

PERSISTANCE ET DISPERSION D'UNE POPULATION INTRODUITE  
DE TRITON ALPESTRE (*TRITURUS ALPESTRIS*) DANS LES CAUSSES  
DU LARZAC (SUD DE LA FRANCE)

Mathieu DENOËL<sup>1</sup>

SUMMARY. — *Persistence and dispersion of an introduced population of Alpine Newt (Triturus alpestris) in the limestone plateau of Larzac (southern France).* — The study of introduced populations is interesting to better understand the geographic distribution and adaptability of species in different environments. The recent finding of an Alpine Newt population (*Triturus alpestris*) in the limestone plateau of Larzac (Department of Hérault, France) provides the opportunity to examine the success of this species in the French supra-Mediterranean environment. Indeed, this species is absent from southern France although present in a large part of France and in northern Spain. The introduction site and all water bodies within a 2.5 km radius were surveyed between spring and autumn 2003. Because of the introduction date and the life expectancy of newts, all observed individuals are descendants of the introduced animals. They persist and breed in the study site despite the coexistence with Palmate Newts (*Triturus helveticus*). Body condition decreases in summer in these two species, but was lower in Alpine Newt males than in Palmate Newt males in autumn. Alpine Newts were found in only one of the other nine ponds, indicating a 1.5 km dispersion. Few Alpine Newts were present at this site, but reproduction was effective. These results show that the Alpine Newt can survive in southern France despite the presence of other newt species, but that the dispersion speed and rate towards other ponds are low.

RÉSUMÉ — L'étude de populations introduites est intéressante pour mieux comprendre la distribution géographique des espèces et en particulier leur adaptabilité à différents environnements. La découverte récente d'une population de Triton alpestre *Triturus alpestris* dans les Causses du Larzac (département de l'Hérault, France) a été l'occasion de déterminer le succès de l'espèce dans l'environnement supra-méditerranéen français. En effet, l'espèce est absente du sud de la France alors qu'elle occupe une large partie du reste de la France et est aussi présente dans le nord de l'Espagne. Le site d'introduction et tous les points d'eau dans un rayon de 2,5 km ont été inventoriés entre le printemps et l'automne 2003. Étant donné l'espérance de vie des tritons et la date d'introduction, tous les individus observés sont des descendants des animaux introduits. Ils se maintiennent et se reproduisent dans le site étudié malgré la cohabitation avec le Triton palmé *Triturus helveticus*. La condition corporelle décroît en été chez les deux espèces, mais est plus faible en automne chez les mâles de Triton alpestre que chez ceux du Triton palmé. Des Tritons alpestres ont été observés seulement dans une des neuf autres mares, ce qui indique une dispersion de 1,5 km. Peu d'adultes du Triton alpestre étaient présents dans ce site, mais la reproduction y était effective. Ces résultats montrent que le Triton alpestre peut survivre dans le sud de la France malgré la présence d'autres espèces de tritons, mais que sa dispersion vers d'autres points d'eau est lente et limitée.

---

<sup>1</sup> Laboratoire d'Éthologie des Poissons et Amphibiens, Unité de Biologie du Comportement, Département des Sciences et Gestion de l'Environnement, Université de Liège, 22, quai van Beneden, 4020 Liège, Belgique. E-mail : Mathieu.Denoel@ulg.ac.be

La répartition actuelle des tritons européens (*Triturus* spp.) est en grande partie due aux processus de recolonisation post-glaciaire depuis des refuges méridionaux : les péninsules Ibérique, Italienne et Balkanique (Steiner, 1950 ; Zuiderwijk, 1980 ; Oosterbroek & Arntzen, 1992 ; Arntzen 1995). Aucune espèce n'a colonisé l'entièreté du continent européen. Remontant vers le nord, certaines espèces de tritons sont parvenues jusqu'aux îles Britanniques et en Scandinavie tandis que la progression d'autres espèces a été arrêtée par la remontée des eaux de la Manche et la présence de chaînes de montagnes, les Alpes et les Pyrénées en particulier. En France, la colonisation s'est opérée d'une part depuis le sud-ouest et d'autre part depuis l'est et le sud-est (Breuil, 1986 ; Grossenbacher, 1988). Plusieurs paires d'espèces se rencontrent ainsi actuellement en France (Triton palmé-Triton ponctué, Triton marbré-Triton crêté) (Castanet & Guyétant, 1989).

Le Triton alpestre montre également une distribution typiquement imputable aux glaciations, mais a la particularité de présenter une aire disjointe (Denoël *et al.*, 2001a). D'une part, un noyau de populations occupe la Cordillère Cantabrique dans le nord de l'Espagne (Recuero-Gil & Martinez-Solano, 2002). D'autre part, la plus grande aire de répartition s'étend du nord-ouest de la France (Bretagne) jusqu'aux Carpates ukrainiennes et du nord de la France, de la Belgique, des Pays-Bas et de l'Allemagne au sud-est de la France, aux Apennins et aux Balkans jusqu'au Péloponnèse (Denoël *et al.*, 2001a). En France, la limite méridionale de répartition du Triton alpestre traverse les départements de la Lozère, de l'Ardèche, de la Drôme et des Alpes-de-Haute-Provence (Zuiderwijk, 1980 ; Joly, 1989 ; Rocek *et al.*, 2003). Ce deuxième groupe de populations provient d'une expansion lors du dernier post-glaciaire depuis les refuges balkaniques et italiens (Steiner, 1950 ; Breuil, 1986 ; Grossenbacher, 1988 ; Denoël, 1996). La recolonisation de la France daterait de cinq à dix mille ans (Breuil, 1986). Les populations espagnoles sont nettement différenciées des populations du reste de l'Europe, de celles de France notamment. Elles ont reçu un statut subsppécifique (*T. alpestris cyreni*) alors que les populations françaises appartiennent à la sous-espèce nominale *T. a. alpestris* (partiellement introgressée par *T. a. apuanus* dans les Alpes du sud-est de la France : Breuil, 1986) (protéines et chromosomes : Breuil *et al.*, 1984 ; Arano, 1987 ; Herrero *et al.*, 1989 ; Arano *et al.*, 1991 ; morphologie : Herre, 1932 ; Wolterstorff, 1932 ; comportement de cour : Denoël, 1996).

