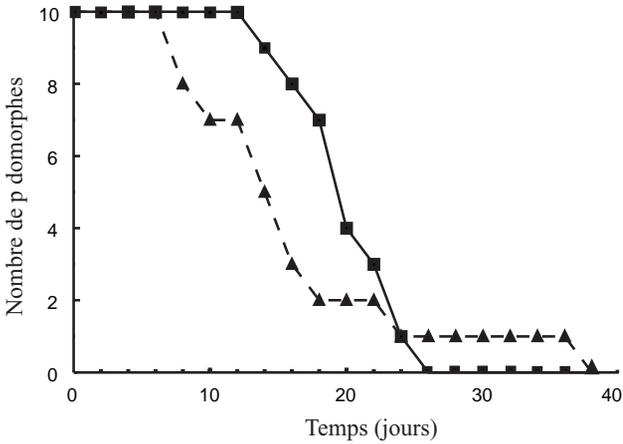
Après 30 jours, 6 des 10 pédomorphes du groupe I et 7 du groupe II s'étaient métamorphosés. Après 60 jours, 7 s'étaient métamorphosés dans le groupe I et tous l'étaient dans le groupe II. Les tritons ne bougeaient pas beaucoup et restaient groupés dans ce qu'il restait d'eau. Lorsque l'aquarium était à sec, ils étaient rassemblés dans un coin. En aucun cas, des tritons n'ont été vus en train de creuser dans l'argile humide afin de s'y enfouir.

### 7.3.3. Influence de l'assèchement total

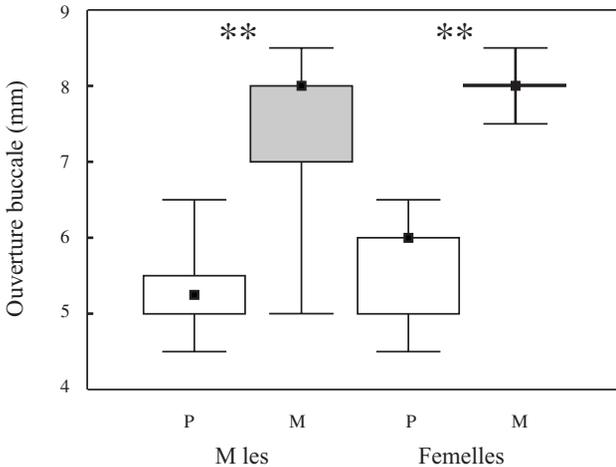
Vingt tritons pédomorphes se sont métamorphosés endéans les 40 jours de l'expérience d'assèchement total. Deux autres tritons sont morts avant de se métamorphoser durant l'expérience. Tous les tritons ne se sont pas métamorphosés en même temps. Alors que certains se sont métamorphosés après 8 jours sans eau, d'autres ne l'ont été qu'après 36 ou 38 jours. Quoique les mâles entreprenaient une métamorphose un peu plus tôt que les femelles, il n'y avait pas de différences significatives entre les sexes ( $U = 24.5$ ,  $P = 0.05$ , **fig. 132**).

L'ouverture buccale se réduit significativement avec la métamorphose des pédomorphes tant chez les mâles ( $N = 10$ , Wilcoxon pairé :  $Z = 2.666$ ,  $P < 0.01$ ) que les femelles ( $N = 10$ , Wilcoxon pairé :  $Z = 2.803$ ,  $P < 0.01$ ) (**fig. 133**).

La médiane était à 5.25 mm chez les pédomorphes mâles contre 8 mm chez les métamorphes mâles et à 6 mm chez les pédomorphes femelles contre 8 mm chez les métamorphes femelles.



**Fig. 132.** Influence d'un assèchement total expérimental sur la date de métamorphose des pédomorphes mâles (N = 10) et femelles (N = 10) du site A. Trait continu et carrés noirs : femelles ; trait interrompu et triangles noirs : mâles.  
*Effect of total experimental drying on metamorphosis date in pedomorphic males and females from site A. Solid line and squares: females; Dashed line and triangles: males.*



**Fig. 133.** Ouverture buccale (mm) des pédomorphes mâles (N = 10) et femelles (N = 10) avant et après métamorphose. P : pédomorphes, M : métamorphes. Points : médiane, boîtes : quartiles 25-75, SE ; moustaches : min-max. \*\*P < 0.01 (Wilcoxon pairé)  
*Gape size (mm) of male and female pedomorphs before and after metamorphosis. P: pedomorphs, M: metamorphs. Dots: median, boxes: quartiles 25-75; whiskers: min-max.*

### 7.3.4. Influence de l'assèchement et de la densité à long terme

Ni la densité, ni la stabilité du niveau d'eau ne semblent avoir d'influence sur le moment de la métamorphose, que ce soit chez les mâles, les femelles ou les deux sexes pris ensemble. La seule différence significative apparaissait pour la comparaison, chez les mâles, entre l'expérience à basse densité et celle à haute densité (**tableau 26**). La plupart des pédomorphes qui ne s'étaient pas métamorphosés durant les 4 mois d'expérience ont cependant entrepris une lente métamorphose. Ils étaient toujours classifiés comme pédomorphes à la fin de l'expérience car leurs fentes branchiales étaient toujours ouvertes. Toutefois, l'ouverture branchiale et les branchies montraient d'importants signes de régression et ce, dans les différents traitements.

**Tableau 26.** Comparaison statistique de l'influence de la densité et de l'abaissement progressif du niveau d'eau : test de survie de Wilcoxon-Gehan sur les dates de métamorphoses et tests de Fisher sur les fréquences des métamorphes et pédomorphes au 120<sup>ème</sup> jour.

*Statistical comparison of the effect of density and progressive drying up: Wilcoxon-Gehan survival test on the dates of metamorphosis and Fisher test on the frequencies of metamorphs and pedomorphs at day 120.*

Sexe	Comparaison	Test de survie	P (survie)	Test de Fisher : P
mâle	BDI x BDS	-0.825	0.41	0.50
femelle	BDI x BDS	0.183	0.86	0.44
mâle	BDS x MDS	0.864	0.39	0.63
femelle	BDS x MDS	1.699	0.09	0.32
mâle	BDS x HDS	2.113	<0.05	0.09
femelle	BDS x HDS	0.118	0.91	0.63
mâle	MDS x HDS	1.614	0.11	0.09
femelle	MDS x HDS	-1.233	0.22	0.26

Traitements : BDI : basse densité instable, BDS : basse densité stable, MDS : moyenne densité stable, HDS : haute densité stable. N = 10 dans chaque groupe.

### 7.3.5. Influence de l'assèchement et de la densité à court terme avec possibilité de migration

Dans chacune des 12 expériences qui ont été menées, des pédomorphes quittaient l'eau, migraient sur la pente terrestre et suivaient la plateforme de migration terrestre pour finalement se retrouver dans la partie aquatique permanente (**fig. 134**). Les réplicats exacts, c'est-à-dire n'associant pas les données provenant des deux sexes, ne différaient pas significativement, à l'exception toutefois de celui à haute densité avec les femelles (**tableau 27**).

Cependant, le pourcentage de pédomorphes migrants différait entre les traitements. Que ce soit chez les mâles ou les femelles, les événements de

migration étaient plus précoces dans les conditions instables que dans les conditions stables à basse densité et stables à haute densité ( $P < 0.001$  ; **fig. 134** ; **tableau 27**). Par contre, aucune différence significative n'a été décelée entre les traitements stables à haute et basse densité, que ce soit chez les mâles ou les femelles (**fig. 134** ; **tableau 27**). Le test de Fisher sur la probabilité d'avoir autant de migrants (au dernier jour) dans les différents traitements mène aux mêmes conclusions que l'analyse des jours de migration (**tableau 27**). Les résultats globaux sont très marqués : 97.5% (39 sur 40) des pédomorphes ont migré dans les expériences d'assèchements contre moins de 50% dans les autres expériences.

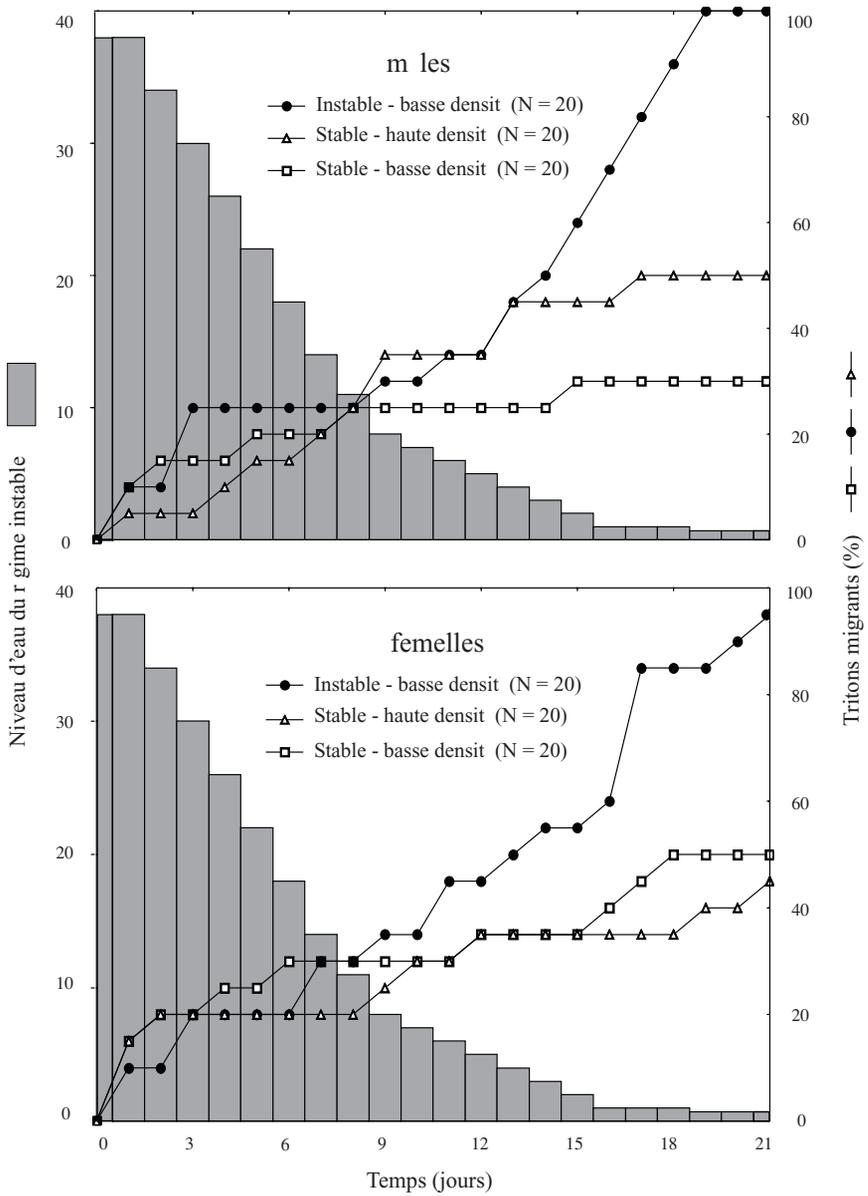
Les pédomorphes qui avaient migré ne semblent pas avoir montré de signe de métamorphose plus prononcé que ceux qui étaient restés en environnement aquatique.

**Tableau 27.** Comparaison statistique de l'influence de la densité et de l'abaissement progressif du niveau d'eau : test de survie de Wilcoxon-Gehan sur les dates de migration et test de Fisher sur le nombre de migrants au 21<sup>ème</sup> jour.

*Statistical comparison of the effect of density and progressive drying: Wilcoxon-Gehan survival test on the dates of migration and Fisher test on the frequencies of migrating newts at day 21.*

Sexe	Comparaison	Effet	Test de survie	P (survie)	P (Fisher)
mâle	BDS 1 x BDS 2	réplicat	0.536	0.59	0.31
femelle	BDS 1 x BDS 2	réplicat	0.101	0.92	1
mâle	BDI 1 x BDI 2	réplicat	1.516	0.13	-
femelle	BDI 1 x BDI 2	réplicat	-0.305	0.76	-
mâle	HDS 1 x HDS 2	réplicat	0.683	0.50	1
femelle	HDS 1 x HDS 2	réplicat	3.129	<0.01	<0.01
mâle	BDS x BDI	stabilité / densité	2.927	<0.01	<0.001
femelle	BDS x BDI	stabilité / densité	1.720	0.08	<0.01
mâle	BDS x HDS	densité	0.614	0.54	0.17
femelle	BDS x HDS	densité	-0.033	0.74	0.50
mâle	BDI x HDS	stabilité	-2.045	<0.05	<0.01
femelle	BDI x HDS	stabilité	-2.15	<0.05	<0.01

Comparaison des répliqués : N = 10 dans chaque groupe, comparaison des traitements : N = 20 dans chaque groupe (excepté animaux décédés) ; BDS : basse densité stable, BDI : basse densité instable, HDS : haute densité stable.



**Fig. 134.** Influence de la stabilité du niveau d'eau et de la densité sur la migration terrestre chez les pedomorphes mâles et femelles.  
*Effect of drying and density on the terrestrial migration of male and female paeomorphs.*

## 7.4. Discussion

La manipulation expérimentale de facteurs environnementaux a montré que ceux-ci influençaient la tendance à rester pédomorphe ou métamorphe. La pédomorphose apparaît ainsi comme un polyphénisme (WEST-EBERHARD 1989). Cependant, contrairement à nos hypothèses de départ, seuls certains facteurs environnementaux avaient une influence sur la métamorphose des pédomorphes.

Selon le modèle de WILBUR & COLLINS (1973), dénommé «hypothèse de l'avantage pédomorphe» par WHITEMAN (1994), des larves vivant dans un environnement aquatique favorable auront un haut taux de croissance et ne se métamorphoseront pas de manière à bénéficier de bonnes conditions aquatiques. Une fois qu'une larve devient adulte, et donc un pédomorphe, la métamorphose reste possible. Nous pouvons émettre l'hypothèse, comme WHITEMAN (1994) le faisait pour des larves, que les pédomorphes se métamorphosent lorsque les conditions aquatiques se détériorent. Nos résultats sont en accord avec cette hypothèse. En effet, les tritons élevés dans de bonnes conditions aquatiques, c'est-à-dire sans limitation de la quantité de nourriture, ne se métamorphosaient pas durant les quatre mois d'expériences (45% des tritons) ou se métamorphosaient plus tard que ceux privés de nourriture. La plupart des tritons privés de nourriture (90%) se métamorphosaient avant la fin de l'expérience. Les différences de croissance étaient aussi considérables. Tandis que les tritons grandissaient et grossissaient très rapidement dans le traitement «nourriture», ceux du traitement «régime» en venaient même à rapetisser et à maigrir.

Néanmoins, deux études sur des ambystomes ont révélé que la fréquence d'individus qui deviennent pédomorphiques ou métamorphiques ne diffère pas entre des traitements caractérisés par différents taux de nourriture (SEMLITSCH 1987, LICHT 1992), tandis que d'autres auteurs montrent qu'un haut taux de nourriture est associé à la tendance de devenir métamorphe au lieu de pédomorphe (SPRULES 1974b, VOSS 1996). Dans les études de SEMLITSCH (1987) et LICHT (1992), les larves se métamorphosaient quand même plus tard, dans des conditions de carence en nourriture. Ainsi, les résultats de SPRULES et VOSS semblent être en accord avec l'hypothèse d'un mauvais lot (WHITEMAN 1994). Mais, il importe d'avoir plus d'informations sur les conditions aquatiques et terrestres de ces populations. Dans nos expériences de laboratoire, les tritons se comportaient de manière opposée. Les résultats de nos expériences supportent ainsi plutôt l'hypothèse de l'avantage pédomorphe (WILBUR & COLLINS 1973, WHITEMAN 1994). Notre situation expérimentale était aussi différente de celle des autres études car nous manipulions des animaux adultes et non des larves. Le défi pour l'animal n'est donc pas le même. En effet, une larve qui se transforme va avoir une croissance terrestre inconnue et ainsi se reproduire à un âge inconnu. Ce problème ne se pose pas

pour les pédomorphes car ils sont déjà matures. Donc, sur la base de l'hypothèse de l'avantage pédomorphe, nous pourrions nous attendre à ce que des larves à croissance rapide gagnent plus de bénéfices en ne se métamorphosant pas. De plus, une larve a une autre contrainte que l'adulte : la taille minimale à la métamorphose. En effet, une larve pourrait être dans l'impossibilité de se métamorphoser si elle est encore trop petite, contrairement à un pédomorphe (sauf si ce dernier est devenu plus insensible, en grandissant, aux hormones de la métamorphose). Aussi, une faible taille à la métamorphose pourrait être contre-sélectionnée dans un environnement hostile, particulièrement si les prédateurs sont abondants. Un tel problème concerne ainsi certainement moins les adultes. D'autres facteurs interagissent aussi avec l'influence du taux de nourriture. Ainsi, Voss (1996) a organisé des croisements entre une espèce métamorphique et une espèce pédomorphique de manière à obtenir des hybrides. Il a ensuite croisé les hybrides avec l'espèce parentale pédomorphique pour obtenir de nouveaux descendants. Il a alors élevé ces derniers sous différentes conditions de nourriture et de température. Il apparaissait ainsi que seul le traitement «haute température/beaucoup de nourriture» différait du rapport estimé sur base d'une hérédité mendélienne (50% de chaque forme), avec une majorité de métamorphes. Ces deux facteurs n'apparaissent ainsi influencer la métamorphose que s'ils agissent ensemble et à de fortes valeurs. La disparité entre les différentes études pourrait ainsi s'expliquer par des températures d'élevage différentes. Mais, elle pourrait aussi l'être par des caractéristiques particulières à chaque espèce ou population qui ont été modélées aux cours de nombreuses années de sélection.

Nos expériences ont aussi montré que la métamorphose occasionne bien un coût. En effet, les tritons qui se métamorphosent gagnaient moins de poids que ceux qui restent pédomorphes et ce, à disponibilité en nourriture égale. Cette idée de coût renforce l'idée d'un avantage du maintien de la pédomorphose dans un environnement aquatique favorable, pour autant que l'existence terrestre soit plus défavorable. Bien entendu, un individu ne peut estimer l'hostilité du milieu terrestre. Ce n'est que par sélection au cours de nombreuses générations que des stratégies se sont vraisemblablement installées, comme celle de rester pédomorphe lorsque les proies aquatiques sont abondantes.

Nos expériences d'assèchement total entraînaient la métamorphose de tous les pédomorphes, tant mâles que femelles. La chronologie de ces événements était toutefois fort variable. Alors que le premier pédomorphe s'était métamorphosé après 8 jours, le dernier ne l'a fait qu'après plus d'un mois. Les pédomorphes sont ainsi aptes à survivre en cas d'assèchement de leur point d'eau. Se transformant en métamorphes, ils peuvent alors éventuellement se disperser et coloniser de nouveaux points d'eau.

Deux pédomorphes sur 22 ont aussi trouvé la mort durant l'expérience d'assèchement. Ces décès pourraient être une conséquence d'un manque d'eau, d'une impossibilité à se métamorphoser ou d'une initiation de métamorphose. Des animaux fortement fixés pour une condition pédomorphique pourraient ne

pas pouvoir survivre à une métamorphose induite. Le taux de mortalité des individus métamorphosés d'une espèce pédomorphique presque obligatoire, *Ambystoma dumerilii*, est ainsi très élevé. En effet, la moitié mourait dans le mois suivant la métamorphose spontanée et tous après 5 mois. Le temps de survie n'était que de deux jours après application expérimentale de thyroxine (BRANDON 1976). La métamorphose est aussi fort lente chez de nombreux pédomorphes, davantage que chez les larves empruntant la voie métamorphique classique.

Par contre, la densité et l'abaissement progressif du niveau d'eau ne semblent pas entraver la métamorphose des tritons alpestres. De nombreux tritons restaient en effet pédomorphiques dans tous les traitements. Seule une tendance métamorphique plus prononcée était observée dans des conditions de très haute densité. Ainsi, les tritons alpestres pédomorphiques de cette population n'utiliseraient pas ces indices extérieurs comme signal les poussant à se métamorphoser. Ces résultats s'opposent à ceux généralement obtenus sur des larves d'autres espèces (HARRIS 1987, SEMLITSCH 1987, SEMLITSCH & WILBUR 1989). En effet, ces auteurs ont montré que les larves ont tendance à devenir pédomorphes dans des conditions de basse densité (HARRIS 1987, SEMLITSCH 1987) et en milieu permanent (SEMLITSCH 1987, SEMLITSCH & WILBUR 1989). Des expériences utilisant des larves permettraient de tester s'il existe une influence de ces facteurs à un stade larvaire et donc si l'utilisation d'indices environnementaux a un poids différent selon le stade ontogénétique des individus.

L'absence de métamorphose, en réaction à une diminution du niveau d'eau et une augmentation de densité, pourrait être adaptative dans la population étudiée. En effet, le lac de la Cabane (site A) s'assèche partiellement chaque année (**fig. 135**). Il se sépare alors en deux cuvettes au milieu de l'été (**fig. 135**) et ne conserve de l'eau en automne que dans sa cuvette la plus profonde. Or, dans ce lac, le polymorphisme est adaptatif car il confère une meilleure utilisation des ressources spatiales et alimentaires (*cf.* **chapitre 4**). En se métamorphosant, les pédomorphes perdraient ainsi leur avantage en terme d'exploitation des ressources. Les expériences de laboratoire, où nous avons offert une possibilité de migration, nous ont ainsi montré que les pédomorphes peuvent conserver leur structure morphologique larvaire (fentes branchiales) même en cas d'assèchement. En effet, les pédomorphes migraient en empruntant une voie terrestre courte en direction d'un bassin permanent. Un tel comportement apparaissait dans tous les traitements expérimentaux (niveau d'eau stable, instable et haute densité). Les migrations étaient cependant davantage marquées lors des simulations d'assèchement. En effet, presque tous les tritons migraient par voie terrestre contre moins de la moitié dans les autres expériences. Le fait que des migrations soient observées dans les conditions plus favorables (milieu stable) n'est guère étonnant. En effet, un aquarium n'est qu'un faible réplikat d'un lac naturel, profond de surcroît. En situation naturelle, un tel comportement migratoire est très certainement limité car une sortie trop longue de l'eau entraînerait une nécrose des branchies. En effet, lors de nos expériences d'assèchement sans possibilité de migration vers un bassin d'eau, les pédomorphes se métamorphosaient.



**Fig. 135.** Lac de la Cabane (site A, France) en août 1997 : suite à la diminution du niveau du lac, ce dernier s'est scindé en deux cuvettes distinctes.

Les observations de terrain, au site A (lac de la Cabane), confirment les résultats de laboratoire. En effet, nous avons observé des migrations entre les deux cuvettes du lac (*cf.* **chapitre 3**).

Quoique les expériences ne soient pas rigoureusement identiques, il apparaît que les tritons du site A (lac de la Cabane) ont moins tendance à se métamorphoser que ceux du site G (La Pianca). Une telle différence populationnelle pourrait être due à différents facteurs de sélection ayant favorisé certains traits et en particulier le seuil de sensibilité des individus aux conditions environnementales (HARRIS 1987, HARRIS *et al.* 1990). Selon cette hypothèse, des populations, pour lesquelles la pédomorphose serait toujours favorable, devraient avoir un seuil de déclenchement de la métamorphose beaucoup plus haut au cours des générations, tandis que le contraire devrait se produire sous des régimes imprévisibles.

Quoique ayant très probablement une base génétique (travaux de Voss 1996 sur les ambystomes ; aire de répartition du triton alpestre : *cf.* **chapitre 3**), la pédomorphose facultative chez le triton alpestre apparaît comme un polyphénisme. Ainsi, la pédomorphose peut être vue comme une stratégie permettant aux tritons de s'adapter à l'hétérogénéité temporelle de leur environnement. Les pédomorphes peuvent ainsi profiter au mieux d'un environnement aquatique favorable jusqu'au moment où il se détériore. Ils peuvent alors se métamorphoser et coloniser des habitats plus profitables.



