

Cahiers d'Ethologie

fondamentale et appliquée, animale et humaine
a quarterly devoted to fundamental and applied, animal and human ethology
(in French, with abstract in English)

Collection Enquêtes et Dossiers : 21

ETUDE COMPAREE DU COMPORTEMENT DE COUR DE DEUX SOUS-ESPECES DU TRITON ALPESTRE

Titre complet en cas de citation :

**Etude comparée du comportement de cour de *Triturus
alpestris alpestris* (LAURENTI, 1768)
et *Triturus alpestris cyreni* (WOLTERSTORFF, 1932)
(*Amphibia, Caudata*) : approche évolutive**

par
Mathieu DENOEL

**A comparative study of courtship
behaviour of *Triturus alpestris alpestris*
(LAURENTI, 1768)
and *Triturus alpestris cyreni*
(WOLTERSTORFF, 1932)
(*Amphibia, Caudata*) :
an evolutionary perspective**

Edités par le service d'Ethologie et de Psychologie animale
Edited by the Laboratory for Ethology and animal Psychology
Institut de Zoologie de l'Université de Liège, Quai Van Beneden, 22, B-4020 Liège.
Tél. : 32-(0)4/366 50 81 • Fax : 32-(0)4/366 50 10

« The evolution of behaviour is central to understanding processes of speciation in animals, and also what evolutionary biologists mean by the term “species” »

BUTLIN, R.K. & RITCHIE, M.G., 1994

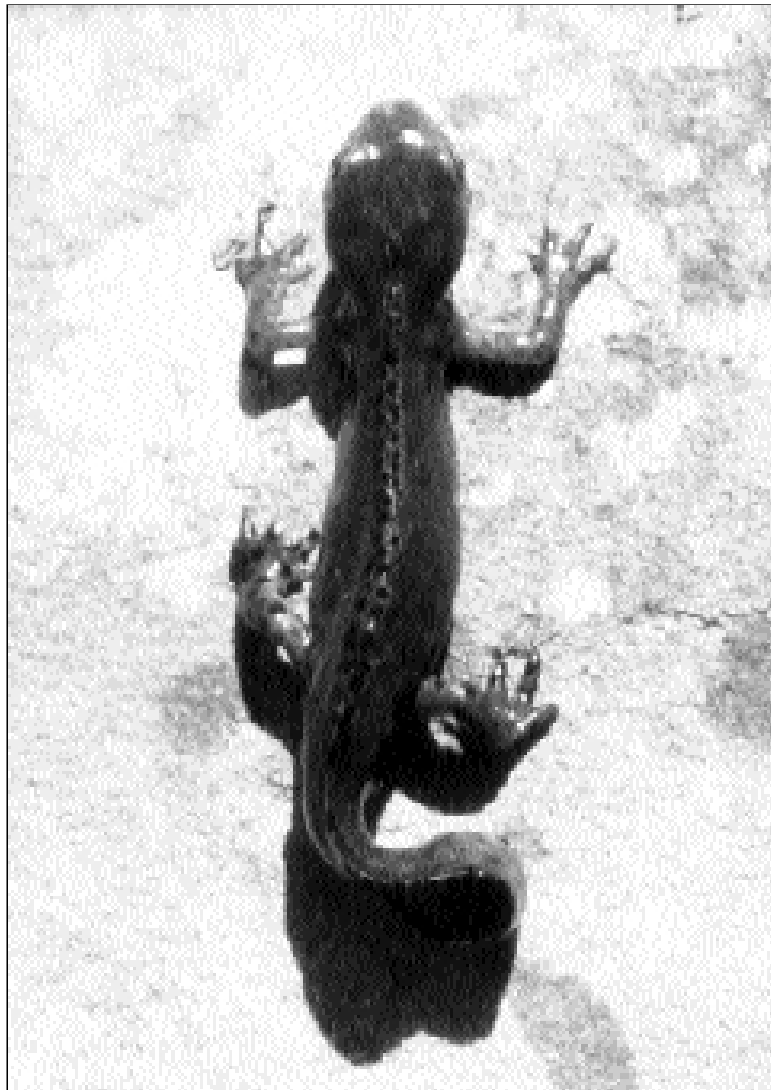


Photo 1. *Triturus alpestris cyreni* mâle (Sierra de Andia, Navarra) (photo M. DENOEL).

REMERCIEMENTS

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

Je voudrais également témoigner ma plus vive reconnaissance à mon directeur de mémoire, le Docteur Pascal Poncin, pour sa continue disponibilité et ses conseils avertis.

Je souhaiterais adresser mes sincères remerciements à Monsieur le Professeur Michel Chardon et à Monsieur Jacques Voss, Conservateur de l'Aquarium, pour leurs encouragements et leurs précieux conseils.

Je voudrais de même remercier Monsieur le Professeur J.K. Lindsey pour son aide et ses suggestions judicieuses en matière de statistique.

Toute ma sympathie s'adresse à Mesdames Anne-Marie Massin et Véronique Maes pour la réalisation des dessins au trait.

Je n'oublie pas non plus les différents membres du service d'Ethologie et de l'Aquarium pour leur soutien logistique tout au long de cette recherche : Messieurs S. Houbart, P. Humpers, R. Maréchal, C. Michel, V. et X. Rouxhet, M. Bockiau, P. Dumont et J.M. Bertholet, et Mesdames D. Caseau, A. Caudron, M. Keirsschietter et C. Keulen.

C'est grâce au Professeur Pilar Herrero que j'ai pu obtenir les dérogations nécessaires à la capture des tritons en Espagne. Dans le cadre des demandes d'autorisation, je suis également reconnaissant à Messieurs J. Stein, Y. Grolinger, S. Tys, J.M. Jiménez, P.L. Martinez, M. Menendez de la Hoz et J. Wintergerst.

Mes plus vifs remerciements s'adressent à la Fondation Lefranc pour son intervention dans les frais occasionnés lors du transport de Belgique en Espagne.

Pour leur communication de données originales, je suis particulièrement reconnaissant à Messieurs Franco Andreone, Anatolij Belyaev, Michel Breuil, Dan Cogalniceanu et Rainer Günther.

Un grand merci à Fred, Paul et Luc pour leur aide sur le terrain, ainsi qu'à mes parents qui m'ont permis de faire ces études et de nombreux voyages grâce auxquels je me suis passionné pour la découverte et la compréhension de ce qui nous entoure.

SOMMAIRE*

SUMMARY	138
RESUME	139
INTRODUCTION	141
Présentation, contexte et objectif de l'étude	141
Espèce, spéciation, mécanismes d'isolement et hybridation	143
Concepts généraux	143
La notion d'espèce	143
La spéciation	144
Les mécanismes d'isolement et leur transgression : l'hybridation	145
L'évolution du comportement sexuel	146
Applications au Genre <i>Triturus</i>	147
Le comportement sexuel des urodèles	148
Généralités	148
Les tritons du genre <i>Triturus</i>	149
Description du comportement de cour	149
Variations au niveau subspécifique et populationnel	153
Phylogénie et comportement	154
MATERIELS ET METHODES	155
Présentation du triton alpestre	155
Description, différenciation et répartition des différents taxons	155
La sous-espèce nominative et la sous-espèce ibérique	156
Les autres taxons	160
Relations entre les taxons	162
La perception de l'environnement	162
Cycle de vie	163
Le comportement sexuel	165
Description du comportement de cour de <i>T. a. alpestris</i>	165
Description du comportement de cour de <i>T. a. apuanus</i>	167
Interférence sexuelle	167
Ecologie	168
Méthodes	169
Origine des animaux étudiés	169
Identification individuelle	171
Maintenance	172
Protocole expérimental	172
Analyse des résultats	173

* Manuscrit reçu le 2 septembre 1996 ; accepté le 7 octobre 1996.

RESULTATS	175
Description qualitative des comportements	175
Comportements du mâle	175
Comportements de la femelle	183
Transitions comportementales	184
Patron général	184
Transitions jusqu'au premier transfert complet	188
Influence de la femelle	190
Sur les phases d'orientation et d'exhibition	190
Sur la phase de transfert du spermatophore	191
Caractéristiques du mouvement d'éventail	195
Durée des bouffées d'éventail	195
Fréquences de battement de la queue lors du mouvement d'éventail	197
Fréquences de battement chez les deux sous-espèces	197
Fréquences de battement selon la taille des tritons	197
Fréquences de battement selon la température de l'eau	197
Les quatre mouvements caudaux de la phase d'exhibition	199
Appréhension du niveau de motivation et d'indécision des mâles	199
Analyse du passage à la phase de transfert du spermatophore et au dépôt	200
Le facteur respiration	201
Parades dans le « vide », comportement d'approche, rapidité	203
Succès des rencontres	203
Selon le nombre de séquences	203
Aux différents dépôts	204
Temps de post-déposition	206
Notion de succès individuel	207
Hybridations, homosexualité, comportements pseudo-mâles	208
Observations de terrain	209
DISCUSSION	213
Un large éventail de comportements et de stimuli	213
Des comportements stéréotypés mais des mouvements modulables	217
Le leurre ou comment attirer une femelle sexuellement négative ou statique	218
Succès des rencontres	218
L'analyse des comportements : une mesure de l'état interne et des conflits d'intérêt	220
La guerre du sperme	224
Différences subspécifiques et spécifiques	224
Evolution du triton alpestre et mise en place des taxons <i>alpestris</i> et <i>cyreni</i>	229
CONCLUSIONS	233
BIBLIOGRAPHIE	235
ANNEXES	247

SUMMARY : A comparative study of courtship behaviour of *Triturus alpestris alpestris* (LAURENTI, 1768) and *Triturus alpestris cyreni* (WOLTERSTORFF, 1932) (Amphibia, Caudata) : an evolutionary perspective.

The species concept in the animal world is very abstract. With diverse methods scientists try to place boundaries between species. But this is generally theoretical. Indeed species are in continuous evolution, located more regularly between two evolutionary categories than inside a well-defined one. In this study we are interested by the courtship of two allopatric subspecies of the Alpine newt, *Triturus alpestris alpestris* and *T. a. cyreni*. We investigate the behaviour of two closely related taxa, in experimental conditions, to display the basis of behaviour evolution and isolating mechanisms prominently.

We have identified 24 behaviours in the male display and principally 3 in the female (negative, static, positive). Sexual encounter will be divided in four stages : orientation during which animals are meeting, fan and lean-in exhibition phases during which the male displays and the spermatophore transfer sequence where the male deposits a spermatophore and displays also. The qualitative differences between subspecies are weak and concern principally amplitude of movements. From a qualitative level some differences were underlined. So *T. a. alpestris* touches the female with his snout frequently, whereas *T. a. cyreni* whips more often. The two subspecies don't use the same strategy with a non-responsive female. Indeed the *T. a. alpestris* male can easily enter in spermatophore transfer phase without the positive response of female. In order to attract the latter, he executes worm-like movements : in this way he lures a negative female. On the contrary, *T. a. cyreni* rarely deposits a spermatophore when the female is not receptive. He therefore makes very little use of the lure system. The analysis of male behaviours in relation with female response have allowed us to establish a model which assumes that some behaviours are exhibited by the male only when his internal energy and that of the female go beyond a particular level.

Some stereotyped behaviours (e.g. distal fan) concern movements whose amplitude is variable. We think that this movement modulation could be the foundation of a behaviour evolution and isolating mechanism. The female is indeed sensitive to these variations : in this way communication is possible between transmitter and receiver. The new variants problem is thus resolved. The fanning frequencies vary with temperature. They are weak at low temperatures. We consider this modulation as an adaptation to extreme and unpredictable habitats, e.g. in high altitude lakes and temporary ponds.

The observed behavioural differences are in a lower level than between separate species, like *T. helveticus* and *T. vulgaris*. Moreover sperm transfer is likely between the two taxa. In conclusion the present data confirm the existence of two distinct subspecies *T. a. alpestris* and *T. a. cyreni* as detected by previous authors using allozyme and osteological analysis.

RESUME

La notion d'espèce dans le monde animal est assez abstraite. Par diverses méthodes, les scientifiques tentent d'y apposer des frontières. Mais cela reste bien souvent seulement une vue de l'esprit. En effet, les espèces sont en continue évolution, situées plus souvent entre deux catégories évolutives qu'au sein d'une bien définie. Dans la présente étude, nous nous sommes intéressés au comportement de cour de deux sous-espèces allopatriques du triton alpestre : *Triturus alpestris alpestris* et *T. a. cyreni*. Nous étudions le comportement d'espèces phylogénétiquement fort proches, en situation expérimentale contrôlée, afin de mettre en évidence des prémices de différenciation qui pourraient être à la base de l'évolution du comportement et de mécanismes d'isolement.

Nous avons identifié 24 comportements chez le mâle et principalement 3 chez la femelle. Une rencontre peut être divisée en quatre phases : l'orientation durant laquelle les animaux se rencontrent, les phases d'exhibition en éventail et en étendard pendant lesquelles le mâle parade et la phase de transfert, pendant laquelle le mâle dépose un spermatophore, mais parade aussi. Les différences qualitatives entre les deux sous-espèces sont faibles et concernent surtout des amplitudes de mouvement. Par contre, plusieurs différences quantitatives ont été observées. Ainsi *T. a. alpestris* donne fréquemment des coups de museau à la femelle, tandis que *T. a. cyreni* donne plus souvent des coups de fouet devant la femelle. Les deux sous-espèces n'adoptent pas la même stratégie face à une femelle non positive. En effet, *T. a. alpestris* devance et dépose un spermatophore que la femelle soit positive ou non, tandis que *T. a. cyreni* requiert généralement une intervention positive de la part de la femelle pour initier de tels actes. Mais *T. a. alpestris* réussit parfois à transférer son spermatophore à une femelle non positive grâce à des mouvements vermiciformes ayant un effet de leurre. L'analyse des comportements du mâle en regard de ceux de la femelle nous a permis de dresser un modèle motivationnel duquel il ressort que l'exécution de certains mouvements n'est réalisée que lorsque la sommation des états internes du mâle courtisan et de son récepteur dépasse un certain seuil.

Certains comportements stéréotypés (par exemple l'ondulation distale) concernent des mouvements dont l'amplitude est variable. Nous interprétons cette modulation de mouvements comme pouvant être à la base de l'évolution du comportement et d'un mécanisme d'isolement. En effet, la femelle étant sensible à ces variations, une communication est possible entre l'émetteur et le récepteur. Le problème des nouveaux variants est donc résolu. La fréquence de battement de la queue lors du mouvement d'éventail est variable selon les conditions de température : elle est plus faible à basse température. Nous considérons cette modulation comme une adaptation à des milieux extrêmes et imprévisibles, tels les lacs d'altitude ou les mares temporaires.

Le niveau de différenciation comportemental entre les deux taxons est inférieur à celui constaté entre des espèces distinctes, tels *T. vulgaris* et

T. helveticus. De plus, des transferts de sperme ont été observés entre les deux taxons. En conclusion, nous attribuons un statut subspécifique aux deux taxons étudiés et confirmons de la sorte les résultats des études alloenzymatiques et ostéologiques.

INTRODUCTION

Présentation, contexte et objectif de l'étude

Parmi les amphibiens, l'ordre des urodèles (salamandres et tritons) comprend actuellement 390 espèces réparties en 9 voire 10 familles (DUELLMAN & TRUEB, 1994 ; GOOD & WAKE, 1992 ; STEBINS & COHEN, 1995). En Europe, on compte 33 espèces réparties comme suit : 24 Salamandridae (dont 12 espèces du genre *Triturus*), 7 Plethodontidae, 1 Proteidae et 1 Hynobiidae (CORBETT, 1989 ; LANZA *et al.*, 1995 ; NÖLLERT & NÖLLERT, 1992).

Dans cette étude, nous projetons d'étudier une espèce de Salamandridae largement répandue en Europe : le triton alpestre, et plus particulièrement deux de ses sous-espèces allopatriques : *Triturus alpestris alpestris* et *Triturus alpestris cyreni*. La sous-espèce ibérique occupe le nord de l'Espagne, la nominative une bonne partie de l'Europe, mais n'atteint pas les Pyrénées au sud-ouest de son aire ; cette répartition étant imputable aux glaciations quaternaires (BREUIL *et al.*, 1984 ; BREUIL, 1986). La sous-espèce ibérique fut initialement reconnue en 1932 par WOLTERSTORFF sur base de caractères morphologiques. La même année, HERRE confirme l'opinion de WOLTERSTORFF sur base de critères ostéologiques. HERRERO en 1985, puis avec ARANO en 1986, donnent un statut spécifique au taxon ibérique en étudiant les bandes-c des chromosomes et parlent de *Triturus alpestris* complex. BREUIL *et al.* (1984), puis ARANO *et al.* (dont HERRERO) (1991) ont revalidé le taxon ibérique en tant que sous-espèce par l'étude électrophorétique des alloenzymes. D'après l'étude de vertèbres et de crânes, GONZALEZ *et al.* (1986), quant à eux, considérant comme base de travail qu'ils ont affaire à deux espèces distinctes, montrent que ces deux taxons sont fort proches. Ils n'en tirent néanmoins aucune conclusion quant à leur statut. De tout ceci, il ressort que le statut actuel du taxon ibérique serait de nature subsppécifique.

Ces modifications de statut ne concernent pas que le triton alpestre. En effet, depuis l'avènement des techniques de génétique (entre autres) et leur utilisation dans la systématique des amphibiens, les bouleversements au sein de « l'ordre établi » ont été plus que fréquents. De nombreux taxons supposés uniformes se sont vus scindés en plusieurs espèces distinctes, et des sous-espèces ont été élevées au rang d'espèces, si bien que du début des années 80 à

aujourd'hui, le nombre d'espèces d'amphibiens européens est passé de 48 (MATZ & WEBER, 1983) à 77 (ARNTZEN & GARCIA-PARIS, 1995 ; BEERLI *et al.*, 1996 ; CORBETT, 1989 ; LANZA *et al.*, 1995 ; NASCETTI *et al.*, 1995 ; NÖLLERT & NÖLLERT, 1992 ; SCHNEIDER *et al.*, 1993 ; SERRA-COBO, 1993). De plus, de nouvelles sous-espèces, très rares et localisées, ont été récemment découvertes. Les amphibiens se montrent donc comme un groupe très complexe et diversifié, et de ce fait très intéressant pour l'étude des procédés évolutifs. Parmi les amphibiens, le triton alpestre est un matériel de choix pour une telle étude car il comprend une multitude de sous-espèces isolées dans des massifs montagneux karstiques et dans les trois péninsules ayant servi de refuge lors des glaciations quaternaires : l'Ibérie, l'Italie et les Balkans.

HALLIDAY (1977a) fut le premier à décrire convenablement le comportement de cour du triton alpestre, et ce principalement de manière qualitative. ARNTZEN & SPARREBOOM ont en 1989 repris les résultats de HALLIDAY en y adjoignant de nouvelles données. ANDREONE, une année plus tard, redécrit le comportement de *T. a. alpestris* du nord de l'Italie, de manière qualitative et quantitative, et le compare à celui de *T. a. apuanus*, soulignant seulement des différences au niveau quantitatif.

L'objectif de cette étude est d'appréhender les notions d'espèce et de spéciation au travers de la comparaison qualitative et quantitative du comportement de cour des taxons *alpestris* et *cyreni*. L'étude de la sous-espèce ibérique n'a jusqu'à ce jour pas encore été abordée. Bien que le comportement de la sous-espèce nominative ait déjà été décrit (HALLIDAY, 1977a ; ARNTZEN & SPARREBOOM, 1989 ; ANDREONE, 1990), les données quantitatives (et aussi qualitatives) sont insuffisantes. En effet, les comportements ne sont connus que dans leurs grandes lignes. Ainsi, d'une part, plusieurs parades, pourtant différentes, sont rassemblées sous les mêmes termes ; d'autre part, certaines n'ont pas été décrites. Les analyses quantitatives, dépendant des précédentes, ne sont donc pas complètes non plus. En ce qui concerne la réaction du mâle face au comportement de la femelle, très peu est également connu. Ainsi, il nous est également nécessaire de décrire minutieusement le comportement de la sous-espèce nominative. Les résultats obtenus nous permettront peut-être alors de mettre en évidence une éventuelle spéciation ou subséciation du taxon ibérique vis-à-vis de la sous-espèce nominative. Si la divergence est très forte, il est possible que les populations des deux taxons remises en contact (suite à une éventuelle invasion d'un ou des deux taxons) ne puissent plus se reproduire entre elles, formant de la sorte deux vraies espèces (jumelles). Mais il est plus probable que la différenciation totale n'ait pas encore eu le temps de s'installer. Ainsi, un flux de gènes entre les deux taxons (intergradation secondaire) serait vraisemblable. Nous parlerions alors de sous-espèces, ou de semi-espèces incluses dans un complexe (*cf. T. cristatus*, WALLIS & ARNTZEN, 1989). Soulignons dès à présent que même s'il s'agissait de deux espèces distinctes, les répertoires comportementaux pourraient quand même être très proches, comme c'est le cas chez *T. helveticus* et *T. vulgaris*, dont les seules différences sont d'ordre quantitatif. Des expériences d'hybridation permettront d'affiner

nos hypothèses. Mais soulignons dès maintenant qu'un isolement reproducteur ne s'installe pas forcément avant le chevauchement des aires de répartition : il peut être le résultat d'une sélection progressive à l'encontre des hybridations (DOBZHANSKY, 1951). Nous essayerons alors de retracer l'histoire du taxon *Triturus alpestris* depuis le Pliocène (date de la découverte des plus vieux fossiles attribués à ce taxon : HODROVA, 1984), et particulièrement lors du Würm et du dernier postglaciaire en se basant sur des données issues de la génétique, de la cytogénétique, de la paléontologie, de la géologie et de la climatologie.

Cette étude, menée au laboratoire d'Ethologie des Poissons, s'inscrit dans l'optique de celui-ci en ce sens qu'elle étend à la classe des amphibiens les recherches déjà entreprises sur l'aspect comportemental de la notion d'espèce chez les poissons, et en particulier chez le barbeau.

Espèce, spéciation, mécanismes d'isolement et hybridation

Concepts généraux

La notion d'espèce

L'espèce est l'unité systématique de base. MAYR (1974) considère que « *les espèces sont des groupes de populations naturelles capables d'intercroisement et qui sont reproductivement isolées d'autres groupes semblables* ». Nous préférons cette définition à celles plus ambiguës que sont (par exemple) les définitions morphologiques : il n'est en effet pas toujours aisé de différencier deux écotypes (= c'est-à-dire deux individus de la même espèce vivant dans des milieux différents et ayant un habitus différent) de deux espèces jumelles (espèces morphologiquement très proches, mais reproductivement isolées) (MAYR, 1974 ; SOLIGNAC *et al.*, 1995). Toutefois, le concept biologique énoncé par MAYR (1974) est un peu restrictif. En effet, des échanges génétiques sont quand même possibles entre espèces distinctes (BLONDEL, 1995). Ainsi nous préférons le concept, émis par TEMPLETON en 1989, qui considère l'espèce comme un groupe d'organismes ou de populations qui, malgré d'éventuels flux géniques avec d'autres groupes analogues, maintient une cohésion et une identité génétique au fil du temps. Toutefois, bon nombre d'espèces ont encore des moeurs inconnues et certaines d'entre elles peuvent s'hybrider (COUSIN, 1967) : il est alors difficile sinon impossible d'utiliser le concept biologique. Qui dit espèce, dit pool génétique plus ou moins fermé. Il est dès lors possible d'appréhender la notion d'espèce (et même de population ou d'individu) en recourant à des analyses du génome ou de ses dérivés. Pour cela, diverses techniques sont aujourd'hui possibles, telles l'étude des alloenzymes (par électrophorèse), des longueurs des fragments de restriction du DNA mitochondrial, de la séquence de fragments de DNA, du nombre de chromosomes ou de la localisation des

bandes hétérochromatiques sur ceux-ci. Mais il convient d'être prudent quant à l'analyse de ces résultats. En effet, ce qui est vrai pour un groupe d'espèces ne l'est pas forcément pour un autre. Ainsi, des individus de la même espèce peuvent avoir un nombre différent de chromosomes (tel est le cas du crustacé *Jaera albifrons* dont le nombre de chromosomes varie de 14 à 9 selon une cline s'étendant du Danemark au sud-ouest de la France : SOLIGNAC *et al.*, 1995) et ceux d'espèces différentes, le même nombre (par exemple le Chimpanzé et le Gorille : SOLIGNAC *et al.*, 1995). L'étude électrophorétique repose sur des différences de charge entre acides aminés, chaque forme d'un enzyme portant le nom d'allèle. Il est ainsi possible de déterminer des distances génétiques entre les espèces sur base de leurs différences alléliques (SOLIGNAC *et al.*, 1995). Toutefois, les niveaux de divergences génétiques peuvent être très différents d'un groupe d'espèces à un autre. De plus, l'analyse ne prend en compte que les changements d'acides aminés chargés, issus de protéines abondantes. Ainsi, seule une faible part, pas forcément représentative, nous apparaît (HARTL, 1994). Toutefois, ARANO *et al.* (1991) considèrent qu'en prenant un grand nombre de gènes, on obtient des résultats tout à fait valables. En conclusion, nous considérons qu'il faut, lorsque cela est possible, se baser en premier sur le concept biologique, mais en utilisant tous les autres concepts disponibles afin de nuancer et de vérifier ses résultats.

