

**ETUDE DE POPULATIONS DE TRITONS :
TRITURUS ALPESTRIS ET T. HELVETICUS
DANS UNE MARE TEMPORAIRE D'ALTITUDE
(EST DE LA FRANCE - MASSIF DU JURA)**

Robert GUYETANT¹, Hugues PINSTON²,
Jean-Pierre HEROLD², Jean-Claude ROUGEOT²

RESUME

Ce travail a été réalisé dans le cadre général d'études de milieux d'altitude. Le milieu consiste en une mare située dans l'Est de la France (830 m, Mignovillard) et dont l'assèchement est progressif depuis plusieurs années : comblement par la végétation et déficit hydrique en 1987-88-89.

Autour de cette mare, nous avons récolté en mai 1990, 67 *Triturus helveticus* et 47 *Triturus alpestris*. Afin de tester l'ensemble des individus récoltés, nous avons pratiqué l'ablation de doigts puis nous avons étudié l'âge des animaux selon les techniques d'analyses des marques de croissance et des L.A.C. Nous voulions ainsi préciser si les individus capturés étaient des individus âgés ou si au contraire toutes les classes d'âge étaient représentées dans notre échantillon de départ. La mare n'ayant été dégagée de ses atterrissements sur une épaisseur de 20 cm, nous pourrions suivre ultérieurement le devenir des animaux ainsi que la dynamique de la petite population de départ.

**STUDY OF NEWTS POPULATIONS : TRITURUS ALPESTRIS
AND T. HELVETICUS IN A MOUNTAIN TEMPORARY POND
(EAST OF FRANCE - JURA)**

SUMMARY

This work was realized in the field and consists in general studies of mountain - biotops in a temporary pond in eastern France (830 m. Alt., vil. Mignovillard). The degree of drying was provoked by different factors : great growth of the herbaceous vegetation and a deficient rainfall in the years 1987-88-89. From the borders of this pond we collected in May 1990, 67 Triturus helveticus and 47 Triturus alpestris.

¹ Université de SAVOIE, Laboratoire d'Ecologie, BP 1104, 73011 CHAMBERY Cedex

² Université de FRANCHE-COMTE, Laboratoire d'Ecologie et de Physiologie, Route de Gray, 25030 BESANCON CEDEX

In order to recognize and to examine all individuals, we removed one finger from each newt, according to a definite code. This technic allows us to analyse the age of each animal by counting the bone growth marks. We conclude that all age classes were present in these adult populations but juveniles were not observed. We inferred a strong impregnation at the breeding place. Consequently the bottom of the pond was dredged in order to obtain water level compatible with successful metamorphosis of the larvae.

L'étude des populations d'Amphibiens se révèle plus ou moins complexe selon les espèces ; certaines d'entre elles sont plus intéressantes à examiner du fait que la reproduction s'effectue le plus souvent dans des milieux de surface restreinte, et en conséquence, les prélèvements et les comptages d'individus sont facilités. Lorsque les sites sont occupés par plusieurs espèces, l'intérêt est augmenté parce que peuvent apparaître des phénomènes de compétition intra ou interspécifiques. Enfin, lorsque les mares sont peu nombreuses, voire uniques sur de grandes distances (2 km ou plus), on peut aborder des points délicats tels que les taux de survie ou le renouvellement des individus lorsque les facteurs abiotiques deviennent défavorables. Ainsi, en cas d'assèchements temporaires des biotopes de reproduction, on peut se demander si les individus restent sur place ou s'ils effectuent des déplacements pour rechercher d'autres sites de ponte. En d'autres termes, développent-ils une stratégie de survie en colonisant des milieux nouveaux ou restent-ils fidèles au site qui les a vu naître ?