## **Box 8. Adaptive significance of facultative paedomorphosis**

**Aim** Summary and general conclusions of the thesis.

**Summary** Facultative paedomorphosis, in which individuals retain larval traits in the adult stage, allows Alpine newt populations to cope with environmental variability. The geographic limitation of the phenomenon and population variation suggests a genetic basis, but the environmental effect on the metamorphosis of paedomorphs reveals that paedomorphosis in the Alpine newt is an example of polyphenism. Morphological and behavioural change in stressful aquatic conditions is an example of predictive plasticity. Facultative paedomorphosis is a trophic polymorphism with alternative morphs differing in the morphology of their feeding system and consistently segregating by resource use. The two morphs are at the advantage when foraging on different specific prey items: paedomorphs on aquatic organisms and metamorphs on terrestrial invertebrates that fall to the water surface. The paedomorphic feeding tactic provides similar or higher gain than the metamorphic tactic in terms of energy intake. Paedomorphosis and resource partitioning in heterogeneous lakes devoid of vertebrate competitors and predators also support evolutionary hypotheses predicting polymorphisms in the presence of open niches. Paedomorphosis can result from two different ontogenetic pathways: progenesis and neoteny, depending on the local habitat. Early reproduction contributes to a higher intrinsic rate of natural increase, which may be adaptive particularly after colonization of new habitats, catastrophe and in the case of interspecific competition. Sexual compatibility between morphs does not support sympatric speciation models in the studied species, but rather suggests a gene flow between alternative morphs. In conclusion, this study highlights the interplay between specific costs and benefits in the maintenance of facultative paedomorphosis. The outcome of such cost-benefit balance varies among newt populations and can thus explain the occurrence of the process in differing habitats across Europe.

**Key words** Polymorphism – Polyphenism – Predictive plasticity – Coin-flipping – Stress – Optimal foraging – Developmental tactic – Sympatric speciation – Sex – Cost – Benefit – Evolutionary model – Adaptive significance

## Chapitre 8

---

# Discussion générale : signification adaptative de la pédomorphose

La pédomorphose, le processus par lequel des caractères juvéniles sont conservés chez l'adulte, est une voie répandue de l'évolution des espèces. En effet, des modifications des taux de croissance et de la chronologie des événements développementaux peuvent mener à de nouvelles structures sans remaniement génétique conséquent (MCKINNEY & MCNAMARA 1991). Lorsque de telles hétérochronies se produisent chez des organismes à vie complexe (caractérisés par une métamorphose), de nouvelles formes de vie, radicalement différentes de leurs ancêtres peuvent apparaître (GARSTANG 1929, LONG 1990, CUNNINGHAM & BUSS 1993, LONG & MCNAMARA 1995).

De nombreuses espèces de tritons et salamandres sont caractérisées par un cycle de vie complexe. Une phase larvaire aquatique est ainsi séparée d'une phase juvénile et adulte terrestre par une métamorphose. D'autres espèces se sont séparées d'une des deux phases. Ainsi, certaines présentent un développement terrestre direct tandis que d'autres se perpétuent à l'état de larve (WILBUR 1986). Certaines espèces présentent aussi plusieurs voies de développement : avec ou sans métamorphose (SEMLITSCH & WILBUR 1989).

Une méthode de validation des hétérochronies est de rendre compte de leur caractère adaptatif (MCKINNEY & MCNAMARA 1991). Ce type de considération a été fait sur des variants hétérochroniques fossiles observés dans des environnements particuliers (MCNAMARA 1983, BERTHOLON 1997). Cependant, les conclusions qu'il est possible de tirer de ces relevés paléontologiques restent limitées. Les hétérochronies de développement n'étant pas limitées aux organismes fossiles, il est également possible d'en étudier le caractère adaptatif sur des espèces actuelles. De telles études relèvent alors du niveau de la variation intra-spécifique, un pas intermédiaire possible vers les événements de spéciation. Il est ainsi possible de connaître les coûts et bénéfices des morphologies alternatives, expliquant de ce fait le succès des formes dans différents environnements (HARVELL 1986, LIVELY 1986).

## 8.1. Polymorphisme génétique vs. polyphénisme environnemental

La variation phénotypique peut avoir plusieurs origines. L'une d'elles est un déterminisme génétique simple : des allèles codant pour un morphotype particulier. Il s'agit alors d'un polymorphisme génétique (STEARNS 1989). Cependant, un même génotype peut aussi réagir de manière différente selon l'environnement dans lequel il se développe. Il y a ainsi une base génétique, mais celle-ci ne contrôle pas un phénotype particulier mais un jeu possible de phénotypes. Il s'agit d'un polyphénisme (WEST-EBERHARD 1989). Les deux concepts ne sont toutefois pas exclusifs : des formes génétiquement différentes (pour leur phénotype) peuvent aussi se transformer sous des environnements particuliers (HAZEL *et al.* 1987, HINDAR & JONSSON 1993).

Chez les salamandres ambystomes, la variation phénotypique est d'origine génétique : une simple paire d'allèles peut ainsi donner un pédomorphe à l'état récessif et un métamorphe à l'état dominant (TOMPKINS 1978). La pédomorphose est ainsi un polymorphisme au sens strict (STEARNS 1989). Le soubassement génétique n'est toutefois pas uniformément répandu. Ainsi, des croisements d'espèces pédomorphiques donnent des hybrides qui se métamorphosent (SHAFFER & VOSS 1996). Au sein d'une même espèce, la base génétique peut aussi différer entre les populations (HARRIS *et al.* 1990). Les études génétiques n'en sont encore qu'à leurs premiers pas et beaucoup de chemin reste à faire.

La structuration géographique des populations peut aussi être un argument en faveur d'une base génétique de la pédomorphose. Ainsi, nos observations sur le triton alpestre montrent que la pédomorphose se rencontre dans les populations localisées au sud des Alpes : dans le sud-est de la France, en Italie, dans les républiques de l'ex-Yougoslavie, en Albanie et en Grèce. La pédomorphose est ainsi associée à une aire géographique limitée et à des populations génétiquement différenciées des populations métamorphiques du nord de l'Europe (BREUIL 1986, ARANO & ARNTZEN 1987, HERRERO *et al.* 1989a). Cette répartition au sud des Alpes fait référence aux dernières périodes glaciaires. La pédomorphose est vraisemblablement apparue dans une ou plusieurs aires-refuges. Elle se serait alors répandue avec la colonisation de nouveaux domaines à l'ère post-glaciaire. Quoique des études génétiques aient porté sur les populations du triton alpestre, une étude plus complète englobant un nombre important de populations permettrait de connaître les relations entre les populations pédomorphiques et d'établir les voies de colonisation potentielle et les éventuelles zones-refuges.

Bien que des allèles puissent coder pour la pédomorphose (TOMPKINS 1978, VOSS 1996), la situation est plus complexe qu'une hérédité mendélienne. La sélection artificielle pour la pédomorphose peut mener à une production de plus en plus élevée de pédomorphes chez les descendants (SEMLITSCH &

WILBUR 1989). Il n'en reste pas moins que des métamorphes sont toujours produits, ce qui va à l'encontre d'un simple gène récessif à l'état homozygote. Ainsi, en menant des croisements sous différentes conditions environnementales, VOSS (1995) obtient des descendants dans un rapport non mendélien. Il y aurait ainsi un contrôle polygénique. D'autres auteurs, élevant des larves sous des régimes particuliers d'assèchement, de densité, de température et de nourriture, constatent aussi une influence de l'environnement sur la pédomorphose (SVOB 1967, HARRIS 1987, SEMLITSCH 1987). Nos expériences sur le triton alpestre montrent aussi que la pédomorphose chez cette espèce est un polyphénisme. Les tritons pédomorphes peuvent en effet devenir métamorphes en cas d'assèchement et de manque de nourriture. La pédomorphose étant sous contrôle génétique et environnemental, elle offre l'excitante perspective de l'étude de l'interaction entre gènes et environnements.

## **8.2. Utilisation d'indices environnementaux vs. production de phénotypes au hasard**

La plasticité phénotypique fait référence à la capacité d'organismes à modifier leur morphologie, leur physiologie et leur comportement en réponse à des changements environnementaux (SCHLICHTING 1986). Le maintien de cette plasticité est ainsi favorisé par un environnement hétérogène ou variable (BRADSHAW 1965, SCHLICHTING & PIGLIUCCI 1998). Les espèces peuvent utiliser deux types de stratégies pour faire face à cette imprévisibilité de leur environnement. Le phénotype produit pourra ainsi être la résultante d'une détection d'informations prédictives présentes dans le milieu (LLOYD 1984, NEWMAN 1992) ou d'une production au hasard déterminée par un bruit environnemental non corrélé avec les caractéristiques d'un environnement futur (KAPLAN & COOPER 1984, HOPPER 1999).

Face à des environnements particuliers, les urodèles auront davantage tendance à devenir métamorphes que pédomorphes. Ainsi, les larves sont capables d'extraire de leur environnement des indices les amenant soit à acquérir la maturité sans se métamorphoser, soit à entreprendre une métamorphose et devenir matures en phase terrestre. Lorsque leur point s'assèche ou que la densité augmente, les deux facteurs n'étant d'ailleurs pas indépendants, davantage de larves entreprennent ainsi une métamorphose (HARRIS 1987, SEMLITSCH 1987). Cette stratégie est adaptative car elle permet aux larves de fuir un environnement qui devient hostile et dans lequel elles ne pourront plus survivre lorsqu'il sera asséché. Les hautes densités sont aussi défavorables, diminuant les réserves de nourriture et augmentant les risques d'agression et de cannibalisme, du moins jusqu'à un certain seuil (MARET & COLLINS 1994, 1997, WALLS & ROUDEBUSH 1991). La quantité de nourriture n'opère cependant pas de la même manière chez toutes les espèces. En effet, alors que la plupart des auteurs n'obtiennent pas d'effet de ce facteur ou au contraire une métamorphose plus rapide en cas d'abondance des proies

(SPRULES 1974b, SEMLITSCH 1987, LICHT 1992), nous observons une métamorphose accélérée lors de traitements sans nourriture chez le triton alpestre. Nos résultats montrent ainsi que les tritons utilisent la présence de nourriture comme un critère d'adéquation de leur milieu et de leur mode de vie.

Lorsque l'environnement est imprévisible, les espèces pourraient opter pour une production au hasard de phénotypes. Cette stratégie a été dénommée «*coin-flipping*» («lancement de pièce») (KAPLAN & COOPER 1984, MENU & DEBOUZIE 1993). Ainsi, selon le score de la pièce (pile ou face), un phénotype particulier sera produit. Si une espèce se développe dans un environnement variable, lequel peut prendre deux caractéristiques (permanent *vs.* temporaire, humide *vs.* sec,...), une moitié des phénotypes produits sera adaptée et l'autre non. Quoique non fiable, l'environnement peut quand même plus souvent être d'un certain type. Ainsi, la production au hasard de phénotypes peut aussi être biaisée (pièce pesée), amenant à une plus grande proportion de phénotypes avantageés vis-à-vis du milieu le plus fréquent. Bien que le modèle soit représenté par une pièce de monnaie, le nombre de possibilités réelles peut être supérieur à deux, approchant même une distribution continue. La production d'œufs de différentes tailles chez les grenouilles est en faveur de ce type de stratégie. En effet, la mère ne peut prévoir l'évolution du milieu dans lequel vont se développer ses œufs et ses larves (KAPLAN & COOPER 1984). Il y a ainsi une dispersion des risques lorsque l'environnement est peu fiable (*risk-spreading, bet-hedging*) (HOPPER 1999).

La pédomorphose chez les urodèles ne nous semble pas due à une production au hasard. En effet, les salamandres et les tritons sont capables d'interpréter leur environnement et de choisir la trajectoire développementale qui leur est optimale. La proportion des deux phénotypes varie alors avec les conditions extérieures et donc avec le temps. Tout individu produisant des phénotypes par le seul jeu du hasard aura ainsi un succès héritable inférieur à celui produisant des phénotypes environnementalement dépendants. Il devrait ainsi être contre-sélectionné. La capacité des larves et des adultes urodèles à déchiffrer les caractéristiques de leur habitat et ainsi à opter pour une voie pédomorphique ou métamorphique leur permet de s'adapter aux caractéristiques du milieu. Ce type de stratégie s'avère particulièrement adaptative lorsque l'environnement varie au cours du temps. Un autre argument en défaveur d'une production au hasard est que la proportion des deux phénotypes puisse varier d'année en année. La pédomorphose facultative chez les urodèles peut dès lors partiellement être interprétée comme une stratégie conditionnelle : une stratégie qui permet à un individu de déchiffrer de l'information sur sa capacité à obtenir du succès au travers de phénotypes alternatifs et à exprimer le phénotype qui maximise son succès (GROSS 1996). Ainsi, selon les caractéristiques de l'environnement, un individu pourrait opter pour une tactique pédomorphique ou métamorphique.

Les proportions des deux phénotypes – pédomorphe et métamorphe – varient entre les populations et peuvent aussi être fort stables au cours du temps (au site A par exemple). Il est ainsi également tentant d'expliquer ce rapport de

formes comme une stratégie évolutivement stable : une ESS (MAYNARD-SMITH 1982). Ainsi, un individu pourrait opter pour deux stratégies : une métamorphique avec une probabilité  $p$  et une pédomorphique avec une probabilité  $1-p$ , la valeur de ces proportions pouvant dépendre des caractéristiques de l'habitat. Ainsi, dans un des sites que nous avons étudié, le site A, la majeure partie du lac (colonne d'eau et substrat profond) est optimale pour une tactique pédomorphique, tandis que les individus optant pour une voie métamorphique ne pourraient maximiser leur succès (*fitness*) qu'en restant en périphérie ou en surface (cf. *infra*) : des habitats limités en volume et en superficie. Les proportions des deux formes vont en effet bien dans ce sens avec environ 80% de pédomorphes. Les deux tactiques sont similairement payantes pour les différents traits analysés (biomasse ingérée, succès sexuel) pour autant que le nombre de joueurs pédomorphiques soit supérieur (meilleure rentabilité de l'habitat et évitement de la compétition intraspécifique). Les populations se développant en environnement instable ou de type progénétique (site B, dans notre étude) ne sont vraisemblablement pas des ESSs. En effet, le rapport des formes subit de fortes fluctuations au cours du temps. Les conditions du maintien de la pédomorphose facultative comme une ESS seraient ainsi une stratégie démographique stable (néoténie), un environnement prévisible (lac de montagne) et un avantage d'un dimorphisme sur un monomorphisme (meilleure utilisation des ressources), des critères bien présents au site A.

La classification de la pédomorphose facultative en terme de stratégies et de tactiques n'est donc pas simple. D'une part, le changement de tactique selon des indices environnementaux plaide en faveur d'une stratégie conditionnelle. Mais, d'autre part, le polymorphisme génétique, la stabilité des proportions des deux tactiques et le succès égal des alternatives est en faveur de stratégies alternatives pures. Toutefois, un individu peut aussi jouer les deux tactiques, quelle que soit sa structure génétique. Il s'agit dès lors d'une stratégie mixte. Le succès des tactiques alternatives est alors égal en réponse à une sélection dépendante de la fréquence (GROSS 1996). Selon les populations étudiées, certaines stratégies, comme les ESSs, ne sont certainement pas plausibles. Mais dans d'autres, les patrons observés peuvent être interprétés comme la résultante d'une interaction complexe de plusieurs stratégies permettant la meilleure adéquation au milieu et à ses perturbations, étant donné un polymorphisme génétique qui offre la possibilité d'un changement de tactique (polyphénisme).

### **8.3. L'adéquation d'une tactique développementale par l'intermédiaire des hormones du stress**

La métamorphose des amphibiens est un système complexe. Elle dépend d'interactions le long de l'axe hypothalamus-hypophyse-glande thyroïde. Quoique la thyroxine stimule directement la métamorphose, différentes autres hormones agissent à des niveaux supérieurs afin de réguler le processus (SHI 2000). Les urodèles pédomorphiques peuvent dès lors présenter un blocage à

différents niveaux. Chez les espèces fixées pour la pédomorphose comme les protéidés, les tissus sont insensibles à l'hormone thyroïdienne. Par contre, chez les tritons alpestres et d'autres espèces pédomorphiques facultatives ou presque obligatoires, l'injection de thyroxine montre que les tissus sont toujours réceptifs (SVOB 1965, BRANDON 1976, DODD & DODD 1976). La plasticité phénotypique peut ainsi être régie par une modification de la production de thyroxine.

Chez des têtards de crapauds, DENVER (1997b) a montré que la réponse développementale était associée à une voie de stress neuro-hormonale classique. Cette voie implique l'hormone de libération de la corticotrope (CRH) lors de l'assèchement du point d'eau. Ainsi, la CRH accélère la métamorphose. Son injection entraîne en effet la production de thyroxine et d'autres hormones impliquées dans la métamorphose. Ainsi, le système de la CRH sert à traduire les signaux environnementaux externes en une réponse endocrine menant à l'accélération du développement.

La métamorphose des larves et des adultes pédomorphiques d'urodèles pouvant survenir en conditions de haute densité (HARRIS 1987, SEMLITSCH 1987), de carence alimentaire (cette étude), de privation d'eau (cette étude) ou de diminution du niveau d'eau (SEMLITSCH 1987), elle pourrait être causée par une voie hormonale de même type que celle décrite pour les crapauds. Toutes ces conditions constituent vraisemblablement des stress et pourraient induire une production de CRH, une hormone de stress majeure des vertébrés.

## **8.4. Maintien du polymorphisme comme stratégie optimale d'utilisation des ressources**

De nombreux polymorphismes sont qualifiés de trophiques car les formes alternatives présentent une morphologie particulière de l'appareil de prise de nourriture (SKULASON & SMITH 1995, SMITH & SKULASON 1996). La pédomorphose larvaire est une hétérochronie globale qui touche le système de prise de nourriture. En effet, les pédomorphes retiennent à l'état adulte leurs fentes et arcs branchiaux. Le courant d'eau, créé lors de l'aspiration des proies, est alors unidirectionnel chez les pédomorphes et bi-directionnel chez les métamorphes (LAUDER & REILLY 1994). Les études de REILLY et LAUDER (1988) et WHITEMAN *et al.* (1996) montrent une plus forte performance chez les individus branchiés. Nos expériences sur les tritons alpestres montrent aussi que le succès de capture des proies est différent pour les deux formes. Cependant, la performance dépend du type de proies : alors que les pédomorphes sont plus performants dans la capture du plancton, les métamorphes le sont dans la capture des volumineux insectes terrestres qui tombent à la surface de l'eau.

La coexistence des espèces est facilitée par des différences de forme et de taille (HUTCHINSON 1959, SCHOENER 1974, TOKESHI 1999). En situation

naturelle, dans les trois lacs alpins étudiés, les tritons alpestres pédomorphiques consommaient effectivement plus de plancton que les métamorphes. Ces derniers ingéraient, quant à eux, davantage de proies terrestres. Ces tactiques sont équivalentes en termes d'énergie ingérée. Le polymorphisme permet ainsi une meilleure utilisation des ressources présentes.



**Fig. 136.** Lac de la Cabane en juillet 1996.

Outre une utilisation différente des ressources trophiques, les deux formes du triton alpestre peuvent aussi occuper des micro-habitats différents. La ségrégation d'habitat est particulièrement marquée dans un des sites que nous avons étudiés (site A). Alors que les pédomorphes occupent tous les habitats du lac, les métamorphes sont cloisonnés en périphérie et en surface. Cette relation était moins extrême dans les autres lacs. Cependant, les pédomorphes restaient plus nombreux dans la colonne d'eau et les métamorphes en surface. Densité, structure et température des sites sont probablement des facteurs menant à des différences d'occupation des habitats entre les sites. Le faible partage des ressources spatiales dans un des sites tient en sa grande homogénéité (petite taille : 200 m<sup>2</sup>, faible profondeur : 70 cm). En terme de recherche optimale des proies, les prédateurs devraient rechercher les proies au sein des habitats qui maximisent leur succès (STEPHENS & KREBS 1986). La répartition des pédomorphes et métamorphes au sein des différents micro-habitats au site A est en faveur de cette théorie. En effet, les deux formes occupent les habitats dans lesquels se trouvent les proies pour lesquelles ils sont les plus performants : plancton dans la colonne d'eau et sur le fond pour les pédomorphes et invertébrés terrestres en surface et en périphérie du lac pour les métamorphes.

La variation phénotypique intraspécifique est favorisée par la présence de niches ouvertes. Ainsi, des milieux où les compétiteurs sont inexistantes ou rares et où l'habitat est hétérogène devraient favoriser les polymorphismes (SKULASON & SMITH 1995, SMITH & SKULASON 1996). Les différents habitats où nous avons étudié le partage des ressources chez les tritons alpestres cadrent bien avec ce critère d'ouverture de niches. En effet, les tritons alpestres étaient pratiquement les seuls vertébrés présents dans leur milieu aquatique. Ils n'avaient ainsi pas de compétiteurs du même niveau trophique. Leur habitat était aussi hétérogène, avec un gradient «colonne d'eau», dans trois des sites étudiés.

## 8.5. La pédomorphose : stratégie de croissance néoténique vs. progénétique

Alors que la pédomorphose fait référence au résultat par lequel des caractères juvéniles sont maintenus chez l'adulte, plusieurs processus ontogénétiques peuvent y mener. Ainsi, le taux de croissance de structures somatiques peut être ralenti, les organes sexuels se développant normalement (néoténie) ou plus rapidement (progenèse) (GOULD 1977).

Les traits d'histoire de vie, comme l'âge à la maturité, sont essentiels à la compréhension de la pédomorphose. Selon RYAN & SEMLITSCH (1998), les urodèles qui n'entreprendraient pas de métamorphose, auraient ainsi de l'énergie pouvant être allouée au *soma* ou au développement sexuel. Nos analyses sur le triton alpestre montrent que les deux processus pédomorphiques sont en fait possibles dans les populations d'une même espèce. Comme supposé par RYAN & SEMLITSCH (1998), les pédomorphes peuvent miser sur une accélération du développement des organes sexuels (cette étude). Le grand avancement de la maturité, principalement en ce qui concerne les populations de tritons alpestres, peut ainsi favoriser le peuplement rapide de nouveaux habitats grâce au taux élevé d'augmentation intrinsèque des pédomorphes. La présence de néoténiques dans certains habitats pourrait venir d'une contrainte sur le développement des tritons, en particulier des basses températures, empêchant une maturité précoce. Elle assurerait aussi une stratégie plus stable. En effet, les populations progénétiques sont principalement attendues dans des milieux très productifs et instables. Ceux-ci peuvent mener à des catastrophes induisant la métamorphose des pédomorphes et favorisant, lors du retour de conditions favorables, la perpétuation de la pédomorphose.

## 8.6. La pédomorphose facultative : spéciation sympatrique vs. maintien du polymorphisme

Les polymorphismes sont souvent considérés comme des intermédiaires-clés dans les événements de spéciation (WEST-EBERHARD 1986, BUSH 1994, SMITH

& SKULASON 1996, SEEHAUSEN *et al.* 1999). L'isolement spatial entre des formes, par exemple, limnétiques et benthiques, pourrait ainsi mener à la formation d'espèces sympatriques. Sous ces hypothèses de spéciation, les membres d'une forme devraient éviter ceux de l'autre forme. Les *booms* spécifiques, tels ceux des cichlidés, pourraient ainsi s'être produits, en addition d'un isolement géographique (MEYER 1993) *via* un polymorphisme (MEYER 1990). Certaines formes ont d'ailleurs été initialement décrites comme des espèces différentes jusqu'à ce que l'on se rende compte qu'il ne s'agissait que de plasticité phénotypique (SAGE & SELANDER 1975). La reproduction décalée des pédomorphes et métamorphes dans certaines populations pourrait favoriser la divergence des deux formes en deux espèces (KRENZ & SEVER 1985).

Cependant, des situations panmixtiques existent aussi entre phénotypes alternatifs. Elles laissent ainsi suggérer que le polymorphisme pourrait être une stratégie évolutive en tant que telle, sans être nécessairement un pas intermédiaire dans la formation des espèces (KORNFIELD *et al.* 1982, ROFF & FAIRBAIRN 1991).

Nos expériences sur le triton alpestre montrent que les deux formes sont pleinement compatibles quoique les pédomorphes entreprennent des interactions sexuelles moins fréquemment que les métamorphes. Les femelles ne montrent quasiment pas de choix *vis-à-vis* des caractères sexuels secondaires des mâles. Cette absence de sélection sexuelle dans les populations dimorphiques favorise les flux de gènes entre les deux formes et ainsi peut promouvoir le maintien du polymorphisme.