La spéciation

La spéciation est la formation, à partir d'un ensemble génétique fermé qu'est l'espèce, de deux ensembles n'ayant plus aucun échange génique, c'est-à-dire reproductivement isolés lorsqu'ils sont en sympatrie (BLONDEL, 1995 ; SOLIGNAC *et al.*, 1995). Le mode de spéciation le plus couramment admis est le mode allopatrique (géographique) chez les animaux à reproduction sexuée : « *une nouvelle espèce se forme quand une population qui est géographiquement isolée des autres populations de son espèce parente, acquiert durant la période d'isolement des caractères qui fournissent ou garantissent l'isolement reproductif lorsque disparaissent les barrières externes* » (MAYR, 1974). Deux grands types d'évolution allopatrique sont reconnus : la spéciation vicariante et l'effet fondateur. La première se produit lorsqu'une espèce est séparée en deux ensembles importants suite à un facteur extérieur (par exemple lors d'une glaciation ou de la surrection d'une montagne) tandis que la deuxième a lieu lorsque seuls quelques individus s'isolent de l'ensemble principal (par migration, ou par les facteurs préalablement cités). Dans ce second cas, l'échantillon n'est alors pas représentatif de la population ancestrale et dès lors toute mutation, tout allèle rare ont des chances d'exister et de se fixer. Il se produit alors une réorganisation, ou, comme dit MAYR (1974), une révolution génétique qui modifie nettement plus vite une population que la simple vicariance (SOLIGNAC *et al.*, 1995).

La plus grande partie de l'étude de la spéciation va se faire, outre par l'étude des fossiles (CARROLL, 1988), en étudiant des espèces étroitement

apparentées, séparées par une spéciation récente, ou bien des groupes de populations plus ou moins différenciés ou isolés. Afin d'analyser la spéciation et de retracer des phylogénies, on a recours aux techniques utilisées pour discriminer les espèces (*cf. supra*) (SOLIGNAC *et al.*, 1995). Ainsi, outre la notion d'espèce, on aura recours à des notions plus floues telles que les sous-espèces, les semi-espèces et les allo-espèces. En effet, les espèces se modifient sous les pressions de sélection, les mutations, les migrations et la dérive génétique (SUZUKI *et al.*, 1991). Les semi-espèces sont des taxons qui ont acquis certaines des propriétés de l'espèce mais pas leur totalité. L'échange de gènes y est libre mais moins que dans des populations conspécifiques normales. Les semi-espèces sont ainsi dans une position intermédiaire entre sous-espèce et espèce (MAYR, 1974). Pour DOBZHANSKY *et al.* (1977), elles sont engagées dans un processus de spéciation graduel. Selon BLONDEL (1995) elles sont morphologiquement différenciées mais interfécondent (cas de traquets), tandis que selon DOBZHANSKY *et al.* (1977), elles peuvent être morphologiquement indistinguables et partiellement reproductivement isolées (mais moins que ne le sont des espèces jumelles) (cas de *Drosophiles*). Les sous-espèces sont, elles, des populations différenciées les unes des autres, mais qui morphologiquement sont encore classées dans une même espèce. Une allo-espèce, quant à elle, est une « bonne » espèce mais qui est trop proche de ses congénères pour vivre en sympatrie avec eux. Les assemblages de semi et d'allo-espèces peuvent former ce que l'on appelle un complexe, terme sous-entendant une différenciation non encore achevée. Un complexe est également dénommé super-espèce (BLONDEL, 1995).

Les mécanismes d'isolement et leur transgression : l'hybridation

Si deux espèces sont géographiquement séparées, la distance suffit à empêcher tout flux génétique entre elles, et aucun mécanisme particulier n'est requis pour assurer l'isolement (SOLIGNAC *et al.*, 1995). Par contre, si les espèces sont sympatriques, il existe différents moyens qui empêchent le croisement d'une espèce avec une autre et qui se nomment mécanismes d'isolement. Ceux-ci peuvent être classés en deux catégories selon qu'ils interviennent avant (précopulatoires) ou après (postcopulatoires) l'émission des gamètes. L'isolement précopulatoire comprend l'isolement saisonnier, temporel et écologique (les partenaires ne se rencontrent pas), sexuel (différences relatives au comportement sexuel : parades, stimuli visuels, chimiques, auditifs) et mécanique (il y a tentative d'accouplement mais pas transfert de sperme) tandis que l'isolement postcopulatoire comprend la mortalité gamétique (le sperme est transféré, mais il n'y a pas fécondation), la faiblesse hybride (viabilité des hybrides réduite), la stérilité hybride (les hybrides d'un des deux sexes ou des deux sont stériles) et la dépression hybride (faible descendance des hybrides) (DOBZHANSKY *et al.*, 1977 ; MAYR, 1974 ; SOLIGNAC *et al.*, 1995). Ainsi, l'isolement n'est total que lorsqu'il intervient avant la copulation. Les gamètes ne sont alors pas perdus ou mélangés avec ceux d'une autre espèce. Mais des cas d'hybridation sont néanmoins très fréquents. Ils peuvent se produire lorsque deux populations se sont retrouvées réunies après un isolement géographique trop court pour que des

mécanismes d'isolement précopulatoire aient eu le temps de se mettre en place (SOLIGNAC *et al.*, 1995). Cette situation correspond à une introgression ou intergradation secondaire (BREUIL, 1986). L'isolement sexuel entre deux taxons peut être mesuré par des indices, tel celui de MERRELL (1950) qui calcule le rapport entre d'une part, les rencontres pleines de succès observées avec des partenaires appartenant à deux populations différentes et d'autre part, avec des animaux d'une même population. Utilisant cet indice, HOUCK *et al.* (1988) ont pu montrer une isolation totale entre deux espèces de Pléthodontidé sympatriques (*Desmognathus ochrophaeus* et *D. fuscus*), et partielle, entre deux populations de la même espèce de Pléthodontidé (*D. ochrophaeus*).

L'évolution du comportement sexuel

Les forces évolutives peuvent mener à des changements dans les patrons comportementaux, et spécialement au niveau des signaux mis en jeu dans la rencontre sexuelle. Ces signaux ont un rôle majeur dans la reconnaissance des partenaires sexuels. La modification de ceux-ci joue alors un rôle dans la création de nouvelles barrières et est donc à l'origine de la formation de nouvelles espèces (BUTLIN & RITCHIE, 1994). Si on s'intéresse à des espèces considérées comme phylogénétiquement et morphologiquement fort proches, on s'aperçoit qu'elles mettent en oeuvre des signaux particuliers parfaitement distinguables ; tel est le cas des codes lumineux de vers luisants du genre *Photuris* (LLOYD, 1966) ou de la structure du chant de criquets du genre *Chorthippus* (BELLMAN & LUQUET, 1995).

Mais la mise en place d'un nouveau comportement pose de nombreux problèmes, et ce pour deux raisons : le désavantage de la minorité et la coordination signal-récepteur (BUTLIN & RITCHIE, 1994). Dans une grande population, une mutation apparue chez un individu n'aura que peu de chance de se propager et de devenir la règle générale ; par contre, dans une population de taille fort réduite, la probabilité est beaucoup plus grande (« bottleneck effect ») (SOLIGNAC *et al.*, 1995). La deuxième difficulté tient en l'évolution concordante entre le signal et le récepteur. En effet, si un nouveau signal apparaît, mais qu'il n'est pas accompagné par une acceptation du récepteur, alors l'émetteur l'utilisant ne pourra être compris et ne pourra alors se reproduire : il, ou plutôt ses gènes, seront alors éliminés par sélection. Le même argument est valable dans l'autre sens : un nouveau type de récepteur ne servira à rien, si aucun signal n'évolue pour lui correspondre (BUTLIN & RITCHIE, 1994).

Si deux populations d'une même espèce divergent en situation allopatrique et que leurs aires de répartition sont de nouveau remises en contact alors qu'elles ne sont pas encore totalement reproductivement isolées, il pourra y avoir selon DOBZHANSKY (1951) un renforcement contre les hybridations : chaque individu tendant à se reproduire avec un partenaire de sa population initiale. Il se produit alors une spéciation stasipatrique (KEY, 1968). Cette hypothèse peut être appuyée par la comparaison de caractéristiques

comportementales d'animaux en condition de sympatrie et d'allopatric. Ainsi, chez les rainettes australiennes *Litoria ewingi* et *L. verreauxi*, on constate une nette divergence dans les chants d'appel des animaux vivant en sympatrie, tandis qu'en allopatric, ils sont presque semblables (LITTLEJOHN, 1965). Il y aurait ainsi eu déplacement de caractères reproducteurs, d'où isolement en condition de sympatrie (LITTLEJOHN & WATSON, 1985). Plus concrètement, par l'expérience, KOOPMAN (1950) a réussi à isoler deux espèces de *Drosophiles*, et ce très rapidement, en éliminant les hybrides à chaque génération. Néanmoins, sur base d'une étude traitant de l'hybridation de deux Cyprinidés, DOWLING et MOORE (1985) constatent que la sélection responsable du renforcement ne s'effectuerait que très lentement.

Applications au Genre *Triturus*

Triturus vulgaris et *T. helveticus* sont deux espèces fort proches, probablement séparées lors des glaciations quaternaires, l'une ayant trouvé refuge dans les Balkans, l'autre en Ibérie (ZUIDERWIJK, 1980). Actuellement, leurs aires de répartition se chevauchent en France, au Benelux, en Angleterre, Allemagne et Suisse. De plus, ces deux espèces se reproduisent en même temps dans les mêmes milieux (NÖLLERT & NÖLLERT, 1992). Toutefois, un seul hybride a été découvert dans la nature (GRIFFITHS *et al.*, 1987), bien que ces deux espèces soient aisément hybridables artificiellement (SPURWAY & CALLAN, 1960). L'explication doit être recherchée dans les mécanismes d'isolement sexuel. En effet, dans la zone de chevauchement (mais pas seulement dans celle-ci), les mâles des deux espèces montrent des caractères sexuels secondaires fort différents ainsi que des différences comportementales légères (et phéromonales ?), tandis que, dans les Balkans, les mâles de *T. vulgaris* ressemblent à ceux de *T. helveticus*. L'isolement reproducteur serait uniquement le fait du bon discernement de la femelle et il y aurait ainsi une sélection, un renforcement contre la production d'hybrides. Ce renforcement — ou plutôt son absence — est marqué par le croisement possible en laboratoire des sous-espèces balkaniques de *T. vulgaris* avec *T. helveticus* (HALLIDAY, 1977a, 1977b ; SPURWAY & CALLAN, 1960). Mais restons prudents quant à l'efficacité de cette barrière comportementale, car *T. montandoni*, morphologiquement et comportementalement proche de *T. helveticus*, peut lui, en sympatrie, s'hybrider avec *T. vulgaris* : les hybrides pouvant former jusqu'à 60 % de la population (PECIO & RAFINSKY, 1985). Plus régulièrement encore, l'hybridation *in natura* existe entre *T. marmoratus* et *T. cristatus* et donne des descendants nommés « *T. blasii* » dans l'aire de chevauchement des deux espèces (ouest de la France), du moins dans les milieux où les espèces sont en syntopie. En effet, il existe une isolation écologique partielle (SCHOORL & ZUIDERWIJK, 1981). Il semblerait que les hybrides aient principalement une mère *T. cristatus* et un père *T. marmoratus*, comme l'atteste l'étude du DNA mitochondrial (ARNTZEN & WALLIS, 1991). Néanmoins, l'utilisation de marqueurs enzymatiques montrerait que la mère pourrait appartenir aussi bien à une espèce qu'à l'autre mais

qu'il y aurait une survie différentielle des hybrides (ARNTZEN, 1990). Les femelles hybrides sont plus fécondes que les espèces parentes, mais le taux de survie de leurs oeufs et embryons est bas (ARNTZEN & HEDLUND, 1990). Les mâles hybrides, quant à eux, sont stériles. Ainsi, dans la nature, on n'observe quasiment que des hybrides de première génération, et ce, à une fréquence de 4,2 % vis-à-vis des deux espèces parentales (ARNTZEN, 1986a). Le taux d'introgression est également bas et seulement détecté dans la zone de sympatrie : fréquence d'allèles introgressés de 0,3 % (ARNTZEN & WALLIS, 1991). Cette introgression, résultant de back-cross, donnerait les tritons aux caractères anormaux qui ont été découverts dans la nature (ARNTZEN, 1986b). Le faible nombre d'hybrides F1 et back-cross nous permet d'appréhender les taxons *marmoratus* et *cristatus* comme des espèces distinctes.

Le comportement sexuel des urodèles

Le comportement pouvant constituer une barrière à l'hybridation, nous décrirons, dans ce chapitre, les caractéristiques du comportement sexuel des urodèles, et plus particulièrement des représentants du genre *Triturus*.

Généralités

Les différentes espèces d'urodèles montrent une grande variété de comportements sexuels et de modes de transfert du sperme. Trois familles — les Cryptobranchidae, les Hynobiidae et les Sirenidae — pratiquent une fertilisation externe, tandis que les autres transfèrent le sperme via des spermatophores. Chez ces espèces, la fécondation est interne (ARNOLD, 1977 ; DUELLMAN & TRUEB, 1985).

Les caractéristiques qui suivent dans ce paragraphe peuvent être retrouvées dans plusieurs familles d'urodèles mais, les exemples étant trop nombreux, nous ne ferons référence qu'aux Salamandridae. Certaines espèces se reproduisent dans l'eau (*Cynops*, *Echinotriton*, *Euproctus*, *Neurergus*, *Notophthalmus*, *Pachytriton*, *Paramesotriton*, *Pleurodeles*, *Taricha*, *Triturus* et *Tylototriton*), tandis que d'autres se reproduisent à terre (*Chioglossa*, *Mertensiella*, *Salamandra* et *Salamandrina*) (BOUWMAN, 1993 ; NÖLLERT & NÖLLERT, 1992 ; SMITH, 1982 ; THORN, 1968). La rencontre sexuelle peut être courte ou longue. Chez beaucoup d'espèces, le mâle retient la femelle en réalisant un amplexus qui peut durer pendant presque toute la rencontre sexuelle (*Salamandra*, *Chioglossa*) ou seulement jusqu'au transfert du spermatophore (*Taricha*, *Notophthalmus*) (ARNOLD, 1987 ; HALLIDAY, 1990). L'amplexus peut être utilisé par un mâle courtisan pour « protéger sa femelle » d'une fécondation avec un autre mâle (*Notophthalmus viridescens*) (VERRELL, 1984a). Les

amplexus peuvent être de différents types : utilisant soit la queue (*Euproctus*) soit les membres antérieurs (*Salamandra*, *Chioglossa*, *Notophthalmus*, *Pleurodeles*, *Tylototriton*) (AHRENFELDT, 1960 ; ARNOLD, 1987 ; THORN, 1968 ; VERRELL, 1982).

La chémoréception est un mode de communication sexuelle des urodèles et il existe une grande variété de mécanismes pour transférer les phéromones, qui'intervienne ou non un contact entre les partenaires. Certaines espèces frottent ainsi certaines de leurs glandes sur le museau des femelles (*Pleurodeles waltlii*, *Notophthalmus viridescens*) et certaines (*Eurycea bislineata*) sont même spécialisées au point d'injecter directement les phéromones en « mordant » la femelle (HALLIDAY, 1990). Les tritons du genre *Triturus*, par contre, n'entrent pas en contact lors du comportement sexuel. La communication chimique du mâle vers la femelle s'effectue, en effet, suite à un courant d'eau engendré par un mouvement de la queue : l'éventail (HALLIDAY, 1977a ; BELVEDERE *et al.*, 1988). La progesterone est utilisée comme attractant sexuel par les mâles de *T. carnifex* (BELVEDERE *et al.*, 1988). Les phéromones mâles stimulent probablement l'activité endocrine des femelles et donc augmentent leur réceptivité (HALLIDAY, 1990). Ainsi, la cour prolongée de *Triturus vulgaris* a un effet tonique sur la femelle, en augmentant sa réceptivité jusqu'à dépasser le seuil à partir duquel elle ira jusqu'au transfert du spermatophore (TEYSSÉDRE & HALLIDAY, 1986). Inversement, les femelles émettent également des phéromones que détectent les mâles (COGALNICEANU, 1992 ; HIMSTEDT, 1979). La vision et la mécanoréception sont également importantes chez certains urodèles, tels les *Triturus* par exemple (HALLIDAY, 1977a ; HIMSTEDT, 1979).

Les tritons du genre *Triturus*

Description du comportement de cour

A la période de reproduction, les mâles acquièrent des caractères sexuels secondaires marqués tels une crête dorso-caudale (chez *T. cristatus* complexe, *T. marmoratus*, *T. vittatus*, *T. v. vulgaris* et *T. alpestris*), un cloaque protubérant (chez toutes les espèces) et une coloration particulière (par exemple bleutée chez *T. alpestris*). Ces caractéristiques les différencient alors aisément, contrairement aux femelles qui restent d'aspect plus ou moins identique tout au long de l'année (THORN, 1968).

Parmi les *Triturus*, c'est le triton ponctué, *Triturus vulgaris*, qui s'est vu porté le plus d'attention quant à son comportement sexuel, et ce, particulièrement par HALLIDAY depuis les années 70. Auparavant, il avait été décrit par MARQUENIE (1950). BELYAEV (1976), peu après la première publication de HALLIDAY, redonne une description du comportement de cour, mais sans ajout par rapport à celle d'HALLIDAY. La nomenclature utilisée par HALLIDAY (1974, 1977a) a ensuite servi de base pour l'étude du comportement des autres espèces

de *Triturus*. Le comportement de *T. vulgaris* peut être divisé en quatre phases : l'orientation, la parade statique, la phase de retraite et le transfert du spermatophore. Durant la première phase, les tritons se rencontrent, le mâle se présente face à la femelle (mouvement vers l'avant) et la poursuit si celle-ci s'enfuit. Durant la parade statique, il exécute 3 parades : le coup de fouet (le corps restant rigide, la queue est violemment frappée contre son flanc, créant de ce fait un courant d'eau vers la femelle) (« whip »), l'éventail (la queue repliée contre son flanc effectue un mouvement d'ondulation léger et soutenu qui entraîne des phéromones vers la femelle) et l'ondulation (la queue, formant un angle obtus avec le corps, ondule légèrement). Ces trois parades fournissent respectivement des stimuli mécaniques, chimiques et visuels. La phase de retraite commence lorsque la femelle se rapproche du mâle. Ce dernier recule alors tout en exécutant les précédentes parades (mais surtout le coup de fouet). Si la femelle répond positivement à plusieurs reprises, le mâle passera alors à la dernière phase : le transfert du spermatophore. Pour cela, il se retourne et rampe devant la femelle puis fait trembler sa queue (positionnée dans l'axe du corps). La femelle touche alors sa queue : c'est un stimulus tactile généralement nécessaire pour que le mâle la replie et dépose un spermatophore (ce stimulus lui confirme que la femelle, qu'il ne voit pas, est toujours là). Il avance ensuite d'une distance correspondant à la longueur de son corps et se tourne de 90°, faisant onduler le bout de sa queue. La femelle le suivant passe alors au-dessus du spermatophore qui peut alors adhérer à son cloaque, puis elle est bloquée par le mâle qui peut alors la repousser. Ce dernier peut ensuite revenir à la phase de retraite pour entamer une nouvelle séquence. Lors d'une rencontre, un mâle peut déposer jusqu'à 7 spermatophores, mais en général pas plus de trois sont déposés. WAMBREUSE (1983-84) décrit un autre comportement chez la même espèce : l'ondulation distale. Celle-ci se produit lors de la phase statique et correspond à un mouvement léger de l'extrémité de la queue repliée en position d'éventail. Nous constatons que le répertoire comportemental du mâle est important, tandis que celui de la femelle est plutôt faible : réponse statique, positive ou négative. VERRELL et MCCABE (1988) sur base d'observations de terrain confirment les observations de laboratoire précédemment définies, mais n'apportent aucune donnée quantitative.

Le comportement de cour de *T. helveticus* est fort similaire à celui qui vient d'être décrit. Toutefois, des différences apparaissent dans la fréquence, la succession et la forme des actes du mâle. Ainsi, *T. helveticus* présente un mouvement d'ondulation distale légèrement différent de *T. vulgaris* et, contrairement à ce dernier, privilégie l'éventail au coup de fouet (HALLIDAY, 1977a ; WAMBREUSE, 1983-84). Les différences entre le comportement de cour de *T. vulgaris* et *T. montandoni* sont également peu prononcées. Ainsi, la phase de retraite est plus courte et le coup de fouet moins violent chez *T. montandoni*. De plus, la queue est positionnée selon un angle droit et non un angle obtus lors de l'ondulation chez *T. montandoni*. Comme chez *T. helveticus*, ce dernier donne plus d'importance à l'éventail qu'aux autres comportements. De plus, ces deux espèces ont des caractères morphologiques (sillon latéral, bourrelets dorso-latéraux) associés au mouvement d'éventail (PECIO & RAFINSKY, 1985).

Le comportement de *T. italicus* se rapproche de celui des trois espèces précédemment citées par le fait qu'il comporte parfois une phase de retraite. Mis à part cela, le répertoire de *T. italicus* est différent. En effet, il ne contient ni coup de fouet, ni ondulation. Par contre, il comprend de nouvelles parades réalisées juste avant le transfert : le flick (il ressemble à l'éventail, mais la seconde moitié de la queue n'est pas parallèle au corps et bat un peu au-dessus du dos) et le flamenco ou « lure » (le mâle dresse sa queue, positionnée dans l'axe de son corps, vers le haut et la fait trembler). Ce comportement est surtout réalisé lorsque la femelle se montre non réceptive à l'éventail et marque la transition entre la phase statique et le transfert. Chez *T. italicus*, le « touch-tail » n'est pas nécessaire pour entraîner le mâle à déposer un spermatophore. En outre, après avoir achevé un transfert, le mâle peut en recommencer directement un nouveau (GIACOMA & SPARREBOM, 1987).

Le comportement de *T. boscai* ressemble à celui de *T. italicus* mais ne comprend pas de phase de retraite. De plus, le flamenco peut aussi être inclus dans la phase de transfert. *T. boscai* réalise un « push-the-throat » pendant lequel il repousse la femelle de son museau, puis il fait quelques pas et reprend une posture d'éventail ou de flick. Après un dépôt, et selon le type de réponse de la femelle, le mâle peut revenir à une des trois phases du comportement de cour : orientation, phase statique ou phase de transfert (FARIA, 1993 ; RAFINSKY & PECIO, 1992).

Le triton alpestre, *Triturus alpestris*, dont le comportement sera détaillé dans la partie *Matériels et Méthodes* de ce travail, ne comprend ni phase de retraite, ni flamenco. Ainsi, il n'y a pas de transition entre la parade statique et le transfert. De plus, il ne montre pas les comportements d'ondulation, de coup de fouet et de « flick ». Toutefois, il exécute le « lean-in » en dos-de-chat : il se dresse sur ses pattes et projette sa queue vers ou sur le museau de la femelle. Il peut toucher cette dernière de son museau, comportement s'apparentant peut-être au « push-the-throat » de *T. boscai*. La réponse de la femelle a également moins d'importance que chez *T. vulgaris* car il peut passer au dépôt sans réponse positive de celle-ci (ANDREONE, 1990 ; BELYAEV, 1979 ; DENOEL, 1994 ; HALLIDAY, 1977a).