De nombreuses causes peuvent expliquer l'absence du Triton alpestre entre le Massif central et la Cordillère Cantabrique. Les vitesses de progression, l'adéquation de l'environnement et la compétition interspécifique sont toutes des hypothèses plausibles (Breuil *et al.*, 1984 ; Denoël, 1996). La présence de populations introduites dans des aires géographiques où une espèce est absente donne l'opportunité de tester ces hypothèses. Chez le Triton alpestre, des introductions ont eu lieu au Royaume-Uni (Bell, 1977 ; Banks, 1989 ; Blackwell, 2002), en Espagne (Arano *et al.*, 1991) et en France (Duguet & Melki, 2003). Au Royaume-Uni, tant les introductions que la colonisation de nouveaux sites de reproduction ont clairement été répertoriées (Bell, 1977 ; Banks, 1989 ; Beebee, 1995 ; Blackwell, 2002). Cependant, l'absence du Triton alpestre dans ce pays est clairement due à la présence actuelle de la Manche. En Espagne, l'analyse génétique des individus d'une population isolée à trois cents kilomètres de la Cordillère Cantabrique a permis de montrer qu'ils avaient été introduits (Arano *et al.*, 1991), tandis que le suivi de cette population a permis de montrer son expansion (Martinez-Solano *et al.*, 2003). Cependant, lors d'une étude des populations de Triton palmé *Triturus helveticus* (Razoumowky, 1789) des Causses du Larzac en 2001, au sud de l'aire de répartition du Triton alpestre, j'ai découvert une population de Triton alpestre, sur la commune du Cros, dans le département de l'Hérault. Sur la base de l'isolement géographique de cette population, de l'absence de l'espèce dans des inventaires menés dans les années 1970 et d'informations recueillies localement, cette population serait le fruit d'une introduction effectuée vers 1990 (Gabrion *et al.*, 1977 ; Denoël *et al.*, 2001a ; Duguet & Melki, 2003).

L'objectif de la présente étude est de caractériser le succès de cette introduction en termes de persistance des animaux introduits, de leur importance numérique vis-à-vis des espèces autochtones, de variations saisonnières d'occupation de l'habitat aquatique, de caractères reproducteurs et de condition corporelle afin de mieux comprendre l'adaptabilité du Triton alpestre à l'environnement supra-méditerranéen français.

## MÉTHODES

Tous les sites se trouvant dans un rayon de 2,5 km autour de celui où a été découvert le Triton alpestre en 2001, (Bagnelades) ont été prospectés au moins une fois en 2003. Les prospections ont eu lieu au printemps (04.V.2003-18.V.2003), en été (25.VII.2003-01.VIII.2003) et en automne (02.X.2003-05.X.2003).

Les coordonnées géographiques et altimétriques ont été obtenues à partir de la carte topographique « 2642O : Le Caylar-La Couvertoirade » de l'Institut Géographique National au 1 : 25 000. La distance en ligne droite entre chaque site étudié et le site d'introduction a été obtenue sur base de cette carte. La grille utilisée est l'Universal Transverse Mercator (UTM), fuseau 31, avec une précision de 100 m. La superficie, la profondeur maximale et la conductivité ont été mesurées à chaque point d'eau.

Les tritons ont été capturés avec une épaisseur sur la superficie totale des points d'eau. Les coups d'épuisette ont été donnés en progressant parallèlement au pourtour des points d'eau et en inspectant toutes les zones entre le centre et la périphérie. Une seule mare, apparemment presque dépourvue de tritons, n'a pas pu être inspectée en son centre (Gleize-Yonne). Les captures se sont arrêtées lorsque, après de nombreux coups d'épuisette, aucun adulte n'était capturé. Le nombre d'animaux capturés s'approche ainsi de la taille de la population sexuellement active mais il peut être légèrement sous-estimé.

Les tritons ont été maintenus dans des bacs remplis d'eau jusqu'à la fin du recensement (au plus quelques heures). Le nombre d'individus de chaque espèce et de chaque sexe a été relevé. A Bagnelades, une partie des individus capturés a été mesurée (longueur entre le museau et l'extrémité postérieure du cloaque : précision d'un mm ; largeur du cloaque : précision de 0,5 mm) et pesée (précision de 0,1 g).

Les caractères morphologiques (longueur museau-cloaque, masse, largeur du cloaque) ont été comparés à l'aide d'une analyse de variance (ANOVA). Avant d'être testées, les valeurs de longueur et de masse ont été transformées en prenant leur logarithme en base 10. Cependant, les moyennes et erreurs-types (SE) de longueur et de masse présentées ne sont pas transformées pour une meilleure lisibilité. La condition corporelle des tritons a été obtenue en calculant les résidus de la régression de la masse sur la longueur et ensuite comparée avec une analyse de variance suivie du test *post-hoc* de Tukey (Sokal & Rohlf, 1995 ; Jakob *et al.* , 1996).

