

LES POPULATIONS NEOTENIQUES  
DE *TRITURUS HELVETICUS*  
DES CAUSSES ET DU BAS-LANGUEDOC  
I. REPARTITION ET CARACTERISTIQUES

par J. GABRION \*, P. SENTEIN \* et C. GABRION \*\*

Dans des mares du Bas-Languedoc et des Causses méridionaux se rencontrent deux espèces d'Urodèles, *Triturus marmoratus* Latr. et *Triturus helveticus* Raz. L'aire de répartition géographique de cette dernière espèce recouvre l'Angleterre et l'Europe à l'ouest d'une ligne courbe allant de la Mer du Nord à la Méditerranée et qui englobe la Suisse et le nord de l'Espagne. C'est l'espèce la plus commune dans la région étudiée et elle présente des caractéristiques morphologiques et biologiques variables selon les biotopes prospectés. L'une de ces variations concerne la métamorphose et conduit à l'apparition d'une néoténie plus ou moins profonde, qui a fait l'objet de nos recherches précédentes (voir Gabrion et Sentein, 1972 ; Gabrion, 1976). Les individus néoténiques dans certaines populations sont assez abondants pour permettre une étude histophysiologique aussi bien qu'écologique du problème.

Dans le genre *Triturus*, des cas de néoténie accidentelle et totale ont été signalés fréquemment. De Fremery (1928) considère cependant que le Triton palmé (*Triturus helveticus* Raz.) n'est pas prédisposé à cette anomalie. Pourtant, de rares travaux rapportent la présence très accidentelle dans des populations de *Triturus helveticus* Raz. de quelques individus néoténiques (Despax, 1920 ; Champy et Demay, 1950 ; Dodd et Callan, 1955 ; Knoepffler et Sochurek, 1956 ; Van Gelder, 1973). Seul, Van Gelder (1973) dans une étude écologique d'un étang localisé dans le sud-est de la Hollande, envisage les répercussions de la néoténie dans le cycle biologique de la population de Tritons palmés de cet étang.

---

\* Laboratoire d'Histologie et d'Embryologie, Faculté de Médecine, 34000 Montpellier.

\*\* Laboratoire de Parasitologie Comparée, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, 34060 Montpellier.

Dans le but de comprendre les causes et le rôle éventuel de cette néoténie dans les divers biotopes étudiés, nous avons recherché d'une part les tendances intrinsèques des populations de *Triturus helveticus* à présenter une néoténie spontanée, d'autre part, les conditions mésologiques susceptibles de la favoriser ou de l'induire dans les différentes stations.

La mise en évidence d'un « terrain » génétique étant souvent délicate, nous avons tenté d'aborder le problème par diverses voies :

— en comparant les populations dans lesquelles la néoténie apparaît à d'autres où elle ne survient jamais, dans le but de distinguer éventuellement des races différentes du point de vue morphologique et physiologique,

— en analysant la stabilité des caractères de ces populations, et notamment de la néoténie,

— en recherchant une éventuelle transmission héréditaire de ces caractères.

Dans ce premier article, nous rapportons les observations concernant la répartition géographique et la fréquence du phénomène, ainsi que les caractéristiques morphologiques et biologiques des différentes populations avec ou sans néoténie, afin de dégager les conditions génétiques qui accompagnent cette anomalie. Dans un second mémoire, les conditions mésologiques seront étudiées et nous discuterons des causes de la néoténie des Tritons palmés sur le Larzac.

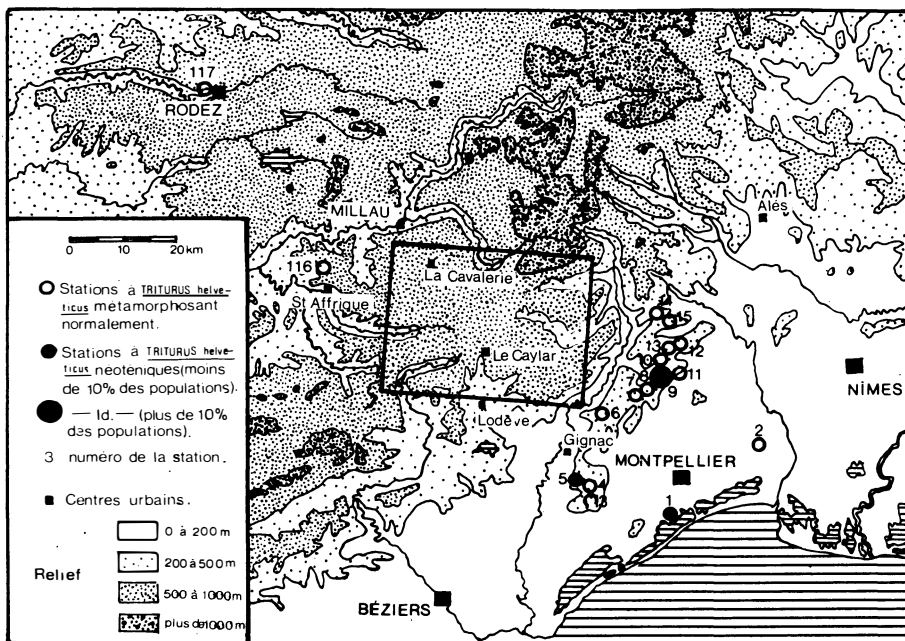
#### MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les stations d'où proviennent les Tritons qui font l'objet de notre étude sont présentées sur les cartes 1 et 2. Nous avons prospecté 117 mares ; 112 sont dispersées sur les Causses du Larzac (n° 16 à 100), de Campestre-et-Luc (n° 104 à 107) ou de Blandas (n° 108 à 115) et dans la plaine du Bas-Languedoc (n° 1 à 15). Cinq autres stations ont été étudiées en dehors de ces régions, une à Rodez (n° 117), une au nord de Saint-Affrique (n° 116), sur un petit Causse, et trois au pied du plateau de Guilhaumard (n° 101 à 103). Soixante-douze de ces mares hébergent des Tritons palmés.

Le tableau I rassemble les descriptions succinctes de ces stations ; on en trouvera la description détaillée dans Gabrion (1976).

Les Tritons adultes, néoténiques ou larvaires, ont été récoltés pendant leur phase de vie aquatique à l'aide d'un troubleau. Les prélèvements ont été effectués à trois périodes différentes de l'année, choisies pour leur relation avec le cycle biologique de l'espèce (en octobre-novembre, période du retour à l'eau ; en mars-

avril, période de la reproduction ; en juillet-août, période de la sortie de l'eau). Lorsque nous avons noté la présence d'individus néoténiques dans une population, nous avons effectué des comptages réguliers pendant deux années consécutives. Les pourcentages de néoténie alors obtenus ont permis l'établissement des cartes 1 et 3 ainsi que des tableaux I et II.



Carte n° 1. — Cadre géographique régional (le rectangle central délimite la région dans laquelle se trouve la majorité des stations prospectées, figurées sur les cartes nos 2 et 3).

Certains des animaux ainsi récoltés ont été observés, pesés et mesurés. Les animaux dont la queue présentait des signes de régénération n'ont pas été retenus. Lorsque le « filum terminale » caudal était développé, nous avons considéré que la naissance de ce filum constituait l'extrémité de la queue. Les résultats biométriques ont été rassemblés dans un diagramme (fig. 1).