Avec *T. cristatus*, une nouvelle structure de taille apparaît : la territorialité. En effet, les mâles, dits résidents, occupent à forte densité des lieux dégagés qu'ils défendent contre des intrus qui peuvent être des mâles de la même espèce ou de *T. marmoratus* (dans la zone de chevauchement). Il s'agit d'un système de lek comprenant plusieurs petits territoires que traversent des femelles. Lors de la rencontre, les animaux se placent latéralement l'un par rapport à l'autre, adoptant une posture en dos-de-chat. Les mâles peuvent alors se pousser en un mouvement de « carrousel », ou se lancer des coups de fouet (« lash »). La rencontre se termine généralement par la fuite de l'intrus (HEDLUND & ROBERTSON, 1989 ; ZUIDERWIJK & SPARREBOM, 1986). Cette territorialité est associée au fait que les mâles ont une longue période de reproduction tandis que celle des femelles est courte (ZUIDERWIJK, 1990). Quand le mâle

n'est pas occupé avec une partenaire, il peut se remuer (« waggle ») : son dos est légèrement arqué et sa queue ondule, pendant que son corps oscille de gauche à droite. Ce comportement est peut-être lié au système de reproduction en lek. La rencontre sexuelle ne comprend pas de phase de retraite. Elle débute par un mouvement vers l'avant. Mais chez cette espèce, ce comportement est associé à une sorte de posture en dos-de-chat (« cat-buckle » ou « Ready posture »). Le mâle effectue ensuite une sorte d'éventail, mais différent de celui des espèces précédemment décrites (obs. pers.) : la queue bat d'un côté du corps du mâle jusqu'à former un angle légèrement obtus avec celui-ci. La bouffée d'éventail se termine avec une cadence de battement moins forte appelée « fade-out » (GREEN, 1989). Selon ZUIDERWIJK (1990), le « waggle » et le « fan » seraient associés et représenteraient un mouvement appelé « balancement » (« rocking »). Le mâle peut ensuite exécuter un comportement proche du « lean-in », mais plus rapide et plus puissant (« the lash ») : le coup de queue donné sur le flanc de la femelle peut la repousser de plusieurs centimètres. Le transfert du spermatophore contient deux variantes par rapport à celui de *T. alpestris* : après le « brake », le mâle recule légèrement, tout en modifiant son angle avec la femelle, une ou plusieurs fois comme un crabe, et reste alors dans sa nouvelle position de « brake ». Ce comportement est dénommé « rebrake ». L'autre variante est l'absence de « push-back » (GREEN, 1989). Le mâle réaliserait aussi des « lean-in » lors de la phase statique (ZUIDERWIJK, 1990).

Le comportement de *T. marmoratus* est du même type que celui de *T. cristatus*. Le système est aussi un lek. Le répertoire agressif de *T. marmoratus* contient toutefois un comportement non observé chez *T. cristatus* : la morsure (ZUIDERWIJK & SPARREBOOM, 1986). Lors d'une rencontre mâle-femelle, le mâle réalise des « lean-in » et beaucoup plus de coups de fouet que *T. cristatus* (appelés « whip » ou « lash » en anglais). Il effectue aussi le poirier (« handstand ») pendant lequel il se dresse sur ses pattes avant et élève ses membres postérieurs et l'arrière de son corps dans une position verticale. La parade de *T. marmoratus* est plus courte et plus violente que celle de *T. cristatus*, ce dernier privilégiant le balancement (ZUIDERWIJK, 1990). Le flamenco existe aussi chez *T. marmoratus* (obs. pers.).

T. vittatus présente aussi un comportement territorial fort agressif. Celui-ci comprend une partie du répertoire sexuel, mais aussi des morsures (BELYAEV, 1979 ; RAXWORTHY, 1989). La rencontre hétérosexuelle débute par l'ondulation caudale (« tail undulation ») : une vibration parcourt la queue (positionnée dans l'axe du corps) de la base à l'extrémité. Ensuite, le mâle réalise le « mouvement vers l'avant » sans renifler préalablement la femelle (comme c'est le cas chez les autres *Triturus*). Ainsi, au début du comportement de cour, seuls les stimuli visuels seraient utilisés. Ensuite, le mâle exhibe un « lean-in » et un dos-de-chat, puis le « flurry », parade au cours de laquelle le bout de la queue (celle-ci formant un angle obtus avec le corps) vibre à une fréquence de 5-10 Hz mais du côté qui est peu visible pour la femelle. Durant cette parade, le mâle soulève ses pattes arrière et effectue une petite rotation

amenant sa queue près du museau de la femelle. Le « flurry » se termine par un violent coup de fouet (« whip »), les deux pouvant être séparés par une courte pause. Entre ces deux parades s'intercale parfois le « head-bobbing » : le mâle agite la tête rapidement de bas en haut, ce qui envoie des vibrations, depuis la tête jusqu'à la queue, le long de la crête dorsale. Le transfert s'effectue comme chez le triton alpestre, avec également un « push-back » (RAXWORTHY, 1989).

Variations au niveau subs spécifique et populationnel

De nombreuses espèces occupant une large distribution sont divisées en de nombreuses sous-espèces. Tel est le cas de *T. vulgaris* qui en compte 9 (THORN, 1968 ; RAXWORTHY, 1988). Une de celles-ci, *schmidtleri*, isolée géographiquement de la sous-espèce nominative, présente un patron comportemental un peu différent de cette dernière. En effet, le mâle met davantage l'accent (plus longue durée) sur les actes d'éventail et de freinage, ce qui le rapproche de *T. helveticus*, avec lequel il partage également des ressemblances morphologiques. De plus, il ne dépose pas plus d'un spermatophore par rencontre et il n'interrompt celle-ci que rarement pour respirer, ce qui serait peut-être dû à sa petite taille (RAXWORTHY, 1988). Une autre sous-espèce, *T. v. lantzi* (également géographiquement isolée de *T. v. vulgaris*), montre elle aussi des différences quantitatives : éventail plus fréquent et de durée plus courte (BELYAEV, 1978). Mais des différences ont également été montrées à l'intérieur de la même (apparente) sous-espèce. En effet, JOLY (1995), examinant le comportement sexuel de *T. helveticus* du sud-est de la France, a constaté une différence importante : un mouvement postcopulatoire, jusque là non décrit dans le genre *Triturus*. Celui-ci consiste en un grattement (« scratching ») du cloaque de la femelle, effectué par le ou les avant-bras du mâle après une rencontre sexuelle conduisant à la prise du spermatophore par la femelle. Ce comportement est peut-être réalisé pour inhiber la réceptivité sexuelle de la femelle à d'autres mâles, mais cela n'est encore que supposition. Cette différence comportementale a lieu à l'intérieur de la même sous-espèce, cette dernière étant morphologiquement uniforme. Ainsi, des différences comportementales peuvent exister alors que la différenciation morphologique ne s'est pas encore faite (JOLY, 1995). Des variations de comportement peuvent également se montrer entre certaines des « races » de *Cynops pyrrhogaster* (anciennement classé dans le genre *Triturus*). Rappelons que ces races sont reproductivement partiellement isolées et qu'elles étaient préalablement déterminées selon des caractères externes (KAWAMURA & SAWADA, 1959 ; SAWADA, 1963a, 1963b). Mais les patrons électrophorétiques ne sont pas en accord avec la subdivision en races locales de ces précédents auteurs (HAYASHI & MATSUI, 1988).

Phylogénie et comportement

Du comportement de cour de 9 des 12 espèces de tritons du genre *Triturus*, un certain nombre de caractères ont été reconnus. Certains de ceux-ci sont présents chez toutes les espèces (et sont même parfois partagés avec d'autres groupes tels *Cynops*, *Paramesotriton* ou *Neurergus* : ce sont des caractères plésiomorphes), tandis que d'autres n'existent que chez une ou quelques espèces (ARNTZEN & SPARREBOOM, 1989 ; SPARREBOOM, 1983). De ces données, on reconnaît trois groupes monophylétiques : *cristatus-marmoratus-vittatus-alpestris*, *boscai-italicus* et *helveticus-vulgaris-montandoni*. Mais il convient d'être prudent dans l'analyse des données comportementales. En effet, bien que nombreuses, toutes n'ont certainement pas encore été décrites, comme l'atteste la découverte du flamenco chez *T. marmoratus* (obs. pers.) et *T. helveticus* par FARIA & SPARREBOOM (in ARNTZEN, 1995). De plus, les données comportementales seules (au niveau qualitatif) ne permettent pas d'isoler les espèces du groupe *vulgaris-helveticus-montandoni*. Ainsi, il est nécessaire d'utiliser d'autres critères de différenciation, tels l'étude des migrations électrophorétiques des alloenzymes. Une compilation de ces deux types de données fait ressortir deux sous-genres à l'intérieur du genre *Triturus* : *Palaeotriton* (*boscai-helveticus-italicus-montandoni-vulgaris*) et *Triturus* (*alpestris-marmoratus-vittatus-cristatus*) (ARNTZEN & SPARREBOOM, 1989). D'autres techniques ont également été utilisées. Le séquençage de gènes du DNA mitochondrial nous confirme l'origine monophylétique de *helveticus-montandoni-vulgaris* et son rattachement aux espèces-soeurs *boscai* et *italicus*. Il regroupe également *cristatus-marmoratus-vittatus*, mais ne permet pas de donner une position phylogénétique à *alpestris* qui reste ainsi isolé (ZAJC, 1992). L'étude ostéologique donne des résultats proches : elle divise le genre *Triturus* en trois sous-genres : *Palaeotriton* (*vulgaris-helveticus-boscai-italicus-vittatus-montandoni*), *Mesotriton* (*alpestris*) et *Neotriton* (*marmoratus-cristatus*) (BOLKAY, 1928). Les résultats de l'étude immunologique de ARANO (1988) se rapprochent de celle de BOLKAY, mais *vittatus* rejoint le sous-genre *Neotriton*. D'autres études, dont nous ne reprendrons pas les résultats, ont également comparé l'un ou l'autre taxon du genre *Triturus* en se basant sur les bandes hétérochromatiques des chromosomes (HERRERO, 1985 ; ARANO, 1988), sur les chromosomes en écouvillon ou sur des tentatives d'hybridation (synthèse dans MACGREGOR *et al.*, 1990).

MATERIELS ET METHODES

Présentation du triton alpestre

Description, différenciation et répartition des différents taxons

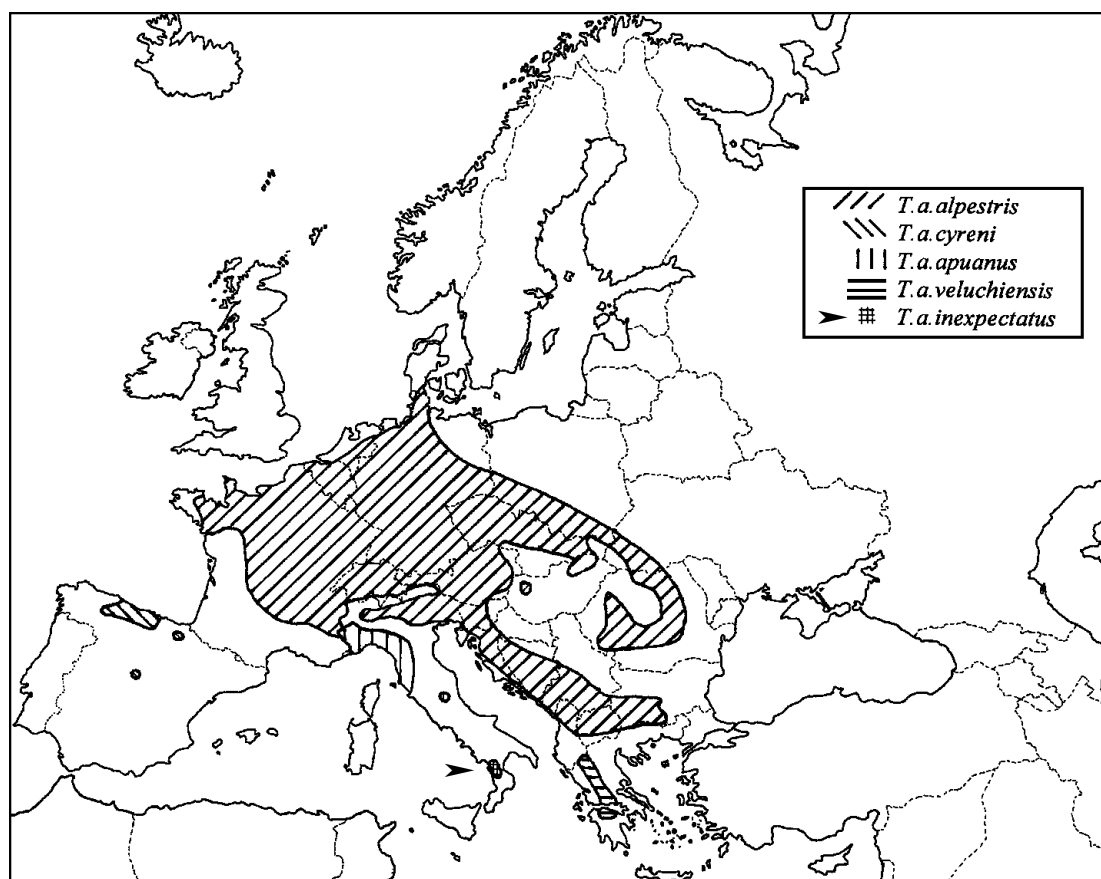


Fig. 1. Répartition du triton alpestre. Seules les aires des taxons allopatriques ont été représentées (d'après BARBADILLO, 1987 ; BAUWENS & CLAUS, 1996 ; BERGER & GÜNTHER, 1996 ; BERGMANS & ZUIDERWIJK, 1986 ; BREUIL, 1986 ; BREUIL & PARENT, 1988 ; BRINSOE, 1994 ; BRINGSOE & MIKKELSEN, 1993 ; BURESCH & ZONKOV, 1941 ; CASTANET & GUYETANT, 1989 ; COGALNICEANU, comm. pers. ; DELY, 1962 ; DENOEL, 1994 ; FUDAKOWSKI, 1958 ; GIACOMA, 1983 ; GIACOMA *et al.*, 1988 ; GROSSENBACHER, 1988 ; KALEZIC *et al.*, 1990 ; KOPSTEIN & WETTSTEIN, 1920 ; KUZMIN, 1995 ; MORAVEC, 1986, 1994 ; PARENT, 1984 ; TIEDEMANN, comm. pers.).

Distribution map of the Alpine newt. Only the distribution of the allopatric taxa is represented.

La sous-espèce nominative et la sous-espèce ibérique

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

La description qui suit est valable, sauf indication contraire, pour les autres sous-espèces. La sous-espèce nominative se rencontre d'ouest en est : de la Bretagne aux Carpates orientales ; et du nord au sud : du sud du Danemark au sud-est de la France, au nord de l'Albanie et au sud de la Bulgarie (NÖLLERT & NÖLLERT, 1992). Pour plus de détails, se référer à la **figure 1**. En Belgique, il est largement distribué et assez commun (PARENT, 1984).

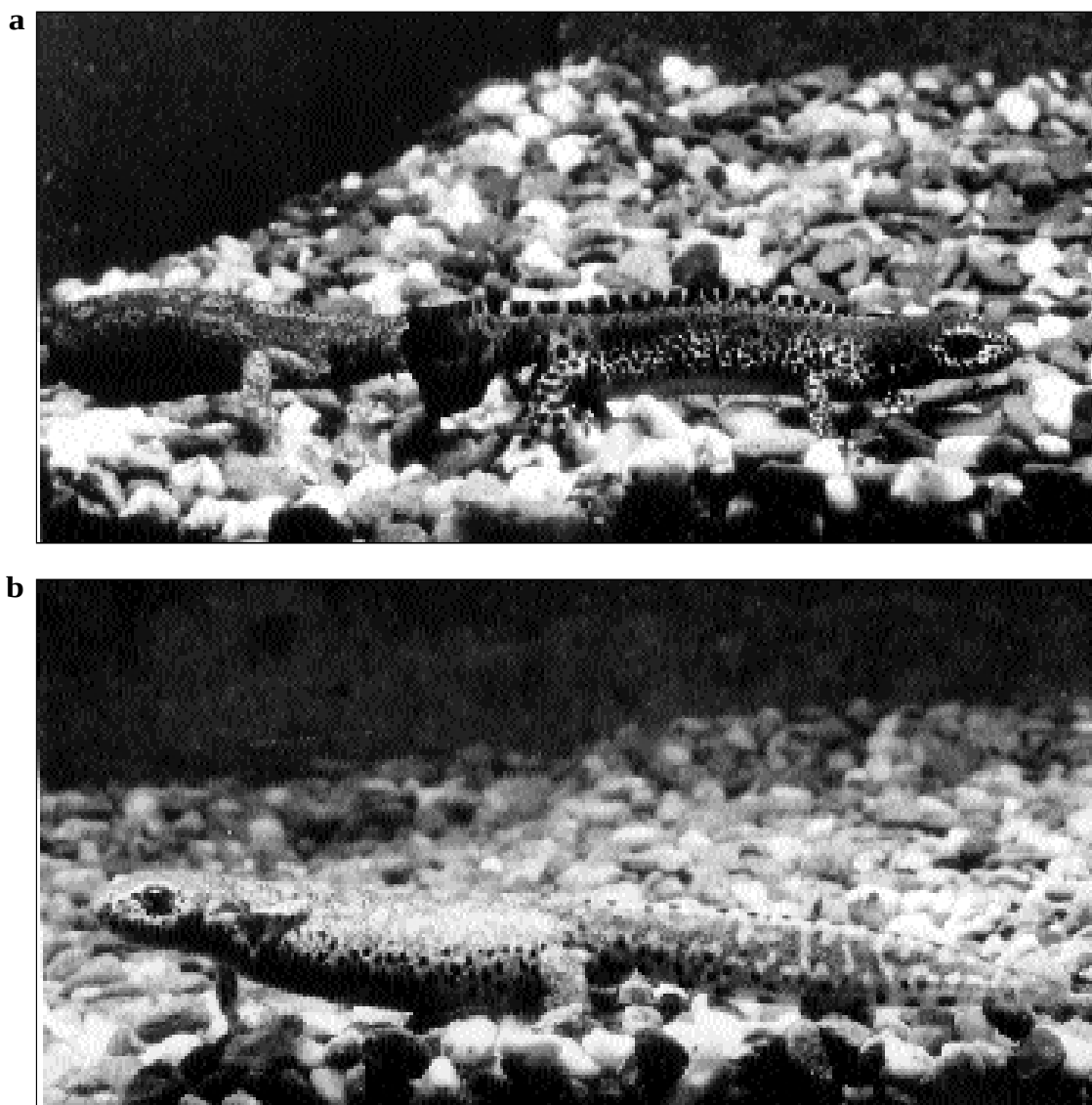
A) Description générale de l'adulte métamorphosé

La tête est un peu plus longue que large. On constate une augmentation de l'encéphalisation avec l'altitude (BREUIL & THIREAU, 1985). Les lobes labiaux ne recouvrent que peu la « lèvre » inférieure. La queue est un peu plus courte que le reste du corps. Elle est comprimée latéralement et pointue à l'extrémité (surtout chez les mâles). Les doigts et les orteils ne sont pas palmés. La peau est lisse ou un peu granuleuse en phase aquatique, mais en phase terrestre, elle est beaucoup plus rugueuse. La coloration ventrale va de l'orange clair au rouge vif. Le ventre n'est que très rarement tacheté, mais la gorge et le pli gulaire le sont fréquemment. La partie ventrale de la queue est orange, tachetée de foncé. Les dents voméro-palatines, au plafond de la cavité buccale, en deux séries parallèles convergentes vers l'avant, en forme de L, commencent au niveau des choanes (DE WITTE, 1948 ; DIESENER & REICHHOLF, 1986).

B) Dimorphisme sexuel

Le mâle mature a une forme fine et svelte, son tronc a une section sub-quadrangulaire. Sa taille varie entre 75 et 95 mm (extrême de 102 mm) (BREUIL, 1986). A la période de reproduction, il arbore une crête dorsale basse (1 à 2,3 mm de hauteur), rectiligne, jaune (parfois un peu orangée) avec des macules foncées, qui se distingue encore le reste de l'année (mais d'une façon moins marquée) et qui se continue en crête caudale. Le dos est noir bleuté, violacé, souvent marbré. La queue, haute, est bleutée et tachetée (parfois d'un bleu très vif comme dans les Alpes Juliennes en Slovénie : obs. pers.). Le bas des flancs est bleuté vif. Les côtés de la tête et des flancs sont blanc argenté à brun argile, ponctués de gros points noirs. Le cloaque est en forme de mamelon arrondi (le reste de l'année, il est beaucoup plus fin) (**photo 2a**) (THORN, 1968).

La femelle mature est plus grosse et plus grande que le mâle : sa taille varie généralement entre 80 et 110 mm (extrême de 122 mm) (BREUIL, 1986). Le corps de la femelle ne présente ni crête, ni coloration bleutée. Sa face dorsale est généralement marbrée ; elle montre une coloration noirâtre, grisâtre, brunâtre ou verdâtre (en altitude, les tons ont tendance à être plus foncés et ternes ; cette remarque s'applique également aux mâles, mais d'une façon



Photos 2a et b. *Triturus alpestris alpestris* : a, mâle (Les Bannes, province de Liège) ; b, femelle (En Mazouhé, province de Liège) (photos M. DENOEL).
Triturus alpestris alpestris : a, male (Les Bannes, Liege Province) ; b, female (En Mazouhé, Liege Province) (photos M. DENOEL).

moins prononcée). Le cloaque est fin et généralement clair. Un léger sillon dorsal de coloration habituellement plus prononcée que le reste du corps remplace la crête du mâle (**photo 2b**) (DENOEL, 1994).

C) Morphotypes particuliers

Des cas de pédomorphisme (BREUIL, 1992) (*cf. infra*), de flavisme (PARENT & THORN, 1983) et d'albinisme (BODENSTEIN, 1932) ont été relevés.

D) Uniformité de ce taxon

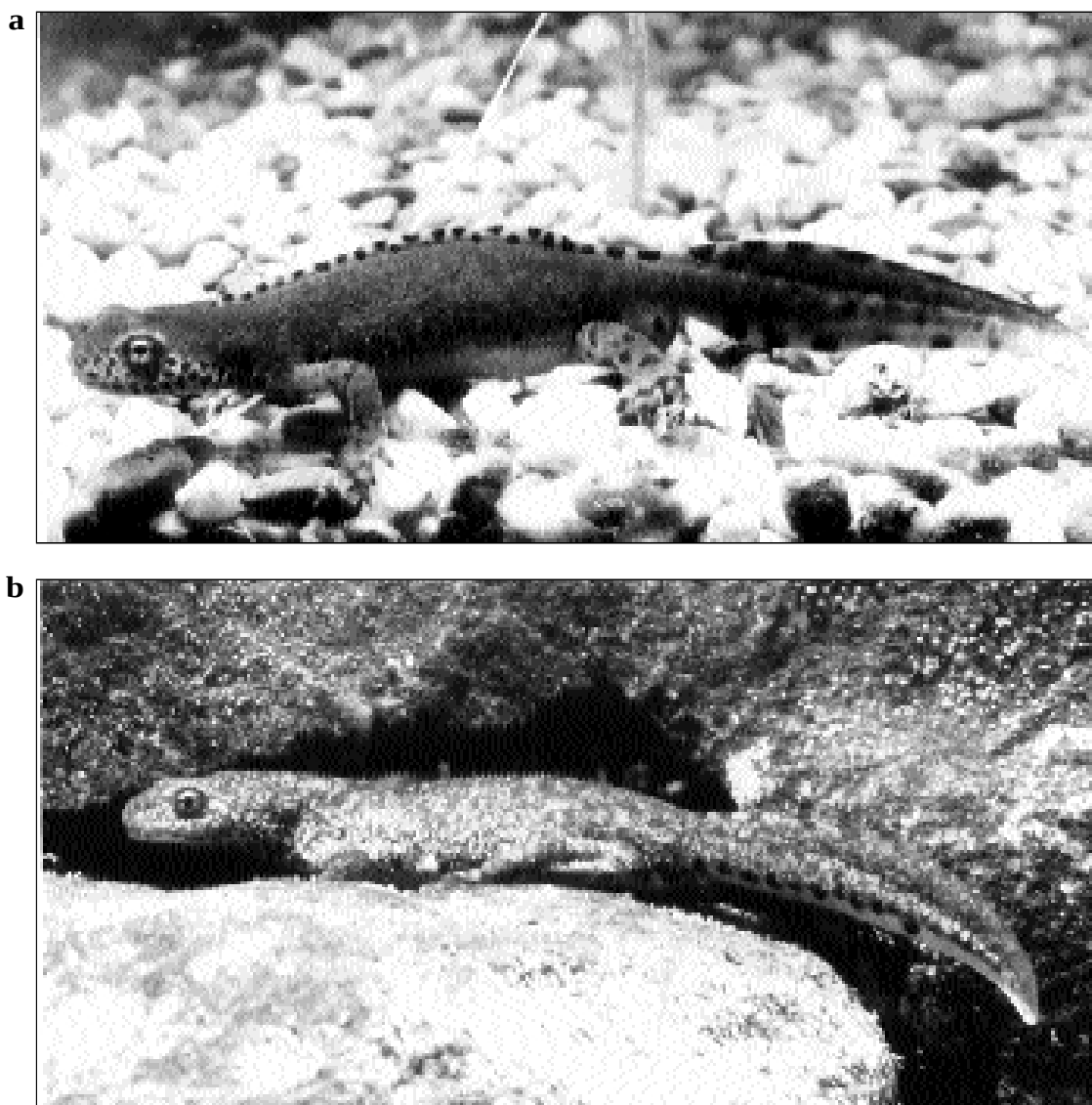
HERRERO *et al.* (1989a) considèrent, d'après des études de C-Banding, qu'il existe des différences au sein de la sous-espèce nominative. Il y aurait ainsi le taxon dit d'Europe centrale, celui de Yougoslavie et celui de Bulgarie. ARANO (1988) sépare également les populations bulgares et yougoslaves. Aucune étude électrophorétique n'a été réalisée sur les populations belges. Cependant, des populations de Bonn (Allemagne) et de la Mayenne (France) ont été étudiées (ARANO & ARNTZEN, 1987) : nous les considérons comme similaires à celles de la Belgique.