## RÉSULTATS

### CARACTÉRISATION DES SITES

Bagnelades : site d'introduction (Tableau I). Mare quadrangulaire sans revêtement artificiel d'une superficie variant entre 180 et 320 m<sup>2</sup> selon la hauteur du niveau d'eau (1,4 m à 2 m). L'eau est limpide à semi-limpide, la conductivité entre 263 et 467  $\mu$ S/cm et le pH entre 6,6 et 7,6. La zone rivulaire est peu profonde (10-50 cm) et envahie principalement par des glycéries *Glyceria* sp. mais aussi par une potamogetonacée : *Groenlandia densa*. La zone profonde, plus centrale, est occupée par des potamots *Potamogeton fluitans*. Un îlot de massette *Typha* sp. se situe en bordure de la zone profonde, mais est complètement entouré d'eau libre. Quelques lentilles d'eau *Lemna minor* sont présentes au printemps, davantage en été. La mare est bordée de broussailles, de tas de pierres et d'arbres mais un défrichage entre août et octobre 2003 a dégagé les environs immédiats du point d'eau. La mare se situe au milieu de champs cultivés, au bord immédiat d'une route.

Neuf autres mares sont situées entre 1 300 et 2 500 m de Bagnelades (Tableau I). Toutes sauf une (Les Labres) sont munies d'un revêtement en ciment ou en pierres jointes. Elles sont toutes en milieu ouvert (prés ou landes) à l'exception de Oulette et Claux del Roc dans une chênaie. Selon les visites, la végétation occupait des superficies variables des points d'eau. Des espèces invasives comme les lentilles d'eau recouvraient parfois l'entièreté de mares comme aux Labres ou à la Bergerie de l'Hôpital. Une seule mare contenait des poissons (*Carassius auratus* à Frachurade).

### ABONDANCE DES TRITONS

La principale population de Triton alpestre *Triturus alpestris* se trouve au site d'introduction, Bagnelades. 76 adultes (52 mâles-24 femelles) y ont été capturés lors de l'été 2003 (Tableau II). Au printemps, 50 adultes (31 mâles-19 femelles) y ont été pêchés et en automne, 35 (21 mâles-14 femelles). Le seul autre site où cette espèce est présente est la Bergerie de l'Hôpital. Au maximum deux adultes (1 mâle et 1 femelle) y ont été capturés

TABLEAU I

Caractéristiques des mares étudiées en 2003. Abréviations : UTM : Universal Transverse Mercator ( $0,1 \times 0,1$  km ; fuseau 31) ; Alt. : altitude (m) ; Dist. : distance minimale (m) jusqu'au site d'introduction (dénivelé non considéré) ; Superf. : superficie ( $m^2$ ) ; Prof. : profondeur (m) ; Cond. : conductivité ( $\mu S/cm$ )

Site	UTM	Alt.	Dist.	Superf.	Prof.	Cond.
Bagnelades	05290-48558	735	-	180-320	1,4-2	263-467
Bergerie de l'Hôpital	05304-48564	710	1 500	100-135	1,4-2,2	222-271
Le Laquet	05309-48545	755	2 250	26-55	0,8-1,2	83-288
Champs du Mas	05313-48556	770	2 250	2-55	0,06-0,7	254
Les Labres	05300-48568	710	1 350	75	0,35-0,6	411-592
Le Cros	05296-48575	725	1 700	0-240	0-1,5	91
Frachurade	05283-48583	730	2 500	30-120	0,5-1,5	103-298
Claux del Roc	05282-48574	715	1 750	11	0,06	634
Gleize-Yonne	05287-48571	720	1 300	70	> 1	129-209
Oulette	05271-48571	720	2 300	50-120	0,9-1,3	105-351

TABLEAU II

Abondance des tritons adultes (nombres d'individus capturés et proportions dans la communauté de tritons) dans les points d'eau dans un rayon de 2,5 km autour de Bagnelades (site d'introduction) en 2003

Site	Saison	<i>Triturus alpestris</i>	<i>Triturus helveticus</i>	<i>Triturus marmoratus</i>	Total
Bagnelades	Printemps	50 (34 %)	97 (66 %)	1 (1 %)	148
	Été	76 (58 %)	54 (42 %)	0	130
	Automne	35 (44 %)	44 (56 %)	0	79
Bergerie de l'Hôpital	Printemps	1 (1 %)	83 (89 %)	9 (10 %)	93
	Été	1 (4 %)	24 (96 %)	0	25
	Automne	2 (9 %)	20 (91 %)	0	22
Le Laquet	Printemps	0	157	0	157
	Été	0	66	0	66
	Automne	0	3	0	3
Champs du Mas	Printemps	0	10	0	10
	Été	0	0	0	0
Les Labres	Printemps	0	35 (97 %)	1 (3 %)	36
	Été	0	0	0	0
Le Cros	Printemps	0	158 (89 %)	19 (11 %)	177
	Été	0	0	0	0
Frachurade	Printemps	0	0	0	0
	Été	0	0	0	0
Claux del Roc	Printemps	0	3	0	3
Gleize-Yonne	Printemps	0	0	1	1
Oulette	Printemps	0	85 (97 %)	3 (3 %)	88
	Été	0	73	0	73
	Automne	0	1	0	1

en automne, contre un seul mâle au printemps et en été. Des larves ont également été observées sur les deux sites (principalement à Bagnelades).