Des tritons, adultes ou néoténiques (lots de 10 à 30 animaux) ont été placés dans des bacs de 10 à 100 litres, remplis d'eau de ville diluée dans la proportion de 1 : 1 avec de l'eau de pluie ou de l'eau désionisée. L'oxygénation de l'eau a été obtenue par des bulleurs alimentés par un compresseur à air. Les animaux en élevage ont été soumis à la température ambiante (comprise entre 18 et 24°C) et à des conditions naturelles d'éclairage. Le régime alimentaire était constitué de larves de Chironomes données « ad libitum » dans les aquariums.

## RÉSULTATS

### 1) Répartition géographique et fréquence des phénomènes de néoténie.

Dans les régions prospectées, sur 72 mares hébergeant des Tritons palmés, 29 abritent des individus néoténiques (cartes 1 et 2). Les relevés effectués dans certaines de ces populations sont rapportés dans le tableau II, en même temps que les fréquences de néoténie. De tels comptages, effectués pour toutes les populations aquatiques où surviennent des retards de métamorphose, font apparaître que le taux de néoténiques est inférieur à 30 % dans treize stations, compris entre 30 et 70 % dans douze stations et supérieur à 70 % dans quatre stations (cartes 1 et 3).

Par ailleurs, le tableau II met en évidence de légères variations des fréquences de néoténie en fonction de la saison. Les pourcentages de néoténiques sont légèrement plus importants dans les récoltes d'été. Ceci doit correspondre à la sortie de l'eau de quelques-uns des adultes normalement métamorphosés. La mise en place de pièges à terre aurait permis de confirmer cette sortie de l'eau. Mais notre but, dans ce travail, n'était pas d'étudier la dynamique des populations de tritons, mais seulement de rechercher les facteurs impliqués dans la perturbation de la métamorphose.

Ces observations conduisent à plusieurs constatations :

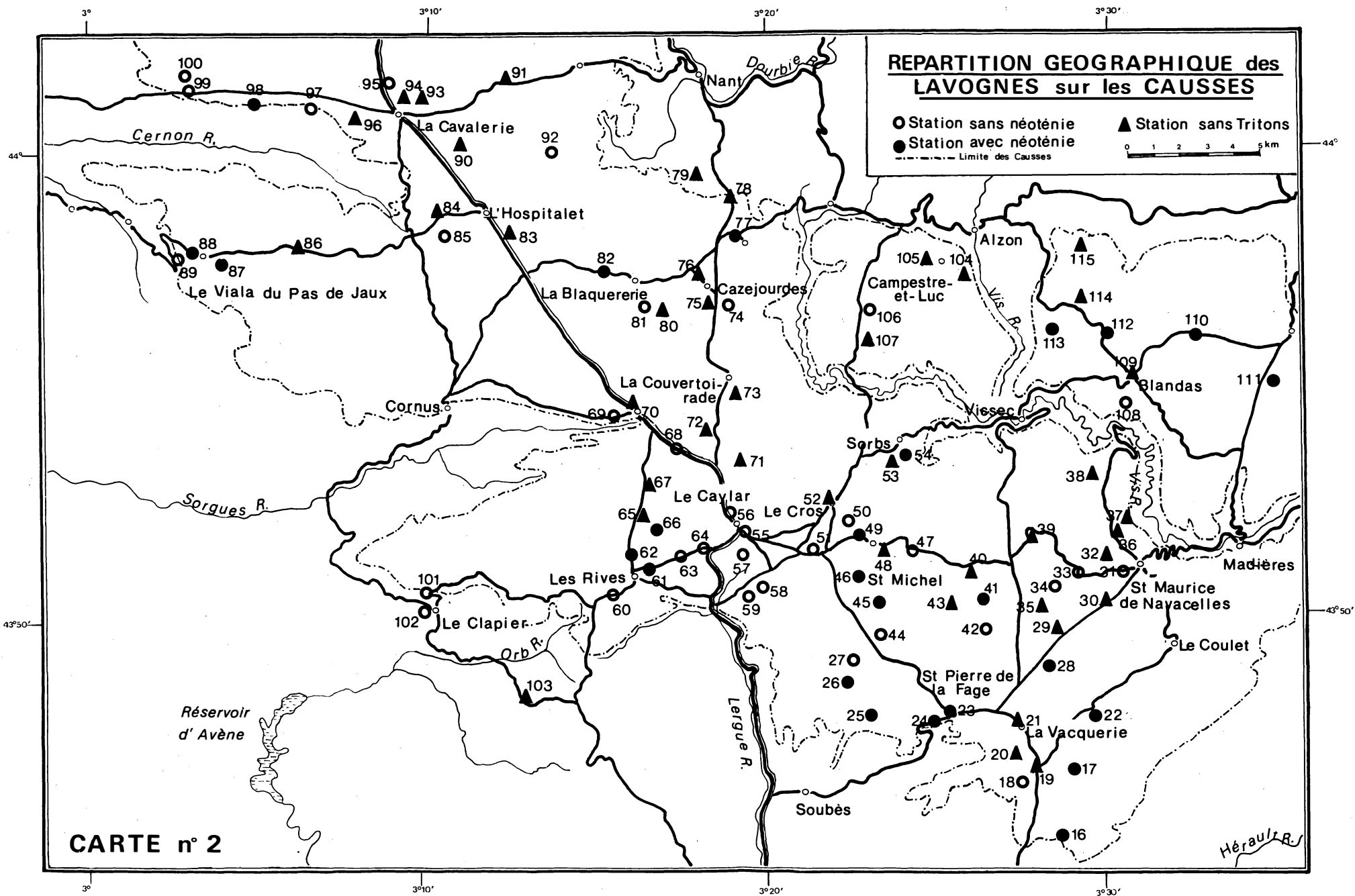
L'apparition de cette néoténie est un phénomène constant et stable dans les stations où elle survient. Deux années consécutives de prélèvements ont montré que la fréquence de néoténiques se maintient à des valeurs relativement voisines d'une année à l'autre. L'apparition du phénomène est d'ailleurs probablement ancienne, puisque sa découverte remonte à quinze ans (1).