Triturus alpestris Laurenti et *Triturus helveticus* Razoumovski espèces ubiquistes dans le choix des lieux de ponte constituent un bon modèle pour tester le degré d'imprégnation à un biotope donné. Chez d'autres espèces d'Urodèles, Gill (1978 a et b) a montré que *Notophthalmus viridescens* était fidèle à une mare précise mais aussi que les jeunes alimentent chaque année des sites éloignés de 500 m les uns des autres. Récemment, Miaud (1990) a étudié les déplacements de *Triturus alpestris*, *Triturus helveticus* et *Triturus cristatus* capturés dans une mare de plaine et relâchés à des distances équidistantes de celle-ci. Il observe que le retour des individus sur le site de reproduction est assez constant mais il remarque aussi que des possibilités d'échanges existent entre mares proches surtout l'orsqu'on passe d'une année à l'autre.

LIEU ET TECHNIQUES D'ETUDE

Notre lieu d'étude, situé en altitude, est séparé de tout milieu aquatique par une distance d'environ 1 km, par ailleurs, il est sur terrain plat ce qui élimine les transports d'individus ou de larves par ruissellement lors de fortes chutes de pluie. Enfin, la mare est totalement envahie par la végétation herbacée depuis plusieurs années. Les précipitations atmosphériques au printemps apportent un peu d'eau mais très rapidement le milieu s'assèche en avril-mai et ce d'autant plus que le déficit pluviométrique est important.

Les Tritons ont été capturés le 15 avril 1990, sous les pierres situées en bordure d'une mare asséchée mais qui avait été aménagée à l'automne précédent (élimination de l'excédent de terre et de végétaux herbacés). Le site étudié est localisé dans l'Est de la France (Mignovillard, Massif du Jura, 880 m d'altitude).

Au total 49 *Triturus alpestris* et 67 *Triturus helveticus* ont été mesurés, à l'aide

d'un pied à coulisse, de l'extrémité de la tête à la base du cloaque, ainsi qu'à la portion terminale de la queue. Après une pesée individuelle, 1 ou 2 doigts ont été sectionnés en vue d'analyses histologiques ultérieures. Les sections avaient aussi pour objet un marquage de chaque animal qui était relâché sur le lieu de capture. Les échantillons ont été conservés dans l'alcool à 90° puis préparés suivant les techniques d'analyses classiques en squeletto chronologie (Castanet, 1982).

Après une déminéralisation à l'acide nitrique à 3 % pendant 6 heures, les doigts sont lavés soigneusement à l'eau puis débités en sections transversales de 20 µm d'épaisseur à l'aide d'un microtome à congélation. Une coloration à l'hématoxyline d'Ehrlich suivie d'un lavage à l'eau du robinet permet une bonne observation des coupes. Les meilleures d'entre elles choisies pour l'épaisseur de la couche du tissu osseux cortical et le faible volume de la cavité médullaire, sont montées entre lame et lamelles en résine aqueuse (aquamount). Les examens histologiques sont effectués à l'aide d'un photomicroscope, en lumière transmise le plus souvent et en présence de filtres appropriés.

RESULTATS - DISCUSSION

L'examen des coupes histologiques permet de visualiser, sur les sections les plus régulières, un certain nombre de lignes hématoxylinophiles représentatives d'un arrêt de croissance hivernale et appelées lignes d'arrêt de croissance (L.A.C.) par de nombreux auteurs (Castanet, 1974 ; Francillon, 1987). Sachant que ces L.A.C. ont une périodicité annuelle chez de nombreux tritons (Francillon, 1979) et qu'elles dépendent directement du mode de vie des individus, on peut alors déterminer de manière précise l'âge des Tritons étudiés après avoir vérifié que les résultats concordent, qu'ils soient issus d'analyses de sections de fémur ou de phalanges.

Bien que Miaud (1990) signale les difficultés pour obtenir des sections interprétables au niveau des phalanges chez *Triturus helveticus* à cause de la très petite taille des doigts de cette espèce, nous n'avons pas voulu modifier la population d'origine en sacrifiant quelques individus. En réalisant des coupes histologiques de doigts entiers nous avons dans une certaine mesure pallié les difficultés de manipulation et les résultats sont tout à fait comparables à ceux que l'on obtient en sectionnant directement le fémur ou l'humérus. Outre l'intérêt de ne pas sacrifier les animaux, l'avantage que procure l'analyse des sections de phalanges a été signalé par Francillon (1987) ; il réside essentiellement dans le fait que la résorption endostéale est plus faible comparativement à celle observée au niveau de sections transversales de fémur ou de tibia.