Deux autres espèces de tritons, le Triton palmé *T. helveticus* et le Triton marbré *T. marmoratus*, ont été trouvées dans plusieurs des sites étudiés (Tableau II). Le Triton

palmé était le plus fréquent et le plus abondant. Il était présent dans tous les sites, sauf Fra-churade et Gleize-Yonne. La plus grosse population était recensée au Cros (157 adultes). A Bagnelades, Oulette et à la Bergerie de l'Hôpital, il était également présent en grand nombre (maximum de 83 à 97 adultes). Le Triton marbré était plus rare et localisé dans 6 sites (1 à 19 adultes par site).

A Bagnelades, la proportion des différentes espèces de tritons variait suivant la saison (Tableau II). La proportion des adultes de Triton alpestre était plus importante que celle des adultes de Triton palmé en été qu'au printemps (58 % vs. 34 %) et en automne (58 % vs. 44 %). A la Bergerie de l'Hôpital, le Triton alpestre était toujours largement minoritaire (1 %-9 %).

#### CARACTÈRES MORPHOLOGIQUES (BAGNELADES)

Les femelles du Triton alpestre sont plus grandes ( $47,1 \pm 0,4$  mm vs  $42,5 \pm 0,2$  mm ;  $F_{1,130} = 89,4$ ,  $P < 0,001$ ) et plus grosses ( $2,11 \pm 0,07$  g vs  $1,71 \pm 0,04$  mm ;  $F_{1,130} = 37,367$ ,  $P < 0,001$ ) que les mâles. La saison n'a pas d'effet significatif sur la longueur des tritons ( $F_{2,130} = 1,3$ ,  $P = 0,29$ ), mais bien sur leur masse corporelle ( $F_{2,130} = 18,934$ ,  $P < 0,001$ ). La condition corporelle varie en fonction de la saison chez les mâles ( $F_{2,76} = 26,576$ ,  $P < 0,001$ ) et les femelles ( $F_{2,54} = 32,516$ ,  $P < 0,001$ ). Elle était significativement inférieure en été vis-à-vis du printemps (test de Tukey, mâles :  $P < 0,001$  ; femelles :  $P < 0,001$ ) et de l'automne (mâles :  $P < 0,001$  ; femelles :  $P < 0,001$ ), mais similaire entre le printemps et l'automne (mâles :  $P = 0,15$  ; femelles :  $P = 0,50$ ). Les mêmes variations de condition corporelle sont observées chez le Triton palmé (ANOVA, test de Tukey). La seule différence significative entre les deux espèces concerne les mâles en octobre (test de Tukey,  $P < 0,001$  ; Fig. 1).

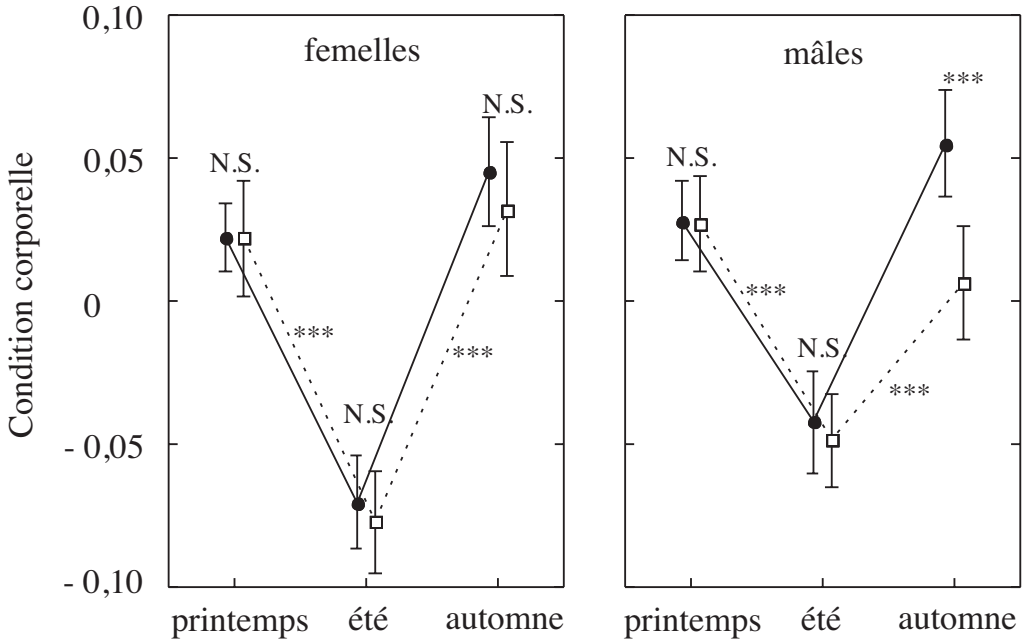


Figure 1. — Condition corporelle (résidus de la régression du log[masse] sur le log[longueur museau-cloaque] ; moyennes et intervalles de confiance à 95 %) des adultes du Triton alpestre (ligne en pointillé et carrés blancs) et du Triton palmé (lignes pleines et cercles pleins) à Bagnelades en 2003. \*\*\*  $P < 0,001$ , N.S. : différence non significative (ANOVA : test de Tukey).

La largeur du cloaque des mâles du Triton alpestre varie avec la saison ( $F_{2,79}=281$ ,  $P < 0,001$ ). Elle est significativement plus grande au printemps ( $5,79 \pm 0,07$  mm) qu'en été ( $3,52 \pm 0,05$  mm) ou en automne ( $3,94 \pm 0,09$  mm) et plus grande en automne qu'en été (tests de Tukey,  $P < 0,001$ ).