La sous-espèce ibérique, *Triturus alpestris cyreni* (WOLTERSTORFF, 1932)

Cette sous-espèce se distingue de la sous-espèce nominative par un corps plus trapu (surtout chez le mâle) et un crâne plus large. Les mâchoires ont une forme semi-circulaire. La gorge est habituellement tachetée et le ventre de couleur rouge vif (DELY, 1959 ; HERRE, 1932). La **photo 3** montre un mâle et une femelle de *T. a. cyreni* provenant d'une population d'altitude. Une analyse morphométrique des vertèbres et du crâne de *cyreni* et *alpestris* montre que ces deux espèces sont très proches si on les compare aux autres espèces actuelles et fossiles (GONZALEZ & SANCHIZ, 1986 ; GONZALEZ *et al.*, 1986).

Cette sous-espèce occupe le nord de l'Espagne, dans et au nord des Monts Cantabriques (d'ouest en est : de l'extrême sud-ouest des Asturies à l'est de la Cantabrie ; et du nord au sud : de la côte au nord des provinces de Leon et de Burgos). On la rencontre également au sud-ouest des Pyrénées (dans les provinces de Navarre, Alava et Guipuzcoa), ainsi que dans un lac du massif de Peñalara (nord-ouest de Madrid) (ALCADE *et al.*, 1989 ; BEA, 1983 ; BREUIL *et al.*, 1984 ; CASTROVIEJO & SALVADOR, 1971 ; GARCIA PARIS & MARTIN, 1987 ; MELLADO, 1979 ; VEGA *et al.*, 1981).

La caractéristique chromosomique unique de cette sous-espèce est la présence de la quatrième paire de chromosomes à l'état homozygote. Cette sous-espèce présente également quelques différences au point de vue des bandes-C (HERRERO *et al.*, 1989a, 1989b). En effet, depuis la séparation de *T. a. cyreni* et *T. a. alpestris*, des nouvelles bandes sont apparues et d'autres ont disparu. D'un autre côté, des bandes conservées de part et d'autre ont changé leur composition en bases. De surcroît, on constate plus d'hétérochromatine télomérique chez *T. a. cyreni* (HERRERO *et al.*, 1989b). Selon MACGREGOR & SESSIONS (1986), au cours de l'évolution, l'hétérochromatine serait primitivement centromérique, puis péricentrique et enfin dispersée (donc en partie télomérique). Ainsi, selon ce critère, *T. a. cyreni* aurait un statut évolutif plus ancien (ARANO, 1988 ; HERRERO *et al.*, 1989b). HERRERO & ARANO (1986) ont attribué un statut spécifique au taxon ibérique.



Photos 3a et b. *Triturus alpestris cyreni* : a, mâle ; b, femelle (Lago Isoba, province de Leon) (photos M. DENOEL).
Triturus alpestris cyreni : a, male ; b, female (Lago Isoba, Leon Province) (photos M. DENOEL).

Le taxon ibérique est reconnu par des études électrophorétiques qui le mettent au niveau subsppécifique. La distance génétique de Nei entre la population de Santillana del mar (Cantabrie) et celle de Bonn est de 0,26, tandis qu'elle est de 0,23 entre le Lago de la Ercina (Picos de Europa) et Bonn. Des distances de cet ordre correspondent à une différenciation de nature au moins subsppécifique selon les critères de la génétique (SOLIGNAC *et al.*, 1995). On constate qu'il existe même une différenciation génétique au sein des populations de *T. a. cyreni*, et en particulier entre la population de Santillana del mar et celles d'Asturies où la distance de Nei va de 0,06 (Pola de Siero) à 0,1 (Lago

de la Ercina) (ARANO *et al.*, 1991). Un problème subsiste pour la population du massif de Peñalara qui est génétiquement fort proche des populations des Monts Cantabriques (D. Nei = 0,04 à 0,06) et moyennement proche de celle de Santillana del Mar (D. Nei = 0,12), alors qu'elle en est géographiquement fort éloignée et isolée. ARANO *et al.* (1991) considèrent de ce fait que cette population résulterait d'une introduction.

Les autres taxons

***Triturus alpestris apuanus* (BONAPARTE, 1839)**

Sa région gulaire présente de nombreux points noirs, souvent gros et contrastés. Néanmoins, il existe des populations dont la gorge est presque exempte de ponctuation noire (FERRACIN *et al.*, 1980). La coloration ventrale est généralement vive. La néoténie est fréquente dans ce taxon (ANDREONE & DORE, 1991). Cette sous-espèce est localisée au Piémont, en Ligurie et en Toscane (Italie) (GIACOMA, 1983) ainsi qu'au lac de Tinibras (alt. 2650 m) dans les Alpes Maritimes (France) (KNOEPFFLER, 1967). Une population appartenant peut-être à la sous-espèce *apuanus* a été découverte près de Rieti, en Italie (CAPULA & BAGNOLI, 1982).

***Triturus alpestris inexpectatus* (DUBOIS & BREUIL, 1983)**

Chez cette sous-espèce, le nombre et surtout la superficie des taches gulaires sont nettement inférieures aux valeurs rencontrées chez *Triturus alpestris apuanus*. La coloration dorsale est plus foncée et la queue est un peu plus courte. La néoténie est fréquente chez cette sous-espèce (DUBOIS & BREUIL, 1983). Cinq localités sont connues en Calabre (Italie) : elles sont situées entre 830 et 1200 mètres d'altitude (DUBOIS, 1983 ; GIACOMA *et al.*, 1988).

***Triturus alpestris veluchiensis* (WOLTERSTORFF, 1935)**

Le triton alpestre hellénique se distingue de la sous-espèce nominative par une taille plus petite des mâles et des femelles et par des patrons de coloration particuliers. La coloration des mâles n'est jamais bleu foncé. La crête est jaunâtre et assez élevée (2,5 mm). On peut observer sur le corps la présence de petits filets fins qui forment un léger treillis brunâtre. En aucun cas les individus ne sont marbrés en bleu et en noir. Le bas des flancs des femelles est marqué d'une série de macules brunes, disposées sur un à trois niveaux. Les populations du Mont Smolikas s'éloignent morphologiquement de façon assez prononcée des autres populations. Il s'agirait peut-être d'un taxon micro-endémique (BREUIL & PARENT, 1988). Des populations pédogénétiques ont été signalées (BREUIL & PARENT, 1987). Géographiquement, les aires de répartition de la sous-espèce nominative d'une part, de la sous-espèce hellénique d'autre part, ne se rencontrent pas : elles sont, dans l'état actuel des connaissances, distantes de 100 kilomètres. *Triturus alpestris veluchiensis* se rencontre du

nord-ouest de la Grèce au nord du Péloponnèse. La distribution altitudinale s'échelonne de 745 à 2200 mètres (BRINGSOE, 1994 ; BREUIL & PARENT, 1987). *T. a. veluchiensis* possède des particularités chromosomiques qu'on ne retrouve pas dans les populations d'Europe centrale.

***Triturus alpestris lacusnigri* (SELISKAR & PEHANI, 1935)**

Cette sous-espèce s'éloigne fort de la sous-espèce nominative. Elle est caractérisée par une grande taille (une femelle de 128 mm a été capturée), des taches ou des points noirs sur le ventre, des lobes labiaux prononcés (qui se recourbent sous la mâchoire inférieure), des yeux proéminents et une queue relativement longue. Néanmoins, des tritons alpestres ayant l'habitus de la sous-espèce nominative, ou bien un habitus intermédiaire, ont été observés dans le même lac, c'est-à-dire au Crno Jezero (1294 m) dans les Alpes Juliennes (Slovénie) (obs. pers.). Ainsi peut être y a-t-il recolonisation du lac par la sous-espèce nominative se reproduisant dans d'autres points d'eau du massif. Pour ROCEK (1976), d'après des études morphologiques, *lacusnigri* serait un synonyme d'*apuanus*. Mais nous ne partageons pas cet avis.

Les sous-espèces douteuses ou invalidées

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

Triturus alpestris reiseri (WERNER, 1902) est une forme plus trapue que la sous-espèce nominative. Son crâne est nettement plus large. Cette sous-espèce se rencontre au Prokosko Jezero (1640 m) dans les Monts Vranica (Bosnie) (obs. pers.). BOLKAY (1919) a interprété ce taxon (qu'il nommait *Molge alpestris*) comme la forme antéglaciaire de *Triturus a. alpestris* ayant survécu aux glaciations quaternaires dans ce massif refuge, tandis que la future forme nominative gagnait des zones plus clémentes (*in* BREUIL, 1986). La présence de la sous-espèce nominative dans le même lac serait due à une recolonisation postglaciaire (BREUIL, 1986). Ce taxon ne présente que peu de différences chromosomiques avec la sous-espèce nominative et lui est associé (ARANO, 1988 ; HERRERO *et al.*, 1989a).

RADOVANOVIC a décrit trois sous-espèces du triton alpestre, toutes trois localisées au Monténégro : *Triturus alpestris montenegrinus* (en 1951), *T. a. serdarus* et *T. a. piperianus* (en 1961). Ces taxons, tous les trois pédogénétiques, ont été mis en synonymie (par étude génétique) avec la sous-espèce nominative (BREUIL & GUILLAUME, 1984). *T. a. serdarus* diffère également très peu chromosomiquement de *T. a. alpestris* (HERRERO *et al.*, 1989a ; ARANO, 1988) ; par contre, une étude électrophorétique de ARANO & ARNTZEN (1987) la revalide comme sous-espèce. *Triturus alpestris montenegrinus* est connu au Bukumirsko Jezero (1430 m), Monts Komovi ; *T. a. piperianus* au Manito

Jezero (1773 m), Monts Sinjajevina (ces tritons pédogénétiques ont été éliminés de la localité type, Kapetanovo Jezero, 1678 m, suite à l'importation de salmonidés en 1975-76 : BREUIL, 1985), *T. a. serdarus* au Zminicko Jezero (1285 m), Massif du Durmitor.

Trois taxons ont été décrits comme sous-espèces à part entière par DELY en 1959 : *Triturus alpestris bukkiensis* et *T. a. satoriensis* de Hongrie, et *T. a. carpathicus* du Mont Sinaia (Roumanie). Actuellement, ces trois taxons sont mis en synonymie avec la sous-espèce nominative (BREUIL, 1986 ; ROCEK, 1972 ; THORN, 1968). Des analyses électrophorétiques montrent que les populations hongroises divergent de celles d'Allemagne et d'Autriche, mais insuffisamment pour être considérées comme des sous-espèces indépendantes (distance de Nei respectivement de 0,12 et 0,09) (ARANO *et al.*, 1991).

Relations entre les taxons

Les analyses alloenzymatiques montrent une nette séparation entre les populations les plus au sud et celles du nord et du centre de l'aire de distribution. Ainsi, *veluchiensis*, *cyreni*, *serdarus* et *apuanus* sont isolés et considérés comme sous-espèces indépendantes. D'autre part, les populations de France et d'Allemagne sont fort proches, de même pour *alpestris* de Krusevac et pour *reiseri* du Prokosko jezero (Yougoslavie) (ARANO & ARNTZEN, 1987). Les études cytogénétiques (C-banding) confirment également la différenciation des sous-espèces *veluchiensis* et *cyreni*. Par contre, elles rapprochent *apuanus* (sud) de *alpestris*. BREUIL (1986) signale qu'il y aurait une intergradation secondaire entre *alpestris* et *apuanus* à la limite occidentale du Parc National des Ecrins.

La perception de l'environnement

Les tritons alpestres vivant dans une grande variété de milieux se trouvent confrontés à de multiples problèmes qui peuvent être résolus par leurs étonnantes capacités sensorielles : la vision, l'olfaction et la mécanoréception. Si une source d'information n'est pas disponible (par exemple la lumière dans un milieu obscur ou trouble), ils pourront ainsi « s'en sortir » en utilisant leurs autres organes sensoriels.

1. **La vue.** La rétine du triton alpestre adulte comprend 79 % de cônes et 21 % de bâtonnets (MOLLER, 1951). Ce fait est confirmé par des expériences où HIMSTEDT (1972) a démontré que le triton alpestre pouvait faire la différence entre le gris et les couleurs de longueur d'onde suivantes : 457 nm (Bleu), 518 nm et 555 nm (vert), 584 nm (jaune) et 635 nm (rouge). De plus, les tritons adultes montrent des changements saisonniers de leur sensibilité spectrale (HIMSTEDT, 1973). Lors du comportement de cour, les tritons mâles montrent une préférence pour des leurres femelles au ventre rouge, la

couleur du dos ayant moins d'importance. La coloration agirait ainsi comme un mécanisme d'isolement entre les différentes espèces de tritons (HIMSTEDT, 1979). La vision est également utilisée pour la détection des proies (JOLY, 1979) et dans l'intensification locale (MARTIN, 1982).

2. **L'odorat.** La perception d'une odeur nécessite le contact entre l'épithélium olfactif et la substance odorante. L'abaissement du plancher buccal crée une dépression dans la cavité buccale. Comme les mâchoires restent fermées, la dépression produit un flux inhalant des narines aux choanes. En milieu aquatique, le rejet d'eau filtrée s'effectue en grande partie par la bouche, de façon synchrone avec le retour du plancher buccal à sa position originelle. La chambre olfactive du triton alpestre est un simple conduit élargi, un peu compliqué par la présence d'un sinus latéral. Lors de l'aspiration buccale, l'échantillon d'eau prélevé traverse la chambre olfactive en baignant l'épithélium sensoriel des gorges. Lors de situations entraînant un comportement olfactif, la fréquence des mouvements du plancher buccal augmente. Il est donc possible de détecter l'influence de l'olfaction lors de divers comportements exécutés par les tritons (JOLY, 1979 ; JOLY & CAILLERE, 1983). L'olfaction intervient dans de nombreux comportements : la détection des proies et l'appréciation de leur palatabilité (JOLY, 1979), l'intensification locale (MARTIN, 1982), le comportement de cour (ANDREONE, 1990 ; BELVEDERE *et al.*, 1988) et le comportement de homing (MIAUD, 1993).
3. **La mécanoréception.** La réception des stimulations mécaniques s'effectue grâce à des mécanorécepteurs (neuromastes) localisés sur les flancs (ligne latérale) et la tête. Ceux-ci sont opérationnels uniquement chez la larve et l'adulte aquatique. La mécanoréception peut être utilisée lors de l'intensification locale (MARTIN, 1982) et du comportement sexuel (HALLIDAY, 1977a).

Cycle de vie

Le cycle de vie des tritons alpestres est (en général) amphibie : ils sont obligés de regagner l'eau pour se reproduire. Les tritons alpestres, ayant déjà eu l'occasion de se reproduire, regagnent leur site de reproduction guidé par l'émanation du bouquet d'odeurs qui s'en dégage. On constate en effet qu'il existe une forte fidélité des adultes à leur site de reproduction. Toutefois, dans des systèmes subdivisés (complexe de mares par exemple), des passages existent entre les différents points d'eau, mais ils sont tout de même limités. Dans ce cas, on parlera de sous-populations au sein d'une métapopulation (JOLY & MIAUD, 1989, 1993 ; MIAUD, 1990).

La période de reproduction varie avec la latitude et l'altitude. Ainsi, en Belgique (50-51° de latitude Nord, altitude basse à semi-moyenne), elle débute de la fin février au mois d'avril et se termine au plus tard début juillet (obs.

pers.). Dans le sud-est de la France (46 °N), à altitude comparable, il arrive lors d'hivers cléments que les tritons arrivent à l'eau en janvier (MIAUD, 1990). Par contre, à moyenne et haute altitude, la reproduction commence nettement plus tard, généralement associée à la fonte des neiges (BREUIL, 1986). Dans les populations d'altitude, le cycle de reproduction peut même être biennal (VILTER & VILTER, 1963). A l'inverse, en Italie, *T. a. apuanus* peut se reproduire à deux moments de l'année : au printemps et en automne, les deux saisons étant séparées par une période de latence estivale (ANDREONE & DORE, 1992).

Après avoir été fécondées, les femelles pondent un à un leurs oeufs, au nombre de 100 à 500, qu'elles emballent le plus souvent dans la végétation aquatique, les mettant ainsi à l'abri (avant de les abandonner) de la prédation inter-, mais aussi intraspécifique (MIAUD, 1990, 1993, 1994). Les oeufs pondus par une même femelle n'ont pas forcément le même père (RAFINSKY, 1981). Après une période de 2-3 semaines, seuls 3 % des oeufs sont encore présents et éclosent afin de donner des larves à respiration branchiale. Celles-ci vont se développer dans l'eau pour se métamorphoser 2-3 mois plus tard (sauf en altitude, cf. néoténie) en juvéniles. Ceux-ci vont mener une existence terrestre pendant environ 3 ans. C'est durant cette phase qu'a lieu l'erratisme et la colonisation de nouveaux milieux. Arrivés à maturité sexuelle à 3 ans pour les mâles et 4 ans pour les femelles (dans les populations de plaines) (MIAUD, 1990), mais seulement à 6, voire 10 ans, pour certaines populations d'altitude (BREUIL, 1986 ; SCHABETSBERGER & GOLSCHMIDT, 1994), ils rejoignent un point d'eau (qui peut ou non être celui dans lequel ils sont nés).

Une exception à ce qui vient d'être présenté concerne les populations néoténiques, relativement fréquentes chez le triton alpestre. La néoténie est la conservation de caractéristiques de l'état larvaire à un stade ontogénique correspondant normalement à celui des métamorphosés. La néoténie totale ou pédogenèse concerne des animaux devenus matures dans cet état, tandis que la néoténie partielle ne s'applique qu'à un retard de métamorphose (KOLLMANN, 1884). SVOB (1965) a montré qu'une faible luminosité associée à une basse température pouvait entraver la métamorphose. Cette situation pourrait expliquer la présence de la néoténie dans des lacs d'altitude (BREUIL, 1992). Certains auteurs (DUELLMAN & TRUEB, 1985 ; WILBUR & COLLINS, 1973) ont vu en une prétendue hostilité du milieu terrestre une réponse à la néoténie, mais des cas d'observations de tritons alpestres néoténiques dans des milieux instables, voire temporaires, lesquels étant même parfois entourés d'un milieu terrestre apparemment favorable, contredisent cette théorie (BREUIL, 1986 ; DENOEL, 1996 ; DUBOIS, 1983 ; DZUKIC & KALEZIC, 1984). De plus, rien ne dit que le milieu terrestre soit hostile (cf. les cavités karstiques ou les terriers de mammifères) (BREUIL, 1992). L'existence de pédomorphiques vivant en syntopie avec des métamorphosés laisse supposer des différences de stratégie. On constaterait ainsi un succès reproducteur inférieur des néoténiques et une tactique alimentaire ainsi qu'une occupation de l'habitat différente entre les deux (SELISKAR & PEHANI, 1935 ; BOVERO, 1990-91 ; BREUIL, 1992).

La croissance du triton alpestre, vertébré poecilotherme, se poursuit durant toute sa vie. Elle se ralentit néanmoins fortement après l'acquisition de la maturité sexuelle (MIAUD, 1990). Elle dépend étroitement des conditions du milieu. Ainsi, en altitude où il fait plus froid, l'évacuation gastrique se déroule plus lentement (SCHABETSBERGER, 1994). Toutefois, HÉROLD *et al.* (1994) ont montré que, lors de leur courte phase active, le métabolisme des tritons d'altitude était plus élevé que celui de ceux de basse altitude. Cette différence de métabolisme énergétique leur permet ainsi de subsister dans des milieux aux conditions difficiles (longue latence hivernale) (HEROLD *et al.*, 1994 ; SCHABETSBERGER & GOLSCHMIDT, 1994). Le plus vieux triton alpestre découvert avait 22 ans (SCHABETSBERGER & GOLSCHMIDT, 1994), mais c'est un cas exceptionnel.

Les tritons passent habituellement l'hiver à terre, dans des abris isolés du gel. Il arrive néanmoins (surtout dans les lacs tamponnés d'altitude) que les tritons hivernent dans l'eau (BREUIL, 1986). Mais cette phase de vie latente des tritons reste encore mystérieuse à bien des égards. J'ai utilisé ici les termes hiverner et phase de vie latente plutôt que celui d'hiberner, laissant ce dernier aux mammalogistes (PINDER *et al.*, 1992).

Le comportement sexuel

Description du comportement de cour de *T. a. alpestris*

Le comportement de cour du triton alpestre est composé de **trois phases** : l'**orientation**, la **parade** (« Static display », « Display phase ») et le **transfert du spermatophore** (« spermatophore transfer phase »). Les données sont reprises de ANDREONE (1990) ; ARNTZEN & SPARREBOOM (1989) ; BELYAEV (1979) ; DENOEL (1994) et HALLIDAY (1977a). La séquence du comportement de cour est reprise sur la **figure 2**.