La ségrégation spatiale pourrait toutefois amener à un isolement entre les formes (MEYER 1990, BUSH 1994, LU & BERNATCHEZ 1999). Cependant, chez le triton alpestre, les accouplements ne peuvent se produire dans les habitats «colonne d'eau» et «surface», caractérisés par la prépondérance respective des pédomorphes et métamorphes. En effet, l'insémination des femelles passe par le dépôt d'un spermatophore sur le substrat (HALLIDAY 1990). Durant la période de reproduction, les deux formes sont aussi présentes sur les mêmes aires de parade, à la périphérie des lacs. La propagation et la mise en commun des allèles respectifs est alors assuré chez les descendants des variants.

La pédomorphose permettant une meilleure utilisation des ressources présentes, le maintien d'une variation phénotypique, qu'elle soit de nature intra- ou inter-spécifique, paraît dès lors adaptatif. Dans des milieux de taille réduite, pouvant être l'objet de catastrophes, le polymorphisme nous paraît être une solution adaptative préférable à la spéciation. En effet, en cas d'isolement reproducteur entre les formes, devenues espèces à part entière, la moindre catastrophe (assèchement total) entraînerait l'élimination de l'espèce pédomorphique. La plupart des populations pédomorphiques du triton alpestre ne sont pas à l'abri de tels assèchements, même si les points d'eau sont profonds et généralement permanents. L'absence de spéciation permettrait ainsi la survie des gènes nécessaires à la pédomorphose en cas de catastrophe, tel un assèchement.



**Fig. 137.** *Triturus alpestris* pédomorphe mâle (lac de la Cabane, mai 1998).

S'ils ne pouvaient ni fusionner leur gamètes avec ceux des métamorphes, ni se métamorphoser comme une conséquence possible d'une fixation de la condition pédomorphique, les pédomorphes seraient reclus à une limitation géographique extrême, celle de leur point d'eau. Ils n'auraient ainsi pas la possibilité de coloniser de nouveaux sites et d'assurer leur perpétuation. La seule voie de dispersion inter-habitats de leurs gènes passe ainsi par les métamorphes, porteurs des allèles produisant ou régulant la pédomorphose, mais ne les exprimant pas. La pédomorphose pourrait ainsi être véhiculée de site en site par une forme d'auto-stop. La dispersion pourrait ainsi être un facteur supplémentaire favorisant la métamorphose et ainsi le dimorphisme dans les populations où la pédomorphose facultative est adaptative.

Les différentes populations dimorphiques se sont développées dans des environnements aux conditions différentes. Selon HARRIS (1987) et HARRIS et *al.* (1990), la pédomorphose serait associée à un seuil de sensibilité aux facteurs extérieurs. Selon les conditions locales, d'assèchement par exemple, la sélection modifierait la position du seuil de sensibilité. Toutes les populations ne présenteraient pas ainsi la même tendance à devenir pédomorphiques ou métamorphiques. Ainsi, en contre-sélectionnant les métamorphes à chaque génération, on obtient de plus en plus de pédomorphes aux générations suivantes (SEMLITSCH & WILBUR 1989). Sous des conditions particulières, tel un milieu aquatique permanent entouré d'un milieu terrestre hostile, on pourrait arriver à une variation du seuil de la métamorphose jusqu'à un point où elle deviendrait impossible ou presque impossible. Les populations pédomorphiques presque obligatoires (l'axolotl du Xochimilco par exemple) et

obligatoires (les protéés, par exemple) pourraient avoir ainsi été produites. Par contre, dans des milieux imprévisibles, le seuil devrait être bas, permettant une métamorphose rapide lorsque les indices extérieurs laissent présager un assèchement proche (HARRIS 1987, HARRIS *et al.* 1990). La disparité dans les expériences sur différentes espèces ou populations pourrait provenir de cette variation de seuil. Quoique des expériences de ce type n'aient pas été, à proprement parler, menées sur les tritons alpestres, il apparaît bien que les pédomorphes d'une population se métamorphosent beaucoup plus tard que ceux d'une autre population dans des conditions similaires (cette étude).

## 8.7. Pédomorphose : même scénario pour les deux sexes, divergence ou corrélation génétique

Les avantages d'être pédomorphe au lieu de métamorphe ne sont pas nécessairement les mêmes pour chaque sexe (WHITEMAN 1997). Le fait qu'un sexe soit plus performant pourrait expliquer des différences du rapport des sexes (*sex-ratio*). L'absence apparente d'avantages pour un sexe de certaines formes, comme chez les mâles de criquets, pourrait aussi s'expliquer par corrélation génétique entre les sexes : le maintien d'un phénotype d'un sexe étant maintenu par sélection sur les femelles du même phénotype (ROFF & FAIRBAIRN 1993). Toutefois, chez le triton alpestre, les traits avantageux pour un sexe (performance prédatrice, régime alimentaire, maturité sexuelle) le sont aussi pour l'autre sexe (cette étude). Les différences de rapport de sexes pourraient venir partiellement de la plus faible tendance des mâles pédomorphiques à se reproduire et des structures d'âge. Des différences de mortalité embryonnaire ou juvénile ainsi qu'une liaison à la température de l'eau pourraient aussi jouer un rôle dans l'équilibre des sexes, mais aucune donnée ne permet à l'heure actuelle de juger de cette hypothèse. Néanmoins, dans une population métamorphique du triton alpestre, le sexe phénotypique correspondait bien au sexe génétique, quelle que soit la température de développement (SCHABETSBERGER *et al.* 2000).

## 8.8. Pédomorphose facultative : modèles évolutifs, bénéfiques et coûts

Différents modèles et explications ont été proposés pour tenter d'expliquer le maintien et l'évolution de la pédomorphose. Un milieu aquatique favorable entouré d'un milieu terrestre hostile la favoriserait (WILBUR & COLLINS 1973). Cependant, des milieux aux caractéristiques opposées peuvent aussi contenir des pédomorphes (BREUIL 1986, 1992). Une explication unique du maintien du polymorphisme est donc peu concevable. Ainsi, une approche théorique plus complexe a été proposée par WHITEMAN (1994). Outre un avantage de la pédomorphose sur la métamorphose (hypothèse de l'avantage pédomorphe), il considère que la pédomorphose peut aussi évoluer comme la meilleure solution

que peut prendre un triton en situation défavorable (hypothèse d'un mauvais lot). Un milieu aquatique permanent, une grande quantité de nourriture, une faible densité, une faible prédation, un fort taux de croissance et un succès individuel élevé sont tous des facteurs favorisant la pédomorphose (hypothèse de l'avantage pédomorphe). Dans la perspective opposée, une larve se développant dans un milieu contraignant et ayant un faible taux de croissance pourrait avoir une taille trop faible pour se métamorphoser et opérerait ainsi pour une maturité larvaire, évitant de ce fait les coûts d'une métamorphose (WHITEMAN 1994).

Chez le triton alpestre, les milieux où l'on rencontre des pédomorphes sont des plus contrastés, tant en ce qui concerne les caractéristiques spatiales que temporelles : basse vs. haute altitude, peu profond vs. profond, stable vs. instable voire temporaire, entouré de milieux favorables vs. défavorables (cette étude). Il n'y a ainsi pas de milieu-type pour la pédomorphose. Tout comme le montrait WHITEMAN (1994), les caractéristiques de l'habitat peuvent être opposées. Davantage qu'une modélisation de l'évolution de la pédomorphose dans des catégories intégrant différents critères de l'habitat et des traits d'histoire de vie, nous voyons la pédomorphose facultative comme un compromis entre coûts et bénéfices. Ainsi, plusieurs facteurs sélectifs peuvent mener au maintien de la pédomorphose. Ce qui favorise la pédomorphose dans une situation n'a peut-être aucune influence dans une autre.

Les avantages peuvent être fort variés. Les principaux sont une maturité précoce et une plus large utilisation des ressources présentes chez les pédomorphes. Ces deux avantages, quoique pouvant probablement exister en même temps, n'ont été observés qu'indépendamment lors de cette étude. La métamorphose a aussi ses risques. En effet, chez le triton alpestre et probablement chez les autres espèces d'urodèles dimorphiques, elle entraîne un coût pour la croissance (cette étude). En situation naturelle, le coût pourrait aussi être porté sur les organes sexuels et pourrait ainsi entraver la reproduction. La fécondité étant liée à la taille (SEMLITSCH 1985), une métamorphose pourrait aussi entraîner une diminution du succès reproducteur. Tous ces facteurs pourraient se répercuter sur le succès héritable des individus (*Darwinian fitness*). Les animaux optant pour une métamorphose seraient dès lors désavantagés. Une faible taille à la métamorphose pourrait aussi être contre-sélectionnée suite à une prédation intense dans le milieu terrestre (WERNER 1986). L'importance du coût de la métamorphose dépend aussi vraisemblablement des conditions de croissance et de survie dans des milieux aquatiques et terrestres. Un suivi longitudinal des individus dans les deux types d'habitat permettrait de modéliser de manière plus pertinente le succès de chaque tactique. Les difficultés de marquage des stades juvéniles et de suivi des animaux en phase terrestre ne permettent cependant pas encore de mener à bien ce type d'étude.

Si un phénotype est plus performant qu'un autre, il devrait se disperser et se fixer dans la population (HOLLOCHER *et al.* 1997). Le coût (faible croissance, faible fécondité,..) de l'adoption d'un phénotype alternatif considéré comme

adapté (contre les prédateurs par exemple) (LIVELY 1986), semble être une condition nécessaire pour le maintien d'un polymorphisme. Selon les conditions locales, certains phénotypes pourront ainsi avoir plus de succès. Il y aurait ainsi un compromis (*trade-off*) entre différents traits, le développement d'un caractère entraînant la réduction d'un autre. Chez les criquets, les femelles à ailes réduites perdaient leurs potentialités migratoires mais avaient une plus haute fécondité et un âge de reproduction précoce (ROFF 1984, ROFF & FAIRBAIRN 1991). Chez le triton alpestre, le polymorphisme est plus avantageux qu'un monomorphisme. Il permet une plus large utilisation des ressources présentes (cette étude). En effet, les métamorphes sont plus performants pour la capture d'invertébrés terrestres que les pédomorphes, ces derniers étant plus spécialisés sur le plancton. Le plus faible succès reproducteur des mâles pédomorphes donne aussi un avantage aux métamorphes lors des interactions sexuelles menant à la perpétuation de leurs gènes. La possibilité de dispersion permet la colonisation de nouveaux sites mais aussi la survie en cas de catastrophe. Elle favorise ainsi certainement le maintien d'une voie métamorphique.

Tous les avantages des deux traits d'histoire de vie sont ainsi à prendre en compte en relation avec les caractéristiques des sites aquatiques, mais aussi terrestres étudiés dont les pressions de sélection ont pu favoriser telle ou telle tactique. Les patrons observés sont le reflet des conditions passées tandis que les modifications des structures des populations sont un reflet des variations actuelles de l'environnement. La pédomorphose apparaît, en effet, comme un système dynamique pouvant évoluer rapidement sous de nouvelles conditions environnementales et, selon les cas, se maintenir, se modifier, se fixer ou disparaître.



# Glossaire des termes majeurs

---

**Ambystome (*Ambystoma*).** Salamandre de la famille américaine des ambystomatidés.

**Benthique.** Qualification du milieu aquatique constitué de la couche d'eau en contact avec le substrat, la surface de ce dernier et le sédiment.

**Caractères sexuels secondaires (ou épigamiques).** Traits typiques à chaque sexe liés au comportement sexuel mais non impliqués dans la formation des gamètes.

**Cohorte.** Ensemble des organismes d'une population qui sont nés au sein d'un même intervalle temporel et qui sont classés dans une même classe d'âge.

**Coin-flipping («lancement de pièce»).** Plasticité phénotypique en réponse à un bruit environnemental aléatoire non corrélé avec un facteur pouvant influencer le développement ou la reproduction ultérieure.

**Dimorphisme.** Existence dans une population de deux phénotypes alternatifs.

**Ectotherme.** Organisme dont la température du corps suit les variations de la température ambiante.

**Endémisme.** Phénomène de différenciation de taxons propres à une aire biogéographique à laquelle ils sont strictement inféodés.

**Génotype.** Ensemble des gènes d'un organisme.

**Hétérochronie.** Changement dans la chronologie ou dans le taux de développement entre des organismes apparentés.

**Métamorphose.** Chez les urodèles, transformation morphologique, physiologique et comportementale d'un organisme adapté au milieu aquatique en un organisme pouvant mener une existence terrestre (par exemple, résorption des branchies et occlusion des fentes branchiales).

**Néoténie.** Processus pédomorphique de ralentissement du taux de développement de structures somatiques amenant à la rétention de caractères juvéniles ou larvaires chez l'adulte.

**Ontogenèse.** Croissance et développement de l'organisme.

**Pédomorphose.** Rétention de caractères juvéniles ou larvaires chez l'adulte.

- Pédomorbose facultative.** Rétention de caractères juvéniles ou larvaires chez certains adultes mais développement normal chez d'autres.
- Pélagique.** Qualification de la zone de pleine eau, éloignée des rives et du fond.
- Phénotype.** Expression du génotype en interaction avec l'environnement.
- Phénotypes alternatifs.** Formes morphologiques ou comportementales maintenues au même stade de vie dans une population.
- Phylogénèse.** Relations évolutives entre des organismes.
- Plasticité phénotypique.** Modification morphologique, physiologique ou comportementale en réponse à des changements environnementaux.
- Plasticité prédictive.** Plasticité phénotypique déterminée par des signaux environnementaux prédicteurs d'une situation future.
- Polymorphisme.** Existence dans une population de phénotypes alternatifs.
- Polymorphisme trophique.** Polymorphisme dans lequel les formes alternatives diffèrent par leur système de prise de nourriture et leur régime alimentaire.
- Polyphénisme.** Existence dans une population de phénotypes alternatifs déterminés par des facteurs environnementaux.
- Progénèse.** Processus pédomorphique d'acquisition précoce de la maturité sexuelle chez un organisme conservant des caractères somatiques juvéniles ou larvaires.
- Spéciation.** Processus de formation des espèces.
- Spéciation sympatrique.** Spéciation se produisant dans une même aire géographique, de telle manière qu'un isolement reproducteur se produise entre des individus qui ont toujours la possibilité de se rencontrer.
- Squelettochronologie.** Méthode d'estimation de l'âge à partir de marques enregistrées dans les tissus squelettiques.
- Stratégie.** Programme déterminé génétiquement qui conduit à un développement ou à un comportement particulier.
- Tactique.** Phénotype résultant d'une stratégie.
- Taxon.** Groupe d'organismes reconnus en tant qu'unité formelle à chacun des niveaux d'une classification hiérarchique.
- Trait d'histoire de vie.** Trait majeur du cycle vital d'un organisme (structure d'âge, fécondité).
- Urodèle.** Ordre d'amphibiens comprenant les salamandres et les tritons.
- Xérique.** Qualification d'un milieu présentant une aridité persistante.

# Articles issus de cette thèse

---

Différents aspects étudiés dans le cadre de cette thèse ont été publiés en langue anglaise sous forme éparpillée dans différentes revues. Nous remercions ainsi ces journaux, mais aussi leurs éditeurs et maisons d'édition, pour nous avoir permis de reproduire ici nos résultats. D'autres articles sont actuellement en préparation ou en cours de soumission. Leur citation n'était ainsi pas possible au moment de la mise sous presse de ce travail.

- DENOEL, M., JOLY, P. & PONCIN, P. 1999. Facultative paedomorphosis in the Alpine newt, *Triturus a. alpestris*: feeding habits and habitat use in an alpine lake. Pp. 89-94 in «*Current studies in Herpetology*», MIAUD C. & GUYETANT R. (eds), Societas Europaea Herpetologica & Université de Savoie.
- DENOEL, M. & JOLY, P. 2000. Neoteny and progenesis as two heterochronic processes involved in paedomorphosis in *Triturus alpestris* (Amphibia : Caudata). *Proceedings of the Royal Society London, Serie B, Biological Sciences* 267: 1481-1485. © The Royal Society.
- DENOEL, M. & JOLY, P. 2001. Adaptive significance of facultative paedomorphosis in *Triturus alpestris* (Amphibia, Caudata): resource partitioning in an alpine lake. *Freshwater Biology* 46: 1387-1396. © Blackwell-Science.
- DENOEL, M. & JOLY, P. 2001. Size-related predation reduces intramorph competition in paedomorphic Alpine newts. *Canadian Journal of Zoology* 79: 943-948. © NRC Press.
- DENOEL, M. & PONCIN, P. 2001. The effect of food on growth and metamorphosis of paedomorphs in *Triturus alpestris apuanus*. *Archiv für Hydrobiologie* 152: 661-670. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung.
- DENOEL, M., PONCIN, P. & RUWET, J.C. 2001. Sexual compatibility between two heterochronic morphs in the Alpine newt, *Triturus alpestris*. *Animal Behaviour* 62: 559-566. © Academic Press.
- DENOEL, M., DUGUET, R., DZUKIC, G., KALEZIC, M. & MAZZOTTI, S. 2001. Biogeography and ecology of paedomorphosis in *Triturus alpestris* (Amphibia, Caudata). *Journal of Biogeography* 28: 1271-1280. © Blackwell-Science.
- DENOEL, M. 2002. Paedomorphosis in the Alpine newt (*Triturus alpestris*): decoupling behavioral and morphological change. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 52: 394-399. © Springer-Verlag.
- DENOEL M., HERVANT, F., SCHABETSBERGER, R. & JOLY, P. 2002. Short- and long-term advantages of an alternative ontogenetic pathway. *Biological Journal of the Linnean Society* 77: 105-112. © Blackwell-Science.



# Bibliographie

---

- ABRAMI, G. 1966. Osservazioni sulla distribuzione del *Proteus anguinus* Laur. *St. Trent. Sci. Nat. B* 43: 99-108.
- ALBERCH, P.A. & BLANCO, M.J. 1996. Evolutionary patterns in ontogenetic transformation: from laws to regularities. *Int. J. Dev. Biol.* 40: 845-858.
- ALBERCH, P., GOULD, S.J., OSTER, G.F. & WAKE, D.B. 1979. Size and shape in ontogeny and phylogeny. *Paleobiol.* 5: 296-317.
- AMBROGIO, A. & GILLI, L. 1998. *Il Tritone Alpestre*. Planorbis, Cavriago.
- AMOROS, C. 1984. Crustacés cladocères. *Bull. Mens. Soc. Linn. Lyon* 53: 71-143.
- AMUNDSEN, P.-A. 1988. Habitat and food segregation of two sympatric populations of Whitefish (*Coregonus lavaretus* L. s.l.) in Stuurajavri, Northern Norway. *Nordic. J. Freshw. Res.* 64: 67-73.
- ANDERSEN, P.K. & KEIDING, N. 1998. Survival analysis, overview. In *Encyclopedia of Biostatistics* (P.K. Armitage & T. Colton, eds): 4452-4461. Wiley & Sons Ltd, Chichester.
- ANDERSSON, M. 1994. *Sexual Selection*. Princeton Univ. Press.
- ANDREONE, F. 1990. *Variabilità morfologica e riproduttiva in popolazioni di Triturus alpestris (Laurenti, 1768) (Amphibia, Urodela, Salamandridae)*. Thèse de doctorat, Univ. Bologna.
- ANDREONE, F. & DORE, B. 1991. New data on paedomorphosis in Italian populations of the Alpine newts, *Triturus alpestris* (Laurenti, 1768) (Caudata: Salamandridae). *Herpetozoa* 4: 149-156.
- ANDREONE, F. & DORE, B. 1992. Adaptation of the reproductive cycle in *Triturus alpestris apuanus* to an unpredictable habitat. *Amphibia-Reptilia* 13: 251-261.
- ANDREONE, F. & SINDACO, R. 1987. Sulla presenza e la neotenia di *Triturus alpestris apuanus* (Bonaparte 1839) nella Collina di Torino (Amphibia, Urodela, Salamandridae). *Boll. Mus. Reg. Sci. Nat. Torino* 5: 103-112.
- ANDREONE, F. & SINDACO, R. (eds.) 1999. *Erpetologia del Piemonte e della Valle d'Aosta. Atlante degli Anfibi e dei Rettili*. Monografie 26 (1998). Museo Regionale di Scienze Naturali, Torino.
- ANDREONE, F., DORE, B. & USAI, P. 1991. Histological and ecological aspects of neoteny in *Triturus alpestris apuanus* (Bonaparte). In *Symposium on the Evolution of Terrestrial Invertebrates* (G. Ghiara et al., eds), Selected Symposia and Monographs of the U.Z.I. 4: 413-420.
- ANDREONE, F., DORE, B., USAI, P. & PARANINFO, A. 1993. Skin morphology in larval, paedomorphic and metamorphosed Alpine newts, *Triturus alpestris apuanus*. *Alytes* 11: 25-35.
- ANDREONE, F., GIACOMA, C., CAVALLOTTO, L. & FRANCILLON-VIEILLOT, H. 1994. Le cycle d'activité de *Triturus alpestris* : influence des facteurs externes. *Rev. Valdôtaine Hist. Nat.* 48 Suppl. (proceedings: Ecologie et Biogéographie alpines): 81-94.

- ANSTEY, R.L. 1987. Astogeny and phylogeny: evolutionary heterochrony in Paleozoic bryozoans. *Paleobiol.* 13: 20-43.
- ARANO, B. 1988. Aspectos filogeneticos del genero *Triturus* con especial consideracion a la evolucion del complejo *Triturus alpestris*. Thèse de Doctorat, Univ. Complutense Madrid.
- ARANO, B. & ARNTZEN, J.W. 1987. Genetic differentiation in the Alpine newt, *Triturus alpestris*. *Proc. 4th Ord. Gen. Meeting S.E.H.* (J.J. van Gelder, H. Strijbosch & P.J.M. Bergers, eds.): 21-24.
- ARANO, B., ARNTZEN, J.W., HERRERO, P. & GARCIA-PARIS, M. 1991. Genetic differentiation among Iberian populations of the Alpine newt, *Triturus alpestris*. *Amphibia-Reptilia* 12: 409-421.
- ARNOLD, S.J. 1976. Sexual behavior, sexual interference and sexual defense in the salamanders *Ambystoma maculatum*, *Ambystoma tigrinum* and *Plethodon jordani*. *Z. Tierpsychol.* 42: 247-300.
- ARNOLD, S.J. 1983. Sexual selection: the interface of theory and empirism. In *Mate Choice* (P. Bateson, ed.): 67-107. Cambridge Univ. Press.
- ARNOLD, S.J., REAGAN, N.L. & VERRELL, P.A. 1993. Reproductive isolation and speciation in plethodontid salamanders. *Herpetologica* 49: 216-228.
- ARNOLD, S.J., VERRELL, P.A. & TILLEY, S.G. 1996. The evolution of asymmetry in sexual isolation: a model and a test case. *Evolution* 50: 1024-1033.
- ARNTZEN, J.W. & DE WIJER, P. 1989. On the distribution of the palaeartic newts (genus *Triturus*) including the description of a five species pond in western France. *Brit. Herp. Soc. Bull.* 30: 6-11.
- ARNTZEN, J.W. & SPARREBOOM, M. 1989. A phylogeny for the Old World newts, genus *Triturus*: biochemical and behavioural data. *J. Zool., Lond.* 219: 645-664.
- ARNTZEN, J.W. & WALLIS, G.P., 1999. Geographic variation and taxonomy of crested newts (*Triturus cristatus* superspecies): morphological and mitochondrial DNA data. *Contrib. Zool.* 68: 181-203.
- ARNTZEN, J.W., SMITHSON, A. & OLDHAM, R.S. 1999. Marking and tissue sampling effects on body condition and survival in the newt *Triturus cristatus*. *J. Herpetol.* 33: 567-576.
- BABIK, W. 1998. Intrageneric predation in larval newts (*Triturus*, Salamandridae, Urodela). *Amphibia-Reptilia* 19: 446-451.
- BARLOW, G.W. 1976. The Midas cichlid in Nicaragua. In *Investigations of the Ichthyofauna of Nicaraguan Lakes* (T.B. Thomson, ed.): 333-358. School of Life Sciences, Univ. Nebraska-Lincoln.
- BARLOW, G.W. 1983. The benefits of being gold: behavioral consequences of polychromatism in the midas cichlid, *Cichlasoma citrinellum*. *Env. Biol. Fish.* 8: 235-247.
- BARNES, H. & BLACKSTOCK, J. 1973. Estimation of lipids in marine animals and tissues: detailed investigation of the sulphophosphovanillin method for 'total' lipids. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 12: 103-118.
- BAUWENS, D. & CLAUS, K. 1996. *Verspreiding van Amphibien en Reptielen in Vlaanderen*. De Wielewaal, Turnhout.
- BELVEDERE, P., COLOMBO, L., GIACOMA, C., MALACARNE, G. & ANDREOLETTI, G.E. 1988. Comparative ethological and biochemical aspects of courtship pheromones in European newts. *Monit. Zool. Ital. (N.S.)* 22: 397-403.