## DISCUSSION

Le Triton alpestre a été observé dans deux sites des Causses du Larzac au cours de l'année 2003 : à Bagnelades et à la Bergerie de l'Hôpital. Ses effectifs étaient comparables et même temporairement supérieurs à ceux du Triton palmé au site d'introduction. Ces résultats montrent que le Triton alpestre a pu se maintenir, se reproduire et se disperser dans l'environnement caussenard depuis son introduction et ce malgré la présence des espèces autochtones.

Suite à des discussions avec des herpétologistes du Larzac, l'hypothèse d'une introduction a pu être confirmée pour ces populations. Un naturaliste du sud de la France aurait ainsi relâché des exemplaires de Triton alpestre, précédemment maintenus en aquarium, dans le site de Bagnelades vers 1990. Duguet & Melki (2003) considèrent également l'espèce comme introduite au Larzac. Outre ces observations, plusieurs autres facteurs plaident en faveur d'une introduction. Tout d'abord ces deux stations de Triton alpestre du Larzac sont éloignées des limites connues de la répartition géographique de l'espèce (Joly, 1989 ; Rocek *et al.*, 2003). Les populations connues les plus proches sont situées dans les monts d'Aubrac en Lozère à Saint-Chély d'Apcher, c'est-à-dire à 86 km au nord à vol d'oiseau (Joly, 1989 ; Rocek *et al.*, 2003). Ensuite seules deux populations ont été observées malgré des prospections intensives dans plus d'une centaine de mares (obs. pers. de 2001 à 2004) et alors que de nombreux sites pourraient être favorables à l'espèce et auraient été susceptibles d'être colonisés dans le cas d'une présence naturelle. Enfin des inventaires détaillés menés dans les années soixante-dix au Larzac (y compris à Bagnelades) ne font pas état de la présence du Triton alpestre (Gabrion *et al.*, 1977). L'origine de ces animaux introduits demeurant inconnue, il serait intéressant d'effectuer une analyse génétique sur des individus de cette population. Les adultes observés entre 2001 et 2003 dans cette mare ne sont pas les animaux introduits mais leurs descendants. En effet, l'espérance de vie du Triton alpestre dans des milieux similaires est de 7 à 10 ans (Denoël & Joly, 2000 ; Miaud *et al.*, 2000 ; Perret *et al.*, 2003). La reproduction a donc été effective, menant à des effectifs tout à fait viables de tritons adultes : jusqu'à plus de soixante-dix adultes capturés. D'autre part, la reproduction se poursuit car de nombreuses larves y sont toujours observées.

Le Larzac est situé à cheval sur les départements de l'Hérault, du Gard et de l'Aveyron. Il est caractérisé par un paysage ouvert (causses) : des landes totalement dégagées et arbustives, voire boisées par endroits, des prés pâturés (ovins, bovins et équins) et des champs cultivés dans les fonds de vallées plus riches en sédiments (« *terra rossa* ») (Bernard, 1996). La nature calcaire du sol étant peu favorable à la persistance de points d'eau, les agriculteurs ont creusé de nombreuses mares artificielles en ciment et en pierres jointes, localement dénommées « lavagnes » ou « lavognes », pour l'abreuvement des troupeaux (Bernard, 1996 ; Bousquet, 1997). Ces sites sont alors devenus des milieux de reproduction pour de nombreuses espèces qui n'auraient pu survivre dans cet environnement sans eux (Gabrion *et al.*, 1977). Le secteur étudié, autour de Bagnelades, rassemble les différentes entités paysagères typiques des causses. Le Triton alpestre a été observé dans une mare sans revêtement dans une grande zone cultivée de fond de vallée (Bagnelades), mais aussi dans une lavagne en pierres jointes en versant de colline à la limite entre une lande arbustive et des pâturages (Bergerie de l'Hôpital).

En plus de s'être maintenus dans la population où ils ont été libérés, des Tritons alpestres se sont dispersés à travers l'environnement caussenard. Ils ont ainsi rejoint la lavagne de la Bergerie de l'Hôpital, un site où l'espèce n'était pas connue, situé à 1,5 km de distance à vol d'oiseau de Bagnelades. Le chemin parcouru pour y arriver est inconnu, mais ils ont dû traverser des champs, des prés pâturés et un peu de landes arbustives. Chez le Triton



alpestre, les juvéniles sont considérés comme étant la phase dispersante principale (Joly & Grolet, 1996). Cependant, les adultes peuvent aussi faire preuve de nomadisme (35 à 37 % des individus dans des populations françaises : Perret *et al.*, 2003). Il est plausible que ce soit les descendants des animaux introduits qui aient migré (sauf s'il s'agissait de juvéniles), mais des adultes introduits pourraient également s'être dispersés plus loin que les distances habituellement parcourues chez l'espèce, suite au stress causé par le changement de milieu. Le Triton alpestre adulte est en effet connu pour montrer une fidélité à son site de reproduction (Joly & Miaud, 1989). Les distances parcourues sont variables suivant les sites ; généralement quelques centaines de mètres au plus (Joly & Miaud, 1989). De plus longues migrations, y compris sur des dénivelés importants, ont cependant été notées (Vilter & Vilter, 1962). Le petit nombre de tritons adultes présents à la lavagne de la Bergerie de l'hôpital (maximum un couple) suggère que la colonisation du site est récente et que peu de tritons ont effectué une migration depuis Bagnelades. Toutefois il est possible que davantage de tritons aient migré jusqu'au site de la Bergerie de l'Hôpital mais ne s'y soient pas maintenus. Quoiqu'il ne puisse pas être exclu que peu de tritons se soient tout simplement dispersés, une hypothèse plus vraisemblable est que de nombreux tritons aient migré dans différentes directions sans trouver de points d'eau, la densité de points d'eau n'étant pas très importante dans le Larzac. Cette hypothèse est également étayée par l'absence du Triton alpestre dans de nombreux milieux favorables aux alentours immédiats ou même ailleurs dans le Larzac. Un suivi à long terme permettrait de déterminer la vitesse d'extension géographique du Triton alpestre.