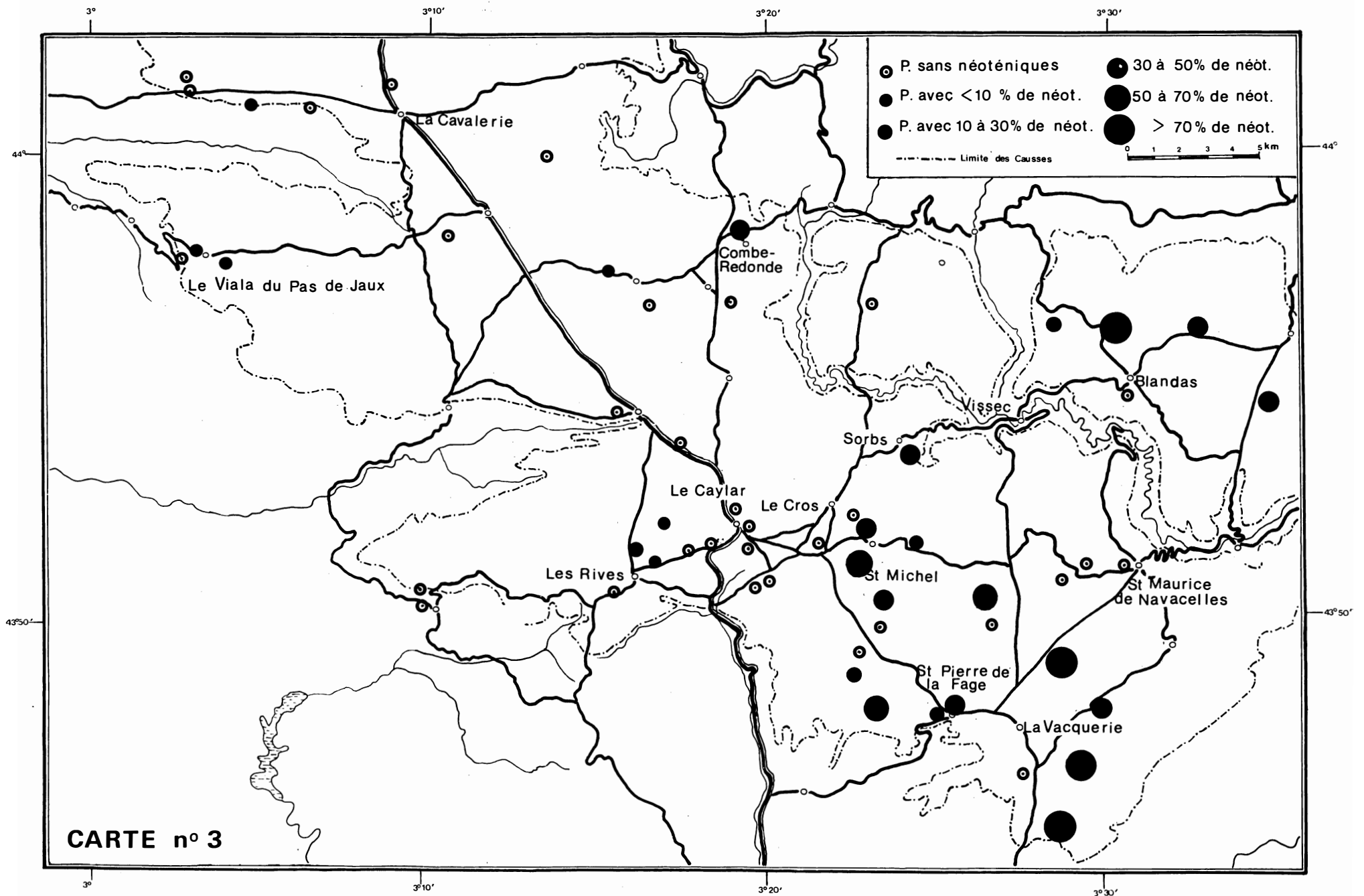
Un deuxième aspect remarquable de ce phénomène est qu'il est bien localisé dans le sud de la France. Il prédomine essentiellement sur le Larzac méridional. En effet, sur un millier de tritons palmés récoltés dans la plaine du Bas-Languedoc, de très faibles pourcentages de néoténiques ont été observés, tandis que sur le Larzac, ces pourcentages sont bien plus élevés. Ces forts pourcentages de néoténiques ne sont pas répartis au hasard ou de façon homogène sur l'ensemble du plateau, mais selon un gradient géographique orienté suivant un axe Nord-Ouest - Sud-Est.

En effet, les fréquences maximales de néoténie (> 75 %) se situent dans l'angle sud-oriental du Larzac et sur le Causse de Blandas. Le phénomène s'atténue assez brusquement vers le Sud, bien qu'un pourcentage non négligeable se rencontre dans la mare

---

(1) Les premières mares à néoténiques ont été découvertes par l'un de nous en 1960 (Sentein, observation non publiée).





**CARTE n° 3**

**IMPORTANCE de la NEOTENIE dans les POPULATIONS de TRITURUS helveticus Raz. des CAUSSES**

**TABLEAU I (première partie)**  
**Description des principales stations à *Triturus helveticus* Raz.**

N°	ALTITUDE	LOCALISATION DE LA STATION	DESCRIPTION DE LA STATION	TAUX DE NEOTENIQUES CHEZ TRITURUS HELVETICUS
1	20 m	Mare de la Magdelaine, en bordure de l'Étang de l'Estagnol (Région Littorale).	Grande mare, sans revêtement artificiel, végétation abondante Permanente	moins de 5 %
2	20 m	Mare de Saint-Brès, N. 113 (Région Littorale).	Mare en deux bassins sans revêtement artificiel - végétation abondante Plus ou moins permanente	nul
3	144 m	Mare du Mas de Fentalières, D. 114 (Causse d'Aumelas).	Grande mare sans revêtement artificiel - végétation abondante Plus ou moins permanente	nul
5	312 m	Mare de l'Estagnol, près de la chapelle du Cardomet (Causse d'Aumelas).	Grande mare, sans revêtement artificiel Permanente	moins de 5 %
6	300 m	Mare de Viots-le-Fort, D. 32.	Mare cimentée Permanente	nul
9	260 m	Mare de Roubiac (Versant Sud du Pic St Loup).	Grande mare, entièrement cimentée Permanente	50 %
10	250 m	Mare de Scuilles (Versant Sud du Pic St Loup).	Petite mare sans revêtement Plus ou moins permanente	nul
12	280 m	Mare entre Cazeville et La Figarède (Versant Sud du Pic St Loup).	Petite mare sans revêtement Plus ou moins permanente	nul
13	290 m	Mare de la Bergerie de l'Hortus (Causse de l'Hortus).	Mare sans revêtement, très herbeuse Plus ou moins permanente	nul
13 bis	240 m	Mare de l'Hortus, voisine de la précédente.	Mare sans revêtement, herbeuse Temporaire	nul
14	240 m	Mare de Ferrières-Les-Verrières.	Mare sans revêtement, herbeuse, Temporaire	nul
15	230 m	Mare du Domaine des Jasses.	Mare sans revêtement, herbeuse (joncs) et Plus ou moins temporaire	nul
16	640 m	Mare du Mont St Baudille.	Petite mare en grande partie revêtue en ciment Permanente	79 %
17	600 m	Mare de St Martin d'Azirou.	Grande mare, revêtue de pavés calcaires Permanente	72%
18	730 m	Source du Goutal.	Mare en deux bassins, l'un revêtu l'autre en terre Plus ou moins permanente	nul
22	600 m	Mare de la Ferme Ferrusac.	Mare revêtue de pierres calcaires mal jointes Permanente	48%
23	627 m	Mare de St Pierre-de-la-Fage (Nord).	Mare revêtue de pierres calcaires Permanente	57%
24	625 m	Mare de St Pierre-de-la Fage (Ouest).	Mare cimentée avec peu de végétation Permanente	27%
25	590 m	Mare de la Roque.	Mare revêtue de pierres calcaires Permanente	65%
26	722 m	Mare de la Ferme de la Canourgue.	Mare revêtue de pierres calcaires Permanente	71%
27	740 m	Mare au bord de la route de la Canourgue.	Mare à deux bassins Plus ou moins temporaires	nul
28	600 m	Mare du Mas de Jourdes.	Grande mare sans revêtement, peu profonde, peu herbeuse Permanente	74%
31	580 m	Mares de St Maurice-de-Navacelles.	Grande mare, herbeuse Permanente	nul
33	600 m	Mare des Coucelles.	Mare pierrée Permanente	nul