- BEMIS, W.E. 1984. Paedomorphosis and the evolution of the dipnoi. *Paleobiol.* 10: 293-307.
- BERGMANS, W. & ZUIDERWIJK, A. 1986. *Atlas van de Nederlandse Amphibieën en Reptilien*. Konink. Nederl. Natuurhistor. Verenig., Hoogwoud.
- BERNINI, F. & MEZZADRI, S. 1989. Su una popolazione di *Triturus alpestris apuanus* (Bonaparte, 1839) in Pianura (Amphibia, Urodela, Salamandridae). *Atti Soc. Ital. Sci. Nat. e Mus. Civ. Sto. Nat. Milano* 130: 253-259.
- BERTHOLON, L. 1997. Les hétérochronies du développement chez les ostracodes, indicateurs de stratégies adaptatives. *Geobios, Lyon* 21: 277-285.
- BERVEN, K.A., GILL, D.E. & SMITH-GILL, S.J. 1979. Countergradient selection in the green frog, *Rana clamitans*. *Evolution* 33: 609-623.
- BIZER, J.R. 1978. Growth rates and size at metamorphosis of high elevation populations of *Ambystoma tigrinum*. *Oecologia* 38: 175-184.
- BLAB, J. & BLAB, L. 1981. Quantitative analysen zur phänologie, erfassbarkeit und populationsdynamik von Molchbeständen des Kottenforstes bei Bonn. *Salamandra* 17: 147-172.
- BLANC, M., D'AUBENTON, F. & PLESSIS, Y. 1956. IV. Etude de l'enkystement de *Protopterus annectens* (Owen 1839). *Bull. I.F.A.N.* 18: 843-854.
- BODENSTEIN, D. 1932. Ein *Triton alpestris*-albino. *Zool. Anz.* 98: 322-326.
- BOLKAY, St., J. 1919. Prinosi herpetologiji zapadnoga dijela Balkanskog Pöluostrava. *Glas. Zemal. Mus. Bosni Hezegov.* 39: 56-68 [cité par Breuil 1986].
- BONAPARTE, C.L. 1839. *Triton alpestris*. Triton apuano. In *Iconografia della Fauna Italica per le Quattro Classi degli Animali Vertebrati*. Tome 2 (fasc. 26). Roma [cité par Dubois & Breuil 1983].
- BORDENSTEIN, S.R., DRAPEAU, M.D. & WERREN, J.H. 2000. Intraspecific variation in sexual isolation in the jewel wasp *Nasonia*. *Evolution* 54: 567-573.
- BOVERO, S. 1991. *Analisi del comportamento riproduttivo di esemplari sintopici - pedogenetici e metamorfosati - di Triturus alpestris apuanus (Amphibia - Salamandridae)*. Tesi di Laurea, Univ. Torino.
- BOVERO, S., ANDREONE, F. & GIACOMA, C. 1994. Aspetti comportamentali in esemplari pedogenetici e metamorfosati di *Triturus alpestris apuanus*. *St. Trent. Sc. Nat. - Acta Biol.* 71: 151-155.
- BOVERO, S., GIACOMA, C. & ANDREONE, F. 1997. Sexual selection and facultative paedogenesis in the Alpine newt, *Triturus alpestris apuanus* (Bonaparte, 1839). *Geobios, Lyon* 21: 287-292.
- BRANA, F., DE LA HOZ, M. & LASTRA, C. 1986. Alimentacion y relaciones troficas entre las larvas de *Triturus marmoratus*, *T. alpestris* y *T. helveticus* (Amphibia: Caudata). *Doñana, Acta Vert.* 13: 21-33.
- BRAND, M. & GROSSENBACHER, K. 1979. *Untersuchungen zur entwicklungsgeschwindigkeit der larven von Triturus a. alpestris (Laurenti 1768), Bufo b. bufo (Linnaeus 1758) und Rana t. temporaria (Linnaeus 1758) aus populationen verschiedener hoehenstufen in der Schweizer Alpen*. Thèse de Doctorat, Univ. Bern.
- BRANDON, R.A. 1976. Spontaneous and induced metamorphosis of *Ambystoma dumerilii* (Duguès), a paedogenetic Mexican salamander, under laboratory condition. *Herpetologica* 32: 429-438.

- BRANDON, R.A. 1989. Natural history of the axolotl and its relationship to other ambystomatid salamanders. In *Developmental Biology of the Axolotl* (J.B. Armstrong & G.M. Malacinski, eds.): 13-21. Oxford Univ. Press.
- BRANDON, R.A. & BREMER, D.J. 1966. Neotenic newts, *Notophthalmus viridescens louisianensis*, in Southern Illinois. *Herpetologica* 22: 213-217.
- BRANDON, R.A., JACOBS, J., WYNN, A. & SEVER, D.M. 1986. A naturally metamorphosed Tennessee cave salamander (*Gyronephilus palleucus*). *J. Tenn. Acad. Sci.* 61: 1-2.
- BRAZ, E. & JOLY, P. 1994. Micro-habitat use, resource partitioning and ecological succession in a size-structured guild of newt larvae (g. *Triturus*, Caudata, Amphibia). *Arch. Hydrobiol.* 131: 129-139.
- BREUIL, M. 1985. Etude des mesures possibles pour assurer la protection des biotopes de tritons alpestres *Triturus alpestris* du Parc National des Ecrins. Rapport du marché d'étude 69/84, Parc Nat. Ecrins.
- BREUIL, M. 1986. *Biologie et différenciation génétique des populations du triton alpestre (Triturus alpestris) (Amphibia Caudata) dans le sud-est de la France et en Italie*. Thèse de doctorat, Univ. Paris-sud.
- BREUIL, M. 1992. La néoténie dans le genre *Triturus*: mythes et réalités. *Bull. Soc. Herp. France* 61: 11-44.
- BREUIL, M. & GUILLAUME, C.-P. 1984. Etude électrophorétique de quelques populations de tritons alpestres néoténiques (*Triturus alpestris*, Amphibia, Caudata, Salamandridae), du sud de la Yougoslavie. *Bull. Soc. Zool. Fr.* 109: 377-389.
- BREUIL, M. & PARENT, G.-H. 1987. Essai de caractérisation du triton alpestre hellénique *Triturus alpestris veluchiensis*. I. Historique et présentation de nouvelles données. *Alytes* 6: 131-151.
- BREUIL, M. & PARENT, G.-H. 1988. Essai de caractérisation du triton alpestre hellénique. II. Relations entre le triton alpestre hellénique et la sous-espèce nominative. *Alytes* 7: 19-43.
- BREUIL, M. & THUOT, M. 1983. Etho-ecology of neotenic Alpine newt, *Triturus alpestris montenegrinus* Radovanovic, 1951 in lake Bukumir (Montenegro, Yugoslavia): examination of lake communities features and proposal of an ecological determination for neoteny. *Glas. Republ. Zavoda Zast. Prirode-Prirodnjackog museja, Titograd* 16: 85-96.
- BREUIL, M., GUILLAUME, C.-P., THIREAU, M. & BAS LOPEZ, S. 1984. Essai de caractérisation des populations de tritons alpestres ibériques, *Triturus alpestris cyreni* Wolterstorff, 1932 (Caudata, Salamandridae). Données historiques, électrophorétiques et écologiques. *Bull. Soc. Linn. Lyon* 53: 199-212.
- BRIEGLER, W. 1962. Zur biologie und ökologie des grottenolms (*Proteus anguinus* Laur. 1768). *Z. Morph. Ökol. Tiere* 51: 271-334.
- BRINGSOE, H. 1994. New records of *Triturus alpestris* (Amphibia, Caudata) in South Greece, with information on feeding habits, ecology and distribution. *Ann. Musei Goul.* 9: 349-374.
- BRINGSOE, H. & MIKKELSEN, U.S. 1993. The distribution of *Triturus alpestris* (Amphibia, Caudata) at its northern limit, in south Denmark. *Br. Herpetol. Soc. Bull.* 44: 16-28
- BRODIE, E.D. 1977. Salamander antipredator postures. *Copeia* 1977: 523-535.
- BRÖNMARK, C. & MINER, J.G. 1992. Predator-induced phenotypical change in body morphology in Crucian carp. *Science* 258: 1348-1350.

- BRUCE, R.C. 1976. Population structure, life history and evolution of paedogenesis in the salamander *Eurycea neotenes*. *Copeia* 1976: 242-249.
- BRUCE, R.C. 1979. Evolution of pedomorphosis in salamanders of the genus *Gyrinophilus*. *Evolution* 33: 998-1000.
- BRUNO, S. 1989. Introduction to a study of the herpetofauna of Albania. *Brit. Herpetol. Soc. Bull.* 29: 16-41.
- BURESCH, I. & ZONKOV, J. 1941. Untersuchungen über die verbreitung der reptilien und amphibien in Bulgarien und auf der Balkanhalbinsel. *Bull. Inst. Roy. Hist. Nat.* 14: 171-237.
- BUSH, G.L. 1994. Sympatric speciation in animals: new wine in old bottles. *Trends Ecol. Evol.* 9: 285-288.
- BUTLIN, R.K. & RITCHIE, M.G. Behaviour and speciation. In *Behaviour and Evolution* (P.J.B. Slater & T.R. Halliday, eds.): 43-79. Cambridge Univ. Press.
- CABELA, A., GRILLITSCH, H. & TIEDEMANN, F., 2001. Atlas zur Verbreitung und Ökologie der Amphibien und Reptilien in Österreich. Umweltbundesamt, Wien.
- CAETANO, M.H. 1990. Use and results of skeletochronology in some urodeles (*Triturus marmoratus*, Latreille 1800 and *Triturus boscai*, Lataste 1879). *Ann. Sci. Nat., Zool.* 11: 197-199.
- CAETANO, M.H. & CASTANET, J. 1993. Variability and microevolutionary patterns in *Triturus marmoratus* from Portugal: age, size, longevity and individual growth. *Amphibia-Reptilia* 14: 117-129.
- CAETANO, M.H., CASTANET J. & FRANCILLON, H. 1985. Détermination de l'âge de *Triturus marmoratus marmoratus* (Latreille 1800) du parc national de Peneda Gerês (Portugal) par squeletochronologie. *Amphibia-Reptilia* 6: 117-132.
- CAPULA, M. & BAGNOLI, C. 1982. Il *Triturus alpestris* (Laurenti) e la *Rana temporaria* Linnaeus nell'Appennino centrale. *Boll. Mus. Civ. St. Nat. Verona* 9: 333-344.
- CASTANET, J. & GUYETANT, R. 1989. *Atlas de Répartition des Amphibiens et Reptiles de France*. Société Herpétologique de France, Paris.
- CASTANET, J., MEUNIER, F.J. & DE RICQLES, A. 1977. L'enregistrement de la croissance cyclique par le tissu osseux chez les vertébrés poïkilothermes : données comparatives et essai de synthèse. *Bull. Biol. France Belgique*, 111: 183-202.
- CASTANET, J., FRANCILLON-VIEILLOT, H., MEUNIER, F.J. & DE RICQLES, A. 1993. Bone and individual aging. In *Bone Volume 7: Bone Growth – B* (B.K. Hall, ed.): 245-283. CRC Press, Boca Raton.
- CHACORNAC, J.M. & JOLY, P. 1985. Activité prédatrice du triton alpestre (*Triturus alpestris*) dans un lac alpin (2125 m, Alpes françaises). *Acta Oecol.*, 6: 93-103.
- CHARLESWORTH, B. 1994. *Evolution in age-structured populations*. Second Edition. Cambridge Univ. Press.
- CHINERY, M. 1973. *A Field Guide to the Insects of Britain and Northern Europe*. Collins, London (édition française de 1992: *Insectes d'Europe*. Bordas).
- CHIPPINDALE, P.T., PRICE, A.H., WIENS, J.J. & HILLIS, D.M. 2000. Phylogenetic relationships and systematic revision of central Texas hemidactyliine plethodontid salamanders. *Herpet. Monogr.* 14: 1-80.
- CLERGUE-CASEAU, M. 1974. Urodèles cavernicoles d'Amérique du Nord. Analyse critique des travaux effectués sur les troglodèles. *Ann. Spéléol.* 29: 435-457.

- COGALNICEANU, D., AIOANEI, F. & BOGDAN, M. 2000. *Amfibienii din România. Determinator*. Ars Docendi, Bucuresti.
- COLLINS, J.P. 1981. Distribution, habitats and life history variation in the tiger salamander, *Ambystoma tigrinum*, in east-central and southeast Arizona. *Copeia* 1981: 666-675.
- COLLINS, J.P. & HOLOMUZKI, J.R. 1984. Intraspecific variation in diet within and between trophic morphs in larval tiger salamanders (*Ambystoma tigrinum nebulosum*). *Can. J. Zool.* 62: 168-174.
- COLLINS, J.P., ZERBA, K.E. & SREDL, M.J. 1993. Shaping intraspecific variation: development, ecology and the evolution of morphology and life history variation in tiger salamander. *Genetica* 89: 167-183.
- CONVEY, P. 1989. Influences on the choice between territorial and satellite behaviour in male *Libellula Quadrimaculata* Linn. (Odonata: Libellulidae). *Behaviour* 109: 125-141.
- CONWAY MORRIS, S. & CROMPTON, D.W.T. 1982. The origins and evolution of the acanthocephala. *Biol. Rev.* 57: 85-115.
- COPE, E.D. 1874. On the homologies and origin of the types of molar teeth of mammalia educabilia. *J. Acad. Nat. Sci. Philad.* 8: 71-89 [cité par McKinney & McNamara 1991].
- CORDERO, A. 1990. The inheritance of female polymorphism in the damselfly *Ischnura graellsii* (Rambur) (Odonata: Coenagrionidae). *Heredity* 64: 341-346.
- COUSIN, G. 1967. Quelques points de vue sur l'hybridation chez les animaux. *Bull. Soc. Zool. Fr.* 92: 441-485.
- CUMMINGS, K.W. & WUYCHECK, J.C. 1971. Caloric equivalents for investigations in ecological energetics. *Int. Verein. Theor. Angew. Limnol.* 18: 1-158.
- CUNNINGHAM, C.W. & BUSS, L.W. 1993. Molecular evidence for multiple episodes of paedomorphosis in the family Hydractiniidae. *Biochem. Syst. Ecol.* 21: 57-69.
- CVETKOVIC, D., KALEZIC, M.L. & DJOROVIC, A. 1996. The crested newt (*Triturus carnifex*) in the submediterranean: reproductive biology, body size, and age. *Ital. J. Zool.* 63: 107-111.
- CVIJC, J. 1919. L'époque glaciaire dans la péninsule balkanique. II. Caractères généraux des glaciations balkaniques. *Ann. Geogr.* 26: 273-290.
- DARWIN, C. 1871. *The descent of man, and selection in relation to sex*. John Murray, London (réédition de 1981, Princeton Univ. Press).
- DAY, R.W. & QUINN, G.P.B. 1989. Comparisons of treatments after an analysis of variance in ecology. *Ecol. Monogr.* 59: 433-463.
- DE BEER, G.R. 1930. *Embryology and Evolution*. Clarendon Press, Oxford (édition française de 1933: *Embryologie et Evolution*, A. Legrand, Paris).
- DE BEER, G.R. 1940. *Embryos and Ancestors*. Oxford Univ. Press, London.
- DE BEER, G.R. 1951. *Embryos and Ancestors*. Revised edition. Oxford Univ. Press, London.
- DE FILIPI, P. 1861. Sulla larva del *Triton alpestris*. *Arch. Zool. Anat. Fis. Genova* 1: 206-211.
- DE FONSECA, P. 1981. La répartition géographique et le choix de l'habitat du triton alpestre (*Triturus a. alpestris*) (Laurenti) dans les provinces de Flandre orientale et Flandre occidentale (Belgique). *Biol. Jb. Dodonaea* 49: 98-111.
- DELANEY, R.G., LAHIRI, S. & FISHMAN, A.P. 1974. Aestivation of the African lungfish *Protopterus aethiopicus*: cardiovascular and respiratory functions. *J. Exp. Biol.* 61: 111-128.

- DELFINO, M. & BAILON, S. 2000. Early Pleistocene herpetofauna from cava dell'Erba and cava Pirro (Apulia, southern Italy). *Herpet. J.* 10: 95-110.
- DELY, O.G. 1959. Examen du triton alpestre (*Triturus alpestris* Laurenti), spécialement en vue des populations de la Hongrie et des Carpathes. *Acta Zool., Acad. Scient. Hung.* 5: 255-315.
- DELY, O.G. 1960. Examen biométrique, éthologique et oecologique du triton alpestre (*Triturus alpestris* Laurenti) des populations du bassin des Carpathes. *Acta Zool., Acad. Scient. Hung.* 6: 57-102.
- DELY, O.G. 1967. Neuere angaben zur kenntnis des neotenischen teichmolches (*Triturus vulgaris* L.). *Acta Zool. Acad. Sci. Hung.* 13: 253-270.
- DENOEL, M. 1996. Etude comparée du comportement de cour de *Triturus alpestris alpestris* (Laurenti, 1768) et *Triturus alpestris cyreni* (Wolterstorff, 1932) : approche évolutive. *Cah. Ethol.* 16: 133-258.
- DENOEL, M. 1997. Un cas de néoténie, dans un bâtiment désaffecté, chez le triton alpestre, *Triturus alpestris apuanus* (Salamandridae). *Alytes* 15: 99-103.
- DENOEL, M. 1998. The modulation of movement as a behavioural adaptation to extreme environments in the newt *Triturus alpestris cyreni*. *J. Herpetol.* 32: 623-625.
- DENOEL, M. 1999. Le comportement social des urodèles. *Cah. Ethol.* 19: 221-258.
- DENOEL, M., 2002. Paedomorphosis in the Alpine newt (*Triturus Alpestris*) : Decoupling behavioral and morphological change. *Beh. Ecol. Soc.* 52: 394-399.
- DENOEL, M. & JOLY, P. 2000. Neoteny and progenesis as two heterochronic processes involved in paedomorphosis in *Triturus alpestris* (Amphibia, Caudata). *Proc Roy. Soc. Lond. B* 267: 1481-1485.
- DENOEL, M. & JOLY, P., 2001. Adaptive significance of facultative paedomorphosis in *Triturus alpestris* (Amphibia, Caudata): resource partitioning in an alpine lake. *Freshw. Biol.* 46: 1387-1396.
- DENOEL, M. & JOLY, P., 2001. Size-related predation reduces intramorph competition in paedomorphic Alpine newts. *Can. J. Zool.* 79: 943-948.
- DENOEL, M. & PONCIN, P., 2001. The effect of food on growth and metamorphosis of paedomorphs in *Triturus alpestris apuanus*. *Arch. Hydrobiol.* 152: 661-670.
- DENOEL, M., JOLY, P. & PONCIN, P. 1999. Facultative paedomorphosis in the Alpine newt, *Triturus a. alpestris*: feeding habits and habitat use in an Alpine lake. In *Current Studies in Herpetology* (C. Miaud & G. Guyétant, eds.): 89-94. S.E.H., Le Bourget du Lac.
- DENOEL, M., DUGUET, R., DZUKIC, G., KALEZIC, M. & MAZZOTTI, S., 2001. Biogeography and ecology of paedomorphosis in *Triturus alpestris* (Amphibia, Caudata). *J. Biogeogr.* 28: 1271-1280.
- DENOEL, M., PONCIN, P. & RUWET, J.C. 2001a. Alternative mating tactics in the Alpine newt *Triturus a. alpestris*. *J. Herpetol.* 35: 62-67.
- DENOEL, M., PONCIN, P. & RUWET, J.C., 2001b. Sexual compatibility between two heterochronic morphs in the Alpine newt, *Triturus alpestris*. *Anim. Behav.* 62: 559-566.
- DENOEL, M., HERVANT, F., SCHABETSBERGER, R. & JOLY, P. (2002). Short and long-term advantages of an alternative ontogenetic pathway. *Biol. J. Linn. Soc.* 77: 105-112
- DENVER, R.J. 1997a. Proximate mechanisms of phenotypic plasticity in amphibian metamorphosis. *Amer. Zool.* 37: 172-184.
- DENVER, R.J. 1997b. Environmental stress as a developmental cue: corticotropin-releasing hormone is a proximate mediator of adaptive phenotypic plasticity in amphibian metamorphosis. *Horm. Behav.* 31: 169-179.

- DENVER, R.J., MIRHADI, N. & PHILLIPS, M. 1998. Adaptive plasticity in amphibian metamorphosis: response of *Scaphiopus hammondi* tadpoles to habitat desiccation. *Ecology* 79: 1859-1872.
- DE WITTE, G.F. 1948. *Faune de Belgique. Amphibiens et Reptiles*. Muséum Royal d'Histoire Naturelle de Belgique, Bruxelles.
- DIAZ-PANIAGUA, C., MATEO, J.A. & ANDREU, A.C. 1996. Age and size structure of populations of small marbled newts (*Triturus marmoratus pygmaeus*) from Doñana national park (SW Spain). A case of dwarfism among dwarfs. *J. Zool., Lond.* 239: 83-92.
- DJOROVIC, A. & KALEZIC, M. 2000. Paedogenesis in European newts (*Triturus*: Salamandridae). *J. Morphol.* 243: 127-139.
- DODD, M.H.I. & DODD, J.M. 1976. The biology of metamorphosis. In *Physiology of the Amphibia* (B. Lofts, ed.): 467-599. Academic Press, New York.
- DOLCE, S. & STOCH, F. 1984. Su alcuni casi di neotenia in *Triturus alpestris alpestris* (Laur), *Triturus cristatus carnifex* (Laur.) e *Triturus vulgaris meridionalis* (Boul.) nel Friuli-Venezia Giulia (Italia nordorientale). *Atti Mus. Civ. Storia Nat. Trieste* 36: 107-116.
- DOLMEN, D. 1978. De neotene salamanderne («Skrattabborrene») ved Stensele. *Fauna og Flora* 4: 171-177.
- DORIA, G. & SALVIDIO, S. 1994. *Atlante degli Anfibi e Rettili della Liguria*. Regione Liguria, Genova.
- DUBOIS, A. 1979. Néoténie et pédogenèse. A propos d'une anomalie du développement chez *Bombina variegata* (Amphibiens, Anoures). *Bull. Mus. Natn. Hist. Nat., Paris, 4<sup>ème</sup> série, A*, 1: 537-546.
- DUBOIS, A. 1983. Le triton alpestre de Calabre : une forme rare et menacée d'extinction. *Alytes* 2: 55-62.
- DUBOIS, A. 1985. Neoteny and associated terms. *Alytes* 4: 122-130.
- DUBOIS, A. & BREUIL, M. 1983. Découverte de *Triturus alpestris* (Laurenti, 1768) en Calabre (Sud de l'Italie). *Alytes* 2: 9-18.
- DUELLMAN, W.E. 1999. Global distribution of amphibians: patterns, conservation, and future challenge. In *Patterns of Distribution of Amphibians* (W.E. Duellman, ed.): 1-30. John Hopkins Univ. Press., Baltimore.
- DUGUET, R. 1994. Le triton alpestre d'Albanie. Contribution à l'étude de la répartition de *Triturus alpestris* en Albanie. Rapport non publié, Bourse de l'aventure de la mairie de Paris.
- DUMÉRIL, A. 1867. Métamorphoses des batraciens urodèles à branchies extérieures du Mexique dits axolotls, observés à la ménagerie des reptiles du Muséum d'histoire naturelle. *Ann. Sci. Nat., 5<sup>ème</sup> série, Zool. Paléont.* 7: 229-254.
- DUNBAR, R.I.M. 1982. Intraspecific variation in mating strategy. In *Perspectives in Ethology* (P.P.G. Bateson & P.H. Klopfer, eds), vol. 5: 385-431. Plenum Press, New York.
- DUROVIC, E. 1987. Novi podaci o rasprostranjenju i morfoloskim karakteristikama *Triturus alpestris alpestris* (Laurenti, 1768) (Amphibia : Urodela) u Bosni i Hercegovini. *GZM, Sarajevo* 25-26: 201-210.
- DZUKIC, G. & KALEZIC, M.L. 1984. Neoteny in the Alpine newt population from the submediterranean area of Yugoslavia. *Alytes* 3: 11-19.
- DZUKIC, G., KALEZIC, M.L., TVRTKOVIC, M. & DJOROVIC, A. 1990. An overview of the occurrence of paedomorphosis in Yugoslav newt (*Triturus*, Salamandridae) populations. *Brit. Herpetol. Soc. Bull.* 34: 16-22.