1. **Orientation.** Dès qu'un mâle a repéré une femelle, il s'en approche (« approach ») et la renifle (« sniff »). Ensuite, il se place devant, ce qui l'empêche d'avancer. C'est le mouvement vers l'avant (« move to the front »). Si la femelle s'esquive, il la poursuit (« follow ») et se repositionne.
2. **Parade.** Le mâle se met en oblique par rapport à la femelle et applique sa queue contre son flanc. Il fait alors battre celle-ci : c'est le mouvement d'éventail (« fan »). Ce dernier est interrompu par de brèves pauses (« inter-fan-bouts ») ou par le mouvement d'ondulation distale (« wiggle tail bent » ou « distal lure ») où, tout en restant dans la même position, il ne fait plus que mouvoir l'extrémité de sa queue. Le mouvement d'éventail crée un courant d'eau contenant des phéromones en direction de la femelle. Une autre parade, pouvant s'insérer entre les mouvements d'éventail, est la posture en dos-de-chat (« cat-buckle ») accompagnée du « lean-in » : le mâle

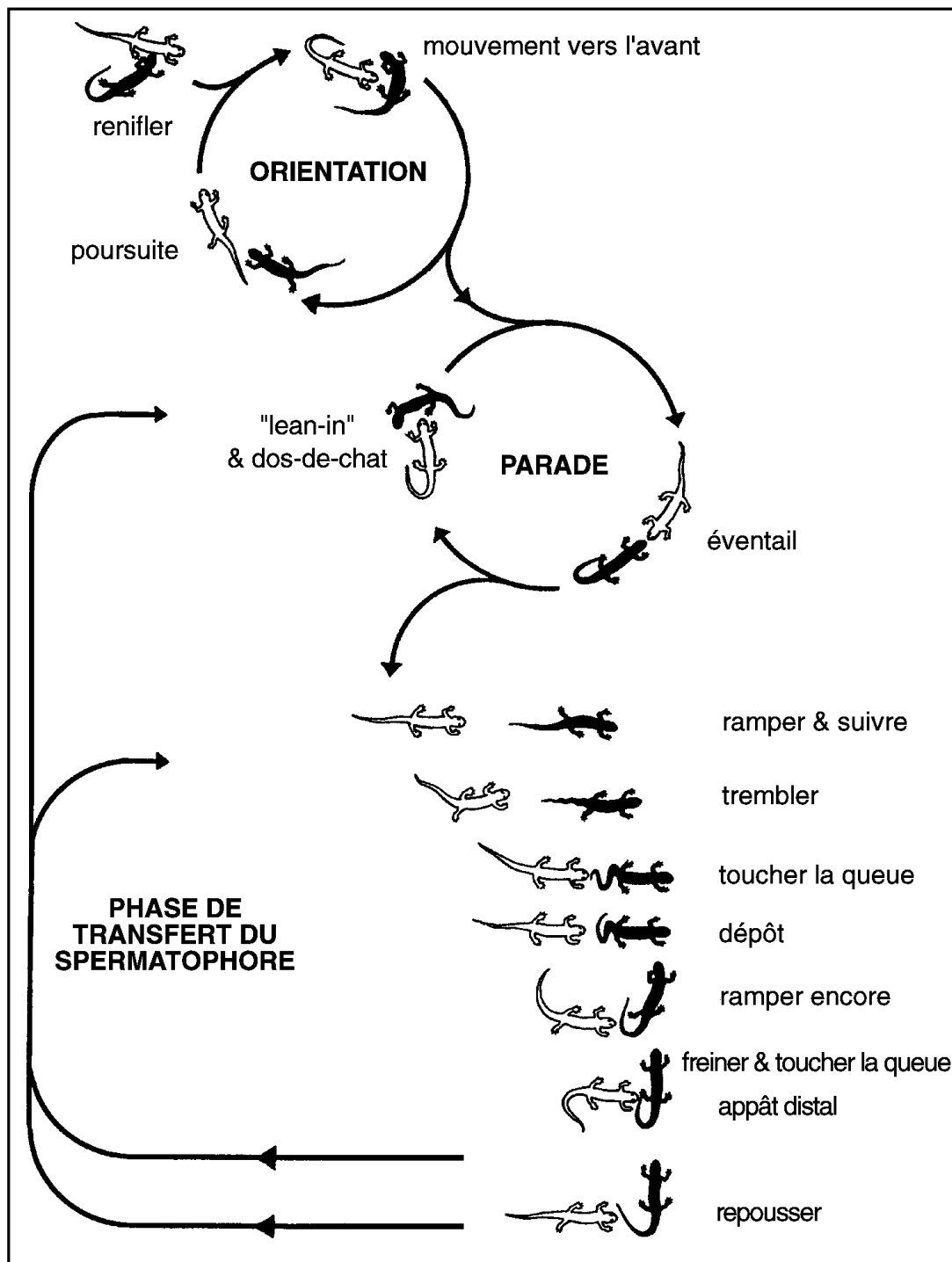


Fig. 2. Séquence du comportement de cour du Triton alpestre, *Triturus a. alpestris*. Le mâle est en noir (d'après HALLIDAY, 1977a, ARNTZEN & SPARREBOOM, 1989).
The courtship sequence of the Alpine newt, Triturus a. alpestris. The male is in black (from HALLIDAY, 1977a, ARNTZEN & SPARREBOOM, 1989).

se dresse sur ses pattes et incline son corps et sa queue vers la femelle afin qu'un de ceux-ci effleure ou touche son museau. Il arrive également que le mâle donne de petits coups de museau à la femelle.

3. **Le transfert du spermatophore.** Au bout d'un certain temps de parade, le mâle fait demi-tour et précède la femelle (« creep »). Tout en avançant, il fait trembler sa queue (celle-ci étant dans l'axe du corps) (« quiver »), puis replie celle-ci derrière le corps et la soulève. En général, la femelle touche alors la queue (« touch tail »), ce qui amène le mâle à déposer un spermatophore sur le substrat (« deposition »). Le mâle continue alors à progresser (« creep on »), puis s'oriente perpendiculairement à la femelle et place sa queue dans une position voisine de la position d'éventail. Il effectue alors un mouvement distal de l'extrémité de celle-ci (« distal lure » ou « wiggle tail bent »). Si la femelle s'approche, elle est bloquée par le mâle (« brake ») qui peut alors la repousser avec sa queue (« push-back »).

Durant toute cette séquence, la femelle peut rester statique, s'approcher, toucher le mâle ou s'en aller. Une fois le transfert du spermatophore terminé, le mâle peut reprendre cette phase et ainsi déposer plusieurs spermatophores au cours d'une même rencontre. ANDREONE (1990) différencie le « wiggle tail bent » du « distal lure » : le premier a lieu lors de la phase de parade, le second lors de la phase de transfert du spermatophore. Il considère également les deux parades suivantes : le «water tasting» qui est un abaissement du plancher buccal (et qui provoque une prise d'eau), principalement réalisé pendant le comportement d'éventail (ce comportement a été dénommé « smelling behavior » par JOLY & CAILLERE [1983] dans le cadre de la prise de nourriture) ; et le « bubble », c'est-à-dire l'émission d'une bulle d'air par le mâle (surtout lors du transfert du spermatophore).

Description du comportement de cour de *T. a. apuanus*

Qualitativement, le comportement de la sous-espèce *apuanus* est le même que celui de la sous-espèce nominative (du nord de l'Italie). Mais, du point de vue quantitatif, on note quelques différences, et ce principalement lors de la phase d'éventail (nombre, fréquence et durée de cette parade). Mais les différences subspécifiques sont également montrées par l'examen des diagrammes de flux de la séquence du comportement de cour. Le schéma de base est similaire mais les fréquences de succession des actes comportementaux diffèrent (ANDREONE, 1990).

Interférence sexuelle

Dans de nombreuses situations, un triton mâle (le rival) peut détourner à son profit une femelle qui est en train de se faire parader par un autre mâle (le courtisan). Pour ce faire, soit il initie un mouvement d'éventail, soit il procède

directement au comportement d'initiation du transfert du spermatophore. Face à ce comportement du rival, le courtisan peut effectuer un comportement de « retraite » entraînant la femelle loin de ce dernier. C'est ce que l'on nomme une défense sexuelle. La réussite d'insémination des femelles par les rivaux est estimée à 7,5 % (VERRELL, 1988).

Ecologie

On trouve le triton alpestre dans la plupart des points d'eau : mares, étangs, lacs, ornières forestières et fossés inondés, flaques d'eau temporaires, bassins d'orage, zone calme des ruisseaux et rivières, carrières inondées, abreuvoirs, fontaines, douves, sources, piscines, ... (DELY, 1960 ; DE FONSECA, 1981 ; DUMONT, 1984, PARENT, 1984). Il tolère une vaste gamme de Ph : de 4 à 9. Il est peu sensible à la pollution et se rencontre aussi bien dans des milieux eutrophes qu'oligotrophes. Il fréquente la plupart des biotopes et a même été observé dans une nappe d'eau souterraine (BREUIL & PARENT, 1987), ainsi que dans des points d'eau artificiels dans un bâtiment désaffecté obscur (DENOEL, 1996). La lucifugie est un trait qui a été constaté dans certains lacs : les tritons se maintenant dans les zones profondes, comme au lac Bukumir pour *Triturus alpestris* « *montenegrinus* » (BREUIL & THUOT, 1983). Les milieux aquatiques dans lesquels les tritons alpestres se reproduisent peuvent contenir ou non de la végétation. Les tritons alpestres se rencontrent aussi bien en plaine qu'en basse, moyenne et haute montagne. Il a été signalé jusqu'à 2650 mètres d'altitude en France (KNOEPFFLER, 1967) et 2520 m en Suisse (GROSSENBACHER, 1988). En phase terrestre, les tritons alpestres vivent cachés, pendant la journée ou la période d'hivernation, sous des pierres, des tas de bois, dans le creux d'arbres pourris, dans des infractuosités karstiques ou dans des grottes. Ils sont fréquemment rassemblés dans de telles cachettes (BREUIL, 1986 ; GOFFIN & PARENT, 1982 ; obs. pers.).

La sous-espèce espagnole occupe une niche écologique proche de la sous-espèce nominative, mais toutefois plus restreinte que cette dernière. On la rencontre dans des lacs oligotrophes et eutrophes, des mares, des fontaines, des abreuvoirs artificiels et des ruisseaux. Elle se rencontre depuis le niveau de la mer jusqu'à 1850 mètres d'altitude dans les Monts Cantabriques et 2120 m dans la Sierra de Guadarrama (BREUIL *et al.*, 1984 ; CASTROVIEJO & SALVADOR, 1971 ; GARCIA-PARIS & MARTIN, 1987 ; MELLADO, 1979 ; obs. pers.).

La sous-espèce nominative peut cohabiter avec toutes les autres espèces de tritons présentes dans son aire de distribution. De même, la sous-espèce espagnole cohabite avec les tritons palmés et marbrés (ALCADE *et al.*, 1989). Elle est néanmoins souvent minoritaire à basse altitude. En altitude, elle est la seule présente (BREUIL *et al.*, 1984).

Méthodes

Origine des animaux étudiés

Les tritons alpestres, au nombre de 203, ont été récoltés en Belgique et en Espagne, entre les mois de mars et de juin 1996. En Belgique, 5 sites ont été choisis : 2 dans la vallée du Geer, 1 dans le Pays de Herve et 2 dans les Cantons de l'Est. En Espagne, les prélèvements ont eu lieu dans deux localités des Monts Cantabriques. Les animaux ont été récoltés dans l'eau ou sur leur chemin de migration, généralement au tout début de leur saison de reproduction. Des observations de terrain ont également été réalisées à la mare de Forêt (Pays de Herve). Les populations belges appartiennent à la sous-espèce nominative, tandis que les espagnoles appartiennent à la sous-espèce *cyreni*. Pour plus de détails, se référer au **tableau I**.

Le triton alpestre est intégralement protégé par les législations belges, françaises et espagnoles. Afin de capturer, transporter et maintenir en captivité des représentants de cette espèce, nous avons bénéficié d'autorisations du *Ministère de la Région wallonne (Division de la Nature et des Forêts)*, du *Ministerie van de Vlaamse Gemeenschap (Departement Leefmilieu en Infrastructuur)*, de la *Junta de Castilla y Leon (Consejeria de Medio Ambiente y Ordenacion del Territorio)*, du *Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentacion (Organismo autonomo « Parques nacionales », Parque Nacional de los Picos de Europa)* et du *Ministère de l'Environnement français*. Dans un souci de conservation, les tritons adultes ainsi que leur progéniture ont été relâchés dans leur milieu d'origine.

Dans le cadre de cette étude, afin de mieux percevoir la biologie de *Triturus alpestris cyreni*, nous avons également prospecté le nord de l'Espagne, durant une semaine, à la recherche de cette espèce. Nous en avons ainsi observé dans la Sierra de Andia (limite est de répartition), au bord du Pantano del Ebro et dans le Parc National de Covadonga (centre de l'aire) ainsi que dans la région de Santander (nord de l'aire). Des observations antérieures (1989-95) en Belgique, France, Italie, Espagne, République Tchèque, Slovaquie, Bosnie, Roumanie et Bulgarie nous ont permis de bien connaître cette espèce.

Tableau I. Localisation et caractéristiques des stations étudiées.
Location and characteristics of study areas.

Localité	Commune	Province	Pays	UTM	Altitude (m)	Milieu	Date	T	Cohab.	n. m.	n. f.
Les Bannes	Bassenge	Liège	Belgique	31UFS82	70	marais route mare	2/3/96 23/3/96 5/4/96	3,9 – 6,9	V- V- V-	13 6 14	4 6 14
Boirs	Bassenge	Liège	Belgique	31UFS82	75	mare mare route	8/3/96 16/3/96 23/3/96	5,3 – –	V- V- V-	2 11 9	2 5 14
En Mazouhé	Trooz	Liège	Belgique	31UFS90	230	abreuvoir	2/6/96	17,4	V=	8	7
Forêt	Trooz	Liège	Belgique	31UFS90	260	mare	30/3/96	–	V=	obs.	obs.
Rabotrath	Eupen	Liège	Belgique	32UKB81	285	mare	13/4/96	8	V+	8	12
Languesthal	Eupen	Liège	Belgique	32UKB91	285	mare	17/5/96	–	V-, H-	2	4
Llorza	Camaleño	Cantabria	Espagne	30TUN58	1850	lac, mare & « névés »	7/5/96	5 à 7,4	–	21	16
Isoba	Puebla de Lillo	Leon	Espagne	30TUN16	1450	mare	8/5/96	9,4	H-, M-	10	15

Légende : UTM : quadrillage 10 x 10 km ; T = température de l'eau (à -15 cm) (en ° Celcius) ; cohab. = cohabitation avec d'autres espèces de *Triturus* (V = *T. vulgaris*, H = *T. helveticus* & M = *T. marmoratus* ; –, =, + = l'autre espèce est respectivement minoritaire, en quantité égale ou majoritaire) ; n.m. = nombre de mâles capturés ; n.f. = nombre de femelles capturées ; obs. = le comportement des tritons a été observé uniquement dans le milieu naturel.

Identification individuelle

Chaque triton capturé est marqué au laboratoire, par amputation des phalanges selon un code prédéfini (**fig. 3**). Nous n'avons pas utilisé exactement le même code que TWITTY (1966) afin d'éviter de couper trop de phalanges aux tritons. Celles-ci pouvant régénérer assez rapidement (GUTLEB, 1991), nous avons également dessiné le patron des taches gulaires. L'identification est ainsi certaine. Chaque triton est également mesuré (longueur totale et longueur de la queue) et pesé.

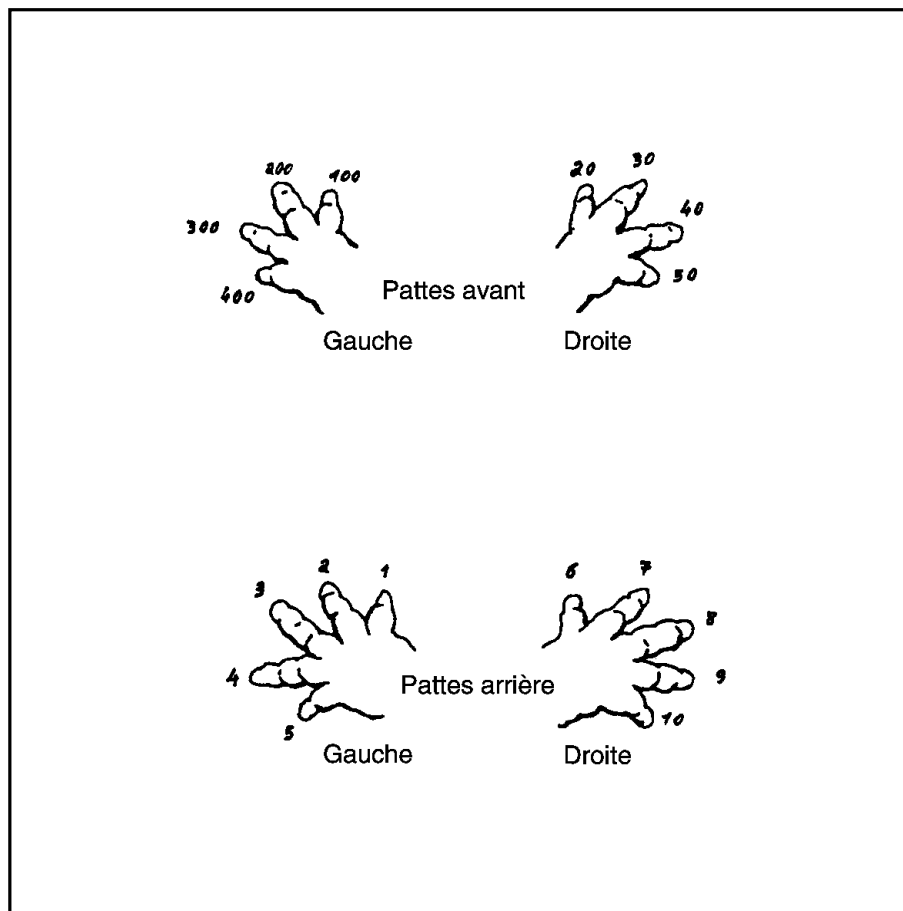


Fig. 3. Code utilisé pour le marquage des tritons (d'après TWITTY, 1966).
Code used to mark newts (from TWITTY, 1966).

Maintenance

Les tritons sont transportés sur support humide dans des glacières réfrigérées.

Au laboratoire, les tritons sont stockés dans 15 aquariums (dont un réfrigéré par groupe frigo) en vase clos et dans 3 cuves en alimentation continue en eau de distribution (captages de Hesbaye). Ceux-ci représentent une surface de fond de 7,7 m² et sont garnis de pierres et de végétaux (Elodées, Renoncules, Potamots) offrant cachettes et supports de ponte adéquats. Les oeufs obtenus sont récoltés régulièrement et placés dans des aquariums isolés en vue d'élever les larves à l'abri de toute prédation. Les adultes sont maintenus en photopériode artificielle de 14.00 L/10.00 N en mars et avril et de 15.30 L/8.30 N en mai et juin. L'éclairage consiste en des tubes néons. Une ampoule à incandescence est utilisée pour simuler l'aube et le crépuscule. La température des aquariums oscille entre 13 et 17°. Les tritons sont nourris régulièrement de vers de vase, Tubifex, Daphnies et Artémias.

Protocole expérimental

Les observations sont réalisées dans un aquarium de 45 x 30 x 25 cm, dans lequel il n'y a ni cachette, ni végétation. L'eau est renouvelée chaque jour : sa température oscille entre 13 et 17 °C. Dans le cas des expériences d'hybridation, elle est remplacée avant et après chaque rencontre. Un éclairage néon éclaire l'intérieur de l'aquarium. Le mâle est introduit dans l'aquarium 1 à 5 minutes avant la femelle. Si aucune parade n'a lieu endéans les 25 minutes qui suivent, le couple est remplacé. De même, si après un certain temps de parade, les deux partenaires ne manifestent aucun comportement l'un envers l'autre pendant plus d'une minute, ceux-ci sont retirés. La plupart des rencontres sont filmées de face en légère plongée avec une caméra vidéo Sony Hi8 V-600E. Pour les autres, seuls certaines phases-clefs de la rencontre sont notées, et parfois photographiées.

Ainsi, nous avons organisé, outre les rencontres préliminaires, 100 rencontres avec *T. a. alpestris*, 69 avec *T. a. cyreni*, ainsi qu'une dizaine entre *T. a. alpestris* et *T. a. cyreni* (en vue de réaliser des hybridations). En tout, 72 femelles et 80 mâles ont été utilisés. Des observations sur le comportement de cour de *T. alpestris* ont également été réalisées *in natura*, tant en Belgique qu'en Espagne. Nous avons aussi observé des rencontres de *T. h. helveticus*, *T. v. vulgaris* et *T. cristatus* afin de mieux percevoir les différences comportementales existant au sein du genre *Triturus*. Des comportements homosexuels dans les bacs de stockage ont également été suivis. Ayant constaté une activité sexuelle à faible température dans le milieu naturel, nous avons

réalisé des rencontres à une température de 6-8° (les mâles étant maintenus les jours précédant la rencontre à une température de 6,5°). Nous avons également eu recours à des colorants alimentaires (rouge carmin) pour matérialiser les courants d'eau créés par les tritons. Ainsi, au total, plus de 200 rencontres ont été organisées.

Analyse des résultats

Les cassettes vidéos Hi8 sont visionnées une première fois afin d'encoder, sur bande magnétique audio, la succession des différents comportements exhibés par le mâle lors de la rencontre. Pour plus de facilités, un code alphabétique est donné à chaque comportement du mâle. L'écoute de la bande audio permet alors d'encoder les données sur un programme informatique permettant le traitement de données comportementales. Celui-ci restitue la succession des comportements avec un *time code* en heures/minutes/secondes. La cassette vidéo est alors revisionnée une ou plusieurs fois, afin de noter le comportement manifesté par la femelle pendant chaque acte du mâle ainsi que pour observer en détail certains comportements. Chaque enregistrement Hi8 est transféré sur VHS afin de le conserver pour un éventuel visionnement ultérieur. Nous avons également fait des photographies et des diapositives afin d'analyser la structure des parades et de réaliser des croquis.

Nous avons réalisé des matrices de transition de premier ordre (WIEPKEMA, 1961) afin de déterminer la succession des comportements du mâle lors de l'ensemble de la rencontre, du début de la rencontre au premier dépôt et lors de différentes phases de la rencontre, selon le comportement de la femelle (négative, statique ou positive). Dans nos analyses, aucun comportement ne peut se succéder à lui-même. De ce fait, les matrices ne possèdent pas de valeur dans la diagonale principale. Les valeurs de chaque case de la matrice expriment les fréquences absolues des transitions. Afin de réaliser des diagrammes de flux, nous transformons les fréquences absolues en fréquences relatives conditionnelles. Celles-ci s'obtiennent en divisant la fréquence absolue de chaque transition par la somme des fréquences absolues de toutes les transitions partant du premier acte (c'est-à-dire le total ligne) (CHAMPAGNE, 1980). Lors de la réalisation des organigrammes, nous avons uniquement tenu compte des transitions apparues plus de deux fois. Pour les matrices contenant un grand nombre de transitions, nous avons appliqué une méthode statistique afin de mettre en évidence les transitions significatives. Cette méthode compare la valeur observée de chaque transition vis-à-vis de la valeur attendue, suivant l'hypothèse d'indépendance, et donne une valeur appelée résidu : plus un résidu est positif, plus la transition a des chances d'exister. Le seuil de signification (0,05) est atteint pour des valeurs de résidus inférieurs à -1,96 ou supérieurs à 1,96, avec un nombre de degrés de liberté de 440 (HABERMANN, 1973). La validité de cette méthode sera discutée lors de l'analyse des résultats.

Le succès de la rencontre, le numéro du spermatophore pris (dans les dépôts successifs), le pourcentage relatif de chaque comportement, la durée des bouffées d'éventail (une parade exhibée par les mâles), ainsi que la fréquence de battement de la queue lors de ce comportement sont également repris dans des tableaux préimprimés. Dès qu'un triton a servi dans une expérience, un bref résumé de ses comportements est noté sur sa fiche individuelle. Ainsi, il est possible d'une part, de savoir combien d'adultes ont été utilisés effectivement dans les expériences et, d'autre part, de tenter d'estimer un éventuel succès individuel. Pour analyser ces données, nous avons utilisé plusieurs méthodes statistiques : le test du chi-carré en table de contingence 2×2 et $r \times c$; l'analyse de la variance à 1 critère et à 2 critères (pour celle-ci nous avons eu recours à des distributions de type normale, gamma et log-normale : pour plus d'explications, voir le chapitre consacré aux résultats) ainsi que le calcul de la moyenne (MAXWELL, 1961 ; TOMASSONE *et al.*, 1993). Afin de modéliser certaines données, nous avons eu recours à des régressions de type logistique (LINDSEY, 1995). Nous avons alors vérifié la justesse de la modélisation obtenue grâce à un test d'ajustement (« goodness of fit »). Les traitements statistiques ont été principalement réalisés à l'aide du programme GLIM de la *Royal Statistical Society*.



Photo 4. *Triturus alpestris alpestris* paedogénétique femelle (Alpes-de-Haute-Provence, France) (photo M. DENOEL).

RESULTATS

Description qualitative des comportements

Comportements du mâle

Nous avons recensé 24 comportements exhibés par les mâles *Triturus alpestris* lors des rencontres sexuelles (1 mâle x 1 femelle). Certains des comportements observés ne sont pas des parades : il s'agit de moments d'inactivité ou de mouvements non dirigés vers la femelle ainsi que de prises aériennes d'air. Les deux sous-espèces ont un répertoire comportemental très proche du point de vue qualitatif. Toutefois, des différences existent. Elles seront énoncées dans la description qui suit.

Approche (« approach »). Un mâle ayant aperçu une femelle s'en approche. Généralement, il s'arrête plusieurs fois sur son parcours (celui-ci pouvant excéder une trentaine de centimètres) avant d'arriver au niveau de la femelle. Dans le cadre de cette étude, nous ne considérons sous l'appellation d'approche que le premier comportement dirigé du mâle vers la femelle.