**TABLEAU I (deuxième partie)**  
*Description des principales stations à Triturus helveticus Raz.*

N°	ALTITUDE	LOCALISATION DE LA STATION	DESCRIPTION DE LA STATION	TAUX DE NECTENTIQUES CHEZ TRITURUS HELVETICUS
34	630 m	Mare des Besses.	Mare sans revêtement Très ombragée	nul
41	640 m	Puits de la Cave.	Puits cubique, creusé dans la roche mère, permanent (parois 2,50 m) avec un escalier jusqu'à l'eau	67%
42	640 m	Mare de la Sablière à la Verrière.	Grande mare revêtue de pierres cimentées.	nul
44	720 m	Mare de La Prade.	Grande mare pierrée et cimentée Permanente	nul
45	720 m	Mare, route de La Prade à St Michel.	Mare pierrée et cimentée avec un fond vaseux souvent recouvert de feuilles de chêne pubescent Permanente	46%
46	750 m	Mare de St Michel (Sud).	Mare dans une cuvette constituée par la roche mère (calcaire compact) et limitée par un mur cimenté, bien abritée. Permanente mais destruction de la faune et de la flore depuis 1970.	62%
47	730 m	Mare, route de Sculatgets à St Michel.	Mare pierrée et cimentée, alimentée par une source Permanente	nul
49	720 m	Mare de St Michel (Nord).	Mare en cuvette profonde Empierreée Permanente	45%
51	730 m	Mare, route de St Michel au Cros.	Mare sans revêtement, complètement envahie par des renouées d'eau et par Potamogeton zosterifolius autour de la mare, Permanente	nul
54	710 m	Mare du Château de Sorbs.	Grande mare, pierrée, Permanente	37%
55	720 m	Mare du Caylar (Est).	Mare pierrée et cimentée Permanente Nettoyée chaque année	nul
56	760 m	Mare du Caylar (Nord).	Mare pierrée et cimentée Permanente	nul
57	750 m	Mare du Caylar (Sud).	Mare à bordure cimentée, très herbeuse, très ombragée Permanente	nul
58	700 m	Mare du Mas-Audoubert.	Mare revêtement Temporaire	nul
59	680 m	Mare, puits du Mas-Audoubert.	Mare sans revêtement, entourée par un mur de pierres Plus ou moins permanente A forte charge organique d'origine végétale	nul
60	790 m	Mare des Rives (Sud), en bordure de l'Escandorguc.	Mare presque entièrement cimentée Permanente	nul
61	740 m	Mare des Rives (Est).	Grande mare sans revêtement Très herbeuse	9%
62	750 m	Mare des Rives (Nord).	Mare pierrée et cimentée Permanente	26%
63	750 m	Mare, ferme de Clairissac.	Mare sans revêtement Permanente	nul
64	720 m	Mare de Barabail.	Grande mare sans revêtement et puits Permanente	nul
66	750 m	Mare de la Bergerie de Combeffre.	Mare pierrée et cimentée Permanente	12%



**TABLEAU I (troisième et dernière partie)**  
**Description des principales stations à *Triturus helveticus* Raz.**

N°	ALTITUDE	LOCALISATION DE LA STATION	DESCRIPTION DE LA STATION	TAUX DE NEOTENIQUES CHEZ TRITURUS HELVETICUS
68	760 m	Mare de la Ferme de Servières, près de la Pezade.	Mare cimentée, permanente Permanente	nul
69	720 m	Mare des Inguits (Sud).	Mare pierreée Permanente	nul
73	780 m	Mare, route de Cazejournes à Gaillac.	Mare pierreée, Temporaire	nul
77	820 m	Mare de Combe-Redonde.	Grande mare largement revêtue de ciment	42%
81	800 m	Mare de Scèvezet.	Mare pierreée et cimentée Permanente Mais régulièrement nettoyée par le propriétaire	nul
82	750 m	Mare des Canoëtes, près de la Béaquerie.	Grande mare pierreée et cimentée Permanente	6%
85	760 m	Mare du Rouquet.	Mare artificielle entièrement cimentée Permanente	nul
87	800 m	Mares du Viala-du-Pas-de-Jaux (Est).	Deux mares, l'une pierreée et é- taichée au goudron, l'autre sans revêtement	0 dans la mare sans revêtement (3%)
88	800 m	Mare du Viala-du-Pas-de-Jaux (Ouest).	Très grande mare non revêtue Permanente	nul
95	810 m	Mare du Mas du Lacas, N. 9.	Très grande mare, peu profonde sans revêtement Permanente	nul
98	780 m	Mare de La Galène-La Gînesse, N. 99.	Grande mare sans revêtement très riche en <u>Chara</u>	12%
99	740 m	Mare, route de Vénazol-du-Lanzac.	Petite mare sans revêtement	nul
100	740 m	Mare de Vénazol-du-Lanzac.	Petite mare sans revêtement Permanente	nul
101	640 m	Mare du Clapièr.	Mare sans revêtement Permanente	nul
102	620 m	Mare du Pas-du-Lirou.	Mare sans revêtement Permanente	nul
106	740 m	Mare du Mas Gauzin.	Mare sans revêtement sur sol rouge Permanente	nul
108	660 m	Mare de Blandas (Sud).	Grande mare, creusée dans la roche mère et cimentée sur une partie de sa rive Permanente	nul
111	560 m	Puits, route de Blandas à Montdardier.	Puits de dolomie grise, pro- fond de 3 m Permanent	46%
112	700 m	Mare de Blandas (Nord-Ouest).	Petite mare, presque complète- ment cimentée Permanente	91%
113	710 m	Mare de La Rigalderie.	Grande mare, très claire, sans revêtement, mais limitée à l'est par un mur Permanente	20%
116	650 m	Mare de la route des Doëmens (Causse de St Affrique)	Mare sans revêtement	nul
117	630 m	Mare, faubourg nord-ouest de Rodez.	Trau d'eau sans revêtement	nul

**TABLEAU II**  
*Relevés de quelques récoltes et fréquence de la néoténie dans certaines stations.*

<i>MARES n° et localisation</i>	<i>période de la récolte</i>	<i>nombre to- tal de tri- tons récolt.</i>	<i>adultes</i>	<i>larves (1)</i>	<i>néoténiques (2)</i>	<i>% de tritons néoténiques (3)</i>	<i>% moyen annuel</i>
MARE N° 5 Chapelle du Cardonnet	mars-avril	45	43	-	2	4%	4%
	juillet-août	32	9	23	-	-	
	oct.-nov.	-	-	-	-	-	
MARE N° 9 Roubiac-Pic St Loup	mars-avril	43	20	-	23	53%	= 50%
	juillet-août	*	*	*	*	*	
	oct.-nov.	*	*	*	*	*	
MARE N° 13 Causse de l'Hortus	mars-avril	65	65	-	-	-	0%
	juillet-août	11	-	11	-	-	
	oct.-nov.	-	-	-	-	-	
MARE N° 16 Mont St Baudille	mars-avril	35	11	4	20	64%	79%
	juillet-août	24	2	10	12	85%	
	oct.-nov.	61	5	16	40	88%	
MARE N° 28 Mas de Jourdes	mars-avril	48	7	-	41	85%	74%
	juillet-août	61	5	12	42	69%	
	oct.-nov.	29	3	7	19	65%	
MARE N° 49 Saint-Michel (nord)	mars-avril	39	20	9	10	33%	45%
	juillet-août	87	33	17	37	53%	
	oct.-nov.	28	11	7	10	48%	
MARE N° 54 Château de Sorbs	mars-avril	22	14	-	8	36%	37%
	juillet-août	69	31	15	23	33%	
	oct.-nov.	29	15	2	12	41%	
MARE N° 57 Le Caylar (sud)	mars-avril	28	28	-	-	-	0%
	juillet-août	11	3	8	-	-	
	oct.-nov.	4	4	-	-	-	
MARE N° 58 Mas Audran	mars-avril	28	28	-	-	-	0%
	juillet-août	-	-	-	-	-	
	oct.-nov.	38	38	-	-	-	
MARE N° 60 Les Rives (sud)	mars-avril	13	13	-	-	-	0%
	juillet-août	19	7	12	-	-	
	oct.-nov.	7	2	5	-	-	
MARE N° 77 Combe-Redonde	mars-avril	51	23	8	20	46%	42%
	juillet-août	43	12	21	10	45%	
	oct.-nov.	78	39	17	22	36%	
MARE N° 108 Blandas (sud)	mars-avril	11	11	-	-	-	0%
	juillet-août	14	5	9	-	-	
	oct.-nov.	8	8	-	-	-	
MARE N° 112 Blandas (nord)	mars-avril	42	2	6	35	98%	91%
	juillet-août	23	2	6	15	88%	
	oct.-nov.	66	7	10	49	87%	