- EAGLESON, G.W. 1976. A comparison of the life-histories and growth patterns of populations of the salamander *Ambystoma gracile* (Baird) from permanent low-altitude and montane lakes. *Can. J. Zool.* 54: 2098-2111.
- EHLINGER, T.J. 1990. Habitat choice and phenotype-limited feeding efficiency in bluegill: individual differences and trophic polymorphism. *Ecology* 71: 886-896.
- EHRMAN, L. 1965. Direct observation of sexual isolation between allopatric and between sympatric strains of the different *Drosophila paulistorum* races. *Evolution* 19: 459-464.
- ELINSON, R.P. 1990. Direct development in frogs: wiping the recapitulationist state clean. *Semin. Dev. Biol.* 1: 263-270.
- EMERSON, S.B. 1986. Heterochrony and frogs: the relationship of a life history trait to morphological form. *Am. Nat.* 127: 167-183.
- EMERSON, S.B. 1987. The effect of chemically produced shifts in developmental timing on postmetamorphic morphology in *Bombina orientalis*. *Exp. Biol.* 47: 105-109.
- EMLEN, S.T. & ORING, L.W. 1977. Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science* 197: 215-223.
- ERNST, F. 1952. Biometrische untersuchungen an schweizerischen populationen von *Triton alp. alpestris* (Laur.). *Rev. Suisse Zool.* 59: 399-476.
- ETHERIDGE, K. 1990. Water balance in estivating sirenid salamanders (*Siren lacertina*). *Herpetologica* 46: 400-406.
- FABER, H. 1994. Jahresaktivitätsmuster des Bergmolches (*Triturus alpestris*) in Kleingewässern der subalpin-alpinen Höhenstufe. *Abhandl. Berich. Naturk.* 17: 135-142.
- FABER, H. 1997. Der einatz von passiven intergrierten transpondern zur individuellen markierung von bergmolchen (*Triturus alpestris*) im Freiland. In *Naturschutzrelevante Methoden der Feldherpetologie* (K. Henle & M. Veith, eds.), *Mertensiella* 7: 121-132.
- FASOLA, M. 1993. Ressource partitioning by three species of newts during their aquatic phase. *Ecography* 16: 73-81.
- FASOLA, M. 1996. Struttura di comunita, cicli vitali e utilizzo delle risorse in un popolamento appenninico di *Triturus alpestris*, *T. carnifex*, *T. vulgaris*. *Stud. Trent. Sci. Nat., Acta Biol.* 71 (1994): 145-149.
- FASOLA, M. & CANOVA, L. 1992a. Feeding habits of *Triturus vulgaris*, *T. cristatus* and *T. alpestris* (Amphibia, Urodela) in the northern Apennines (Italy). *Boll. Zool.* 59: 273-280.
- FASOLA, M. & CANOVA, L. 1992b. Residence in water by the newts *Triturus vulgaris*, *T. cristatus* and *T. alpestris* in a pond in northern Italy. *Amphibia-Reptilia* 13: 227-233.
- FASOLA, M., BARBIERI, F. & CANOVA, L. 1993. Test of an electronic individual tag for newts. *Herpetol. J.* 3: 149-150.
- FERRACIN, A., LUNADEI, M. & FALCONE, N. 1980. An ecological note on *Triturus alpestris apuanus* (Bonaparte) and *Triturus cristatus carnifex* (Laurenti) in the Garfagnana (Lucca, Central Italy). *Boll. Zool.* 47: 143-147.
- FINK, W.L. 1982. The conceptual relationship between ontogeny and phylogeny. *Paleobiol.* 8: 254-264.
- FINK, W.L. 1988. Phylogenetic analysis and the detection of ontogenetic patterns. In *Heterochrony and Evolution* (M.L. McKinney, ed.): 71-91. Plenum Publ. Corp.
- FINKLER, W. 1923. Analytical studies on the factors causing the sexual display in the mountain newt (*Triton alpestris*). *Proc. Roy. Soc. B.* 95: 356-364.
- FISHER, R.A. 1958. *The Genetical Theory of Natural Selection*. Dover Publ., New York.

- FISHMAN, A.P., PACK, A.I., DELANEY, R.G. & GALANTE, R.J. 1986. Estivation in *Protopterus*. *J. Morphol. Suppl.* 1: 237-248.
- FRANCILLON, H. 1979. Etude expérimentale des marques de croissance sur les humérus et les fémurs de tritons crêtés (*Triturus cristatus* Laurenti) en relation avec la détermination de l'âge individuel. *Acta Zool., Stockh.* 60: 223-232.
- FRANCILLON, H. 1980. Mise en évidence expérimentale du caractère annuel des lignes d'arrêt de croissance (LAC) chez le triton crêté, *Triturus cristatus* (Laur.). *Bull. Soc. Zool. Fr.* 105: 343-347.
- FRANCILLON, H., ARNTZEN, J.W. & GÉRAUDIE, J. 1990. Age, growth and longevity of sympatric *Triturus cristatus*, *T. marmoratus* and their hybrids (Amphibia, Urodela): a skeletochronological comparison. *J. Herpetol.* 24: 13-22.
- FRANK, N. & RAMUS, E. 1995. *A Complete Guide to Scientific and Common Names of Reptiles and Amphibians of the World*. N.G. Publishing, Pottsville (réédition de 1996).
- FRASER, D.G. 1976. Coexistence of salamanders in the genus *Plethodon*: a variation of the Santa Rosalia theme. *Ecology* 57: 238-251.
- FRASER, I. & BOAKE, C.R.B. 1997. Behavioral isolation, test designs, and Kaneshiro's hypothesis. *Am. Nat.* 149: 527-539.
- FREEMAN, J.R. 1958. Burrowing in the salamanders *Pseudobranchius striatus* and *Siren lacertina*. *Herpetologica* 14: 130.
- FRENZEL, B., PECSI, M. & VELICHKO, A.A. 1992. *Atlas of Paleoclimates and Paleoenvironments of the Northern Hemisphere. Late Pleistocene – Holocene*. Gustav Fisher Verlag, Stuttgart.
- FRITSCH, B. & BOLZ, D. 1986. On the development of electroreceptive ampullary organs of *Triturus alpestris* (Amphibia: Urodela). *Amphibia-Reptilia* 7: 1-9.
- FUDAKOWSKI, J. 1958. Remarks on the herpetological fauna of Poland. *Acta Zool. Crac.* 2: 1-20.
- FUHN, I.E. 1963. Sur un nouveau cas de néoténie en masse du triton vulgaire (*Triturus v. vulgaris* L.). *Vest. Cesk. Zool. Bohem.* 27: 62-69.
- FURON, R. 1950. Les grandes lignes de la paléogéographie de la méditerranée (tertiaire et quaternaire). *Vie et Milieu* 1: 131-162.
- GABOR, C.R. & HALLIDAY, T.R. 1997. Sequential mate choice by multiply mating smooth newts: females become more choosy. *Behav. Ecol.* 8: 162-166.
- GABRION, J., SENTEIN, P. & GABRION, C. 1977. Les populations néoténiques de *Triturus helveticus* Raz. des Causses et du Bas-Languedoc. I. Répartition et caractéristiques. *La Terre et la Vie* 31: 489-506.
- GALBRAITH, M.G., JR. 1967. Size-selective predation on *Daphnia* by rainbow trout and yellow perch. *Trans. Amer. Fish. Soc.* 96: 1-10.
- GARSTANG, W. 1922. The theory of recapitulation: a critical re-statement of the biogenetic law. *J. Linn. Soc., Zool.* 35: 81-101.
- GARSTANG, W. 1929. The morphology of the tunicata, and its bearings on the phylogeny of the chordata. *Quart. J. Micros. Science* 72: 51-187.
- GARSTANG, W. 1951. *Larval Forms and Other Zoological Verses*. B. Blackwell, Oxford (réédition de 1954).
- GARTON, J.S. 1972. Courtship of the small-mouthed salamander, *Ambystoma texanum*, in Southern Illinois. *Herpetologica* 28: 41-45.

- GASC, J.-P., CABELA, A., CRNOBRNJA-ISAILOVIC, J., DOLMEN, D., GROSSENBACHER, K., HAFNER, P., LESCURE, J., MARTENS, H., MARTINEZ-RICA, J.P., MAURIN, H., OLIVEIRA, M.E., SOFIANDOU, T.S., VEITH, M. & ZUIDERWIJK, A. (Eds.) 1997. *Atlas of Amphibians and Reptiles in Europe*. S.E.H. & M.N.H.N., Paris.
- GELBACH, F.R., GORDON, R. & JORDAN, J.B. 1973. Aestivation of the salamander, *Siren intermedia*. *Copeia* 1973: 455-463.
- GIACOMA, C. 1983. The ecology and distribution of newts in Italy. *Annuar. Ist. Mus. Zool. Univ. Napoli* 26: 49-84 (publié en 1988).
- GIACOMA, C. & SPARREBOOM, M. 1987. On the sexual behaviour of the Italian newt, *Triturus italicus* (Caudata: Salamandridae). *Bijdr. Dierk.* 57: 19-30.
- GIACOMA, C., PICARIELO, O., PUNTILLO, D., ROSSI, F. & TRIPEPI, S. 1988. The distribution and habitats of the newt (*Triturus*, Amphibia) in Calabria (Southern Italy). *Monit. Zool. Ital. (N.S.)* 22: 449-464.
- GIARD, A. 1887. La castration parasitaire et son influence sur les caractères extérieurs du sexe mâle chez les crustacés décapodes. *Bull. Sci. Dep. Nord.* 18: 1-28.
- GILBERT, D.G. & STARMER, W.T. 1985. Statistics of sexual isolation. *Evolution* 39: 1380-1383.
- GILBERT, J.J. 1966. Rotifer ecology and embryological induction. *Science* 151: 1234-1237.
- GILBERT, J.J. & STEMBERGER, R.S. 1984. *Asplanchna*-induced polymorphism in the rotifer *Keratella slacki*. *Limnol. Oceanogr.* 29: 1309-1316.
- GILBERT, S.F. 1994 *Developmental Biology*. Sinauer Associates Inc, Sunderland (édition française de 1996: *Biologie du Développement*, De Boeck, Paris).
- GOFFIN, D. & PARENT, G.H. 1982. Contribution à la connaissance du peuplement herpétologique de la Belgique. Note 6. Les amphibiens observés occasionnellement sous terre en Belgique. *Nat. Belges* 63: 31-37.
- GOLDSCHMIDT, T., FOSTER, S.A. & SEVENSTER, P. 1992. Inter-nest distance and sneaking in the three-spined stickleback. *Anim. Behav.* 44: 793-795.
- GOUGNARD, C. & VANDEWALLE, P. 1979. Déplacements terrestres de *Clarias lazera* (Pisces, Siluriformes, Clariidae). *Ann. Soc. R. Zool. Belg.* 109: 141-152.
- GOULD, S.J. 1977. *Ontogeny and Phylogeny*. Belknap press, Cambridge.
- GRANT, J.W. & BAYLY, I.A.E. 1981. Predator induction of crests in morphs of the *Daphnia carinata* King complex. *Limnol. Oceanogr.* 26: 201-218.
- GRANT, P.R. 1986. *Ecology and Evolution of Darwin's Finches*. Princeton Univ. press.
- GREEN, A.J. 1991. Large male crests, an honest indicator of condition, are preferred by female smooth newts, *Triturus vulgaris* (Salamandridae) at the spermatophore transfer. *Anim. Behav.* 41: 367-369.
- GREENE, E. 1989. A diet-induced developmental polymorphism in a caterpillar. *Science* 243: 643-646.
- GREENWOOD, J.J.D. 1996. Basic techniques. In *Ecological Census Techniques* (W.J. Sutherland, ed.): 11-110. Cambridge Univ. Press (réédition de 1999).
- GREENWOOD, P.H. 1986. The natural history of African lungfishes. *J. Morphol. Suppl.* 1: 163-179.
- GRIFFITHS, R.A. 1985. A simple funnel trap for studying newt populations and an evaluation of trap behaviour in smooth and palmate newts, *Triturus vulgaris* and *T. helveticus*. *Herpet. J.* 1: 5-10.

- GRIFFITHS, R.A. 1986. Feeding niche overlap and food selection in smooth and palmate newts, *Triturus vulgaris* and *T. helveticus*, at a pond in mid-Wales. *J. Anim. Ecol.* 55: 201-214.
- GROSS, M.R. 1984. Sunfish, salmon, and the evolution of alternative reproductive strategies and tactics in fishes. In *Fish Reproduction: Strategies and Tactics* (G.W. Potts & R.J. Wootton, eds.): 55-75. Academic Press, London.
- GROSS, M.R. 1985. Disruptive selection for alternative life histories in salmon. *Nature* 313: 47-48.
- GROSS, M.R. 1991. Salmon breeding behavior and life-history evolution in changing environments. *Ecology* 72: 1180-1186.
- GROSS, M.R. 1996. Alternative reproductive strategies and tactics: diversity within sexes. *Trends Ecol. Evol.* 11: 92-98.
- GROSSENBACHER, K. 1988. *Atlas de Distribution des Amphibiens de Suisse*. Ligue Suisse pour la Conservation de la Nature, Bâle.
- GROVER, J.P. 1997. *Resource Competition*. Chapman & Hall, London.
- GUDKOV, P.K. 1994. Sympatric char of the genus *Salvelinus* from lakes of the Chukotsk Peninsula. *J. Ichthyol.* 34: 48-59.
- GÜNTHER, R. 1996. *Die Amphibien und Reptilien Deutschlands*. Gustav Fischer, Jena.
- GÜTLEB, B. 1990. Proportionsverschiebungen bei adulten bergmolchen (*Triturus alpestris*) während des Gewässeraufenthaltes. *Carinthia II* 180/100: 497-501.
- GÜTLEB, B. 1991a. *Populationsökologische Untersuchungen am Bergmolch im Nationalpark Nockberge*. Kärntner Nat.-Schriften, Klagenfurt (Band 6).
- GÜTLEB, B. 1991b. Phalangenregeneration und eine neue methode zur individualerkennung bei bergmolchen, *Triturus alpestris* (Laurenti, 1768) (Caudata: Salamandridae). *Herpetozoa* 4: 117-125.
- GÜTLEB, V.B. 1992. Die lebensweise des bergmolches auf dem Firstmoor (1920m) im nationalpark Nockberge. *Carinthia II* 182/102: 93-100.
- GUYETANT, R., PINSTON, H., HEROLD, J.-P. & ROUGEOT, J.-C. 1991. Etude de populations de tritons : *Triturus alpestris* et *T. helveticus* dans une mare temporaire d'altitude (est de la France – massif du Jura). In *Tissus Durs et Age Individuel des Vertébrés* (J.L. Bagnilière, J. Castanet, F. Conand, F.J. Meunier, eds.): 355-362. Orstom-INRA, Paris.
- HAECKEL, E. 1866. *Generelle Morphologie der Organismen: Allgemeine Grundzüge der Organischen Formen-Wissenschaft, Mechanisch Begründet durch die von Charles Darwin Reformirte Descendenz -Theorie*. Reimer, Berlin [cité par McKinney & McNamara 1991].
- HAFNER, J.C. & HAFNER, M. 1988. Heterochrony in rodents. In *Heterochrony in Evolution* (M.L. McKinney, ed.): 217-235. Plenum Publ. Corp.
- HAGSTRÖM, T. 1977. Growth studies and ageing methods for adult *Triturus vulgaris* L. and *T. cristatus* Laurenti (Urodela, Salamandridae). *Zool. Scripta* 6: 61-68.
- HALLIDAY, T. 1975. An observational and experimental study of sexual behaviour in the smooth newt, *Triturus vulgaris* (Amphibia : Salamandridae). *Anim. Behav.* 23: 291-322.
- HALLIDAY, T. 1977a. The courtship of European newts: an evolutionary perspectives. In *The Reproductive Biology of Amphibians* (D.H. Taylor & S.I. Guttman, eds): 185-232. Plenum Press, New York.
- HALLIDAY, T. 1977b. The effect of experimental manipulation of breathing behaviour on the sexual behaviour of the smooth newt, *Triturus vulgaris*. *Anim. Behav.* 25: 39-45.

- HALLIDAY, T. 1990. The evolution of courtship behavior in newts and salamanders. *Adv. St. Behav.* 19: 137-169.
- HALLIDAY, T. 1992. Sexual selection in amphibians and reptiles: theoretical issues and new directions. In *Herpetology: Current Research on the Biology of Amphibians and Reptiles* (K. Adler, ed.): 81-95. Society for the Study of Amphibians and Reptiles.
- HALLIDAY, T. & HOUSTON, A.I. 1991. How long will newts wait? An experiment to test an assumption of a causal model of the courtship of the male smooth newt, *Triturus v. vulgaris*. *Behaviour* 116: 278-291.
- HALLIDAY, T. & SWEATMAN, H.P.A. 1976. To breathe or not to breathe; the newt's problem. *Anim. Behav.* 24: 551-561.
- HALLIDAY, T.R. & TEJEDO, M. 1995. Intrasexual selection and alternative mating behaviour. In *Amphibian Biology. Volume 2: Social Behaviour* (B.K. Heatwole, ed.): 419-468. Surrey, Beatty and Sons, Chipping Norton.
- HARRIS, R.N. 1987. Density-dependent paedomorphosis in the salamander *Notophthalmus viridescens dorsalis*. *Ecology* 68: 705-712.
- HARRIS, R.N. 1999. The anuran tadpole: evolution and maintenance. In *Tadpoles: the Biology of Anuran Larvae* (R.W. McDiarmid & R. Altig, eds.): 279-294. Univ. Chicago Press.
- HARRIS, R.N., SEMLITSCH, R.D., WILBUR, H.M. & FAUTH, J.E. 1990. Local variation in the genetic basis of paedomorphosis in the salamander *Ambystoma talpoideum*. *Evolution* 44: 1588-1603.
- HARVELL, C.D. 1986. The ecology and evolution of inducible defenses in a marine bryozoan: cues, costs and consequences. *Am. Nat.* 128: 210-823.
- HARVELL, C.D. 1994. The evolution of polymorphism in colonial invertebrates and social insects. *Quart. Rev. Biol.* 69: 155-185.
- HAZEL, W., BRANDT, R. & GRANTHAM, T. 1987. Genetic variability and phenotypic plasticity in pupal colour and its adaptive significance in the swallowtail butterfly *Papilio polyxenes*. *Heredity* 59: 449-455.
- HEALY, W.R. 1974. Population consequences of alternative life histories in *Notophthalmus v. viridescens*. *Copeia* 1974: 221-229.
- HEDLUND, L. 1990. Factors affecting differential mating success in male crested newts, *Triturus cristatus*. *J. Zool., Lond.* 220: 33-40.
- HEMELAAR, A.S.M. & VAN GELDER, J.J. 1980. Annual growth rings in phalanges of *Bufo bufo* (Anura, Amphibia) from the Netherlands and their use for age determination. *Neth. J. Zool.* 30: 129-135.
- HENLE, K. 1983. Eine neue neotene population des bergmolches *Triturus alpestris* (Laurenti, 1768) (Caudata: Salamandridae). *Salamandra* 19: 151-157.
- HENSON, S.A. & WARNER R.R. 1997. Male and female alternative reproductive behaviors in fishes: a new approach using intersexual dynamics. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 28: 571-592.
- HEROLD, J.-P., PINSTON, H. & GUYETANT, R. 1994. Adaptation du métabolisme énergétique aux contraintes de l'altitude chez le triton alpestre, *Triturus alpestris* L. (Amphibia, Urodela). *Bull. Soc. Herp. Fr.* 71-72: 39-44.
- HERRE, W. 1932. Die schädel der unterarten des *Triton alpestris* Laur. *Zool. Anz.* 97: 211-225.
- HERRERO, B. & ARANO, P. 1986. Cytogenetic and morphological studies on *Triturus alpestris cyreni*. In *Studies in Herpetology* (Z. Roček, ed.): 151-154.

- HERRERO, P., ARANO, B. & GARCIA DE LA VEGA, C. 1989a. Chromosome differentiation in the *Triturus alpestris* complex (Amphibia: Caudata). *Genetica* 79: 27-35.
- HERRERO, P., BELLA, J.L. & ARANO, B. 1989b. Characterization of heterochromatic regions in two *Triturus alpestris* subspecies (Urodela: Salamandridae). *Heredity* 63: 119-123.
- HERVANT, F., MATHIEU, J. & BARRE, H. 1999. Comparative study on the metabolic responses of subterranean and surface-dwelling amphipod crustaceans to long-term starvation and subsequent refeeding. *J. Exp. Biol.* 202: 3587-3595.
- HILL, C., COM-NOUGHÉ, C., KRAMAR, A., MOREAU, T., O'QUIGLEY, J., SENOUSI, R. & CHASTANG, C. 1996. *Analyse Statistique des Données de Survie*. Flammarion, Paris.
- HIMSTEDT, W. 1967. Experimentelle analyse der optischen sinnesleistungen im beutefangverhalten der einheimischen urodelen. *Zool. Jb. Physiol.* 73: 281-320.
- HIMSTEDT, W. 1972. Untersuchungen zum farbensehen von urodelen. *J. Comp. Physiol.* 81: 229-238.
- HIMSTEDT, W. 1973. Die spektrale empfindlichkeit von urodelen in abh angigkeit von metamorphose, jahreszeit und lebensraum. *Zool. Jb. Physiol.* 77: 246-274.
- HIMSTEDT, W. 1979. The significance of color signals in partner recognition of the newt *Triturus alpestris*. *Copeia* 1979: 40-43.
- HIMSTEDT, W., KOPP, J. & SCHMIDT, W. 1982. Electroreception guides feeding behaviour in amphibians. *Naturwissenschaften* 69: 552-553.
- HINDAR, K. & JONSSON, B. 1982. Habitat and food segregation of dwarf and normal Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) from Vangsvatnet lake, Western Norway. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 39: 1030-1045.
- HINDAR, K. & JONSSON, B. 1993. Ecological polymorphism in Arctic charr. *Biol. J. Linn. Soc.* 48: 63-74.
- HODROVA, M. 1984. Salamandridae of the Upper Pliocene Ivanovce locality (Czechoslovakia). *Acta Univ. Carol. -Geol.* 4: 331-352.
- HOOGENBOEZEM, W. 1991. *The analysis of the pharyngeal-sieve mechanism and the efficiency of food intake in the bream (Abramis brama, Cyprinidae)*. Thèse de Doctorat, Univ. Wageningen.
- HOIKKALA, A. 1986. The maintenance of sexual isolation between four sympatric species of the *D. virilis* group. *Anim. Behav.* 34: 158-161.
- HOLMAN, J.A. 1998. *Pleistocene Amphibians and Reptiles in Britain and Europe*. Oxford Univ. Press.
- HOLLOCHER, H., TING, C., POLLACK, F. & WU, C. 1997. Incipient speciation by sexual isolation in *Drosophila melanogaster*: variation in mating preference and correlation between sexes. *Evolution* 51: 1175-1181.
- HOPPER, K.R. 1999. Risk-spreading and bet-hedging in insect population biology. *Ann. Rev. Entomol.* 44: 535-560.
- HOUCK, L.D. & FRANCILLON-VIEILLOT, H. 1988. Tests for age and size effects on male mating success in a plethodontid salamander. *Amphibia-Reptilia* 9: 135-144.
- HOUCK, L.D., ARNOLD, S.J. & HICKMAN, A.R.. 1988. Tests for sexual isolation in plethodontid salamanders (genus *Desmognathus*). *J. Herpetol.* 22: 186-191.
- HOUDRY, J. & BEAUMONT, A. 1985. *Les Métamorphoses des Amphibiens*. Masson, Paris.
- HUGIE, D.M. & LANK, D.B. 1997. The resident's dilemma: a female choice model for the evolution of alternative mating strategies in lekking male ruffs (*Philomachus pugnax*). *Behav. Ecol.* 8: 218-225.