Reniflage (« sniff »). Lors de ce comportement, le mâle abaisse lentement son plancher buccal, ce qui crée une dépression à l'intérieur des cavités buccale et nasale, entraînant un mouvement d'eau depuis le milieu ambiant. L'eau est ensuite expulsée principalement par la bouche légèrement ouverte. Les mouvements d'eau ont pu être matérialisés à l'aide de colorants alimentaires.

Coup de museau (« touch »). Le mâle touche ou frotte la femelle, avec son museau, au niveau des flancs ou de la tête. Ce comportement est fréquemment associé à un reniflage. Chez *T. a. alpestris*, le mâle peut même pousser la femelle. Par contre, chez *T. a. cyreni*, ce comportement est très rare et n'est exhibé qu'avec une très faible amplitude : le mâle ne pousse ni ne frotte jamais la femelle.

Mouvement vers l'avant (« move to the front »). Le mâle, initialement situé à côté ou derrière la femelle, se positionne devant elle en maintenant sa queue plus ou moins dans l'axe du corps (**fig. 4 A**).

Coup de fouet (« whip »). Lors de ce comportement, le mâle ramène violemment la queue le long de son flanc gauche ou droit, la queue étant initialement dans l'axe du corps. Ce comportement apparaît sous deux formes : une simple qui n'est autre que le déplacement très rapide de la queue jusqu'à la position d'éventail et une plus compliquée où la queue « rebondit » contre le flanc pour former un angle aigu avec le corps et ensuite revient contre le flanc dans une position d'éventail (**fig. 4 A à D**). Lorsque ce comportement est associé au mouvement vers l'avant, l'arrière du corps du mâle est généralement déplacé vers l'arrière. La puissance du coup de fouet est parfois telle que la femelle est repoussée vers l'arrière.

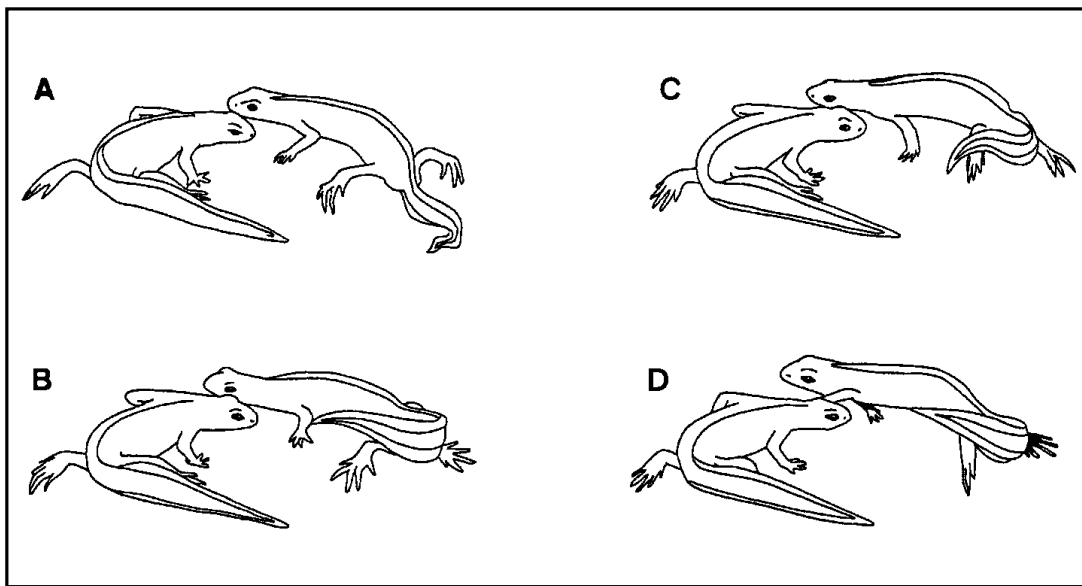


Fig. 4. Une séquence du Coup de fouet : A, le mâle est en mouvement vers l'avant ; B, la queue est ramenée violemment contre le flanc ; C, la queue « rebondit » ; D, la queue est ramenée contre le flanc en position d'éventail. Le mâle est à droite.
A whip sequence : A, the male is in move to the front ; B, the tail is brought violently against the side ; C, the tail « bounces » ; D, the tail is brought against the side in fanning posture. The male is on the right.

Poursuite (« follow »). Lorsque la femelle se déplace dans une direction opposée à celle du mâle, celui-ci la poursuit fréquemment. La poursuite peut avoir lieu aussi bien au niveau du substrat que dans la colonne d'eau. Lors de la poursuite, le mâle essaye généralement de se placer devant la femelle pour bloquer sa progression (mouvement vers l'avant).

Eventail statique (« static fan »). Les deux derniers tiers de la queue du mâle sont repliés contre son flanc. L'extrémité de la queue pointe plus ou moins vers la femelle. Durant cet acte, qui est un comportement statique, le corps du mâle peut être placé dans toutes les positions vis-à-vis de la femelle. Néanmoins, les

angles formés entre le corps des deux partenaires tournent en général autour de 90 et 170°. Le mâle est fréquemment un peu dressé sur ses pattes lors de cette parade et son corps incliné, la face concave du côté de la femelle. Lorsque nous parlons de position d'éventail, il s'agit de celle qui vient d'être décrite (à celle-ci peuvent s'adjoindre divers mouvements caudaux : *cf. infra*).

Mouvement d'éventail (« fan »). Le mâle, en position d'éventail, fait battre rapidement sa queue contre son flanc. La fréquence de battement varie entre 3,33 et 6,66 Hz. Lors de ce mouvement, l'entièreté de la queue bouge : la base vibre tandis que les deux derniers tiers ondulent (**fig. 5**). Le mâle peut creuser légèrement ses flancs (chez *T. a. cyreni*). Le mouvement d'éventail crée un déplacement régulier d'eau le long du flanc du mâle, depuis son cloaque jusqu'aux alentours de sa tête et de celle de la femelle. Le courant d'eau a pu être matérialisé à l'aide de colorant alimentaire. Tout en faisant battre sa queue, le mâle abaisse fréquemment son plancher buccal et inspire ainsi l'eau environnante.

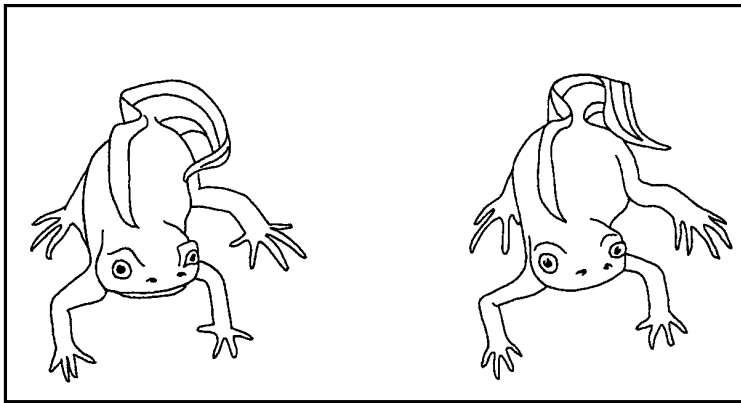


Fig. 5. Mouvement d'éventail.
The male's fanning display.



Fig. 6. Ondulation distale :
forme légère et rapprochée
du corps.
*The distal fan :
light amplitude and tail
close to the body.*

Ondulation distale (« distal fan »). Ce comportement consiste en une lente ondulation de l'extrémité de la queue, le mâle étant en position d'éventail. L'amplitude du mouvement de la queue et sa position vis-à-vis du corps du mâle sont très variable ; toutefois il est possible de les regrouper dans des catégories bien définies. Dans la forme très légère rapprochée, rencontrée uniquement chez *T. a. alpestris*, seuls les deux derniers millimètres caudaux oscillent, et ce avec une amplitude d'un millimètre à gauche et à droite. Ce mouvement est à peine perceptible, mais détectable. La forme légère rapprochée, commune aux deux sous-espèces, correspond à une oscillation un peu plus importante d'une portion caudale elle aussi plus grande (**fig. 6**). Lors

de la forme ample éloignée, observée de nombreuses fois chez *T. a. cyreni*, mais une seule fois chez *T. a. alpestris*, plus du tiers de la queue est concerné par le mouvement, cette dernière étant plus écartée du corps que dans la forme légère (fig. 7). La forme ample rapprochée est une parade aux caractéristiques intermédiaires entre la forme ample éloignée et la forme légère rapprochée. Une forme légère très éloignée du corps a été observée une unique fois chez *T. a. alpestris* : lors de celle-ci, la totalité de la queue forme un angle aigu avec le corps du mâle.

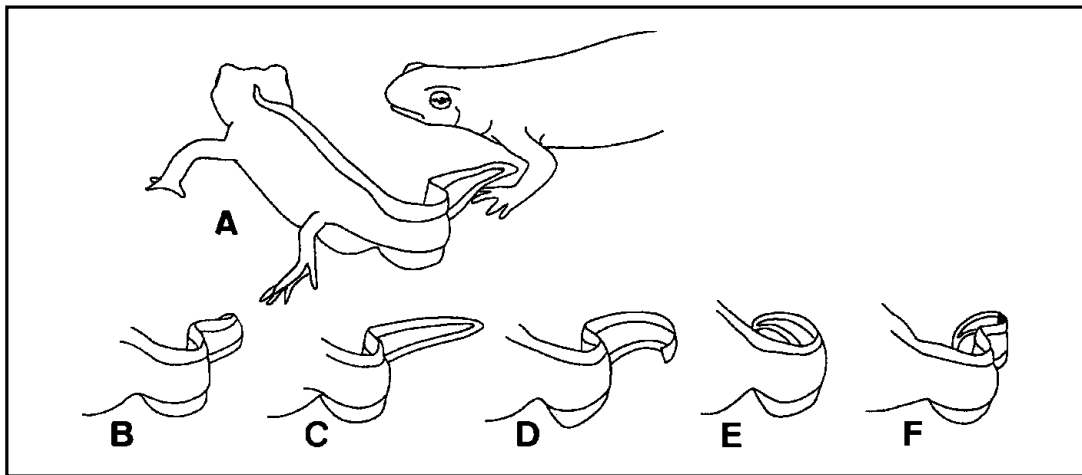


Fig. 7. Séquence de l'ondulation distale (forme ample et éloignée du corps) : le mâle, en position d'éventail, exécute une lente oscillation de la queue (A à F).
The distal fanning sequence (ample amplitude and tail far from the body) : the male, in fanning position, moves slowly his tail (A à F).

Inversion (« inversion »). Le mâle, en position d'éventail, place sa queue le long de son autre flanc. Lors de ce mouvement rapide, la queue est amenée repliée derrière le corps, avant d'être replacée le long de l'autre flanc. Il arrive également que la queue soit ramenée du côté où elle était initialement.

Etendard en dos-de-chat (« cat-buckle and lean-in »). Le mâle, tout en exécutant le mouvement d'éventail, se dresse sur ses pattes et arque et voûte son corps à la manière d'un chat, faisant de la sorte apparaître la couleur orangée de son ventre. Il tend alors au maximum ses membres postérieurs et tend sa queue, montrant alors son corps et son cloaque dans toute leur ampleur. Ensuite, il déplace l'arrière du corps en direction de la femelle, la queue s'en rapprochant parfois jusqu'à l'effleurer. En même temps, ses pattes avant sont orientées fortement vers l'arrière. La queue est fréquemment déplacée, une à deux fois de gauche à droite, avant d'être ramenée dans la position d'éventail (fig. 8).

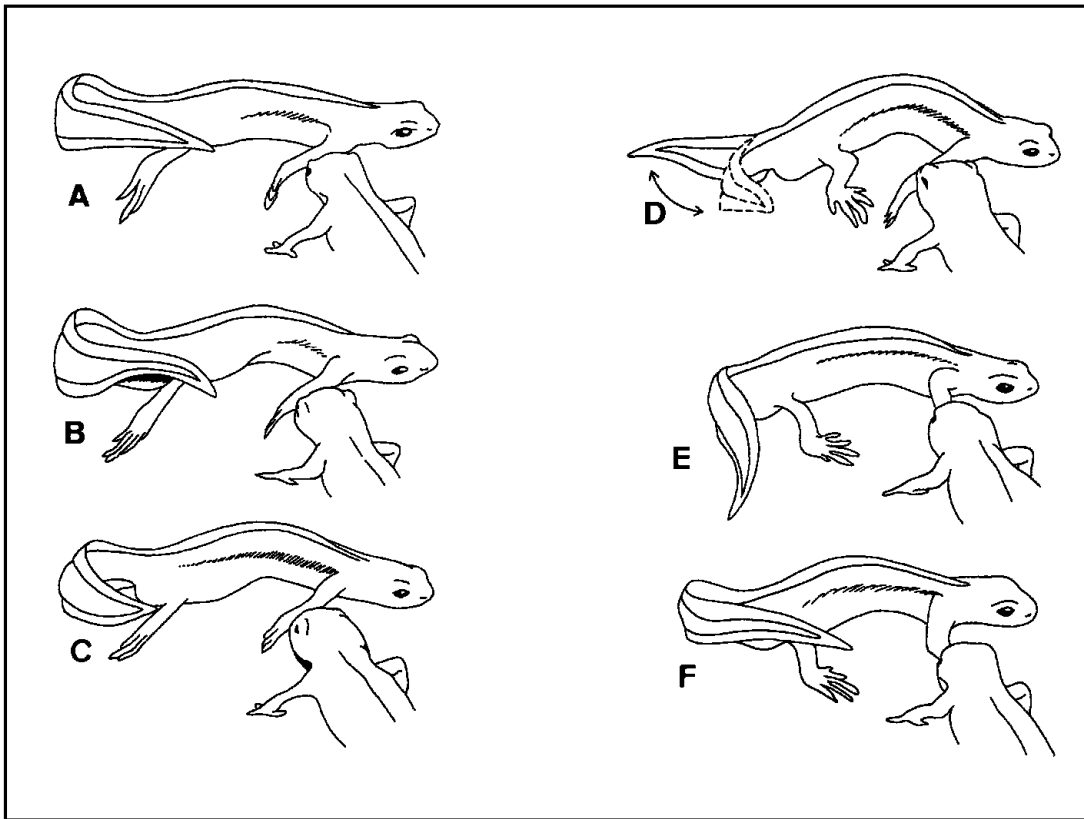


Fig. 8. Séquence de l'étendard en dos-de-chat : le mâle initialement en position d'éventail (A), arque et voûte son dos (B) et étend sa queue (C-D), la fait parfois battre (D), avant de la ramener en position d'éventail (E-F). La femelle est en avant-plan.
The cat-buckle and lean-in sequence : the male, initially in fanning position (A), arches his back (B) and reaches out his tail (C-D), sometimes makes his tail beat (D), before returning in fanning position (E-F). The female is in the foreground.

Devancer (« creep »). Le mâle, situé à côté ou devant la femelle, se détourne de celle-ci pour la devancer. Le mâle se déplace alors dans le même axe que celui dans lequel se trouve la femelle. Durant ce comportement, il ne voit plus la femelle.

Tremblement de la queue (« quiver »). Le mâle, tout en avançant la femelle, fait trembler sa queue dans l'axe du corps. Ce mouvement fort ample et rapide peut amener la moitié terminale de la queue à 90° successivement à gauche et à droite de l'axe central (celui-ci correspondant à l'axe du corps).

Pliage de la queue en accordéon (« fold up his tail concertina-fashion »). Le mâle, après ou pendant qu'il devance la femelle, replie sa queue en accordéon derrière son cloaque. La queue n'est généralement pliée qu'en un seul endroit, mais il arrive qu'elle le soit en deux. Dans ce cas, la portion la plus distale ondule alors légèrement.

Dépôt (« deposition »). Les lèvres cloacales du mâle s'écartent doucement et extrudent un long et fin spermatophore blanc contrastant avec le ton sombre du cloaque. Lors du dépôt, la queue reste pliée en accordéon, mais l'ensemble de celle-ci se soulève jusqu'à ce qu'elle soit amenée au-dessus de l'arrière du corps du mâle au moment où le spermatophore est presque entièrement sorti. Le cloaque et le spermatophore sont alors nettement offerts à la vue de la femelle (**fig. 9**).

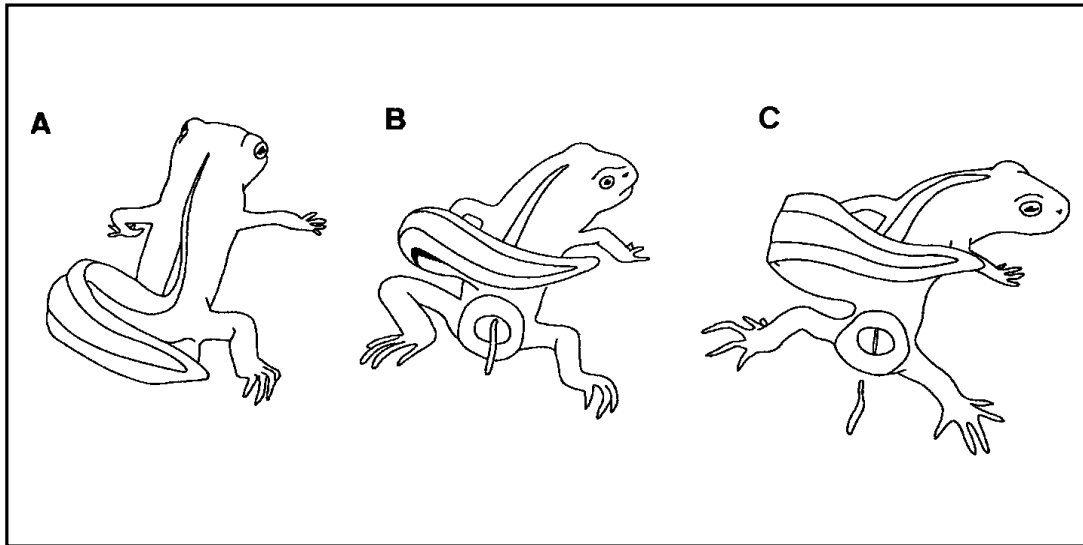


Fig. 9. Séquence du dépôt d'un spermatophore : le mâle replie sa queue en accordéon (A), la soulève en extrudant un spermatophore (B) et avance tout en finissant de l'extruder (C).

Spermatophore deposition sequence : the male folds up his tail concertina-fashion (A), raises it and deposits a spermatophore (B), then creeps finishing depositing it (C).

Avancer encore et freiner (« creep on »). A la fin du dépôt (**fig. 9c**), que celui-ci soit terminé ou non, le mâle avance encore de quelques centimètres, tout en pivotant d'un angle de 90°, pour se mettre perpendiculairement à la femelle. Le mâle est alors dans la position dite de freinage.

Queue frémissante (« trembling tail »). Une lente ondulation parcourt la queue de la base à l'extrémité. La queue du mâle est placée plus ou moins parallèlement à son corps, mais en est éloignée, l'arrière du corps étant courbé et dans la position de freinage. Ce mouvement est généralement très court, voire ne marque que la transition avec l'appât distal ou la queue latérale. Il arrive néanmoins qu'il dure plus longtemps.

Appât distal (« distal lure »). Le mâle est en position de freinage ; sa queue, plus ou moins étendue perpendiculairement à son corps, est dirigée légèrement vers le haut. L'extrémité de celle-ci exécute un mouvement ample et lent de gauche à droite. La queue peut également être ramenée lentement,

parallèlement au corps, avant de revenir dans sa position initiale (**fig. 10**). Il arrive qu'au lieu d'être tendue à angle droit, la queue ne forme qu'un angle aigu avec le corps.

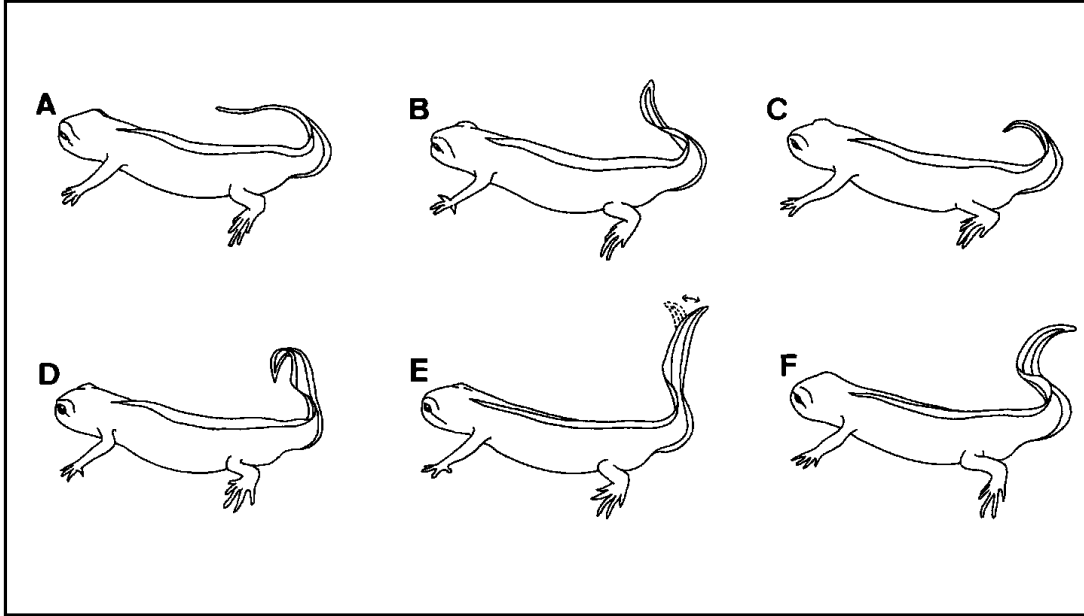


Fig. 10. Séquence de l'appât distal : le mâle étend sa queue perpendiculairement à son corps (A à D), agite lentement l'extrémité de sa queue (E), puis exécute un mouvement plus ample (F), avant de la ramener parallèlement à son corps (A).
Distal lure sequence : the male reaches out his tail so that it forms a right angle with the body (A à D), moves slowly the tip of the tail (E), then exhibits a more ample movement (F), before bringing it again parallel to his body (A).

Queue latérale (« lateral tail »). Le mâle, en position de freinage, applique sa queue contre son flanc, l'extrémité de celle-ci pointant généralement vers le haut. Elle peut être statique, mais bien souvent une onde légère la parcourt de la base à l'extrémité : elle correspond alors à la queue frémissante, mais avec la queue placée contre le flanc.

Queue latéro-distale (« latero-distal tail »). Il s'agit du comportement queue latérale où seule l'extrémité de la queue oscille de gauche à droite (**fig. 11**). Ce mouvement peut être léger ou ample.

Repousser (« push-back »). Tandis que le mâle est en position de freinage et en queue latérale ou latéro-distale, la femelle peut avancer vers lui et presser son museau contre sa queue. En réaction à cela, le mâle entoure de sa queue le museau de la femelle et la repousse fortement. Celle-ci recule alors parfois de plusieurs centimètres. En avançant de nouveau vers le mâle, elle repasse au-dessus du spermatophore (si celui-ci n'avait pas adhéré à son cloaque) (**fig. 12**).

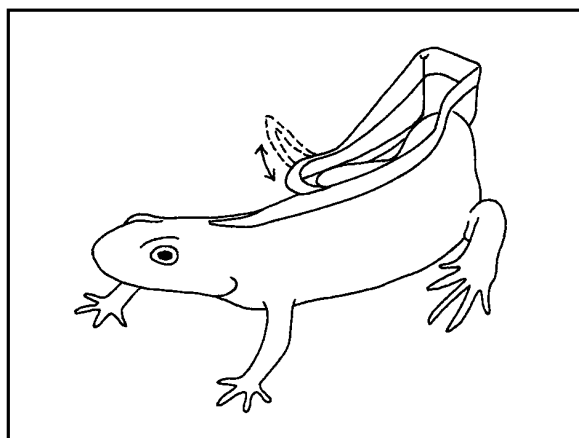


Fig. 11. Queue latéro-distale : le mâle en position de freinage fait battre lentement l'extrémité de sa queue appliquée contre son flanc.
Latero-distal tail movement : the male in braking position slowly makes his tail's tip beat close to the body.