(1) taille < 50 mm ; (2) taille > 50 mm ; (3) nombre d'individus néoténiques / nombre d'individus adultes.

de Roubiac (n° 9). Vers le Nord-Ouest, la fréquence de la néoténie diminue de façon progressive. Ainsi, les pourcentages supérieurs à 80 % à Blandas (n° 112), au Mas-de-Jourdes (n° 28) et au Mont Saint-Baudille (n° 16) deviennent inférieurs à 10 % au Viala-du-Pas-de-Jaux (n° 88) et à la Gineste (n° 98) au Nord comme à la mare de l'Estagnol (n° 5) ou à la Magdelaine (n° 1)<sup>1</sup> au Sud. La mare de Roubiac (n° 9) constitue une station intermédiaire au Sud, qui peut être mise en parallèle avec celles de Combe-Redonde (n° 77) ou de Saint-Michel (n° 49), au Nord.

## 2) *Comparaison des populations de plaine et de plateau.*

A première vue l'on pourrait être tenté d'accorder aux tritons du Larzac à néoténie fréquente le statut de sous-espèce, du fait des différences sensibles qui existent entre les adultes des stations de plaine et ceux des stations de plateau. Au cours de nos récoltes, nous avons en effet remarqué :

— que les animaux provenant de la plaine du Bas-Languedoc, de Saint-Affrique ou de Rodez ont, pour la plupart, une livrée pigmentaire claire, jaunâtre à beige, avec peu de pigments mélaniques. Ces individus sont graciles et petits. La néoténie est extrêmement rare dans ces populations.

— que les animaux provenant du plateau du Larzac et surtout de sa partie méridionale sont, au contraire, plus pigmentés, en général verts ou bruns, avec une livrée plus riche en pigments mélaniques. Lorsqu'on les compare aux précédents, on note que leur peau est plus lisse et leur corps plus volumineux et plus long. C'est dans ces populations qu'apparaît le plus souvent la néoténie.

Nous avons donc effectué une analyse biométrique afin de rechercher l'existence d'une différence significative de taille entre ces populations.

*Analyse biométrique et morphologique.* — Cette étude a porté sur 319 Tritons adultes des deux sexes provenant de 8 stations : 4 dans la plaine et 4 sur le Larzac. La répartition des tailles de ces animaux (fig. 1) fait apparaître des groupes dont les modes semblent décalés. La taille des femelles, et, plus encore, celle des mâles, paraît bien plus grande pour les animaux du plateau.

La taille moyenne des animaux adultes est de 6,9 cm  $\pm$  0,4 dans la plaine (6,5  $\pm$  0,3 pour les mâles et 7,3  $\pm$  0,3 pour les femelles) et de 7,7 cm  $\pm$  0,8 sur le Larzac (7,3  $\pm$  0,4 pour les mâles et 8,1  $\pm$  0,7 pour les femelles). L'étude de la taille moyenne des adul-

---

(1) Dans la mare de la Magdelaine (n° 1), on nous a signalé la récolte de deux individus néoténiques (R. Monod, communication personnelle) ; nous n'avons pu, malgré de nombreuses tentatives, retrouver par la suite des tritons néoténiques dans cette station. Il faut donc admettre que le pourcentage de néoténie doit y être très faible.

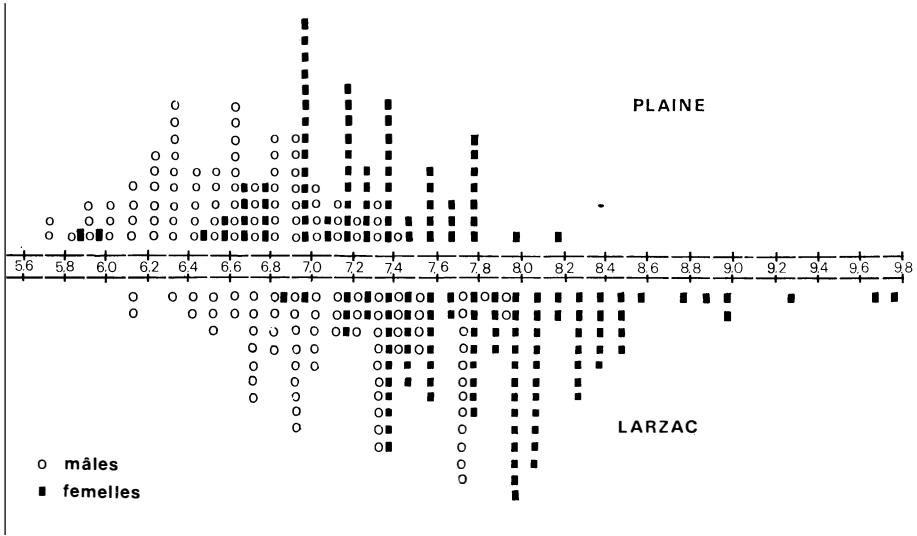


Figure 1. — Répartition de la taille (en cm) des adultes (mâles et femelles) dans huit populations de *Triturus helveticus* Raz (quatre populations de plaine et quatre populations de plateau).

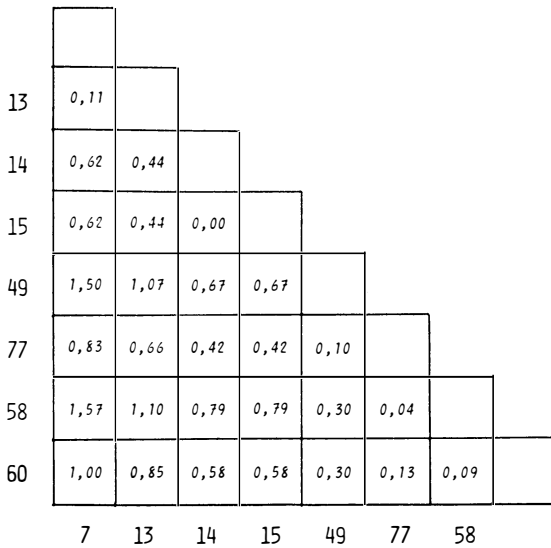


Figure 2. — Valeur du coefficient de différence CD des tailles dans huit populations de *Triturus helveticus*.