- HUTCHINSON, G.E. 1959. Hommage to Santa-Rosalía or why are there so many kinds of animals? *Am. Nat.* 93: 145-159.
- INGER, R.F. 1952. Walking fishes of southeastern Asia travel on land. *Chicago Nat. Hist. Mus. Bull.* 23: 4-5, 9.
- JACKSON, M.E. & SEMLITSCH, R.D. 1993. Paedomorphosis in the salamander *Ambystoma talpoideum*: effects of a fish predator. *Ecology* 74: 342-350.
- JERSABEK, C.D. & SCHABETSBERGER, R. 1996. Limnological aspects of an Alpine Karst lake with extreme changes in water level. *Limnologia* 26: 1-13.
- JOHNELS, A.G. & SVENSSON, G.S.O. 1954. On the biology of *Protopterus annectens* (Owen). *Ark. Zool.* 7: 131-164.
- JOHNELS, A.G. 1957. The modes of terrestrial locomotion in *Clarias*. *Oikos* 8: 122-129.
- JOLY, P. 1979. L'activité prédatrice du triton alpestre (*Triturus alpestris* Laurenti 1768) en phase aquatique. Thèse de Doctorat, Univ. Claude-Bernard, Lyon.
- JOLY, P. 1981. Le comportement prédateur du triton alpestre (*Triturus alpestris*). I. Etude descriptive. *Biol. Behav.* 6: 339-355.
- JOLY, P. 1982. Le comportement prédateur du triton alpestre (*Triturus alpestris*). II. Les variations du comportement. *Biol. Behav.* 7: 257-269.
- JOLY, P. 1986. Activité prédatrice sur le site de reproduction chez le triton alpestre, *Triturus alpestris* (Amphibien, Urodèle). *Coll. Nat. C.N.R.S. «Biologie des populations»*, Lyon: 635-643.
- JOLY, P. 1987. Le régime alimentaire des amphibiens : méthodes d'étude. *Alytes* 6: 11-17.
- JOLY, P. & CAILLÈRE, L. 1983. Smelling behaviour of urodele amphibians in an aquatic environment: study in *Pleurodeles waltl*. *Acta Zool., Stockh.* 64: 169-175.
- JOLY, P. & GIACOMA, C. 1992. Limitation of similarity and feeding habits in three syntopic species of newts (*Triturus*, Amphibia). *Ecography* 15: 401-411.
- JOLY, P. & GROLET, O. 1996. Colonization dynamics of new ponds, and the age structure of colonizing Alpine newts, *Triturus alpestris*. *Acta Oecol.* 17: 599-608.
- JOLY, P. & MIAUD, C. 1989a. Tattooing as an individual marking technique in urodeles. *Alytes* 8: 11-16.
- JOLY, P. & MIAUD, C. 1989b. Fidelity to the breeding site in the Alpine newt *Triturus alpestris*. *Behav. Process.* 19: 47-56.
- JOLY, P. & MIAUD, C. 1993. How does a newt find its pond? The role of chemical cues in migrating newts (*Triturus alpestris*). *Ecol. Ethol. Evol.* 5: 447-455.
- JONES, R.H. 1993. *Longitudinal Data with Serial Correlation: a State-Space Approach*. Chapman & Hall, London.
- JORGENSEN, C.B. 1992. Growth and Reproduction. In *Environmental Physiology of the Amphibians* (M.E. Feder & W.W. Burggren, eds.): 439-466. Chicago Univ. Press.
- JORGENSEN, S.E. 1979. *Handbook of Environmental and Ecological Parameters*. Pergamon Press.
- KALEZIC, M.L., DZUKIC, G. & POPADIC, A. 1989. Paedomorphosis in Yugoslav Alpine newt (*Triturus alpestris*) populations: morphometric variability and sex ratio. *Arh. Biol. Nauka* 41: 67-79.
- KALEZIC, M.L., DZUKIC, G. & TVRTKOVIC, N. 1990. Newts (*Triturus*, Salamandridae, Urodela) of the Bukovica and Ravni Kotari regions. *Spixiana* 13: 329-338.

- KALEZIC, M.L., CVETKOVIC, D., DJOROVIC, A. & DZUKIC, G. 1994. Paedomorphosis and differences in life-history traits of two neighbouring crested newt (*Triturus carnifex*) populations. *Herpetol. J.* 4: 151-158.
- KALEZIC, M.L., CVETKOVIC, D., DJOROVIC, A. & DZUKIC, G. 1996. Alternative life-history pathways: paedomorphosis and adult fitness in European newts (*Triturus vulgaris* and *T. alpestris*). *J. Zoo. Syst. Evol. Reseach.* 34: 1-7.
- KALEZIC, M.L. & DZUKIC, G., 1985. Ecological aspects of the smooth newt (*Triturus vulgaris*) paedomorphosis from Montenegro. *Arh. Biol. Nauka* 37: 43-50.
- KANESHIRO, K. Y. 1976. Ethological isolation and phylogeny in the *Planitibia* subgroup of Hawaiian *Drosophila*. *Evolution* 30: 740-745.
- KANKI, K. & WAKAHARA, M. 1999. Precocious testicular growth in metamorphosis-arrested larvae of a salamander *Hynobius retardatus*: role of thyroid-stimulating hormone. *J. Exp. Zool.* 283: 548-558.
- KAPLAN, R.H. 1992. Greater maternal investment can decrease offspring survival in the frog *Bombina orientalis*. *Ecology* 73: 280-288.
- KAPLAN, R.H. & COOPER, W.S. 1984. The evolution of developmental plasticity in reproductive characteristics: an application of the «adaptive coin-flipping» principle. *Am. Nat.* 123: 393-410.
- KEZER, J. 1952. Thyroxin-induced metamorphosis of the neotenic salamanders *Eurycea tynerensis* and *Eurycea neotenes*. *Copeia* 1952: 234-237.
- KIKUYAMA, S., TOYODA, F., OHMIYA, Y., TANAKA, S., MATSUDA, K. & HAYASHI, H. 1995. A sex-attractant in the cloacal gland of the newt, *Cynops pyrrhogaster*. *Neth. J. Zool.* 45: 160-162.
- KNIGHT, F.C.E. 1937. Die entwicklung von *Triton alpestris* bei verschiedenen temperaturen, mit normentafel. *Wilhelm Roux' Archiv Entwicklungs. Organ.* 137: 461-473.
- KNOEPFFLER, L.-P. 1967. Contribution à l'étude des amphibiens et des reptiles de Provence. IV. Les amphibiens urodèles (2<sup>ème</sup> note). *Vie et Milieu* 18: 215-220.
- KOLLMAN, M.J. 1884a. L'hivernage des larves de grenouilles et de tritons d'Europe et la métamorphose de l'axolotl du Mexique. *Rev. Suisse Zool.* 1: 75-89.
- KOLLMAN, M.J. 1884b. L'hivernage des larves de grenouilles européennes et de tritons. La métamorphose de l'Axolotl mexicain. *C. R. Ass. Fr. Avanc. Sci.* 12: 567-574.
- KOLOMBATOVIC, P. 1908. Sui tritoni della Dalmazia. *Glaz. Prirod. Drustva* 20: 240-250.
- KORNFIELD, I., SMITH, D.C., GAGNON, P.S. & TAYLOR, J.N. 1982. The cichlid fish of Cuatro Cienegas, Mexico: direct evidence of conspecificity among distinct trophic morphs. *Evolution* 36: 658-664.
- KRAAK, M.J. & ORMELING, F.J. 1996. *Cartography. Visualization of Spatial Data.* Longman, Harlow (réédition de 1998).
- KRENZ, J.D. & SEVER D.M. 1995. Mating and oviposition in paedomorphic *Ambystoma talpoideum* precedes the arrival of terrestrial males. *Herpetologica* 51: 387-393.
- KRUEGER, D.A. & DODSON, S.I. 1981. Embryological induction and predation ecology in *Daphnia pulex*. *Limnol. Oceanogr.* 26: 219-223.
- KURENKOV, S.I. 1978. Two reproductively isolated groups of Kokanee salmon, *Oncorhynchus nerka kennerlyi*, from lake Kronotskiy. *J. Ichthyol.* 17: 526-534.
- KUZMIN, S.L. 1990. Trophic niche overlap in syntopic postmetamorphic amphibians of the Carpathian mountains (Ukraine: Soviet Union). *Herpetozoa* 3: 13-24.

- KUZMIN, S.L. 1991. Food resource allocation in larval newt guilds (genus *Triturus*). *Amphibia-Reptilia* 12: 293-304.
- KUZMIN, S.L. 1995. *Die Amphibien Russlands und Angrenzender Gebiete*. Westarp Wissenschaften, Magdeburg.
- KYRIAKOPOULOU-SKLAVOUNOU, P., KARAKOUSIS, Y. & VASARA, E. 1997. Genetic variation in Greek populations of the Alpine newt *Triturus alpestris*. *Amphibia-Reptilia* 18: 303-307.
- LAMMENS, E.H.R.R. & HOOGENBOEZEM, W. 1991. Diets and feeding behaviour. In *Cyprinid Fishes Systematics, Biology and Exploitation* (I.J. Winfield & J. Nelson, eds.): 353-376. Chapman & Hall, London.
- LANZA, B. 1948. Brevi notizie etologiche, ecologiche e corologiche su alcuni anfibi e rettili della Toscana e del Modenese. *Atti. Soc. Sci. Nat., Milano* 87: 172-184.
- LARSON, K. L., DUFFY, W., JOHNSON, E., DONOVAN, M. F. & LANNOO, M. J., 1999. «Paedocannibal» morph barred tiger salamanders (*Ambystoma tigrinum mavortium*) from eastern South Dakota. *Am. Midl. Nat.* 141: 124-139.
- LAUDER, G.V. & REILLY, S.M. 1988. Functional design of the feeding mechanism in salamanders: causal bases of ontogenetic changes in function. *J. Exp. Biol.* 134: 219-233.
- LAUDER, G.V. & REILLY, S.M. 1990. Metamorphosis of the feeding mechanism in tiger salamanders (*Ambystoma tigrinum*): the ontogeny of cranial muscle mass. *J. Zool., Lond.* 222: 59-74.
- LAUDER, G.V. & REILLY, S.M. 1994. Amphibian feeding behavior: comparative biomechanics and evolution (chap. 6). In *Biomechanics and Evolution: Advances in Comparative and Environmental Physiology*, vol. 18 (V. Bels, M. Chardon & P. Vandewalle, eds) : 163-195. Springer-Verlag, Berlin.
- LAUDER, G.V. & SHAFFER, H.B. 1985. Functional morphology of the feeding mechanism in aquatic ambystomatid salamanders. *J. Morphol.* 185: 297-326.
- LAUDER, G.V. & SHAFFER, H.B., 1993. Design of feeding systems in aquatic vertebrates: major patterns and their evolutionary interpretations. In *The Skull, vol. 3: Functional and Evolutionary Mechanisms* (J. Hanken & B.K. Hall, eds): 113-149. Chicago University Press, Chicago.
- LAURENTI, J.N. 1768. *Specimen Medicum, Exhibens Synopsin Reptilium*. Wien (réédition de 1966: A. Asher & Co., Amsterdam).
- LAURILA, A. & KUJASALO, J. 1999. Habitat duration, predation risk and phenotypic plasticity in common frog (*Rana temporaria*) tadpoles. *J. Anim. Ecol.* 68: 1123-1132.
- LAVIN, P.A. & MCPHAIL, J.D. 1986. Adaptive divergence of trophic phenotype among freshwater populations of the threespine stickleback (*Gasterosteus aculeatus*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 43: 2455-2463.
- LE CHAP, T. 1997. *Applied Survival Analysis*. Willey & Sons.
- LEFF, L.G. & BACHMANN, M.D. 1986. Ontogenetic changes in predatory behavior of larval tiger salamanders (*Ambystoma tigrinum*). *Can. J. Zool.* 64: 1337-1344.
- LEFF, L.G. & BACHMANN, M.D. 1988. Basis of selective predation by the aquatic larvae of the salamander, *Ambystoma tigrinum*. *Freshw. Biol.* 19: 87-94.
- LEGER, D.W. & DIDRICHSONS, I.A. 1994. An assesment of data pooling and some alternatives. *Anim. Behav.* 48: 823-832.
- LEIPS, J. & TRAVIS, J. 1994. Metamorphic responses to changing food levels in two species of hylid frogs. *Ecology* 75: 1345-1356.

- LENDER, T., DELAVAUULT, R. & LE MOIGNE, A., 1979. *Dictionnaire de Biologie*. Presses Universitaire de France, Paris.
- LICHT, L.E. 1992. The effect of food level on growth rate and frequency of metamorphosis and paedomorphosis in *Ambystoma gracile*. *Can. J. Zool.* 70: 87-93.
- LINDSEY, J.K. 1995. *Introductory Statistics. A Modelling Approach*. Oxford Univ. Press.
- LITTLEJOHN, M.J. & LOFTUS-HILLS, J.J. 1968. An experimental evaluation of pre-mating isolation in the *Hyla ewingi* complex (Anura : Hylidae). *Evolution* 22: 659-663.
- LITVINCHUK, S.N. 1996. Observations on paedomorphic newts (*Triturus vulgaris*) from the former Soviet Union. *Russ. J. Herp.* 3: 39-48.
- LIVELY, C.M. 1986. Competition, comparative life histories, and maintenance of shell dimorphism in a barnacle. *Ecology* 67: 858-864.
- LIVEZEY, B.C. 1992. Flightlessness in the Galapagos Cormorant (*Compsobalieu [Nannopterum] harrisi*): heterochrony, gigantism, and specialization. *Zool. J. Linn. Soc.* 105: 155-224.
- LIVEZEY, B.C. 1995. Heterochrony and the evolution of avian flightlessness. In *Evolutionary Change and Heterochrony* (K.J. McNamara, ed.): 169-193. Wiley & Sons, Chichester.
- LLOYD, D.G. 1984. Variation strategies of plants in heterogeneous environments. *Biol. J. Linn. Soc.* 21: 357-385.
- LOEB, M.L.G., COLLINS, J.P. & MARET, T.J. 1994. The role of prey in controlling expression of a trophic polymorphism in *Ambystoma tigrinum nebulosum*. *Funct. Ecol.* 8: 151-158.
- LONG, J.A. 1990. Heterochrony and the origin of tetrapods. *Lethaia* 23: 157-166.
- LONG, J.A. & MCNAMARA, K.J. 1995. In *Evolutionary Change and Heterochrony* (K.J. McNamara, ed.): 151-168. Wiley & Sons, Chichester.
- LOPEZ-VEIGA, E.C. 1979. Fitting von Bertalanffy growth curves in short-lived fish species. A new approach. *Inv. Pesq.* 43: 179-186.
- LU, G. & BERNARTCHEZ, L. 1999. Correlated trophic specialization and genetic divergence in sympatric lake whitefish ecotypes (*Coregonus clupeaformis*): support for the ecological speciation hypothesis. *Evolution* 53: 1491-1505.
- LUDER, R. 1992. Graureiher *Ardea cinerea* erbeutet bergmolche *Triturus alpestris* in einem Tümpel auf 1935m ü.M. *Ornith. Beob.* 89: 137-138.
- MACARTHUR, R.H. & WILSON, E.O. 1967. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton Univ. Press.
- MACGREGOR, H.C. & SESSIONS, S.K. 1986. The biological significance of variation in satellite DNA and heterochromatin in newts of the genus *Triturus*: an evolutionary perspective. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 312: 243-259.
- MAEKAWA, K. & ONOZATO, H. 1986. Reproductive tactics and fertilization success of mature male Miyabe charr, *Salvelinus malma miyabei*. *Envir. Biol. Fish.* 15: 119-129.
- MAGALHAES, M.F. 1993. Effects of season and body-size on the distribution and diet of the Iberian chub *Leuciscus pyrenaicus* in a lowland catchment. *J. Fish. Biol.* 42: 875-888.
- MAGURRAN, A.E. & SEGHERS, B.H. 1990. Risk sensitive courtship in the guppy (*Poecilia reticulata*). *Behaviour* 112: 194-201.
- MALACARNE, G. & CORTASSA, R. 1983. Sexual selection in the crested newt. *Anim. Behav.* 31: 1256-1264.

- MALAGOLOWKIN-COHEN, C., SIMMONS, A.S. & LEVENE, H. 1965. A study of sexual isolation between certain strains of *Drosophila paulistorum*. *Evolution* 19: 95-103.
- MALMQUIST, H.J. 1992. Phenotype-specific feeding behaviour of two Arctic charr *Salvelinus alpinus* morphs. *Oecologia* 92: 354-361.
- MALMQUIST, H.J. , SNORRASON, S.S., SKULASON, S., JONSSON, B., SANDLUND, O.T. & JONASSON, P.M. 1992. Diet differentiation in polymorphic Arctic charr in Thingvallavatn, Iceland. *J. Anim. Ecol.* 61: 21-35.
- MARET, T.J. & COLLINS, J.P. 1994. Individual responses to population size structure: the role of size variation in controlling expression of a trophic polyphenism. *Oecologia* 100: 279-285.
- MARET, T.J. & COLLINS, J.P. 1997. Ecological origin of morphological diversity: a study of alternative trophic phenotypes in larval salamanders. *Evolution* 51: 898-905.
- MARKOW, T.A. 1991. Sexual isolation among populations of *Drosophila mojavensis*. *Evolution* 45: 1525-1529.
- MARTIN, E. 1982a. Distribution des activités comportementales chez le triton alpestre *Triturus alpestris* (Amphibien, Urodèle) en phase aquatique : étude de la variabilité interindividuelle et de l'intensification locale. Thèse de Doctorat, Univ. Claude-Bernard, Lyon.
- MARTIN, E. 1982b. L'intensification locale chez le triton alpestre, *Triturus alpestris* (Amphibien, Urodèle) en phase aquatique. *C. R. Acad. Sci. Paris* 294: 1105-1108.
- MARTIN, E., JOLY, P. & BOVET, P. 1989. Diel pattern of activity in the Alpine newt (*Triturus alpestris*, Amphibia Urodela) during the aquatic phase. *Biol. Behav.* 14: 116-131.
- MARUNOUCHI, J., UEDA, H. & OCHI, O. 2000. Variation in age and size among populations at different altitudes in the Japanese newts, *Cynops pyrrhogaster*. *Amphibia-Reptilia* 21: 381-396.
- MASSEY, A. 1988. Sexual interactions in red-spotted newt populations. *Anim. Behav.* 36: 205-210.
- MATHIS, A. 1991. Large male advantage for access to females: evidence of male-male competition and female discrimination in a territorial salamander. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 29: 133-138.
- MAYNARD SMITH, J. 1982. *Evolution and the Theory of Games*. Cambridge Univ. Press (réédition de 2000).
- MAYR, E. 1963. *Populations, Species, and Evolution*. Harvard University Press, Cambridge (réédition de 1970).
- MAZZOTTI, S. 1988. Su una nuova stazione appenninica di *Triturus alpestris apuanus* (Amphibia). *Atti. Soc. Ital. Sci. Nat. Museo Civ. Stor. Nat. Milano*, 129: 506-508.
- MAZZOTTI, S., CARAMORI, G. & BARBIERI, C. 1999. *Atlante degli Anfibi e dei Rettili dell'Emilia-Romagna*. Mus. Civ. Stor. Nat., Ferrara.
- MCCLANAHAN, L.L. JR, SHOEMAKER, V.H. & RUIBAL, R. 1976. Structure and function of the cocoon of a ceratophryd frog. *Copeia* 1976: 179-185.
- MCCOLLUM, S.A. & VAN BUSKIRK, J. 1996. Costs and benefits of a predator-induced polyphenism in the gray treefrog *Hyla chrysoscelis*. *Evolution* 50: 583-593.
- MCCULLAGH, P., & NELDER, J. 1989. *Generalized Linear Models*. Chapman & Hall, London (réédition de 1998).

- MCDIARMID, R.W. & FOSTER, M.S. 1987. Cocoon formation in another hyloid frog, *Smilisca baudinii*. *J. Herpetol.* 21: 352-355.
- McKINNEY, M.L. & McNAMARA, K.J. 1991. *Heterochrony. The Evolution of Ontogeny*. Plenum Press, New York.
- McNAMARA, K.J. 1983. The earliest *Tegulorhynchia* (Brachiopoda: Rhynchonellida) and its evolutionary significance. *J. Paleont.* 57: 461-473.
- McNAMARA, K.J. 1985. Taxonomy and evolution of the cainozoic spatangoid echinoid *Protenaster*. *Paleontology* 28: 311-330.
- McNAMARA, K.J. (ed.) 1995. *Evolutionary Change and Heterochrony*. Wiley & Sons, Chichester.
- McNAMARA, K.J. 1997. *Shapes of Time. The Evolution of Growth and Development*. John Hopkins University Press, Baltimore.
- McWILLIAMS, S.R. 1992. Courtship behavior of the small-mouthed salamander (*Ambystoma texanum*): the effects of conspecific males on male mating tactics. *Behaviour* 121: 1-19.
- MENU, F. & DEBOUZIE, D., 1993. Coin-flipping plasticity and prolonged diapause in insects: example of the chestnut weevil *Curculio elephas* (Coleoptera: Curculionidae). *Oecologia* 93: 367-373.
- MERTZ, D.B. 1971. The mathematical demography of the California condor population. *Am. Nat.* 105: 437-453.
- MEYER, A. 1987. Phenotypic plasticity and heterochrony in *Cichlasoma managuense* (Pisces, Cichlidae) and their implications for speciation in Cichlid fishes. *Evolution* 41: 1357-1369.
- MEYER, A. 1989. Cost of morphological specialization: feeding performance of the two morphs in the trophically polymorphic cichlid fish, *Cichlasoma citrinellum*. *Oecologia* 80: 431-436.
- MEYER, A. 1990. Ecological and evolutionary consequences of the trophic polymorphism in *Cichlasoma citrinellum* (Pisces: Cichlidae). *Biol. J. Linn. Soc.* 39: 279-299.
- MEYER, A. 1993. Phylogenetic relationships and evolutionary processes in east African cichlid fishes. *Trends Ecol. Evol.* 8: 279-284.
- MIAUD, C. 1990. *La dynamique des populations subdivisées : étude comparative chez trois amphibiens urodèles (Triturus alpestris, T. helveticus et T. cristatus)*. Thèse de Doctorat, Univ. Claude-Bernard, Lyon.
- MIAUD, C. 1991a. La squelettechronologie chez les *Triturus* (Amphibiens, urodèles) à partir d'une étude de *T. alpestris*, *T. helveticus* et *T. cristatus* du sud-est de la France. In *Tissus Durs et Age Individuel des Vertébrés* (J.L. Bagnilière, J. Castanet, F. Conand, F.J. Meunier, eds.): 363-384. Orstom-INRA, Paris.
- MIAUD, C. 1991b. Essai de synthèse sur les caractéristiques démographiques des tritons du genre *Triturus*. *Bull. Soc. Herp. Fr.* 59: 1-18.
- MIAUD, C. 1993. Predation on newt eggs (*Triturus alpestris* and *T. helveticus*): identification of predators and protective role of oviposition behaviour. *J. Zool., Lond.* 231: 575-582.
- MIAUD, C. 1994. Role of wrapping behavior on egg survival in three species of *Triturus* (Amphibia : Urodela). *Copeia* 1994: 535-537.
- MIAUD, C. 1995. Oviposition site selection in three species of European newts (Salamandridae) genus *Triturus*. *Amphibia-Reptilia* 16: 265-272.