Le cycle annuel classique des tritons consiste en une migration depuis le refuge terrestre d'hibernation jusqu'au point d'eau de reproduction dès les premiers réchauffements post-hivernaux et ce d'autant plus qu'il fait humide. Les tritons restent alors quelques mois à l'eau pour la quitter au printemps, voire dans le courant de l'été (Miaud, 1990 ; von Lindener, 1992). Des exceptions existent cependant telles une longue résidence à l'eau entre le printemps et l'automne dans certains lacs d'altitude (Denoël & Joly, 2001) ou une migration pré-hivernale des tritons vers le milieu aquatique dans des sites de basse altitude qu'ils soient situés en zone méditerranéenne (Jakob *et al.*, 2002) ou non (van Gelder, 1973). Dans le Larzac, le Triton palmé est connu pour avoir des mœurs fort aquatiques (Gabrion *et al.*, 1977). Mes résultats confirment cette tendance moins terrestre car d'importants effectifs de Triton palmé ont été trouvés à l'eau en été et en automne dans deux sites (Bagnelades et Bergerie de l'Hôpital). Chez le Triton alpestre, il y avait même plus d'adultes à l'eau en été qu'aux autres périodes. Dans les autres sites environnants où le Triton palmé abondait au printemps, les adultes étaient nettement moins nombreux, voire absents, en été et totalement absents en automne. Cependant, il existe aussi d'autres sites où le Triton palmé reste à l'eau toute l'année (obs. pers.). Ainsi la phénologie des tritons varie fortement d'un site à l'autre au sein d'une même aire géographique. L'assèchement pourrait expliquer ces variations et ce particulièrement lors de l'été 2003 qui a été particulièrement sec (Lutherbacher *et al.*, 2003). La lavagne du Cros s'est asséchée, mais les autres ont gardé de l'eau, indiquant que d'autres conditions, éventuellement liées à la sécheresse estivale, entrent en jeu. Le Triton marbré, quant à lui, n'a été observé qu'au printemps, ce qui indique des mœurs davantage terrestres. Une telle absence de cette espèce dans le milieu aquatique dès l'été a également été constatée en milieu méditerranéen (Jakob *et al.*, 2002, 2003).

Le Triton alpestre du Larzac se reproduit durant la période printanière (mars-juin), c'est-à-dire à la période classique de l'espèce dans ce type d'environnement (Griffiths, 1996). Le cloaque des mâles était gonflé uniquement à cette période (cette étude), indiquant une activité sexuelle (Denoël *et al.*, 2001b). La même caractéristique est rencontrée chez le Triton palmé (obs. pers.). La taille du cloaque des mâles de ces deux espèces augmente légèrement après l'été, mais reste trop réduite en octobre pour laisser suggérer d'éventuelles parades automnales, comme cela a été observé dans un site du nord-ouest de l'Italie (Andreone, 1992). Il est peu vraisemblable que l'espèce se reproduise en hiver car, contrairement à des sites de basse altitude davantage méditerranéens (Jakob *et al.*, 2002, 2003), les températures sont froides sur le plateau du Larzac durant cette période (Gabrion *et al.*, 1978).

L'été ne semble pas être une saison favorable pour les tritons. Ceux menant une vie terrestre estivent très probablement pendant de longues périodes, étant donné les hautes

températures et le manque de pluviosité durant cette saison (Gabrion *et al.*, 1978). Le milieu aquatique, tant qu'il reste permanent, est certainement davantage favorable à cette période, ce qui expliquerait la présence continue de tritons dans plusieurs mares. Cependant, la condition corporelle des tritons, tant palmé qu'alpestre, diminue fortement en été, or elle est un indicateur de la quantité des réserves énergétiques (Denoël *et al.*, 2002). Les tritons usent ainsi plus de réserves qu'ils n'en font après la période reproductrice printanière et ne commencent à reprendre du poids qu'en fin d'été. Chez les femelles, la diminution de condition peut être attribuée à la ponte printanière. Cependant, chez les mâles, chez qui une diminution significative est aussi notée, elle laisse principalement suggérer une mauvaise condition individuelle. Les deux espèces de tritons ont des conditions similaires aux différentes périodes, mais les mâles du Triton palmé ont un embonpoint largement supérieur à celui des mâles du Triton alpestre en automne. Le Triton palmé est fort commun sur l'ensemble du Larzac, ce qui indique son adaptation à ce type de milieu. Quoique le Triton alpestre ait une grande amplitude d'habitat (Denoël *et al.*, 2001a), il serait peut-être moins adapté à cet environnement, mais son maintien dans la population montre toutefois qu'il s'en accommode bien.

D'un autre côté, l'introduction d'espèces exotiques peut constituer une menace pour les populations locales (Kats & Ferrer, 2003 ; Kiesecker, 2003). Ainsi, dans les milieux aquatiques, les introductions de poissons, écrevisses ou amphibiens (surtout la Grenouille-taureau et le Crapaud marin) ont des conséquences désastreuses en exerçant une prédation ou une compétition sur les amphibiens locaux, mais aussi en déstabilisant la structure des communautés. Chez le Triton à crête, l'introduction et la propagation de *T. carnifex* au sein de l'aire géographique de *T. cristatus* a amené la raréfaction de l'espèce autochtone (Arntzen & Thorpe, 1999). Contrairement aux introductions de *T. carnifex* vis-à-vis de *T. cristatus*, le Triton alpestre ne peut s'hybrider avec les espèces locales et ne constitue ainsi pas une menace en terme de pollution génétique. Quoique le Triton alpestre du Larzac ne semble pas se comporter comme une espèce fortement invasive, son expansion reste à surveiller et toute introduction de ce type est à proscrire.