TABLEAU III

*Données biométriques de quelques populations de Tritons palmés provenant de la plaine du Bas-Languedoc ou du Causse du Larzac.*

N° DE LA STATION	MARE	REGION	TAILLE MOYENNE DES ADULTES en cm	TAILLE MOYENNE DES ♂ en cm	TAILLE MOYENNE DES ♀ en cm
7	Calages	Bas Languedoc	6,6 ± 0,4	6,1 ± 0,3	7,1 ± 0,5
13	Hortus	Bas Languedoc	6,7 ± 0,5	6,3 ± 0,3	7,1 ± 0,4
14	Ferrières	Bas Languedoc	7,1 ± 0,4	6,5 ± 0,3	7,6 ± 0,5
15	Ferrières	Bas Languedoc	7,1 ± 0,4	7,0 ± 0,3	7,3 ± 0,5
49	St Michel (Nord)	Larzac	7,5 ± 0,2	7,3 ± 0,4	7,8 ± 0,4
77	Combe-Redonde	Larzac	7,6 ± 0,8	7,2 ± 0,5	8,1 ± 0,8
58	Mas Audran	Larzac	7,7 ± 0,3	7,4 ± 0,3	8,0 ± 0,1
60	Escandorgue	Larzac	7,8 ± 0,8	7,1 ± 0,5	8,5 ± 0,7

tes dans chacune des stations considérées ainsi que la taille moyenne des mâles et des femelles (tableau III) met en évidence des différences significatives pour certaines populations. Ainsi les animaux qui peuplent les mares de l'Hortus mesurent environ 10 mm de moins que ceux du Larzac (Saint-Michel).

Afin de considérer la valeur systématique de ces différences de taille, des coefficients de différence (CD), tels qu'ils ont été définis par Mayr et coll. (1953), ont été calculés d'après la formule  $CD = m_A - m_B / \sigma_A + \sigma_B$  dans laquelle A et B sont les deux populations comparées, caractérisées chacune par m, la taille des animaux, et  $\sigma$  son écart type. Lorsque  $CD \geq 1,28$ , les deux populations comparées peuvent être considérées comme différentes. Pour cette valeur, 90 % des individus d'une population sont différents de 75 % des individus de l'autre population.

Le coefficient de différence CD des populations de la plaine et du plateau étant égal à 0,67, les différences entre ces deux groupes de populations ne sont donc pas significativement différentes. Par ailleurs, quelques comparaisons inter-stations (fig. 2) font ressortir des différences significatives, entre les mares de Saint-Michel (n° 40) ou de Mas Audran (n° 58) et celle de Calages (n° 7) par exemple. Sur le Larzac, les variations sont quelquefois sensibles d'une station à l'autre.

En conclusion, ces études biométriques font apparaître des différences morphologiques entre populations. La taille des Tritons du Larzac est dans l'ensemble supérieure à celle des Tritons de la plaine, mais la valeur systématique de ces différences reste discutable.

L'accroissement de la taille s'accompagne d'une augmentation significative de poids. Ainsi les animaux de la plaine pèsent  $1,62 \text{ g} \pm 0,23$  ( $1,48 \pm 0,21$  pour les mâles et  $1,76 \text{ g} \pm 0,15$  pour les femelles), tandis que ceux du plateau pèsent  $2,71 \text{ g} \pm 0,65$  ( $2,19 \pm 0,27$  pour les mâles et  $3,23 \text{ g} \pm 0,30$  pour les femelles). Certaines femelles du Larzac atteignent 4 g, ce que l'on n'observe jamais dans la plaine.

De plus, dans ces deux types de populations, la pigmentation est différente : beaucoup plus mélanisée sur le Larzac que dans la plaine, elle donne aux Tritons du plateau un aspect plus homogène et plus vert-brun. Ce caractère est cependant difficile à quantifier. D'autre part, le maintien de ces populations dans les conditions de laboratoire, très différentes de leur milieu naturel, entraîne des modifications qui atténuent ces différences : les animaux sombres s'éclaircissent et les animaux clairs s'obscurissent, pour finir par se ressembler complètement au bout de quelques semaines.

*Cycle biologique des différentes populations.* — Par ailleurs, les tritons de Causses et tritons de plaines présentent des différences biologiques et physiologiques certainement plus importantes que les différences morphologiques observées chez des adultes. Ainsi le cycle annuel, marqué par la reproduction, la migration estivale et l'hibernation, diffère dans les deux types de populations (fig. 3 a et b). Les Tritons des Causses présentent souvent des retards de métamorphose pouvant aller jusqu'à la néoténie totale et la paedogénèse.

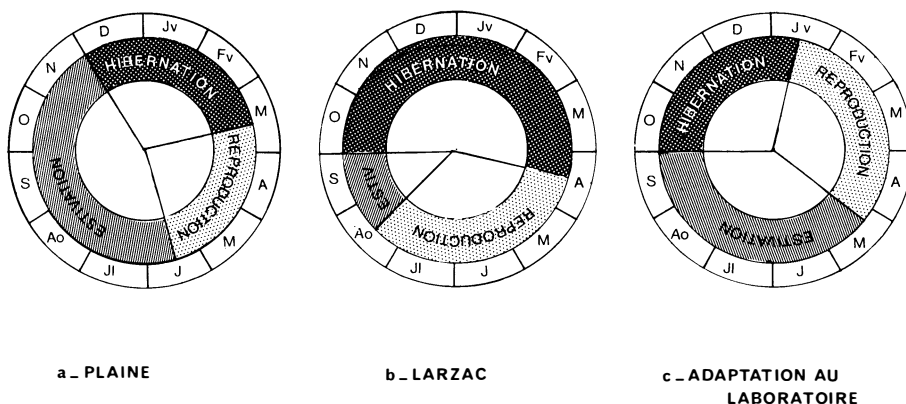


Figure 3. — Comparaison du cycle annuel des Tritons adultes des stations de plaine et de plateau. Modification de ce cycle dans l'adaptation au laboratoire des animaux récoltés en octobre : (a) mare n° 13 ; (b) mares n°s 49, 58 et 77 ; (c) mares n°s 13 (70 individus ♂ et ♀) et 49, 58 et 77 (56 individus ♂ et ♀).

Dans les mares de la plaine, comme dans celles de la région de Rodez, les Tritons commencent à se reproduire en mars et

quittent la mare de juin à décembre. Les animaux de plaine passent à terre toute cette période de leur cycle biologique annuel, enfouis sous des pierres. On ne peut trouver quelques animaux à terre qu'après une recherche laborieuse, pendant l'été et l'automne. D'ailleurs, dans la plupart des cas, les mares et les ruisseaux de cette région s'assèchent complètement en été.

Dans de nombreuses mares larzaciennes (en général plus permanentes), la reproduction ne commence qu'à la mi-avril, dans certains cas en mai-juin. On y trouve en toute saison, et même en été, des animaux adultes, normalement métamorphosés. De toute évidence, ces animaux estivent peu. La recherche de Tritons terrestres est encore moins fructueuse que dans la plaine. Seuls quelques individus métamorphosés peuvent être rencontrés à proximité des mares en septembre-octobre. Les animaux qui peuplent les eaux temporaires peuvent estiver sous des pierres du centre de la mare, pendant la courte période où celle-ci s'assèche. De façon très exceptionnelle, l'un de nous a pu observer ce fait et constater qu'à la moindre pluie, ces tritons redeviennent aquatiques.

Ces migrations saisonnières s'accompagnent de certaines modifications morphologiques. Ainsi en mai, les Tritons de la plaine ont déjà une peau rugueuse. Les femelles ont leurs flancs plats et présentent lors de la dissection, des ovaires en régression avec des corps atrétiques, tandis que les deux sexes se différencient en perdant leurs caractères sexuels secondaires (pigmentation, nageoires caudale et dorsale, filum, palmure des pattes chez le mâle, cloaque). Pendant ce temps et jusqu'en août dans certaines mares, les animaux du Causse conservent leur robe nuptiale, le développement de leur tractus génital et de leurs gonades se poursuit et ils peuvent se reproduire.