- MIAUD, C. 1996. Répartition spatiale et croissance de larves de tritons du genre *Triturus* (amphibiens, urodèles) en situation de sympatrie. *Bull. Soc. Herp. Fr.* 79: 31-41.
- MIAUD, C., JOLY, P. & CASTANET, J. 1993. Variation in age structures in a subdivided population of *Triturus cristatus*. *Can. J. Zool.* 71: 1874-1879.
- MIAUD, C., GUYETANT R. & FABER, H. 2000. Age, size, and growth of the Alpine newt, *Triturus alpestris* (Urodela: Salamandridae), at high altitude and a review of life-history trait variation throughout its range. *Herpetologica* 56: 135-144.
- MICHALAK, P. 1996. Repeatability of mating behaviour in Montandon's newt, *Triturus montandoni* (Caudata Salamandridae). *Ethol. Ecol. Evol.* 8: 19-27.
- MICHALAK, P. & RAFINSKI, J. 1999. Sexual isolation between two newt species, *Triturus vulgaris* and *T. montandoni* (Amphibia, Urodela, Salamandridae). *Biol. J. Linn. Soc.* 67: 343-352.
- MICHALAK, P., GRZESIK, J. RAFINSKI, J. 1997. Tests for sexual incompatibility between two newt species, *Triturus vulgaris* and *Triturus montandoni*: no-choice mating design. *Evolution* 51: 2045-2050.
- MIKHEEV, V.N. & WANZENBÖCK, J. 1999. Satiation-dependent, intra-cohort variations in prey size selection of young roach (*Rutilus rutilus*). *Oecologia* 121: 499-505.
- MILNER, A.R. 1982. Small temnospondyl amphibians from the middle Pennsylvanian of Illinois. *Paleontol.* 25: 635-664.
- MÖLLER, A. 1951. Die struktur des auges bei urodelen verschiedener körpergröße. *Zool. Jahrb.* 62: 138-182.
- MOLLER, A.P. 1998. Sperm competition and sexual selection. In *Sperm Competition and Sexual Selection* (T. R. Birkhead & A. P. Moller, eds): 55-90. Academic Press, London.
- MORAND A., JOLY, P. & GROLET, O. 1997. Phenotypic variation in metamorphosis in five anuran species along a gradient of stream influence. *C.-R. Acad. Sci., Paris* 320: 645-652.
- MORAVEC, J. 1986. Preliminary report on the distribution of amphibians in Czechoslovakia. In *Studies in Herpetology* (Z. Rocek, ed.): 665-670. Charles Univ., Praha.
- MORAVEC, J. 1994. *Atlas of Czech Amphibians*. Narodni Museum, Praha.
- MOREAU, J. 1987. Mathematical and biological expression of growth in fishes: recent trends and future developments. In *Age and Growth of Fish* (R.C. Summerfelt, ed.): 81-113. Iowa State Univ. Press.
- NEWMAN, R.A. 1988. Adaptive plasticity in development of *Scaphiopus couchii* tadpoles in desert ponds. *Evolution* 42: 774-783.
- NEWMAN, R.A. 1989. Developmental plasticity of *Scaphiopus couchii* tadpoles in an unpredictable environment. *Ecology* 71: 1775-1787.
- NEWMAN, R.A. 1992. Adaptive plasticity in amphibian metamorphosis. *Bioscience* 42: 671-678.
- NEWMAN, R.A. 1994. Effects of changing density and food level on metamorphosis of a desert amphibian, *Scaphiopus couchii*. *Ecology* 75: 1085-1096.
- NÖLLERT, A. & NÖLLERT, C. 1992. *Die Amphibien Europas*. Franckh-Kosmos, Stuttgart.
- NUUTINEN, V. & RANTA, E. 1986. Size-selective predation on zooplankton by the smooth newt, *Triturus vulgaris*. *Oikos* 47: 83-91.
- O'BRIEN, J., SLADE, N.A. & VINYARD, G.L. 1976. Apparent size as the determinant of prey selection by bluegill sunfish (*Lepomis macrochirus*). *Ecology* 57: 1304-1310.

- OKEN, L. 1847. *Elements of Physiophilosophy*. Ray Society, London [cité par McKinney & McNamara 1991].
- OLEMPKA, E. 1989. Gradual evolutionary transformations of ontogeny in an Ordovician ostracod lineage. *Lethaia* 22: 159-168.
- PACHUT, J.F., CUFFEY, R.J. & ANSTEY, R.L. 1991. The concepts of astogeny and ontogeny in stenolaemate bryozoans, and their illustration in colonies of *Tabulipora carbonaria* from the lower Permian of Kansas. *J. Paleont.* 65: 213-233.
- PAGANO, M., ROSSI, F., CAVALLOTTO, L., CAMPOLONGO, P. & GIACOMA, C. 1990. Age determination in *Triturus carnifex*. In *Atti VI Conv. Naz. Ass. «Alessandro Ghigi» : 181-184. Mus. Reg. Sci. Nat. Torino*.
- PAPAIANO, C. 1988. An unusual phenomenon in two Alpine lakes. *Physis (Nature)* 42: 12-14, 32 [en grec].
- PARENT, G.H. 1984. Atlas des Batraciens et Reptiles de Belgique. *Cah. Ethol. Appl.* 4: 1-198.
- PARENT, G.H. & THORN, R. 1983. Un cas de flavisme chez le triton alpestre (*Triturus alpestris* Laur.) au Grand-Duché de Luxembourg. *Rev. fr. aquariol.* 10: 21-24.
- PASCAL, M. & CASTANET, J. 1978. Méthodes de détermination de l'âge chez le chat haret des îles Kerguelen. *Terre et Vie* 32: 529-555.
- PATTERSON, K.K. 1978. Life history aspects of paedogenic populations of the mole salamander, *Ambystoma talpoideum*. *Copeia* 1978: 649-655.
- PECIO, A. & RAFINSKI, J. 1985. Sexual behaviour of the Montandon's newt, *Triturus montandoni* (Boulenger) (Caudata: Salamandridae). *Amphibia-Reptilia* 6: 11-22.
- PERRONNET, I., DUPOUY, H., RIVOALEN, J.-J. & KERGOAT, B. 1991. Techniques de lecture d'âge à partir des rayons épineux de la nageoire caudale pour la cardine *Lepidorhombus wiffiagonis* et à partir des sections d'illicum pour les baudroies, *Lophius piscatorius* et *Lophius budegassa*. In *Tissus Durs et Age Individuel des Vertébrés* (J.L. Bagnilière, J. Castanet, F. Conand, F.J. Meunier, eds.): 307-324. Orstom-INRA, Paris.
- PETRANKA, J.W. 1984. Ontogeny of the diet and feeding behavior of *Eurycea bislineata* larvae. *J. Herpetol.* 18: 48-55.
- PETRANKA, J.W. 1998. *Salamanders of the United States and Canada*. Smithsonian Inst. Press, Washington.
- PHISALIX, M. 1922. Le venin cutané muqueux du triton alpestre (*Molge alpestris* Laur.). *Bull. Mus. Hist. Nat. Paris* 28: 358-361.
- PIANKA, E.R. 1970. On *r*- and *K*-selection. *Am. Nat.* 104: 592-597.
- PIANKA, E.R. 1972. *r* and *K* selection or *b* and *d* selection. *Am. Nat.* 106: 581-588.
- PIERCE, B.A. & SMITH, H.M. 1979. Neoteny or paedogenesis? *J. Herpetol.* 13: 119-121.
- PLEGUEZUELOS, J.M. 1997. *Distribucion y Biogeografia de los Anfibios y Reptiles en España y Portugal*. Univ. Granada & Asociacion Herpetologica Española, Granada.
- POCRNIJIC, Z. & KOSORIC, D. 1966. New findings-sites of neotenic Alpine tritons (*Triturus alpestris*). *Bull. Sci. Sect. A* 11: 251.
- POCRNIJIC, Z. & KOSORIC, D. 1967. New finds of the phenomenon of neoteny in the populations of Alpine tritons. *Bull. Sci. Sect. A* 12: 185.
- PONCIN, P., PHILIPPART, J.C. & RUWET, J.C. 1996. Territorial and non-territorial spawning behaviour in the bream. *J. Fish Biol.* 49: 622-626.
- POURRIOT, R. & MEYBECK, M., eds. (1995). *Limnologie générale*. Masson, Paris.

- PUSEY, B.J. 1990. Seasonality, aestivation and the life history of the salamanderfish *Lepidogalaxias salamandroides* (Pisces: Lepidogalaxiidae). *Envir. Biol. Fish.* 29: 15-26.
- PYKE, G.H. 1984. Optimal foraging theory: a critical review. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 15: 523-575.
- RADOVANOVIC, M. 1951. A new race of the Alpine newt from Yugoslavia. *Brit. J. Herpet.* 1: 93-97.
- RADOVANOVIC, M. 1961. Neue fundorte neotenischer bergmolche in Jugoslawien. *Zool. Anz.* 166: 206-218.
- RAFF, R.A. 1996. *The Shape of Life. Genes, Development, and the Evolution of Animal Form.* Univ. Chicago Press, Chicago.
- RAFINSKI, J. 1981. Multiple paternity in natural populations of the Alpine newt, *Triturus alpestris* (Laur.). *Amphibia-Reptilia* 2: 282.
- RAFINSKI, J. & PECIO, A. 1992. The courtship behaviour of the Bosca's newt, *Triturus boscai* (Amphibia: Salamandridae). *Folia Biol.* 40:155-165.
- RAMADE, F., 1993. *Dictionnaire Encyclopédique de l'Ecologie et des Sciences de l'Environnement.* Ediscience International, Paris.
- REGIER, J.C. & VLAHOS, N.S. 1988. Heterochrony and the introduction of novel modes of morphogenesis during the evolution of moth choriogenesis. *J. Mol. Evol.* 28: 19-31.
- REHSTEINER, U. 1992. Wasseramsel *Cinclus cinclus* erbeutet bergmolche *Triturus alpestris*. *Ornit. Beobach.* 89: 137-139.
- REILLY, S.M. 1986. Ontogeny of cranial ossification in the eastern newt, *Notophthalmus viridescens* (Caudata: Salamandridae), and its relationship to metamorphosis and neoteny. *J. Morphol.* 188: 315-326.
- REILLY, S.M. 1987. Ontogeny of the hyobranchial apparatus in the salamanders *Ambystoma talpoideum* (Ambystomatidae) and *Notophthalmus viridescens* (Salamandridae): the ecological morphology of two neotenic strategies. *J. Morphol.* 191: 205-214.
- REILLY, S.M. 1994. The ecological morphology of metamorphosis: heterochrony and the evolution of feeding mechanisms in salamanders. In *Ecological Morphology: Integrative Organismal Biology* (P.C. Wainwright & S.M. Reilly, eds.): 319-338. Univ. Chicago Press.
- REILLY, S.M. & LAUDER, G.V. 1988. Ontogeny of aquatic feeding performance in the eastern newt, *Notophthalmus viridescens* (Salamandridae). *Copeia* 1988: 87-91.
- REILLY, S.M. & LAUDER, G.V. 1992. Morphology, behavior, and evolution: comparative kinematics of aquatic feeding in salamanders. *Brain Behav. Evol.* 40: 182-196.
- REILLY, S.M., LAUDER, G.V. & COLLINS, J.P. 1992. Performance consequences of a trophic polymorphism: feeding behavior in typical and cannibal phenotypes of *Ambystoma tigrinum*. *Copeia* 1992: 672-679.
- REILLY, S. M., WILEY, E. O. & MEINHARDT, D. J. 1997 An integrative approach to heterochrony: the distinction between interspecific and intraspecific phenomena. *Biol. J. Linn. Soc.* 60: 119-143.
- RENO, H.W., GEHLBACH, F.R. & TURNER, R.A. 1972. Skin and aestivational cocoon of the aquatic amphibian, *Siren intermedia* Le Conte. *Copeia* 1972: 625-631.
- REYNOLDS, J.D., GROSS, M.R. & COOMBS, M.J. 1993. Environmental conditions and male morphology determine alternative mating behaviour in Trinidadian guppies. *Anim. Behav.* 45: 145-152.

- RICE, W.R. 1989. Analysing tables of statistical tests. *Evolution* 43: 223-225.
- RICKLEFS, R.E. 1990. *Ecology*. 3<sup>ème</sup> édition. Freeman & Co., New York (réédition de 1996).
- RIDLEY, M. 1996. *Evolution*. Blackwell (édition française de 1997: *Evolution Biologique*, De Boeck, Paris).
- RIGET, F.F., NYGAARD, K.H. & CHRISTENSEN, B., 1986. Population structure, ecological segregation, and reproduction in a population of Arctic char (*Salvelinus alpinus*) from Lake Tasersuaq, Greenland. *Can. J. Fish. Aqua. Sci.* 43: 985-992.
- RINCON, P.A. & LOBON-CERVIA, J. 1999. Prey-size selection by brown trout (*Salmo trutta* L.) in a stream in northern Spain. *Can. J. Zool.* 77: 755-765.
- ROCEK, Z. 1972. Biometrical investigations of central European populations of the Alpine newt – *Triturus alpestris alpestris* (Laurenti, 1768) (Amphibia: Urodela). *Acta Univ. Carol.* 1972 (1974): 295-373.
- ROCEK, Z. 1974. Beitrag zur erkenntung der neotenie des alpenmolches *Triturus alpestris* (Laurenti, 1768). *Vest. Cesk. Spol. Zool.* 38: 285-294.
- ROCEK, Z. 1995. Heterochrony: response of amphibia to cooling events. *Geolines* 3: 55-58.
- ROCEK, Z. 1996a. The salamander *Brachycormus noachicus* from the Oligocene of Europe, and the role of neoteny in the evolution of salamanders. *Palaeont.* 39: 477-495.
- ROCEK, Z. 1996b. Skull of the neotenic salamandrid amphibian *Triturus alpestris* and abbreviated development in the Tertiary Salamandridae. *J. Morphol.* 230: 187-197.
- ROFF, D.A. 1984. The cost of being able to fly: a study of wing polymorphism in two species of crickets. *Oecologia* 63: 30-37.
- ROFF, D.A. 1986. The evolution of wing dimorphism in insects. *Evolution* 40: 1009-1020.
- ROFF, D.A. 1992. *The Evolution of Life Histories. Theory and Analysis*. Chapman & Hall, New York.
- ROFF, D.A. & FAIRBAIRN, D.J. 1991. Wing dimorphism and the evolution of migratory polymorphisms among the insecta. *Amer. Zool.* 31: 243-251.
- ROFF, D.A. & FAIRBAIRN, D.J. 1993. The evolution of alternate morphologies: fitness and wing morphology in male sand crickets. *Evolution* 47: 1572-1584.
- ROLLMANN, S.M., HOUCK, L.D. & FELDHOFF, R.C. 1999. Proteinaceous pheromone affecting female receptivity in a terrestrial salamander. *Science* 285: 1907-1909.
- ROME, L.C., STEVENS, E.D. & JOHN-ADLER, H.B. 1992. The influence of temperature and thermal acclimation on physiological function. In *Environmental Physiology of the Amphibians* (M.E. Feder & W.W. Burggren, eds.): 183-205. Univ. Chicago Press.
- ROSKAM, J.C. & BRAKEFIELD, P.M. 1999. Seasonal polyphenism in *Bicyclus* (Lepidoptera: Satyridae) butterflies: different climates need different cues. *Biol. J. Linn. Soc.* 66: 345-356.
- ROSSI, F., RIPOLO, D., SCALZO, A., TRECROCI, T., TRIPEPI, S. & GIACOMA, C. 1991. Banca dati dell'erpertofoana calabrese. *Atti. Quarto Congr. Naz. Soc. It. Ecol.*: 977-981.
- RUIBAL, R. & HILLMAN, S. 1981. Cocoon structure and function in the burrowing hyliid frog, *Pternohyla fodiens*. *J. Herpetol.* 15: 403-408.
- RUIBAL, R., TEVIS, L. JR & ROIG, V. 1969. The terrestrial ecology of the spadefoot toad *Scaphiopus hammondii*. *Copeia* 1969: 571-584.
- RULIK, M. 1993. Contribution to the knowledge of the diet of the newt, *Triturus alpestris*. *Folia Zool.* 42: 33-45.

- RUZZANTE, D.E., WALDE, S.J., CUSSAC, V.E., MACCHI, P.J. & ALONSO, M.F. 1998. Trophic polymorphism, habitat and diet segregation in *Percichthys trucha* (Pisces: Percichthyidae) in the Andes. *Biol. J. Linn. Soc.* 65: 191-214.
- RYAN, T.J. & SEMLITSCH, R.D. 1998. Intraspecific heterochrony and life history evolution: decoupling somatic and sexual development in a facultatively paedomorphic salamander. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 95: 5643-5648.
- RYCHLIK, L. 1999. Changes in prey size preferences during successive stages of foraging in the mediterranean water shrew *Neomys anomalus*. *Behaviour* 136: 345-365.
- SAGE, R.D. & SELANDER, R.K. 1975. Trophic radiation through polymorphism in cichlid fishes. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 72: 4669-4673.
- SAKAMOTO, Y., ISIGURO, M. & KITAGAWA, G. 1986. *Aikaike Information Criterion Statistics*. KTK Scientific Publishers, Tokyo.
- SALA, L., PINCA, A. & TONGIORGI, P. 1994. Biotopi umidi dell'alto Appennino modenese e loro batrachofauna. *Atti Soc. Nat. Mat. Modena* 125: 123-249.
- SARTORIS, L. 1994. *Biologia riproduttiva di Triturus alpestris*. Tesi di Laurea, Univ. Torino
- SATTMANN, H. 1989. Über die nahrung des bergmolches, *Triturus alpestris* (Laurenti, 1768), in der aquatischen phase (Caudata: Salamandridae). *Herpetozoa* 2: 37-49.
- SCHABETSBERGER, R. 1993. *Der bergmolch (Triturus alpestris, Laurenti) als endkonsument in einem alpinen karstesee (Dreibrödersee, 1643 m, Totes Gebirge)*. Thèse de Doctorat, Univ. Salzburg.
- SCHABETSBERGER, R. & GOLDSCHMID, A. 1994. Age structure and survival rate in Alpine newts (*Triturus alpestris*) at high altitude. *Alytes* 12: 41-47.
- SCHABETSBERGER, R. & JERSABEK, C.D. 1995. Alpine newts (*Triturus alpestris*) as top predators in a high-altitude lake: daily food consumption and impact on the copepod *Arctodiaptomus alpinus*. *Fresh. Biol.* 33: 47-61.
- SCHABETSBERGER, R., JERSABEK, C.D. & BROZEK, S. 1995. The impact of Alpine newts (*Triturus alpestris*) and minnows (*Phoxinus phoxinus*) on the microcrustacean communities of two high altitude karst lakes. *Alytes* 12: 183-189.
- SCHABETSBERGER, R., BROZEK, S., ENTACHER, K., JERSABEK, C.D. & GOLDSCHMID, A. 1996. Effects of temperature and body weight on gastric evacuation rates of Alpine newts (*Triturus alpestris*) larvae. *Herpetol. J.* 6: 75-81.
- SCHABETSBERGER, R., JERSABEK, C.D. & GOLDSCHMID, A. 2000. Does environmental sex determination explain female-biased sex ratios in high altitude populations of the Alpine newt *Triturus alpestris*? *Biota* 1: 43.
- SCHNEIDER, S.M. 1993. Genetics and evolution of phenotypic plasticity. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 1993: 35-68.
- SCHNEIDER, S.M. & LYMAN, R.F. 1991. The genetics of phenotypic plasticity. II. Response to selection. *J. Evol. Biol.* 4: 23-50.
- SCHLICHTING, C.D. 1986. The evolution of phenotypic plasticity in plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 17: 667-693.
- SCHLICHTING, C.D. & PIGLIUCCI, M. 1995. Gene regulation, quantitative genetics, and the evolution of reaction norms. *Evol. Ecol.* 9: 154-168.
- SCHLICHTING, C.D. & PIGLIUCCI, M. 1998. *Phenotypic Evolution. A Reaction Norm Perspective*. Sinauer, Sunderland.

- SCHOCH, R. 1995. Heterochrony in the development of the amphibian head. In *Evolutionary Change and Heterochrony* (K.J. McNamara, ed.): 107-124. Wiley & Sons, Chichester.
- SCHOENER, T.W. 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science* 185: 27-39.
- SCHOENER, T.W. 1982. The controversy over interspecific competition. *Am. Sc.* 70: 586-595.
- SEEHAUSEN, O., VAN ALPHEN, J.J.M. & LANDE, R. 1999. Color polymorphism and sex ratio in a cichlid fish as an incipient stage in sympatric speciation by sexual selection. *Ecol. Letters* 2: 367-378.
- SELISKAR, A. & PEHANI, H. 1935. Limnologische beiträge zum problem der amphibienneotenie. *Verh. Inter. Verein. Th. Angew. Limn.* 7: 263-294.
- SEMLITSCH, R.D. 1985. Reproductive strategy of a facultatively paedomorphic salamander *Ambystoma talpoideum*. *Oecologia* 65: 305-313.
- SEMLITSCH, R.D. 1987. Paedomorphosis in *Ambystoma talpoideum*: effects of density, food, and pond drying. *Ecology* 68: 994-1002.
- SEMLITSCH, R.D. & GIBBONS, J.W. 1985. Phenotypic variation in metamorphosis and paedomorphosis in the salamander *Ambystoma talpoideum*. *Ecology* 66: 1123-1130.
- SEMLITSCH, R.D. & WILBUR, H.M. 1989. Artificial selection for paedomorphosis in the salamander *Ambystoma talpoideum*. *Evolution* 43: 105-112.
- SEMLITSCH, R.D., HARRIS, R.N. & WILBUR, H.M. 1990. Paedomorphosis in *Ambystoma talpoideum*: maintenance of population variation and alternative life-history pathways. *Evolution* 44: 1064-1613.
- SHAFFER, H.B. & MCKNIGHT, M.L. 1996. The polytypic species revisited: genetic differentiation and molecular phylogenetics of the tiger salamander *Ambystoma tigrinum* (Amphibia: Caudata) complex. *Evolution* 50: 417-433.
- SHAFFER, H.B. & VOSS, S.R. 1996. Phylogenetic and mechanistic analysis of a developmentally integrated character complex: alternative life history modes in ambystomatid salamanders. *Am. Zool.* 36: 24-35.
- SHAFFER, H.B., AUSTIN, C.C., HUEY, R.B. 1991. The consequences of metamorphosis on salamander (*Ambystoma*) locomotor performance. *Physiol. Zool.* 64: 212-231.
- SHEA, B.T. 1983. Allometry and heterochrony in the African apes. *Am. J. Phys. Anthropol.* 62: 275-289.
- SHI, Y.-B. 2000. *Amphibian Metamorphosis. From Morphology to Molecular Biology*. Wiley & Sons, New York.
- SIEGEL, S. & CASTELLAN N.J. JR. 1988. *Nonparametric Statistics for the Behavioral Sciences*. McGraw-Hill Int.
- SIGURJONSDOTTIR, H. & GUNNARSSON, K. 1989. Alternative mating tactics of arctic charr, *Salvelinus alpinus*, in Thingvallavatn, Iceland. *Env. Biol. Fish.* 26: 159-176.
- SIH, A. 1993. Effects of ecological interactions on foragers diet: competition, predation risk, parasitism and prey behaviour. In *Diet Selection* (R.N. Hughes, ed.): 182-211. Blackwell, Oxford.
- SIMONPIÉTRI, G. & PHILIP, J. 2000. Relations ontogénèse-phylogénèse chez les rudistes : l'exemple des Hippuritidae Gray, 1848. *C. R. Acad. Sci. Paris, Sci. Terre*, 330: 717-724.
- SKET, B. & ARNTZEN, J.W. 1994. A black, non-troglophobic amphibian from the karst of Slovenia: *Proteus anguinus parkelj* n. ssp. (Urodela: Proteidae). *Bijdr. Dierk.* 64: 33-53.