L'introduction réussie du Triton alpestre dans l'environnement caussenard indique que cet environnement lui convient et que cette espèce supporte une éventuelle compétition avec les autres espèces de tritons. La faible progression depuis le site d'introduction montre toutefois que la colonisation dans ce milieu est un processus relativement lent. D'autres milieux, défavorables à l'heure actuelle ou par le passé lors de la recolonisation post-glaciaire, ont peut-être bloqué la migration du Triton alpestre. Des études en bordures d'aire et un suivi des populations locales et des fluctuations d'effectifs entre le Triton alpestre et les autres espèces de tritons seraient nécessaires pour améliorer notre compréhension de la répartition de cette espèce.

## REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier F. Hourlay, J. Laduron et P. Petitfrère pour leur aide sur le terrain, D. Desfrères pour l'accès à sa lavagne et M. Salze et G. Hanula pour les renseignements apportés sur l'introduction du Triton alpestre à Bagnelades, ainsi que la préfecture de l'Hérault, le Ministère de l'Ecologie et du Développement durable ainsi que le Conseil National de Protection de la Nature pour l'autorisation de capture des tritons. Cette recherche a été soutenue au travers d'un poste de Chargé de Recherches, d'un crédit pour brefs séjours et de crédits aux chercheurs (1.5.011.03 et 1.5.120.04) du Fonds National de la Recherche Scientifique (Belgique).

## RÉFÉRENCES

- ANDREONE, F. (1992). — Adaptation of the reproductive cycle in *Triturus alpestris apuanus* to an unpredictable habitat. *Amphibia-Reptilia*, 13 : 251-261.
- ARANO, B. & ARNTZEN, J.W. (1987). — Genetic differentiation in the Alpine newt, *Triturus alpestris*. Pp. 21-24, in : J.J. Van Gelder, H. Strijbosch & P.J.M. Bergers (eds). *4th Ordinary General Meeting of the Societas Europaea Herpetologica*. Faculty of Sciences, Nijmegen.



- 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.
- ARNTZEN, J.W. (1995). — European newts : a model system for evolutionary studies. Pp. 26-32, in : M. A. Carretero (ed.). *Scientia Herpetologica*. Asociacion Herpetologica Española, Societas Europaea Herpetologica, Barcelona.
- ARNTZEN, J.W. & THORPE, R.S. (1999). — Italian crested newts (*Triturus carnifex*) in the Basin of Geneva : Distribution and genetic interactions with autochthonous species. *Herpetologica*, 55 : 423-433.
- BANKS, B. (1989). — Alpine newts in north-east England. *Brit. Herp. Soc. Bull.*, 30 : 4-5.
- BEEBEE, T.J.C. (1995). — Ever-earlier breeding migrations by Alpine newts (*Triturus alpestris*) living wild in Britain. *Brit. Herp. Soc. Bull.*, 51 : 5-7
- BELL, A.P. (1977). — An English colony of the Alpine newt. *Brit. J. Herp.* 5 : 748.
- BERNARD, C. (1996). — *Flore des Caussees*. Société Botanique du Centre-Ouest, Saint-Sulpice-de-Royan, France.
- BLACKWELL, K. (2002). — *Triturus alpestris* in Britain. *Herpetol. Bull.*, 79 : 32.
- BOUSQUET, J.C. (1997). — *Géologie du Languedoc-Roussillon*. Presses du Languedoc, Editions du B.G.R.M., Montpellier.
- 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, Université de Paris-Sud, Orsay.
- CASTANET, J. & GUYETANT, R. (1989). — *Atlas de répartition des amphibiens et reptiles de France*. Société Herpétologique de France, Paris.
- DENOËL, M. (1996). — Etude comparée du comportement de cour de *Triturus alpestris alpestris* (Laurenti, 1768) et *Triturus alpestris cyreni* (Wolterstorff, 1932) (Amphibia, Caudata) : approche évolutive. *Cah. Ethol.*, 16 : 133-258.
- DENOËL, M. & JOLY, P. (2000). — Neoteny and progenesis as two heterochronic processes involved in paedomorphosis in *Triturus alpestris* (Amphibia : Caudata). *Proc. R. Soc. Lond. Ser. B, Biol. Sci.*, 267 : 1481-1485.
- DENOËL, 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.
- DENOËL, M., DUGUET, R., DZUKIC, G., KALEZIC, M. & MAZZOTTI, S. (2001a). — Biogeography and ecology of paedomorphosis in *Triturus alpestris* (Amphibia, Caudata). *J. Biogeogr.*, 28 : 1271-1280.
- DENOËL, M., PONCIN, P. & RUWET, J.C. (2001b). — Sexual compatibility between two heterochronic morphs in the Alpine newt, *Triturus alpestris*. *Anim. Behav.*, 62 : 559-566.
- DENOËL, 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.
- DUGUET, R. & MELKI, F. (eds.). (2003). — *Les amphibiens de France, Belgique et Luxembourg*. Collection Parthénope, édition Biotope, Mèze.
- GABRION, J., SENTEIN, P. & GABRION, C. (1977). — Les populations néoténiques de *Triturus helveticus* Raz. des Caussees et du Bas-Languedoc. I. Répartition et caractéristiques. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 31 : 489-506.
- GABRION, J., SENTEIN, P. & GABRION, C. (1978). — Les populations néoténiques de *Triturus helveticus* Raz. des Caussees et du Bas-Languedoc. II. Ecologie. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 32 : 577-610.
- GRIFFITHS, R.A. (1996). — *Newts and salamanders of Europe*. T. & A. D. Poyser Natural History, London.
- GROSSENBACHER, K. (1988). — *Atlas de distribution des amphibiens de Suisse*. Ligue Suisse pour la Protection de la Nature, Bâle.
- HERRE, W. (1932). — Die Schädel der Unterarten des *Triton alpestris* Laur. *Zool. Anz.*, 97 : 211-225.
- HERRERO, P., ARANO, B. & DE LA VEGA, C.G. (1989). — Chromosome differentiation in the *Triturus alpestris* complex (Amphibia, Caudata). *Genetica*, 79 : 27-35.
- JAKOB, C., SEITZ, A., CRIVELLI, A.J. & MIAUD, C. (2002). — Growth cycle of the marbled newt (*Triturus marmoratus*) in the Mediterranean region assessed by skeletochronology. *Amphibia-Reptilia*, 23 : 407-418.
- JAKOB, C., MIAUD, C., CRIVELLI, A.J. & VEITH, M. (2003). — How to cope with periods of drought ? Age at maturity, longevity, and growth of marbled newts (*Triturus marmoratus*) in Mediterranean temporary ponds. *Can. J. Zool.*, 81 : 1905-1911.
- JAKOB, E.M., MARSHALL, S.D. & UETZ, G.W. (1996). — Estimating fitness : a comparison of body condition indices. *Oikos*, 77 : 61-67.
- JOLY, P. (1989). — *Triturus alpestris*. Pp. 42-43, in : J. Castanet & R. Guyetant (eds.). *Atlas de répartition des amphibiens et reptiles de France*. Société Herpétologique de France, Paris.
- 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. (1989). — Fidelity to the breeding site in the Alpine newt *Triturus alpestris*. *Behav. Proces.*, 19 : 47-56.
- KATS, L.B. & FERRER, R.P. (2003). — Alien predators and amphibian declines : review of two decades of science and the transition to conservation. *Divers. Distrib.*, 9 : 99-110.
- KIESECKER, J.M. (2003). — Invasive species as a global problem : Towards understanding the worldwide decline of amphibians. Pp. 113-126, in : R. D. Semlitsch (ed.). *Amphibian Conservation*. Smithsonian, Washington.