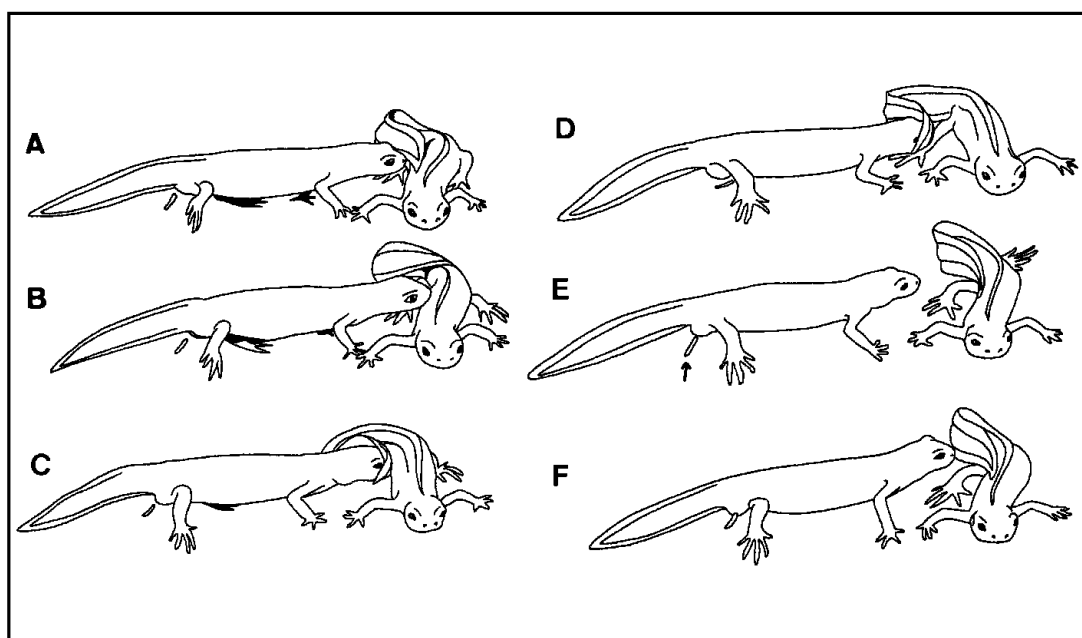


Fig. 12. Séquence de l'acte dénommé « repousser » (le mâle est à droite) : la femelle applique son museau contre la queue du mâle, ce dernier étant en position de freinage (A) ; le mâle repousse alors la femelle vers l'arrière (B à D) ; la femelle avance de nouveau vers lui et peut alors capturer le spermatophore (positionné par une flèche) si celui-ci avait été esquivé lors de la première approche (E-F).
Push-back sequence (the male is on the right) : the female pushes quite hard against the male's tail, the male being in braking position (A) ; the male bends his body towards the female and at the same time flexes his tail away from his flank (B to D) ; the female again moves towards him and can pick up the spermatophore (positioned by an arrow) if this latter had not been picked up during the first approach (E-F).

Les autres comportements. Lors d'une rencontre sexuelle, il arrive que le mâle n'exhibe aucune parade ou se déplace dans une autre direction que celle de la femelle. Nous regroupons ces actes sous les termes statique / hésitation / recherche. Le mâle peut également aller respirer à la surface. A quelques rares occasions, des comportements particuliers peuvent apparaître. Ainsi, chez *T. a. cyreni*, il arrive que le mâle replie sa queue en accordéon tout en faisant battre rapidement l'extrémité de celle-ci. Chez *T. a. alpestris*, nous avons observé deux comportements particuliers : une ondulation distale de la queue placée dans l'axe du corps, et un mouvement s'apparentant à celui de la queue dans le comportement de l'étendard en dos-de-chat (mais il n'y a pas de dos-de-chat et le mâle ne rapproche ni son corps ni sa queue de la femelle). Tout en réalisant le comportement d'éventail ou de coup de fouet, il arrive que le triton alpestre se déplace vers l'arrière, amenant de la sorte la femelle à le suivre : ce comportement est dénommé *retraite* (nettement moins prononcée toutefois que chez *T. vulgaris*).

Comportements de la femelle

En règle générale, nous considérons **trois états d'activité** de la femelle : **statique** (elle n'exécute aucun mouvement), **négative** (elle se dirige dans une direction différente de celle du mâle) et **positive** (elle se déplace vers le mâle, ou bien oriente son museau en direction de la tête ou de la queue de ce dernier). Mais la femelle peut réaliser d'autres comportements comme aller respirer (comportement négatif), comme prendre un spermatophore ou toucher le mâle (comportement positif) ou encore lever la queue en l'air dans l'axe du corps, et la maintenir fixe de cette manière pendant un temps variable. Ce comportement que nous appelons **flamenco statique** (« static flamenco ») ne se produit que chez les femelles venant d'être « fécondées » (**fig. 13**). Il a débuté, selon les cas, 15 à 25 minutes après la prise du spermatophore. Au moment où elle lève ou baisse la queue, la femelle modifie généralement son comportement (de statique à négatif par exemple). Il arrive à quelques occasions qu'une femelle exécute des parades « pseudo-mâles ».

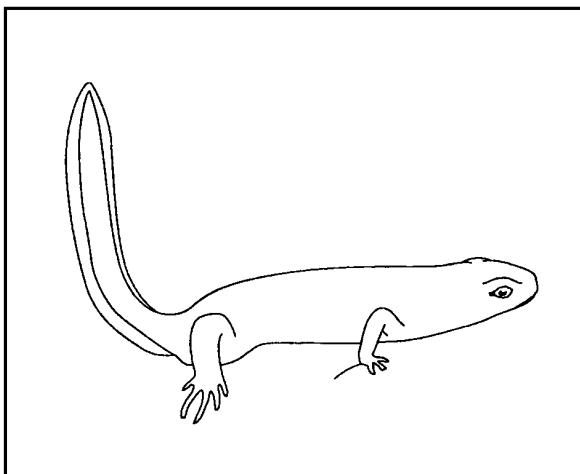


Fig. 13.

Femelle en flamenco statique : la queue est dressée et reste immobile dans cette position.

The female in static flamenco : the female raises her tail and makes it stay in this position.

Transitions comportementales

Patron général

Quatres phases ont été identifiées dans la séquence du comportement de cour : l'orientation, l'exhibition en éventail, l'exhibition en étendard et le transfert du spermatophore. Lors d'une rencontre, une, plusieurs ou l'ensemble d'entre elles peuvent exister.

L'analyse des matrices de transition nous montre que certaines transitions sont beaucoup plus fréquentes que d'autres, certaines étant exceptionnelles, voire inexistantes. Représenter toutes les transitions dans un organigramme est illusoire, étant donné la faible lisibilité qui en résulterait. Nous avons alors traité les données par une analyse statistique des résidus sur une matrice de transition sans diagonale principale (voir page 173 pour explications). Les résultats obtenus sont intéressants mais insuffisants à eux seuls. En effet, le nombre de transitions est amoindri, ce qui était le but premier, mais certaines, très importantes — comme le passage au transfert du spermatophore — sont considérées comme non significatives, car masquées par d'autres transitions proportionnellement beaucoup plus importantes (comme éventail vers éventail fixe ou ondulation distale). Inversement, une transition très rare chez *T. a. cyreni*, liée au coup de museau, est considérée comme significative. En effet, l'analyse prend en compte toutes les transitions concernant un comportement, et dès lors que ce dernier n'ait été exhibé qu'une ou quelques fois, les transitions le concernant peuvent être considérées comme significatives. Dès lors, nous avons réalisé un diagramme de flux entre comportements. Celui-ci était basé à la fois sur l'analyse des résidus et sur la réalité biologique, ou plus précisément sur l'impression qu'elle en donne. Les transitions non significatives sont alors représentées par des flèches surmontées du symbole N.S. (**fig. 14 A-B**) (données brutes en annexe : **Tableaux A1 & A2**).

1. **L'orientation.** La rencontre peut débuter par une approche du mâle, mais le plus souvent elle commence sans qu'il y ait approche de l'un ou l'autre partenaire (ceux-ci se croisant lors de leurs déplacements respectifs). Le mâle renifle alors la femelle puis tente de se placer face à elle (mouvement vers l'avant). Il peut également la poursuivre et recommencer à la renifler et à se placer en mouvement vers l'avant. Chez *T. a. alpestris*, il arrive que le mâle donne de petits coups de museau à la femelle tout en la reniflant. Etant donné l'extrême rareté de cette parade chez *T. a. cyreni* (et sa similitude avec le comportement de reniflage), nous ne la considérerons pas dans le diagramme des transitions (**fig. 14 B**). La phase d'orientation est donc une phase mobile où les partenaires se rencontrent, les déplacements étant dus à la fuite de la femelle (*cf. infra*). La transition entre cette phase et la phase d'exhibition en éventail est typiquement marquée par la transition

mouvement vers l'avant/coup de fouet/éventail chez *T. a. cyreni* et mouvement-vers-l'avant/éventail chez *T. a. alpestris*. La transition reniflage/éventail ou poursuite/éventail est fréquente autant chez l'une que chez l'autre. Les comportements dénommés statique/hésitation/recherche et de respiration concernent cette phase. Dans un souci de clarté, ils ne sont pas représentés sur les diagrammes de flux des **figures 14A et 14B**.

2. **L'exhibition en éventail.** Durant cette phase, les animaux ne se déplacent que peu. Toutefois, des déplacements importants existent lorsque les phases d'exhibition et d'orientation s'interpénètrent. Cette phase est caractérisée par un mâle en position d'éventail devant la femelle. Le mâle peut alors faire battre sa queue en éventail, réaliser l'ondulation distale ou l'inversion. Entre les bouffées d'éventail, le mâle maintient sa queue immobile en éventail fixe. Par convention, aucune transition n'est représentée entre les comportements d'éventail fixe et d'ondulation distale. En effet, le comportement repris sous le terme d'ondulation distale inclut également fréquemment l'éventail fixe (au début et à la fin de la bouffée). La transition vers le transfert a lieu principalement après le mouvement d'éventail, mais peut aussi avoir lieu après l'éventail fixe. Toutefois, cette deuxième transition est nettement plus rare (vis-à-vis de la première) chez *T. a. cyreni* (19,57 %, n = 46) que chez *T. a. alpestris* (47,12 %, n = 104) (rem. : n = 46 & n = 104 représentent le nombre de transitions depuis l'éventail).
3. **L'exhibition en étendard.** Cette phase reprend les parades d'éventail et d'éventail fixe de la phase précédente, mais les inclut de manière stéréotypée à un autre comportement : l'étendard en dos-de-chat. Une séquence classique comprend chez *T. a. cyreni* plusieurs parades d'étendard en dos-de-chat séparées les unes des autres par la transition éventail/éventail fixe/éventail, tandis que chez *T. a. alpestris*, cette transition est aussi fréquente que celle ne contenant qu'un seul mouvement d'éventail. Chez les deux sous-espèces, cette phase marque presque toujours la transition vers la phase de transfert du spermatophore (cette dernière contenant presque toujours un dépôt).
4. **Le transfert du spermatophore.** Cette phase est précédée par celles d'exhibitions en éventail ou en étendard, qui peuvent être plus ou moins longues. Toutefois, une rencontre a débuté par cette phase (suite à une approche de la femelle). Cette phase débute toujours par le devancement du mâle vis-à-vis de la femelle. Ce comportement est généralement suivi par le pliage de la queue en accordéon. Toutefois, le mâle fait parfois trembler sa queue entre ces deux actes : chez *T. a. alpestris*, cette transition supplémentaire est fréquente (33 %, n = 115, vis-à-vis de la transition directe devancer/plier la queue), tandis qu'elle est très rare chez *T. a. cyreni* (6,90 %, n = 58). Après avoir devancé la femelle, les mâles *T. a. alpestris* peuvent continuer le transfert (83 % des transitions, n = 184) ou bien revenir à la phase d'exhibition ou d'orientation (17 %, n = 184), contrairement aux mâles *T. a. cyreni* qui ne reviennent jamais à la phase d'exhibition, et très

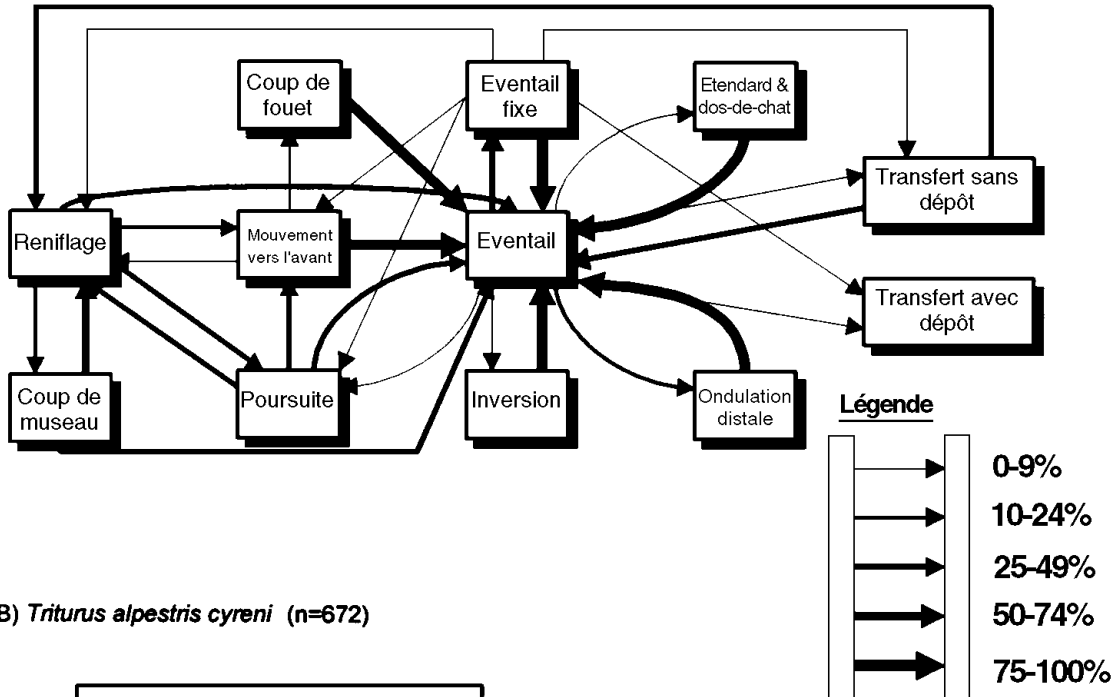
187

rarement à celle d'orientation (6,06 %, n = 66). Le retour aux phases précédentes peut également se faire après le pliage de la queue, mais le transfert peut continuer par le dépôt d'un spermatophore, acte qui est toujours suivi du comportement dénommé *avancer encore*. A la fin de celui-ci, le mâle se place en position de freinage et exécute différents mouvements caudaux (queue frémissante, appât distal, queue latérale, queue latéro-distale) qui peuvent se succéder de différentes manières. Les transitions de et vers l'appât distal chez *T. a. cyreni* sont rares car ce comportement est peu représenté. Après l'exécution du comportement dénommé *queue latérale*, le mâle peut repousser la femelle vers l'arrière. Du début du transfert jusqu'à la position de freinage, le mâle ne voit pas la femelle, qui en général le suit et fréquemment touche sa queue de son museau. Cet acte confirme au mâle que la femelle est toujours présente (*cf. infra*). La femelle passe au-dessus du spermatophore lorsqu'elle se rapproche fort du mâle en position de freinage. Le spermatophore peut alors adhérer aux lèvres cloacales de la femelle. Le comportement dit *repousser* amène ainsi la femelle à passer plusieurs fois au-dessus du spermatophore, ce qui peut augmenter les chances de prise de celui-ci (deux « fécondations » ont été réalisées grâce à ce comportement). Après la position de freinage, le mâle peut réinitier un devancement et, de ce fait, réaliser un nouveau transfert de spermatophore, ou revenir à la phase d'orientation (la transition vers cette phase n'est pas représentée sur le diagramme de flux car elle passe par le comportement dénommé statique/hésitation/recherche).

Transitions jusqu'au premier transfert complet

Les transitions décrites dans le paragraphe précédent concernent l'ensemble de la rencontre. Etant donné qu'à la suite d'un transfert, même complet, un mâle peut réinitier les phases d'orientation et d'exhibition, les comportements lors de ces phases prennent dès lors plus d'importance et masquent les transitions vers le transfert, qu'il soit complet ou non. Afin de comparer avec plus de finesse les transitions jusqu'au transfert (qui aboutit), nous avons réalisé des matrices de transitions ne s'intéressant qu'à ce qui se passe avant le transfert, et ne prenant pas en compte les comportements statique/hésitation et de respiration. Dans cette analyse, nous avons distingué les transitions en direction d'un transfert complet de celles dirigées vers un incomplet (c'est-à-dire ne contenant pas de dépôt). Les transitions sont représentées sur les diagrammes de flux de la **figure 15**. Dans ce cas-ci, nous avons un nombre moindre de transitions (on ne s'intéresse qu'à une partie de la séquence sexuelle). Nous avons alors pu nous passer de la méthode statistique précédemment employée (celle-ci étant, comme nous l'avons dit plus haut, partiellement contestable) : toutes les transitions sont indiquées, excepté celles inférieures à 1 % et celles apparaissant seulement 1 ou 2 fois. L'ensemble des données brutes est repris en annexe (**tableau A3**).

A) *Triturus alpestris alpestris* (n=1317)



B) *Triturus alpestris cyreni* (n=672)

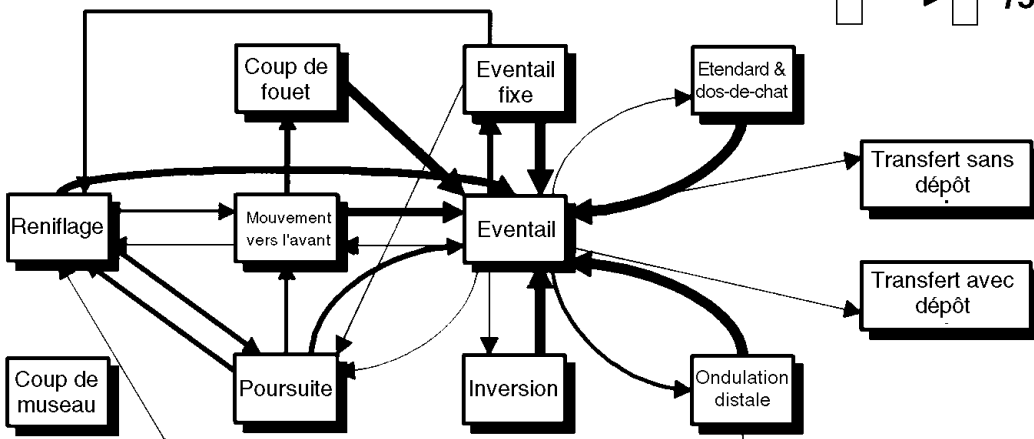


Fig. 15. Diagramme des transitions comportementales exhibées par les mâles avant le transfert, dans les rencontres contenant au moins un dépôt. A, *Triturus a. alpestris* ; B, *T. a. cyreni*. L'épaisseur des traits est proportionnelle aux fréquences relatives de transition.

Diagrams of behavioural transitions exhibited by males before sperm transfer, in encounters containing at least one deposition. A, Triturus a. alpestris ; B, T. a. cyreni. Width of arrows is proportional to the frequency of transition.

Cette méthode confirme les résultats obtenus avec l'ensemble de la rencontre. Elle montre également de nouvelles différences au sein des transitions de et vers le transfert. Ainsi, sauf exception, *T. a. cyreni* ne passe au transfert qu'après un mouvement d'éventail. Chez *T. a. alpestris*, par contre, la transition éventail fixe/transfert est assez fréquente (55 % vis-à-vis de la transition éventail/transfert). Une autre particularité de *T. a. cyreni* est de ne revenir qu'exceptionnellement aux phases d'orientation ou d'exhibition après un transfert sans dépôt (*T. a. alpestris* y revient fréquemment).

Influence de la femelle

Dans les chapitres précédents, nous avons montré les transitions entre les actes du mâle sans considérer l'influence de la femelle. Dans le présent chapitre, nous allons considérer les transitions comportementales faisant suite à une femelle négative, statique ou positive, d'une part au sein des phases d'orientation et d'exhibition, d'autre part au sein de la phase de transfert du spermatophore (dans ce cas les données relatives aux femelles négatives et statiques sont poolées car le nombre de données de ce type est faible : 3 % du nombre total observé, $n = 12293$). Dans la présente analyse, nous tenons compte des comportements dénommés statique / hésitation / recherche et respiration. Ceux-ci dépendent en effet du comportement de la femelle.

Sur les phases d'orientation et d'exhibition

- Chez *T. a. alpestris*. Lorsque la femelle est négative, les transitions concernent principalement la phase d'orientation : le mâle poursuit la femelle et la renifle. Mais le mâle exhibe également des comportements de la phase d'exhibition en éventail. Dans ce cas-ci, le comportement d'inversion concerne le plus souvent une redirection de la queue vers une femelle en mouvement. Le mâle peut aller respirer après avoir poursuivi la femelle ou ne montrer aucune parade (comportement dénommé statique/hésitation/recherche) après les actes renifler, coup de museau, poursuite, éventail, éventail fixe et ondulation distale. Lorsque la femelle est statique, le mâle passe de la phase d'orientation à celle d'exhibition en éventail, et de celle-ci au transfert. Il touche plus la femelle que lorsque celle-ci se montre négative, et passe nettement à des comportements de type statique/hésitation/recherche. Les transitions avec une femelle positive sont limitées aux phases d'exhibition et de transfert (ainsi qu'entre le comportement de reniflage et d'éventail). L'inversion est également exhibée lorsque la femelle se montre statique ou positive. Ainsi, il s'agit bien d'une parade à part entière. Le comportement d'ondulation distale est moins utilisé lorsque la femelle est négative. Ce comportement n'apparaît donc pas comme efficace pour leurrer la femelle, et n'est peut-être pas utilisé dans ce sens, du moins dans sa forme légère (sans vouloir faire de finalisme). Les transitions sont

représentées graphiquement sur la **figure 16** (les données brutes sont reprises dans le **tableau A4** repris en annexe).

- Les remarques attribuées à *T. a. alpestris* s'appliquent également à *T. a. cyreni*. Les différences déjà évoquées dans les chapitres précédents sont également d'application ici, mais seulement lorsque la femelle est négative ou statique. L'ondulation distale, généralement plus ample chez *T. a. cyreni*, pourrait tenir lieu de leurre. En effet, elle se rapproche parfois du comportement dénommé appât distal (*cf. infra*). Des différences de fréquences de transition non décelées auparavant apparaissent ici mais elles ne sont pas d'importance majeure (pour plus de détails, se référer au **tableau A5** repris en annexe).

Sur la phase de transfert du spermatophore

- Chez *T. a. alpestris*. Pour être synthétique, nous ne reprendrons que les différences entre les transitions effectuées face à une femelle négative ou statique d'une part, positive d'autre part. Lorsque la femelle se montre négative, le mâle n'exécute pas le comportement *repousser*. Un contact du museau de la femelle avec la queue du mâle est en effet nécessaire pour l'exécution de ce comportement. Le mâle exécute autant la transition devancer/plier que la transition devancer/trembler/plier alors qu'il ne fait jamais trembler sa queue lorsque la femelle se montre positive. Ce comportement supplémentaire est ainsi une parade utilisée uniquement pour courtoiser une femelle non réceptive. Lorsque la femelle est positive, le mâle n'utilise pas non plus l'appât distal et peu la queue latéro-distale : des mouvements similaires à ceux de vers et ayant un effet de leurre. Ils n'ont leur intérêt qu'avec une femelle négative. Le mâle peut même ainsi attirer une femelle qui s'en était écartée au début du transfert. Il s'agit d'un leurre hautement efficace. Un argument en faveur de l'effet leurre est l'existence de morsures de la part de la femelle sur la queue en mouvement. Les organigrammes (**fig. 17**) (données brutes reprises dans le **tableau A6** en annexe) nous apprennent également que des transitions entre différentes étapes du transfert vers les phases d'orientation et d'exhibition sont fréquentes.
- La femelle a la même influence sur les deux sous-espèces, excepté dans les transitions propres à celles-ci dont il a déjà été fait allusion précédemment : ainsi, par exemple, il n'y a aucun retour aux phases d'exhibition et d'orientation après que le mâle *T. a. cyreni* ait devancé la femelle, que celle-ci soit statique, négative ou positive (cette transition est fréquente chez *T. a. alpestris* lorsque la femelle est statique). Bien que les femelles *T. a. cyreni* se montrent plus souvent positives que les femelles *T. a. alpestris*, les différences subspécifiques au niveau de ces comportements — qui dépendent également du comportement de la femelle, tel l'acte trembler — sont toujours marquées. Les données relatives aux transitions de *T. a. cyreni* sont reprises en annexe (**tableau A7**).