- SKULASON, S. & SMITH, T.B. 1995. Resource polymorphisms in vertebrates. *Trends Ecol. Evol.* 10: 366-370.
- SMIRINA, E.M. & ROCEK, Z. 1976. On the possibility of using annual bones layers of Alpine newts, *Triturus alpestris* (Amphibia: Urodela) for their age determination. *Vest. Cesk. Spol. Zool.* 40: 232-237.
- SMIRINA, E.M. & SOFIANIDOU, T. 1985. On life span of the neotenic and metamorphosed Alpine newts (*Triturus alpestris*) from high mountains of Greece. *Zool. Zh.* 64: 311-315 [en russe].
- SMITH, C.K. & PETRANKA, J.W. 1987. Prey size-distribution and size-specific foraging success of *Ambystoma* larvae. *Oecologia* 71: 239-244.
- SMITH, H.W. 1931. Observations on the African lung-fish, *Protopterus aethiopicus*, and on evolution from water to land environments. *Ecology* 12: 164-181.
- SMITH, L. 1985. Consommation de tritons alpestres (*Triturus alpestris*) par le grèbe castagneux (*Tachybaptus ruficollis*). *Aves* 22: 213.
- SMITH, M.M. 1995. Heterochrony in the evolution of enamel in vertebrates. In *Evolutionary Change and Heterochrony* (K.J. McNamara, ed.): 126-150. Wiley & Sons, Chichester.
- SMITH, T.B. 1987. Bill size polymorphism and intraspecific niche utilization in an African finch. *Nature* 329: 717-719.
- SMITH, T.B. 1990a. Resource use by bill morphs of an African finch: evidence for intraspecific competition. *Ecology* 71: 1246-1257.
- SMITH, T.B. 1990b. Comparative breeding biology of the two bill morphs of the black-bellied seedcracker. *Auk* 107: 153-160.
- SMITH, T.B. 1991. Inter- and intra-specific diet overlap during lean times between *Quelea erythropus* and bill morphs of *Pyrenestes ostrinus*. *Oikos* 60: 76-82.
- SMITH, T.B. 1993. Disruptive selection and the genetic basis of bill size polymorphism in the African finch *Pyrenestes*. *Nature* 363: 618-620.
- SMITH, T.B. & SKULASON, S. 1996. Evolutionary significance of resource polymorphisms in fishes, amphibians, and birds. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 27: 111-133.
- SOCIETAS HERPETOLOGICA ITALICA. 1996. Atlante provvisorio degli anfibi e dei rettili italiani. *Ann. Mus. Civ. St. Nat. G. Doria, Genova* 91: 95-178.
- SOKAL, R.R. & ROHLF, F.J. 1995. *Biometry*. Freeman & Co., New York (réédition de 1997).
- SOTIROPOULOS, K., LEGAKIS, A. & POLYMENI, R.-M. 1995. A review of the knowledge on the distribution of the genus *Triturus* (Rafinesque, 1815) in Greece. *Herpetozoa* 8: 25-34.
- SPARREBOOM, M. 1996. Sexual interference in the sword-tailed newt, *Cynops ensicauda popei* (Amphibia: Salamandridae). *Ethology* 102: 672-685.
- SPRULES, W.G. 1974a. The adaptative significance of paedogenesis in North American species of *Ambystoma* (Amphibia: Caudata): an hypothesis. *Can. J. Zool.* 52: 393-400.
- SPRULES, W.G. 1974b. Environmental factors and the incidence of neoteny in *Ambystoma gracile* (Baird) (Amphibia: Caudata). *Can. J. Zool.* 52: 1545-1552.
- STANLEY, S.M. 1972. Fonctionnal morphology and evolution of bysally attached bivalve mollusks. *J. Paleont.* 46: 165-212.
- STATSOFT FRANCE. 2000. *Statistica pour Windows* (software manual). Maisons-Alfort.
- STEARNS, S.C. 1989. The Evolutionary significance of phenotypic plasticity. *Bioscience* 39: 436-445.

- STEARNS, S.C. 1992. *The Evolution of Life Histories*. Oxford University Press.
- STEARNS, S.C. & SAGE, R.D. 1980. Maladaptation in a marginal population of mosquitofish, *Gambusia affinis*. *Evolution* 34: 65-75.
- STEPHENS, D.W. & KREBS, J.R. 1986. *Foraging Theory*. Princeton University Press.
- STOCH, F. & DOLCE, S. 1984. Alimentazione e rapporti alimentari di *Triturus alpestris alpestris* (Laur.), *Triturus cristatus carnifex* (Laur.) e *Triturus vulgaris meridionalis* (Boul.). *Quaderni E.T.P.* 9: 17-28.
- STOCKLEY, P., SEARLE, J.B., MACDONALD, D.W. & JONES, C.S. 1996. Correlates of reproductive success within alternative mating tactics of the common shrew. *Behav. Ecol.* 7: 334-340.
- STHRATHMANN, R.R., FENAUX, L. & STRATHMANN, M.F. 1992. Heterochronic developmental plasticity in larval sea urchins and its implications for evolution of nonfeeding larvae. *Evolution* 46: 972-986.
- SVOB, M. 1965. Neurosekretion in *Triturus alpestris montenegrinus* Radov. und ihre korrelation mit der neotenie. *Bull. Scient., Acad. R.S.F. Yougoslavie (A)* 10: 379-381.
- SWAN, A.R.H. 1988. Heterochronic trends in Namurian ammonoid evolution. *Paleontol.* 31: 1033-1051.
- TACHET, H., BOURNAUD, M. & RICHOUX, P. 1996. *Introduction à l'Etude des Macroinvertébrés des Eaux Douces*. Univ. Lyon, Assoc. Franc. Limol.
- TEJEDO, M. & REQUES, R. 1994. Plasticity in metamorphic traits of waterjack tadpoles: the interactive effects of density and pond duration. *Oikos* 71: 295-304.
- TEMPLETON, A.R. 1989. The meaning of species and speciation, a genetic perspective. In *Speciation and its Consequence* (E. OTTE & J.A. ENDLER, eds.): 3-27.
- THORN, R. 1968. *Les Salamandres d'Europe, d'Asie et d'Afrique du Nord*. P. Lechevalier, Paris.
- TILLEY, S.G., VERRELL, P.A. & ARNOLD, S.J. 1990. Correspondance between sexual isolation and allozyme differentiation: a test in the salamander *Desmognathus ochrophaeus*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 87: 2715-2719.
- TOKESHI, T. 1999. *Species Coexistence. Ecological and Evolutionary perspectives*. Blackwell Science, Cambridge.
- TOMPKINS, R. 1978. Genic control of axolotl metamorphosis. *Amer. zool.* 18: 313-319.
- TRUEB, L. & ALBERCH, P. 1985. Miniaturization and the anuran skull: a case study of heterochrony. In *Vertebrate Morphology* (H.R. Dunker & G. Fleischer, eds.): 113-121. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.
- TVRTKOVIC, N. & KLETECKI, E. 1993. Vertebrates of the Velebit mountain (Croatia). Part 1: Amphibians. *Nat. Croat.* 2: 27-46.
- TWITTY, V.C. 1966. *Of Scientists and Salamanders*. Freeman and Co.
- TYLER, M.J. 1989. *Australian Frogs*. Penguin Books Australia, Victoria.
- URIBE-ZAMORA, M. 1975. *Sélection des proies par le filtre branchial de la carpe miroir (Cyprinus carpio L.)*. Thèse de Doctorat, Univ. Claude-Bernard, Lyon.
- VALLÉE, L. 1959. Recherches sur *Triturus blasii* de l'Isle, hybride naturel de *Triturus cristatus* Laur. x *Triturus marmoratus* Latr. *Mem. Soc. Soc. Zool. Fr.* 31: 1-95.
- VAN BUSKIRK, J. & RELYEA, R.A. 1998. Selection for phenotypic plasticity in *Rana sylvatica* tadpoles. *Biol. J. Linn. Soc.* 65: 301-328.

- VAN GELDER, J.J. 1973. Ecological observations on Amphibia in the Netherlands. II. *Triturus helveticus* Razoumowski: migration, hibernation and neoteny. *Neth. J. Zool.* 23: 86-108.
- VEITH, M. 1986. Zwei funde flavistischer bergmolche *Triturus a. alpestris* (Laurenti, 1768) in Rheinhessen (Rheinland-Pfalz, BRD). *Salamandra* 22: 288-289.
- VERRELL, P.A. 1982a. The sexual behaviour of the red-spotted newt, *Notophthalmus viridescens* (Amphibia: Urodela: Salamandridae). *Anim. Behav.* 30: 1224-1236.
- VERRELL, P.A. 1982b. Males newts prefer large females as mates. *Anim. Behav.* 30: 1254-1255.
- VERRELL, P.A. 1983. The influence of the ambient sex ratio and intermale competition on the sexual behavior of the red-spotted newt, *Notophthalmus viridescens* (Amphibia: Urodela: Salamandridae). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 13: 307-313.
- VERRELL, P.A. 1984. Sexual interference and sexual defense in the smooth newt, *Triturus vulgaris* (Amphibia, Urodela, Salamandridae). *Z. Tierpsychol.* 66: 242-254.
- VERRELL, P.A. 1985. Male mate choice for large, fecund females in the red-spotted newt, *Notophthalmus viridescens*: how is size assessed? *Herpetologica* 41: 382-386.
- VERRELL, P.A. 1986. Male discrimination of larger, more fecund females in the smooth newt, *Triturus vulgaris*. *J. Herpetol.* 20: 416-422.
- VERRELL, P.A. 1988. Sexual interference in the Alpine newt, *Triturus alpestris* (Amphibia, Urodela, Salamandridae). *Zool. Sci.* 5: 159-164.
- VERRELL, P.A. 1989a. An experimental study of the behavioral basis of sexual isolation between two sympatric plethodontid salamanders, *Desmognathus imitator* and *D. ochrophaeus*. *Ethology* 80: 274-282.
- VERRELL, P.A. 1989b. The sexual strategies of natural populations of newts and salamanders. *Herpetologica* 45: 265-282.
- VERRELL, P.A. 1989c. Male mate choice for fecund females in a plethodontid salamander. *Anim. Behav.* 38: 1086-1088.
- VERRELL, P.A. 1990. Frequency of interspecific mating in salamanders of the plethodontid genus *Desmognathus*: different experimental designs may yield different results. *J. Zool., Lond.* 221: 441-451.
- VERRELL, P.A. & ARNOLD, S.J. 1989. Behavioral observations of sexual isolation among allopatric populations of the mountain dusky salamander, *Desmognathus ochrophaeus*. *Evolution* 43: 745-755.
- VERRELL, P.A. & FRANCILLON, H. 1986. Body size, age and reproduction in the smooth newt, *Triturus vulgaris*. *J. Zool., Lond.* 210: 89-100.
- VERRELL, P.A. & KRENZ, 1998. Competition for mates in the mole salamander, *Ambystoma talpoideum*: tactics that may maximize male mating success. *Behaviour* 135: 139-172.
- VERRELL, P.A. & TILLEY, S.G. 1992. Population differentiation in plethodontid salamanders: divergence of allozymes and sexual compatibility among populations of *Desmognathus imitator* and *D. ochrophaeus* (Caudata: Plethodontidae). *Zool. J. Linn. Soc.* 104: 67-80.
- VIA, S. 1993. Adaptive phenotypic plasticity: target or by-product of selection in a variable environment. *Am. Nat.* 142: 352-365.
- VILTER, A. & VILTER, V. 1962. Migration de reproduction chez le triton alpestre des Alpes vaudoises. *C.-R. Séances Soc. Biol.* 156: 2005-2007.

- VILTER, A. & VILTER, V. 1963. Mise en évidence d'un cycle reproducteur biennal chez le triton alpestre de montagne. *C.-R. Séances Soc. Biol.* 157: 464-469.
- VINNEDGE, B. & VERRELL, P.A. 1998. Variance in mating success and female choice for persuasive courtship displays. *Anim. Behav.* 56: 443-448.
- VON BAER, K.E. 1828. *Entwicklungsgeschichte der Tiere: Beobachtung und Reflexion*. Bornträger, Königsberg [cité par Gould 1977].
- VON BERTALANFFY, L. 1938. A quantitative theory of organic growth (inquiries on growth laws. II). *Human Biol.* 10: 181-213.
- VON LINDEINER, A. 1992. Untersuchungen zur populationsökologie von berg-, faden- und teichmolch (*Triturus alpestris* L., *T. helveticus* Razoumowski, *T. vulgaris* L.) an ausgewählten gewässern im naturpark Schönbuch (Tübingen). *Jahrb. Feldherp.* 3: 1-117.
- VOSS, S.R. 1995. Genetic basis of paedomorphosis in the axolotl, *Ambystoma mexicanum*: a test of the single-gene hypothesis. *J. Heredity* 86: 441-447.
- VOSS, S.R. & SHAFFER, H.B. 1997. Adaptive evolution via a major gene effect: paedomorphosis in the Mexican Axolotl. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 94: 14185-14189.
- VOSS, S.R. & SHAFFER, H.B. 2000. Evolutionary genetics of metamorphic failure using wild-caught vs. laboratory axolotls (*Ambystoma mexicanum*). *Mol. Ecol.* 9: 1401-1407.
- WAKE, D. B. & CASTANET, J. 1995. A skeletochronological study of growth and age in relation to adult size in *Batrachoseps attenuatus*. *J. Herpetol.* 29: 60-65.
- WALLS, S.C. & ROUDEBUSH, R.E. 1991. Reduced aggression toward siblings as evidence of kin recognition in cannibalistic salamanders. *Am. Nat.* 138: 1027-1038.
- WAMBREUSE, P. & BELS, V. 1984. Analyse qualitative et quantitative de la parade sexuelle du triton palmé *Triturus helveticus* (Razoumowsky 1798). *Cah. Ethol. Appl.* 4: 193-218.
- WASAHU, D.P.S. 1959. A dry season burrow of *Protopterus aethiopicus* Heckel. *Rev. Zool. Bot. Afr.* 40: 65-71.
- WEBB, J.K. & SHINE, R. 1993. Prey-size selection, gape limitation and predator vulnerability in Australian blindsnakes (Typhlopidae). *Anim. Behav.* 45: 1117-1126.
- WEBER, V.E. & SCHUMACHER, R. 1976. Der aufbau der abwehrrufe des bergmolches *Triturus alpestris* Laurenti (Amphibia, Urodela). *Zool. Anz.* 196: 61-66.
- WERNER, E.E. 1986. Amphibian metamorphosis: growth rate, predation risk, and the optimal size at transformation. *Am. Nat.* 128: 319-341.
- WERNER, E.E. & HALL, D.J. 1974. Optimal foraging and the size selection of prey by the bluegill sunfish (*Lepomis macrochirus*). *Ecology* 55: 1042-1052.
- WERNER, F. 1902. Eine neue varietat des alpenmolches aus Bosnien: *Molge alpestris* var. *Reiseri*. *Verhandl. K.-K. Zool. -Bot. Gesellsch. Wien* 52: 7-9.
- WEST-EBERHARD, M.J. 1983. Sexual selection, social competition, and speciation. *Quart. Rev. Biol.* 58: 155-183.
- WEST-EBERHARD, M.J. 1986. Alternative adaptations, speciation, and phylogeny. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 83: 1388-1392.
- WEST-EBERHARD, M.J. 1989. Phenotypic plasticity and the origins of diversity. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 20: 249-278.
- WHITEMAN, H.H. 1994. Evolution of facultative paedomorphosis in salamanders. *Quart. Rev. Biol.* 69: 205-221.

- WHITEMAN, H.H. 1997. Maintenance of polymorphism promoted by sex-specific fitness payoffs. *Evolution* 51: 2039-2044.
- WHITEMAN, H.H., WISSINGER, S.A. & BROWN, W.S. 1996. Growth and foraging consequences of facultative paedomorphosis in the tiger salamander, *Ambystoma tigrinum nebulosum*. *Evol. Ecol.* 10: 433-446.
- WHITEMAN, H.H., GUTRICH, J.J. & MOORMAN, R.S. 1999. Courtship behavior in a polymorphic population of the tiger salamander, *Ambystoma tigrinum nebulosum*. *J. Herpetol.* 33: 348-351.
- WICKLER, W. 1968. *Le Mimétisme Animal et Végétal*. Hachette, Paris.
- WIGGINS, G.B., MACKAY, R.J. & SMITH, I.M. 1980. Evolutionary and ecological strategies of animals in annual temporary ponds. *Arch. Hydrobiol., Suppl.* 58: 97-206.
- WILBUR, H.M. 1990. Coping with chaos: toads in ephemeral ponds. *Trends Ecol. Evol.* 5: 37.
- WILBUR, H.M. 1996. Multistage life cycles. In *Population Dynamics in Ecological Space and Time* (O.E. Rhodes, jr., R.K. Chesser & M.H. Smith, eds): 75-107. Univ. Chicago Press.
- WILBUR, H.M. & COLLINS, J.P. 1973. Ecological aspects of amphibian metamorphosis. *Science* 182: 1305-1314.
- WILSON, D.S. 1975. The adequacy of body size as a niche difference. *Am. Nat.* 109: 769-784.
- WITHERS, P.C. 1995. Cocoon formation and structure in the aestivating Australian desert frogs, *Neobatrachus* and *Cyclorana*. *Aust. J. Zool.* 43: 429-441.
- WOLTERSTORFF, W. 1926. Ueber eine albinotische- neotenische larve des *Triton alpestris* von Ilmenau. *Blätt. aquar. Terrarienk.* 37: 118-119.
- WOLTERSTORFF, W. 1932. *Triturus* (= *Triton*) *alpestris* subsp. *cyreni*, eine neue unterart des bergmolches aus nordwestspanien. *Zool. Anz.* 97: 135-141.
- WOLTERSTORFF, W. 1935. Eine neue unterart des bergmolches, *Triturus alpestris graeca*, aus Griechenland. *Blätt. aquar. Terrarienk.* 46: 127-129.
- WOLTERSTORFF, W. & RADOVANOVIC, M. 1938. *Triturus alpestris reiseri* Wern. und *Triturus alpestris alpestris* (=typica) Laur; vergesellschaftet im Prokosko-See. *Zool. Anz.* 122: 23-30.
- YOSHIOKA, P.M. 1982. Predator-induced polymorphism in the bryozan *Membranipora membracea* (L.). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 61: 233-242.
- ZAR, J.H. 1996. *Biostatistical Analysis*. Prentice Hall International.
- ZILIANI, U. & BARBIERI, F. 1995. La batrachofauna dell'Appennino lombardo. *Studi Trent. Sci. Nat. - Acta Biol.* 1993 (1995) 70: 167-176.
- ZIUGANOV, V.V. & ZOTIN, A.A. 1995. Pelvic girdle polymorphism and reproductive barriers in the ninespine stickleback *Pungitius pungitius* (L.) from northwest Russia. *Behaviour* 132: 1095-1105.
- ZUIDERWIJK, A. 1990. Sexual strategies in the newts *Triturus cristatus* and *Triturus marmoratus*. *Bijdr. Dierk.* 60: 51-64.



Le Service d'Éthologie et de Psychologie animale de l'Institut de Zoologie de l'Université de Liège a commencé l'édition, en 1981, d'une revue trimestrielle consacrée à l'étude, à la protection et à la conservation de la vie sauvage, à la gestion et au contrôle des ressources et des productions animales. Dans sa version initiale, elle s'intitulait :

### **Cahiers d'Éthologie appliquée**

Les Cahiers se définissaient comme un outil à l'usage de tous ceux — zoologues, psychologues, sociologues, zootechniciens, vétérinaires, gestionnaires de parcs nationaux et réserves, éleveurs et pisciculteurs — susceptibles d'utiliser l'éthologie dans la pratique professionnelle. Ils se voulaient un lien entre chercheurs, praticiens et amateurs, un lieu de rencontre ouvert à toutes les sensibilités vis-à-vis de l'animal sauvage ou domestique, libre ou captif, protégé ou contrôlé, menacé ou produit, un creuset où s'affrontent et se fécondent opinions et travaux au carrefour de l'écologie et de l'éthologie, de la zoologie et de la zootechnie, de la protection et de la production, des sciences naturelles, économiques et humaines, des sciences pures, fondamentales et appliquées.

Le premier numéro présentait ainsi un éventail d'articles illustrant ces différents thèmes : une recherche appliquée sur les dortoirs urbains des étourneaux sansonnets, un bilan de recherche sur la gestion des populations piscicoles d'une grosse rivière de la zone à barbeau, un plan de gestion des zones sensibles du parc national de l'Akagera, une synthèse des vues nouvelles sur l'éthique de nos rapports avec les animaux.

Pour aborder leur deuxième lustre, les Cahiers s'étaient dotés en 1986 d'un Comité de Patronage international et d'un Comité de Lecture, élargissant ainsi et leur assise et leur audience. Au moment d'aborder une nouvelle décennie en 1991, la revue a changé de nom : elle s'appelle depuis lors, tout simplement :

## **CAHIERS D'ETHOLOGIE**

appellation consacrée par l'usage, et qui correspond mieux au fond.

Trop souvent en effet, le terme « appliquée » a été ressenti comme un repli utilitariste, alors que nous voulons être à l'articulation de la recherche fondamentale et de ses utilisateurs, en ce compris la réflexion.

Après que l'éthologie se soit révélée être une approche qui a revitalisé l'écologie et la conservation, ce à quoi nous avons accordé la priorité pendant notre première décennie, il devient évident qu'un domaine où elle connaît un succès « étonnant » est celui des sciences humaines : psychiatres, psychologues, pédagogues, philosophes, sociologues s'y réfèrent, s'en inspirent et lui réclament des modèles... ou la rejettent ! L'animal n'est donc plus seulement un objet d'étude, d'utilisation ou de conservation, mais aussi un sujet de réflexion, sur sa nature, et sur la nôtre. Cela doit conduire à une réflexion sur l'éthologie elle-même.

***Les « Cahiers » se veulent donc une revue d'éthologie  
fondamentale et appliquée, animale et humaine.***

En ces matières, il convient en effet d'être spécialement vigilant, à un moment où se multiplient de nouveau, de la part de personnes se situant en dehors du circuit professionnel et échappant de ce fait au devoir de réserve et à la critique par les pairs, des interprétations douteuses et des argumentations fallacieuses sur les enseignements de l'écologie et de l'éthologie. Plus que jamais, une information juste sur les faits et critique sur les extrapolations doit circuler des spécialistes vers les utilisateurs. C'est là un nouveau défi pour les *Cahiers d'Éthologie*.

Le programme de parution qui a commencé avec le Volume 11, 1991, tient compte de ce souci. Aux fascicules traditionnels à caractère naturaliste, aux bilans de recherche, s'ajoutent des textes de conférences, des essais, cherchant à montrer ce que l'éthologie, comme outil méthodologique et de réflexion, peut apporter à la compréhension de l'origine, du développement, du fonctionnement de l'animal humain.



# **Eco-éthologie de la pédomorphose chez le triton alpestre**

La pédomorphose facultative est un polymorphisme correspondant à la rétention de caractères juvéniles chez des adultes reproducteurs. Ce processus a des implications micro- et macro-évolutives importantes en favorisant la différenciation morphologique et le changement d'habitat. Il est répandu chez les tritons et salamandres dont certaines larves acquièrent la maturité sexuelle sans entreprendre de métamorphose, c'est-à-dire en conservant leurs branchies à l'état adulte. Une voie d'explication au maintien de la pédomorphose facultative dans les populations naturelles est de montrer son caractère adaptatif. Mathieu DENOËL – Chargé de recherches du FNRS à l'Université de Liège – a consacré cinq années de recherches afin de déterminer l'étendue des coûts et bénéfices des deux trajectoires de développement alternatives (pédomorphose et métamorphose) chez le triton alpestre. Cette étude est basée sur des observations de terrain menées en France, Italie et Grèce, mais aussi sur des expériences de laboratoire mises au point pour tester des hypothèses spécifiques. Cinq thèmes principaux ont été analysés dans cette thèse de doctorat : les caractéristiques de l'habitat et la biogéographie, le partage des ressources, les traits d'histoire de vie, la sélection sexuelle et l'influence de facteurs environnementaux. Les résultats sont abondamment illustrés et pleinement discutés à la lumière de différents modèles évolutifs et des données les plus récentes de la littérature.

## **Eco-ethology of paedomorphosis in the Alpine newt**

Facultative paedomorphosis is a polymorphism in which juvenile traits are retained in reproductive adults. This process has important micro- and macro-evolutionary implications in promoting morphological differentiation and variation in habitat use. Facultative paedomorphosis is widespread in newts and salamanders, where it is defined as larvae maturing without undergoing metamorphosis and thus retaining their gills at the adult stage. A way to explain the maintenance of facultative paedomorphosis in natural populations is to reveal its adaptive value. Mathieu DENOËL - currently a FNRS researcher at the University of Liège - has devoted five years of study to determine the costs and benefits of the two alternative ontogenetic pathways (paedomorphosis and metamorphosis) in the Alpine newt. This research is based on field observations carried out in France, Italy and Greece, but also on laboratory experiments that were designed to test specific hypotheses. Five main themes were analysed in this PhD: habitat determinants and biogeography, resource partitioning, life-history traits, sexual selection and the effects of environmental factors. The results are abundantly illustrated and fully discussed in light of the most recent literature and evolutionary models on this topic.

**ISSN : 0778-7103**

**ISBN :**

Impression : Vervinckt