Quant au problème des L.A.C. dédoublées, certaines d'entre elles ont une origine précise, ainsi la ligne de métamorphose observée par Montori (1989) chez l'Euprocte par exemple ou encore les lignes d'arrêt de croissance estivale chez *Triturus marmoratus* (Caetano *et al.*, 1989). Les autres lignes doubles sont d'interprétation plus délicate, ainsi chez un *Triturus helveticus* mâle qui présente 3 lignes annuelles dédoublées et très rapprochées dont nous avons volontairement arrêté l'âge à 8 ans. Cependant en règle générale, chez *Triturus helveticus* et *Triturus alpestris*, les doubles L.A.C. étant relativement rares, nous n'avons donc pas eu de difficultés particulières pour déterminer l'âge précis de nos animaux.

La distribution en classes d'âge montre une structure homogène de la population chez *Triturus alpestris* (figure 1) avec une nette prédominance des individus mâles

pour les 4e, 5e, 6e années ; les femelles sont en moyenne plus âgées. Les mêmes observations sont effectuées au niveau de la population de *Triturus helveticus* (figure 2) dont les individus atteignent un âge respectable vu leur petite taille. La longévité des femelles y est notablement plus forte que chez l'espèce voisine. En revanche, la structure de la population présente quelques irrégularités dont l'une concerne plus particulièrement la classe d'âge des mâles de 7 ans.

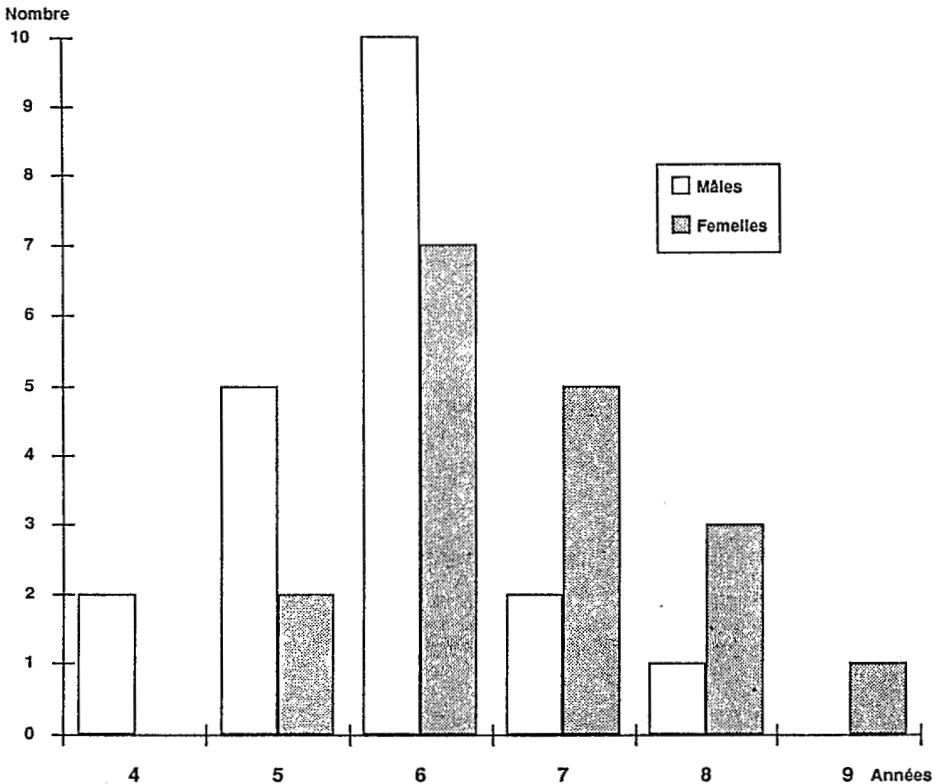


Figure 1. Nombre d'individus par classe d'âge chez *Triturus alpestris* dans une station d'altitude moyenne (880 m)