- LUTERBACHER, J., DIETRICH, D., XOPLAKI, E., GROSJEAN, M. & WANNER, H. (2004). — European seasonal and annual temperature variability, trends, and extremes since 1500. *Science*, 303 : 1499-1503.
- MARTINEZ-SOLANO, I., BOSCH, J. & GARCIA-PARIS, M. (2003). — Demographic trends and community stability in a montane amphibian assemblage. *Conserv. Biol.*, 17 : 238-244.
- MIAUD, C. (1990). — *La dynamique des populations subdivisées : étude comparative chez trois amphibiens urodèles* (*Triturus alpestris*, *T. helveticus* et *T. cristatus*). Thèse de Doctorat, Université-Claude Bernard Lyon I, Villeurbanne.
- 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.
- OOSTERBROEK, P. & ARNTZEN, J.W. (1992). — Area-cladograms of circum-Mediterranean taxa in relation to Mediterranean paleogeography. *J. Biogeogr.*, 19 : 3-20.
- PERRET, N., PRADEL, R., MIAUD, C., GROLET, O. & JOLY, P. (2003). — Transience, dispersal and survival rates in newt patchy populations. *J. Anim. Ecol.*, 72 : 567-575.
- RECUERO-GIL, E. & MARTINEZ-SOLANO, I. (2002). — *Triturus alpestris* (Laurenti, 1768). Triton alpino. Pp. 58-60, in : J.M. Pleguezuelos, R. Marquez & M. Lizana (eds.). *Atlas y libro rojo de los anfibios y reptiles de España*. Ministerio de Medio Ambiente, Madrid.
- ROCEK, Z., JOLY, P. & GROSSENBACHER, K. (2003). — *Triturus alpestris* (Laurenti, 1768), Bergmolch. Pp. 607-656, in : K. Grossenbacher & B. Thiesmeier (eds.). *Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas. Schwanzlurche IIA*. Aula, Wiebelsheim.
- SOKAL, R.R. & ROHLF, F.J. (1995). — *Biometry*. Freeman and Co, New York.
- STEINER, H. (1950). — Die Differenzierung der paläarktischen Salamandriden während des Pleistozäns. *Rev. Suisse Zool.*, 57 : 590-603.
- VAN GELDER, J.J. (1973). — Ecological observations on amphibia in the Netherlands. II. *Triturus helveticus helveticus* Razoumowski : Migration, hibernation and neoteny. *Neth. J. Zool.*, 23 : 86-108.
- VILTER, A. & VILTER, V. (1962). — Migration de reproduction chez le Triton alpestre des Alpes vaudoises. *Compt. Rend. Acad. Sci.*, 156 : 2005-2007.
- 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. Feldherpetol.*, 3 : 1-117.
- WOLTERSTOREFF, W. (1932). — *Triturus* (=Triton) *alpestris* subsp. *cyreni*, eine neue Unterart des Bergmolches aus Nordwestspanien. *Zool. Anz.*, 97 : 135-141.
- ZUIDERWIJK, A. (1980). — Amphibian distribution patterns in western Europe. *Bijdr. Dierk.*, 50 : 52-72.