La durée de la phase aquatique est donc nettement allongée dans les populations des Causses par rapport à celle des adultes de plaine. D'autre part, nous avons observé fréquemment que les caractéristiques du cycle annuel de Tritons palmés adultes (observations portant sur 126 individus), récoltés en octobre aussi bien sur le Larzac (mares n<sup>os</sup> 49, 58, 77) que dans la plaine du Bas-Languedoc (mare n<sup>o</sup> 13) se modifient quand ils s'adaptent à la vie en captivité.

Quelle que soit la provenance des tritons les durées des différentes étapes du cycle biologique s'équilibrent au laboratoire, et on peut retenir que chez les animaux du Larzac, les phases aquatiques (hibernation surtout) se raccourcissent ; la phase terrestre s'allonge, tandis que chez les animaux de la plaine, les phases aquatiques se produisent plus tôt et s'allongent au détriment de la phase terrestre (fig. 3 c).

*Stabilité de la néoténie dans les conditions de laboratoire.* — Les caractères morphologiques et physiologiques des animaux néoténiques, maintenus dans des conditions de laboratoire standardisées, se modifient rapidement. L'élevage les conduit tous à une métamorphose complète. La néoténie ne persiste que chez les femelles en période de reproduction, ce qui est en relation avec l'antagonisme endocrinien de la métamorphose et de la ponte.

En aucun cas, nous n'avons observé de stabilité de la néoténie comparable à celle signalée par Dely (1967) chez *T. vulgaris*. Toutes nos observations ont montré que les perturbations entraînées par une acclimatation au laboratoire ont pour effet de modifier les caractéristiques de ces populations à néoténie fréquente.

*Transmission héréditaire de la néoténie chez les Tritons palmés.* — Des observations préliminaires ont été effectuées sur la descendance des Tritons palmés normaux ou néoténiques. Les œufs pondus par les femelles se développent normalement et dans des temps très comparables à ceux définis par Gallien et Bidaud (1959). Les larves se métamorphosent, dans la majorité des cas, à l'âge de 3-4 mois, à 18°C, dans les mêmes conditions que celles issues de pontes de plaine. Leur taille est simplement un peu plus grande et les juvéniles en aqua-terrarium redeviennent plus rapidement aquatiques et le restent jusqu'à leur maturité sexuelle. Ces caractères sont souvent plus nets chez les larves issues de femelles néoténiques. Les principales observations sont rassemblées dans le tableau IV.

TABLEAU IV  
*Observations sur la descendance de quelques Tritons néoténiques ou adultes.*

	Descendance des individus de plaine (mare sans néoténie n° 13)	Descendance des individus de plateau (mare avec néoténie, n° 77)	
		♀ adultes	♀ néoténiques
Nombre d'œufs observés.	83	160	128
Durée moyenne du développement.	± 3 mois	± 3 mois	± 3 mois
Durée de la métamorphose.	3 semaines	3 semaines	3 semaines
Nombre de juvéniles	78	153	21
Taille à la sortie de l'eau.	20-25mm	25-35mm	25-35mm
Mortalité	6,0 %	4,3 %	84,6 %



Dans nos conditions d'élevage, la mortalité est nettement plus forte chez les larves issues de femelles néoténiques que chez celles issues de femelles métamorphosées. C'est avant la métamorphose que se situe cette mortalité. Un seul cas de « néoténie » a été observé dans tous les développements larvaires à partir d'un œuf pondu par une femelle du plateau, complètement métamorphosée. A 7 mois, cette larve mesurait 55 mm.

On ne peut considérer ces faits comme apportant la preuve de l'origine génétique de la néoténie, mais ils indiquent une tendance à une vie plus aquatique que terrestre dans certaines populations.

### CONCLUSIONS

Il résulte de nos observations qu'en certains points du Causse du Larzac, la néoténie apparaît très régulièrement et très fréquemment dans les populations de *Triturus helveticus*. Par ses caractéristiques, cette anomalie est très différente de celles qui ont déjà été signalées, ailleurs chez cette espèce. Sa pérennité est, en effet, très remarquable. Etant donné la rareté des cas de néoténie décrits dans cette espèce, le phénomène paraît encore plus exceptionnel. Il rappelle, par certains aspects, les cas de néoténie géographique accidentelle, décrits dans diverses espèces d'*Ambystoma* en Amérique du nord (*A. tigrinum* par Dunn, 1940 ; *A. macrodactylum* par Anderson, 1961 ; *A. gracile* par Snyder, 1956), ainsi que dans l'espèce *Notophthalmus viridescens* (Dent, 1968). Dans la plupart des cas, ces auteurs ont considéré la néoténie comme un facteur de distinction subsppécifique. Pour l'espèce *Triturus alpestris* d'Europe centrale Bolkay (1918), Seliskar et Pehani (1935), Pavicevic-Aleksic (1949), Radovanovic (1951, 1953) ont abouti aux mêmes conclusions. On peut se demander si, avec les Tritons palmés du Larzac, on ne se trouve pas, là aussi, devant une situation similaire.

Si l'on considère les caractéristiques morphologiques et biologiques des Tritons palmés néoténiques, on peut dégager des variations comparables à celles décrites pour *Ambystoma tigrinum* (Dunn, 1940).

Ainsi nous avons montré que leur taille est peut-être supérieure à celle des Tritons de la plaine. Certaines femelles néoténiques peuvent atteindre 9,8 cm, alors que la taille maximale généralement admise (et qui est celle de nos Tritons de la plaine) n'excède pas 8,2 cm (Boulenger, 1910 ; Van Gelder, 1973). On a pensé tout d'abord que le maintien de la croissance pendant la longue vie larvaire et l'accomplissement de la métamorphose chez des « larves » de très grande taille, provoqués par la néoténie, étaient la cause de cette taille exagérée. Mais il est à remarquer

que parmi les populations de Tritons de grande taille, certaines ne présentent pas de néoténie (ex. station n° 60), tandis que celle-ci peut être observée dans des populations de taille normale (station n° 9, station n° 112). D'ailleurs, Bedriaga (1897) et Despax (1920) ont signalé des tailles importantes (supérieures à 9 cm) dans des populations où la néoténie est moins fréquente et moins durable que sur le Larzac. Ceci tend à démontrer que la taille exagérée de ces animaux n'est probablement pas en relation directe avec la néoténie.

L'analyse statistique montre que les variations de taille observées ne sont pas suffisamment significatives pour définir une sous-espèce. On sait d'autre part, que des formes plus petites sont fréquemment rencontrées dans les bordures méridionales des aires de répartition de nombreux Urodèles (Woltertorff, 1896), et aussi que certaines populations d'altitude sont plus grandes que celles de plaine (Despax, 1920, et Joly, 1966). Il faut cependant noter dans notre cas, que les différents biotopes ne sont distants que de 20 à 30 km et séparés seulement par 200 à 300 m d'altitude ; tout ceci nous incite donc à ne pas attacher trop d'importance aux différences morphologiques observées. En ce qui concerne la pigmentation, par ailleurs, les variations individuelles et l'instabilité de ce critère sont telles qu'il nous paraît difficile de lui accorder une importance systématique.