L'examen des différentes classes d'âge chez *Triturus helveticus* et chez *Triturus alpestris* nous permet de préciser que l'âge minimum des animaux présents est de 4 ans. Aucun juvénile n'a été observé bien que la prospection ait été complète sur la périphérie de la mare, qui au moment du prélèvement était quasiment asséchée. Dans ce cas les Tritons, y compris les jeunes, se réfugient dans des abris occasionnels qui les protègent de la dessiccation. Ces faits plaident en faveur d'un non renouvellement de la population locale depuis quelques années. Bien que les contrôles antérieurs du milieu aient nettement montré que la reproduction s'effectuait dans une profondeur d'eau très faible, très rapidement cet investissement reproducteur s'avérait négatif. Les chutes de pluie peu abondantes en avril-mai depuis quelques années font que le milieu s'assèche très rapidement ce qui élimine les larves avant la métamorphose.

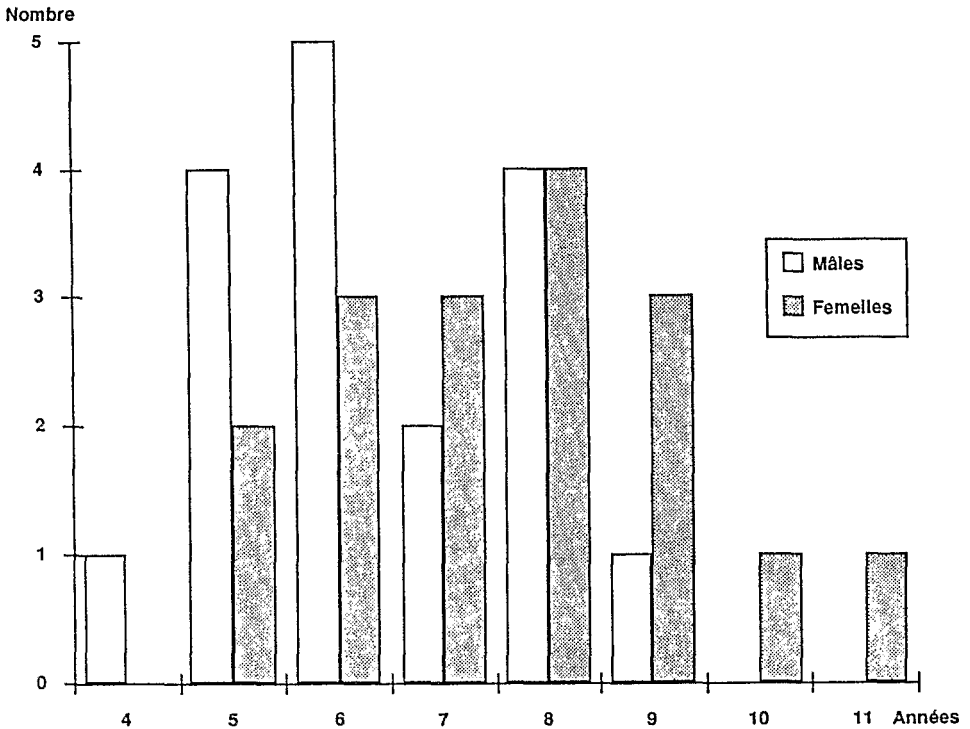


Figure 2. Nombre d'individus par classe d'âge chez *Triturus helveticus* dans une station d'altitude moyenne (880 m)

Se pose alors le problème de la fidélité au site de ponte. Si, comme le laissent penser les premiers examens de l'âge des animaux, la population de Tritons correspond à des espèces dont la dynamique est propre, le renouvellement des individus ne peut s'effectuer que sur le site d'origine. On retrouve des cas similaires dans les lacs de montagne (Chacornac et Joly, 1985).

Le fait que l'on ait deux populations dont l'âge moyen est de 6 ans chez le Triton alpestre et de 7 ans chez le Triton palmé dénote une bonne stabilité de l'ensemble. Comme les autres points de reproduction possibles sont éloignés d'au moins 1 km et que par ailleurs ils sont situés sur terrain plat, il n'y a pas d'apports extérieurs constatés.