D'autres critères doivent être pris en considération pour caractériser les races : ce sont l'interfécondité des populations et la stabilité des caractères morphologiques dans la descendance des animaux. Chez nos Tritons, les croisements ont toujours été féconds. Mais aucun des œufs dont nous avons suivi le développement dans les conditions standard du laboratoire n'a conduit à un individu totalement néoténique et paedogénétique. Cependant certains animaux nés de parents néoténiques ont présenté au stade adulte une taille supérieure à la moyenne (9,7 cm pour une femelle de 2 ans).

Enfin un dernier argument a été utilisé pour isoler des Urodèles néoténiques en sous-espèces : c'est la stabilité des caractères larvaires en toutes conditions, et pendant plusieurs années. Un exemple de cette stabilité a été décrit par Dely (1967) chez *Triturus vulgaris* : quelques individus ont été maintenus en laboratoire pendant sept ans, mais n'ont pas eu de descendance. Or, chez nos *T. helveticus* soustraits aux conditions naturelles, nous n'avons jamais observé ce caractère irréversible de la néoténie.

Ceci nous amène à conclure, comme Rocek (1974), à propos de populations néoténiques de *Triturus alpestris* Laur., qu'étant donné la complexité et l'incertitude de ces critères de sub-spéciation, il est difficile de créer une nouvelle race géographique pour les Tritons du Larzac. Cependant, nous pouvons noter que ces

populations présentent un terrain « génétique », favorable à l'apparition de la néoténie, car dans les stations où *Triturus helveticus* est souvent néoténique, *Triturus marmoratus* ne l'est jamais.

## SUMMARY

Neoteny is common in some populations of Palmate newts *Triturus helveticus* of Southern France.

Population samples have been collected from 117 pools, at three different seasons of the year. Percentages of neotenic individuals have been calculated for 29 of these pools where neotenic newts were found.

Neoteny is not evenly distributed over the whole study area. It is more prevalent in the S.E. part of the Causse du Larzac and in the Causse de Blandas, than in the coastal plains of Languedoc. On the "causses" (arid limestone tablelands), neoteny only occurs among palmate newts, no neotenic individual having ever been found among the sympatric *Triturus marmoratus* population.

Morphological differences between neotenic and normal populations of *Triturus helveticus* are described. None of them is consistent enough to allow sub-specific status to be given to the neotenic population.

Breeding takes place later in the season among the Larzac population and the duration of the aquatic phase of the yearly cycle is also longer in the plateau population than among the newts of the coastal plains. All these differences, morphological as well as biological, disappear when the newts are kept in laboratory conditions.

Metamorphosis occurs normally when the progeny of both newt populations are bred in the laboratory. However mortality is much higher among the progeny of neotenic females, during their first three months of life.

## REMERCIEMENTS

Nous remercions M. P. Paulet pour son aide efficace dans les élevages des animaux sur lesquels sont basés ce travail.

## BIBLIOGRAPHIE

- ANDERSON, J.D. (1961). — The life history and systematics of *Ambystoma rosaceum*. *Copeia*, 371-376.
- BEDRIAGA, J.V. (1897). — Die Lurchfauna Europas. II. Urodela, Schwanzlurche. *Bull. Soc. Imp. Nat. Moscou*. Cité d'après DESPAX, 1920.
- BOLKAY, I (1918). — Az ifjanmaradásrol (neotenia) es az Axolotrol. *A. Termeszet*, 14 : 37-41.

- BOULENGER, G.A. (1910). — *Les batraciens et principalement ceux d'Europe*. Doin et Fils, Paris.
- CHAMPY, C. et DEMAY, M. (1950). — Un axolotl de *Triton palmatus*. *C.R. Soc. Biol.*, 144 : 43-44.
- DE FREMERY, P. (1928). — Over neotenic bij *Triton taeniatus* Laur. Bussum. *Thèse, Université d'Utrecht*.
- DELY, O. Gy. (1967). — Neuere Angaben zur Kenntnis des neotenischen Teichmolches (*Triturus vulgaris*). *Acta Zool. Acad. Sci. Hung.*, 13 : 253-270.
- DENT, J.N. (1968). — Survey of amphibian metamorphosis, in ETRIN and GILBERT, L.I. (Ed.). *Metamorphosis : A Problem in Developmental Biology*, 271-311.
- DEXPAX, R. (1920). — Contribution à l'étude de la faune pyrénéenne : le Triton palmé dans les Pyrénées. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, 48 : 47-55.
- DODD, J.M. et CALLAN, H.G. (1955). — Neoteny with goiter in *Triturus helveticus*. *Quart. J. Microsc. Sci.*, 96 : 121-128.
- DUNN (1940). — The races of *Ambystoma tigrinum*. *Copeia*, 154-162.
- GABRION, J. (1976). — La néoténie chez *Triturus helveticus* Raz. Etude morpho-fonctionnelle de la fonction thyroïdienne. *Thèse Sciences, Montpellier*.
- GABRION, J. et SENTEN, P. (1972). — Diminution de l'activité thyroïdienne chez les individus néoténiques de *Triturus helveticus*, Raz. Etude cytologique et autoradiographique. *C.R. Soc. Biol.*, 166 : 146-150.
- GALLIEN, L. et BIDAUD (1959). — Table chronologique du développement chez *Triturus helveticus* Raz. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 84 : 22-32.
- JOLY, J. (1966). — Ecologie et cycles sexuels de *Salamandra salamandra* L. *Thèse, Faculté des Sciences de Paris*.
- KNOEPPFLER, L.P. et SOCHUREK, E. (1956). — Amphibien und Reptilien zwischen Banyuls und Mentone. *Aquarien und Terrarien*, 5 : 147-151 et 6 : 181-183.
- MAYR, E. (1942). — *Systematics and the Origin of Species*. Columbia University Press, New York.
- MAYR, E., LINSLEY, E.G. and USINGER, R.L. (1953). — *Methods and Principles of Systematic Zoology*. Mc Graw-Hill, New York.
- PACICEVIC-ALEKSIC, O. (1949). — O jednod neotenicisbog *Triton alpestris*. *Arch. biol. Beograd*, 1 : 173-180. (Cité d'après ROCEK, 1974.)
- RADOVANOVIC, M. (1951). — A new race of the alpine newt from Jugoslavia. *British Journal of Herpetology*, 1 : 93-97.
- RADOVANOVIC, M. (1953). — Herpetologische Notizen aus Jugoslawien. *Zool. Anz.*, 150 : 7-12.
- ROCEK, Z. (1974). — Beitrag zur Erkennung der Neotenie des Alpenmolches *Triturus alpestris* (Laurenti, 1768). *Vest ceskosl. Spol. Zool. Ceskosl.*, 38 : 285-294.
- SELISKAR, A. et PEHANI, H. (1935). — Limnologische Beiträge zum Problem der Amphibienneotenie. Beobachtungen an Tritonen der Triglavseen. *Verh. int. Verein. Limnol., Beograd*, 7 : 263-294.
- SNYDER, R.C. (1956). — Comparative features of the life histories of *Ambystoma gracile* (Baird) from populations at low and high altitudes. *Copeia*, 41-50.
- VAN GELDER, J.J. (1973). — Ecological observations on Amphibia in the Netherlands. II. *Triturus helveticus* Razoumowski : migration, hibernation and neoteny. *Netherlands Journal of Zoology*, 23 : 86-108.
- WOLTERSTORFF, W. (1896). — Über geschlechtsreife Molchlarven. *Bl. Aquar. und Terrar.* : 122-125.