Si l'on se réfère aux études antérieures réalisées sur *Notophthalmus viridescens* (Gill, 1978b) ou sur *Triturus vulgaris* (Griffiths, 1984) *Triturus alpestris* et *Triturus helveticus* (Miaud, 1990) on constate que l'éloignement des points d'eau est une source d'isolement des populations. Chez les trois espèces de Tritons européens, Miaud (1990) précise que les mares éloignées de plus de 150 m restent isolées. Mais faut-il considérer cet isolement dans l'acceptation classique du terme ou au contraire envisager des transports indirects tels que ceux des oeufs accrochés à des plantes aquatiques qui seraient elles-mêmes véhiculées par d'autres espèces ou encore des inondations favorisant le brassage génétique au niveau des populations d'Amphibiens

d'une région donnée. Nous pensons que ces échanges sont possibles entre milieux fort éloignés les uns des autres mais qu'ils restent très rares ce qui explique que nous n'ayons pas rencontré de juvéniles post-métamorphiques ni d'individus âgés de 2 ou 3 ans à proximité de la mare.

Nos observations concernant la durée de vie des Tritons de moyenne altitude dénotent une bonne adaptation des espèces *Triturus helveticus* et *Triturus alpestris*. Ces résultats comparés avec ceux obtenus par Miaud (1990) montrent de manière nette que l'âge moyen de *Triturus alpestris* est plus faible dans des populations de plaine par rapport aux individus de montagne (3 ans pour les mâles, 4 ans pour les femelles). Quant à la longévité maximale elle semble identique dans les deux cas (9 ou 10 ans). La reproduction débute donc en altitude chez des Tritons plus âgés, phénomène connu chez d'autres espèces (Caetano *et al.*, 1985 ; Guyétant *et al.*, 1988) et qui se retrouve aussi chez *Triturus helveticus* Mais dans ce dernier cas, la longévité des mâles et surtout celle des femelles est très significativement différente de celle des populations de plaine ; Miaud (1990) par exemple signale une longévité maximale de 8 ans pour les mâles et 6 ans pour les femelles alors que nous atteignons respectivement 9 et 11 ans (figure 2).

Deux interprétations peuvent être évoquées pour expliquer ces différences, d'une part le facteur altitude qui allongerait la durée de vie ; l'hivernage des animaux beaucoup plus long qu'en plaine correspondrait dans cette hypothèse à une phase de repos métabolique qui ne se serait pas comptabilisée dans le potentiel d'espérance de vie (voir à ce sujet la notion "d'âge physiologique" in Saint Girons *et al.*, 1989).

Une autre donnée tout aussi importante est liée à la raréfaction des prédateurs potentiels en altitude (Couleuvre à collier, Héron cendré, etc). Ces observations sont corroborées par l'analyse des travaux de Hagstrom (1977), Verrel *et al.* (1986), Caetano *et al.*, (1985) ; elles infirment donc quelque peu les conclusions selon lesquelles la longévité des petits Tritons serait en rapport avec la taille corporelle (Miaud, 1990).

Quant aux différences entre mâles et femelles nous pensons qu'elles ne sont pas significatives au niveau des populations de plaine mais qu'en revanche elles favoriseraient les femelles des populations d'altitude : *Triturus helveticus* et *Triturus alpestris* (figures 1 et 2), *Triturus marmoratus* (Caetano *et al.*, 1985), *Triturus boscai* (Caetano, 1989). Le sex ratio observé chez les Tritons d'altitude ne montre pas de prépondérance nette d'un sexe par rapport à l'autre (36 femelles et 31 mâles chez *Triturus helveticus*, 26 femelles et 21 mâles chez *Triturus alpestris*) résultats qui corroborent ceux obtenus par Miaud (1990) sur des populations de plaine, mais s'opposent à ceux d'autres auteurs (Blab et Blab, 1981).

CONCLUSION

Cette étude apporte des informations nouvelles quant au maintien de populations d'Urodèles dans un site peu favorable à la reproduction ; la fidélité au lieu de ponte semble assez constante pour le milieu concerné qui est une mare temporaire et le fait d'avoir enlevé l'excédent de végétaux et de terre constitue à notre avis un élément fondamental pour le renouvellement des populations d'Amphibiens présentes. Les observations contribuent donc à démontrer la fragilité de tels milieux situés en altitude et par voie de conséquence leur vulnérabilité.

BIBLIOGRAPHIE

- BLAB J., BLAB L., 1981. Quantitative analyses zur phänologie, erfabbarkeit und population dynamik von molchbeständen des krottenforstes bei Bonn. *Salamandra*, 17 : 147-72.
- CAETANO M.H., CASTANET J. , FRANCILLON H., 1985. Détermination de l'âge de *Triturus marmoratus* (Latreille, 1800) du parc national de Penada Gerês (Portugal) par squelettochronologie - *Amphibia - Reptilia* 6 : 117-132.
- CAETANO M.H., 1989. Age, growth in *Triturus marmoratus* and *Triturus boscai* from different populations. Abst. of the First world Congress of Herpetology, 11-19- Sept. 1989, Univ. of Kent at Canterbury, U.K.
- CASTANET J., 1974. Etude histologique des marques squelettiques de croissance chez *Vipera aspis* L. (Ophidia - viperidae), *Zool. Scr.*, 3 : 137-151.
- CASTANET J., 1982. Recherches sur la croissance du tissu osseux des Reptiles. Application : la méthode squelettochronologique. Thèse, Dr. Sciences, Paris : 155 p., 19 pl.
- CHACORNAC J.M. , JOLY P., 1985. Activité prédatrice du Triton alpestre (*Triturus alpestris*) dans un lac alpin (125 m, Alpes françaises), *Acta oecologica, Oecol. Gener.*, 6 : 93-103.
- FRANCILLON H., 1979. Etude expérimentale des marques de croissance sur les humérus et les fémurs des tritons crêtés (*Triturus cristatus* Laur.) en relation avec la détermination de l'âge individuel. *Acta Zool.*, 60 : 223-232.
- FRANCILLON H., 1987. La croissance des os longs chez les Amphibiens. Son utilisation comme critère d'âge. Thèse Dr. Sciences, Paris : 174 p.
- GILL D.E., 1978a. The metapopulation ecology of the red-spotted newt, *Notophtalmus viridescens* (Rafinesque), *Ecol. Monogr.* 48 : 145-166.
- GILL D.E., 1978b. Effective population size and interdemc migration rates in a metapopulation of the red-spotted newt, *Notophtalmus viridescens* (Rafinesque), *Evolution* 32 (4) : 839-849.
- GRIFFITHS R.A., 1984. Seasonal behaviour and intrahabitat movements in an urban population of smooth newts, *Triturus vulgaris* (Amphibia : Salamandridae), *J. Zool.* (London) 203 : 241-51.
- GUYETANT R., BROSSE S., HEROLD J.P. , PINSTON H. , 1988. Etude de la croissance et du développement de Grenouilles rousses *Rana temporaria* L. en altitude (Alpes du Nord), *C.R. Soc. Biol.*, 182 : 301-307.
- HAGSTROM T., 1977. Growth studies and ageing methods for adult *Triturus vulgaris* L. and *Triturus cristatus* Laurenti (Urodela, Salamandridae), *Zool. Scr.* 6 : 61-68.
- MIAUD Cl., 1990. La dynamique des populations subdivisées : étude comparative chez trois Amphibiens Urodèles (*Triturus alpestris*, *T. helveticus* et *T. cristatus*) . Thèse Science, Lyon : 205 p.

- MONTORI A., 1989. Skeletochronological results in the pyrenean newt *Euproctus asper* (Duges, 1852) in two pyrenean populations. Abst. of the first world, Congress of Herpetology, 11-19 Sept. 1989, Univ. of Kent. Canterbury, U.K.
- SAINT GIRONS H, CASTANET J., BRADSHAW S.D. , BARON J.P., 1989. Démographie comparée de deux populations françaises de *Lacerta viridae* (Laurenti, 1768). Rev. Ecol. (Terre Vie), 44 : 361-386.
- VERREL P., HALLIDAY T. , GRIFFITHS M.L., 1986. The annual reproductive cycle of the smooth newt (*Triturus vulgaris*) in England. *J. Zool.* (London) 210 : 101-119.