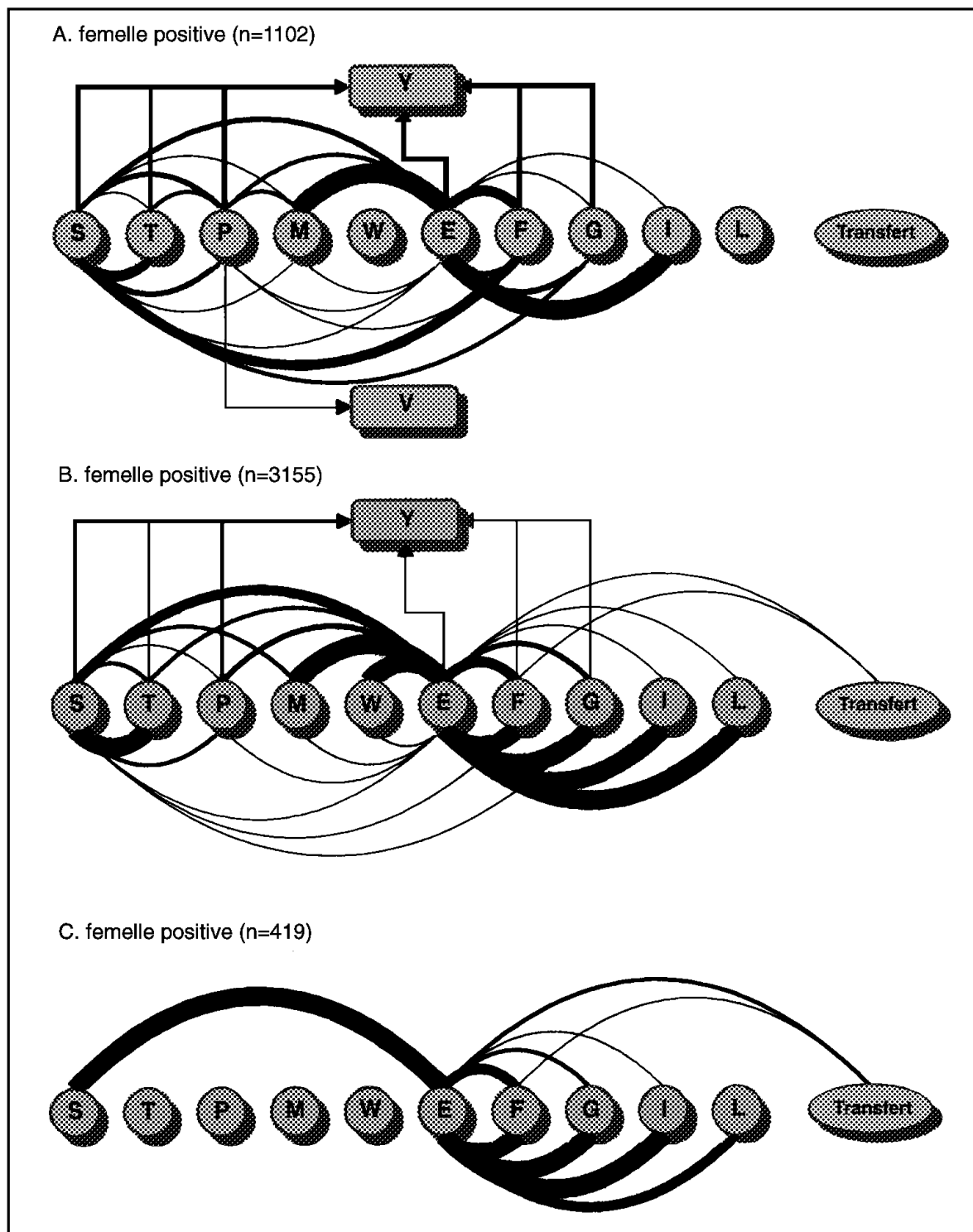


Fig. 16. Diagrammes des transitions comportementales exhibées par les mâles *T. a. alpestris* lors des phases d'orientation et d'exhibition, selon le comportement de la femelle : A, négative ; B, statique ; C, positive. L'épaisseur des traits est proportionnelle aux fréquences relatives de transition (respectivement : 0-9 %, 10-24 %, 25-49 %, 50-74 %, 75-100 %). Les courbes (sans flèche) dans la partie supérieure des diagrammes sont orientées vers la droite ; celles en dessous vers la gauche. Abréviations : S = renifler, T = coup de museau, P = poursuite, M = mouvement vers l'avant, W = coup de fouet, E = éventail, F = éventail fixe, G = ondulation distale, I = inversion, L = étendard en dos-de-chat, Y = statique /hésitation/recherche, V = va respirer en surface.

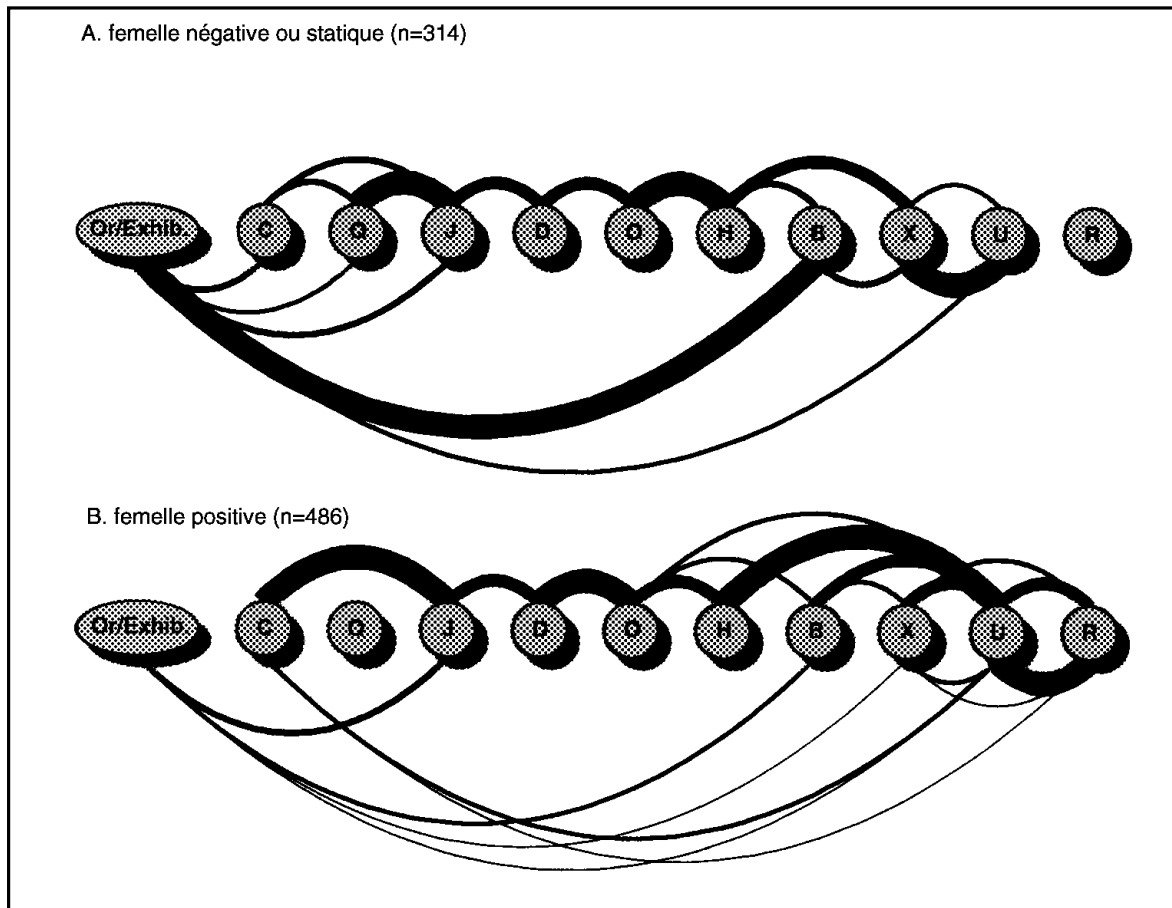


Fig. 17. Diagramme des transitions comportementales exhibées par les mâles *T. a. alpestris* lors de la phase de transfert du spermatophore, selon le comportement de la femelle : A, négative ou statique ; B, positive. L'épaisseur des traits est proportionnelle aux fréquences relatives de transition (respectivement 0-9 %, 10-24 %, 25-49 %, 50-74 %, 75-100 %). Les courbes dans la partie supérieure des diagrammes sont orientées vers la droite ; celles en dessous, vers la gauche. Abréviations : C = devancer, Q = trembler, J = pliage en accordéon, D = dépôt, O = avancer encore, H = queue frémissante, B = appât distal, X = queue latéro-distale, U = queue latérale, R = repousser.

*Diagrams of behavioural transitions exhibited by *T. a. alpestris* males during the spermatophore transfer phase and in relation with the female behaviour : A, negative or static ; B, positive. Width of lines is proportional to the frequency of transition (respectively : 0-9 %, 10-24 %, 25-49 %, 50-74 %, 75-100 %). The curves above the horizontal read from left to right, those below read from right to left. Abbreviations : C = creep, Q = quiver, J = folding up concertina-fashion, D = deposition, O = creep-on, H = trembling tail, B = distal lure, X = latero-distal tail movement, U = lateral tail, R = push-back.*

Fig. 16. Diagrams of behavioural transitions exhibited by *T. a. alpestris* males during the orientation and exhibition phases and in relation with the female behaviour : A, negative ; B, static ; C, positive. Width of lines is proportional to the frequency of transition (respectively : 0-9 %, 10-24 %, 25-49 %, 50-74 %, 75-100 %). The curves (without arrow) above the horizontal read from left to right, those below read from right to left. Abbreviations : S = sniff, T = touch, P = follow, M = move to the front, W = whip, E = fan, F = static fan, G = distal fan, I = inversion, L = cat-buckle & lean-in, Y = static / hesitation / search, V = breathe.

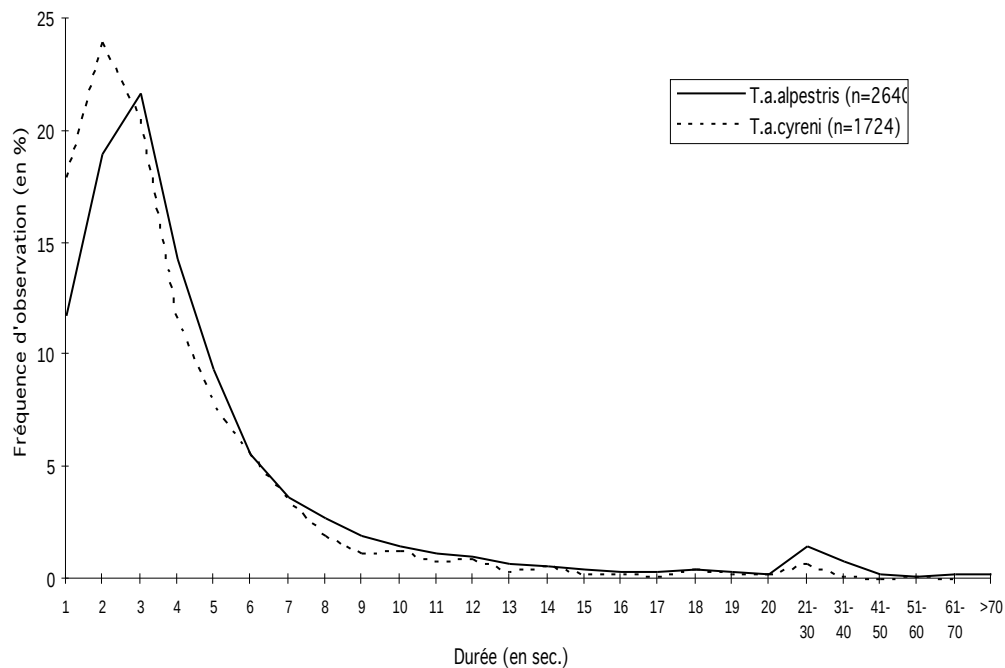


Fig. 18. Fréquences des durées de toutes les bouffées d'éventail de *T. a. alpestris* et *T. a. cyreni*.
Frequencies of all the fan bouts durations in T. a. alpestris and T. a. cyreni.

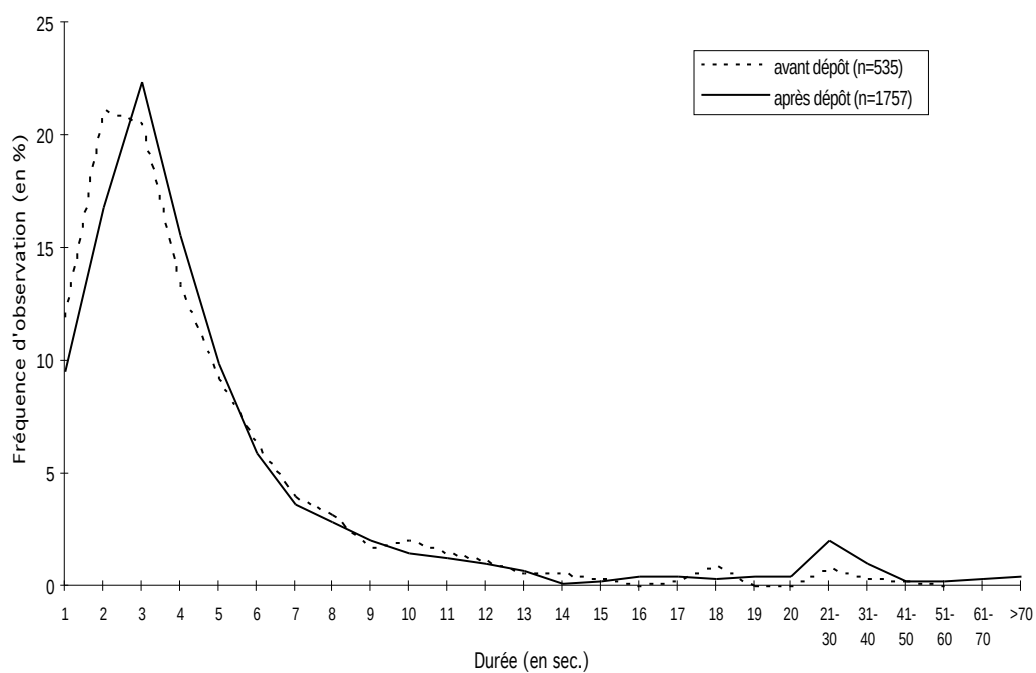


Fig. 19. Fréquences des durées des bouffées d'éventail précédant et suivant le premier dépôt de spermatophore chez *T. a. alpestris*.
Frequencies of fan bouts durations before and after the first sperm deposition in T. a. alpestris.

Caractéristiques du mouvement d'éventail

Nous consacrons un chapitre entier au mouvement d'éventail car, parmi l'ensemble des comportements exhibés par les mâles, c'est celui qui apparaît le plus souvent (37 % des comportements de *T. a. alpestris* [n = 7475] et 34 % de *T. a. cyreni* [n = 4814]).

Durée des bouffées d'éventail

Nous avons comparé les durées du mouvement d'éventail dans les différentes populations de *T. a. alpestris*, entre les deux sous-espèces (**fig. 18**) et à deux étapes de la rencontre (avant et après le dépôt) (**fig. 19**). Les résultats obtenus montrent des caractéristiques communes. En effet, dans tous les cas, on obtient une courbe durée/fréquence dissymétrique à droite avec un mode pour les durées de deux ou trois secondes. Nous n'avons pas appliqué d'analyse statistique dans le cas présent car elle aurait été difficilement réalisable (comparaison de plus d'une centaine de matrices, chacune comprenant des dizaines de données).

Chez *T. a. alpestris*, le mode est situé à trois secondes, quelles que soient les populations. Toutefois, les fréquences d'observation des éventails de 2 secondes dans les populations de Rabotrath et de Boirs sont presque aussi importantes que celles de trois secondes. Cette situation se rapproche de celle rencontrée chez *T. a. cyreni* chez qui le maximum d'observations intervient au niveau des éventails de deux secondes. La différence principale entre les deux sous-espèces tient en l'utilisation des mouvements d'éventail de longue durée. En effet, *T. a. alpestris* exhibe des mouvements d'éventail pouvant durer jusqu'à 208 secondes (en tout 17 observations de parades de plus de 60 secondes), alors que *T. a. cyreni* n'utilise jamais des parades de telle durée (c'est-à-dire de plus de 60 secondes), et même celles de plus de 40 secondes sont très rares (0,12 % contre 1,63 % chez *T. a. alpestris*) (**fig. 18**) (la **figure A1** en annexe indique le pourcentage de tritons utilisant les bouffées d'éventail de différentes durées). En moyenne, le mouvement d'éventail de *T. a. cyreni* est plus court en durée que celui de *T. a. alpestris* (moyenne : 4,0 secondes, n = 1724 pour *T. a. cyreni* ; moyenne : 5,2 secondes, n = 2640 pour *T. a. alpestris*).

Le mouvement d'éventail a tendance à durer plus longtemps après le premier dépôt qu'avant. Ainsi, chez *T. a. alpestris*, on observe 0,56 % de mouvements d'éventail de plus de 30 secondes avant le dépôt (n = 535), alors qu'il y en a 2,22 % après (n = 1757). De même, le mode est à deux secondes avant le dépôt, à trois après (**fig. 19**). Ces caractéristiques se reportent sur la durée moyenne d'éventail : 4,5 secondes avant le dépôt (n = 535) contre 6,0 secondes après (n = 1757).

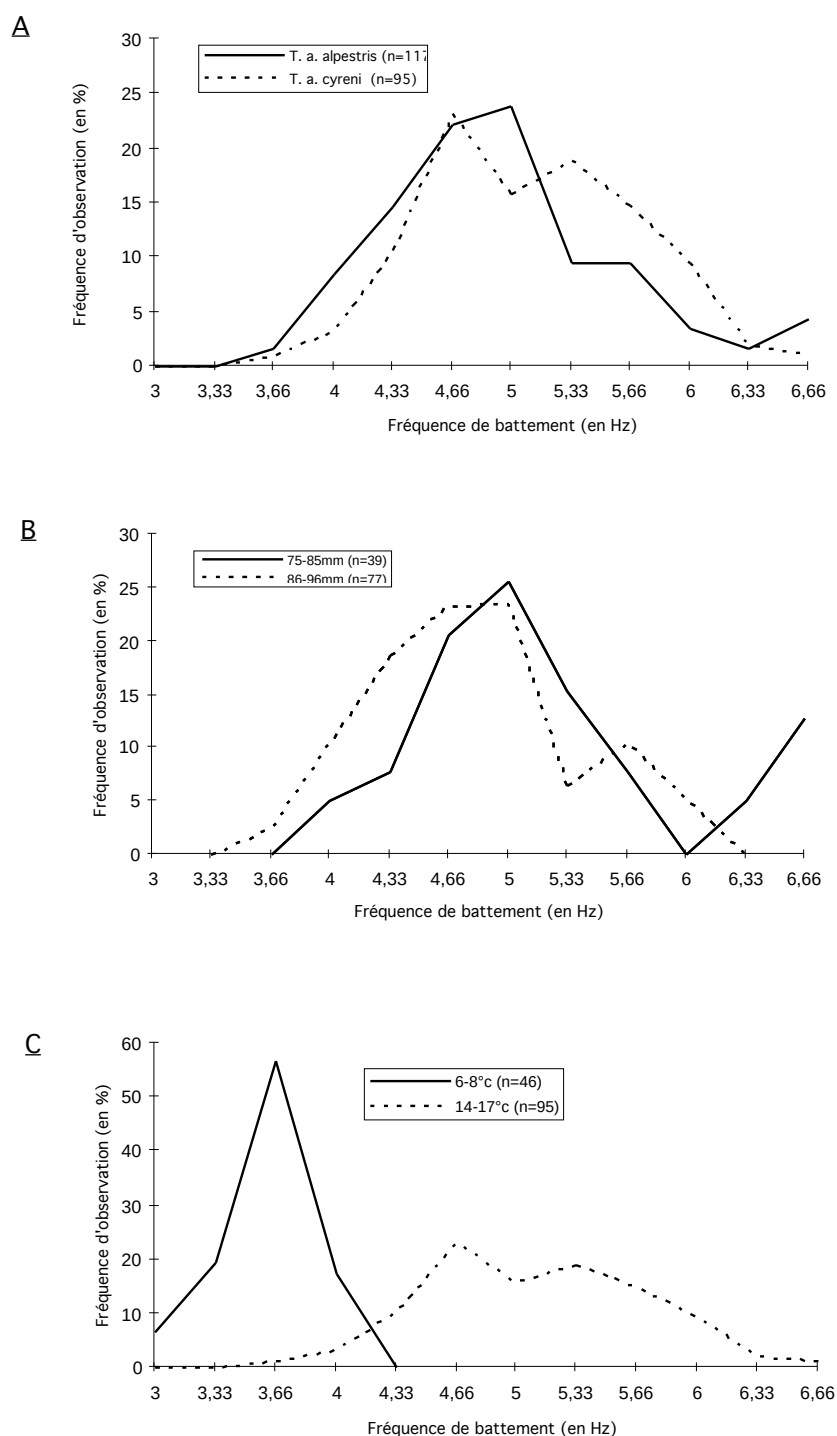


Fig. 20. Fréquences de battement de la queue lors du mouvement d'éventail. A, chez *T. a. alpestris* (à 13-17 °C) ; B, dans deux lots de *T. a. alpestris* différant par la taille (à 13-17 °C) ; C, à deux régimes de température chez *T. a. cyreni*.
Tail beating frequencies during fanning. A, in T. a. alpestris (in 13-17 °C) ; B, in two lots of T. a. alpestris differing from one another in length (in 13-17 °C); C, at two temperature ratings in T. a. cyreni.

Fréquences de battement de la queue lors du mouvement d'éventail

Lors du mouvement d'éventail, le mâle fait battre les deux derniers tiers de sa queue contre son flanc. L'analyse vidéo image par image nous montre que la fréquence de battement est comprise entre 3,00 et 6,66 Hz selon les cas (**fig. 20 A, B, C**). Un même individu peut utiliser différentes fréquences au cours d'une rencontre, mais celles-ci diffèrent au maximum de 1,66 Hz. Nous avons regroupé les fréquences de battement selon des critères phylogénétique, morphologique et thermique.

Fréquences de battement chez les deux sous-espèces (Température = 13-17 °C)

Les distributions des fréquences de battement des deux sous-espèces en fonction de la fréquence d'observation sont similaires. Nous ne constatons pas de différences significatives ($P = 0,168$, c^2 à 11dl). Les fréquences se distribuent entre 3,66 et 6,66 Hz (**fig. 20A**). Les fréquences moyennes sont également similaires (4,9 Hz, $n = 117$ pour *T. a. alpestris* contre 5,1Hz, $n = 95$ pour *T. a. cyreni*).

Fréquences de battement selon la taille des tritons (Température = 13-17 °C)

Les *Triturus a. alpestris* mâles étudiés mesuraient entre 75 et 96 mm de longueur totale. Afin de mettre en évidence des différences selon la taille des tritons, nous avons distingué deux groupes : 75-85 mm et 86-96 mm. La différence est significative entre les fréquences de battement ($P = 0,007$, c^2 à 11dl). Ainsi, nous avons constaté que les petits tritons ont une fréquence de battement plus importante (moyenne : 5,2 Hz, min.-max. : 4,00-6,66) que les grands (moyenne : 4,8 Hz, min.-max. : 3,66-6,00) (**fig. 20 B**). Nous n'avons pas réalisé ce type d'analyse chez *T. a. cyreni*, car les variations de taille sont minimales dans l'échantillon étudié (75-85 mm).

Fréquences de battement selon la température de l'eau

Sur le terrain, à 1800 mètres d'altitude, en Espagne, nous avons constaté des mouvements de parade plus lents que ceux rencontrés au laboratoire avec des tritons de la sous-espèce nominative. Une fois transplantés en aquarium, nous n'avons plus remarqué de différence dans les fréquences de battement (**fig. 20 A**). Comme la mare dans laquelle avaient été observés les tritons espagnols était à une température de 7° et que celle du laboratoire oscillait entre 14 et 17°, nous avons réalisé des observations à basse température (6-8 °C) sur *T. a. cyreni*. Nous avons alors observé de grandes différences. Comme cela était supposable à la vue des courbes (**fig. 20 C**), le test du chi-carré est très nettement significatif (valeur de P assimilée à 0 par le programme statistique,

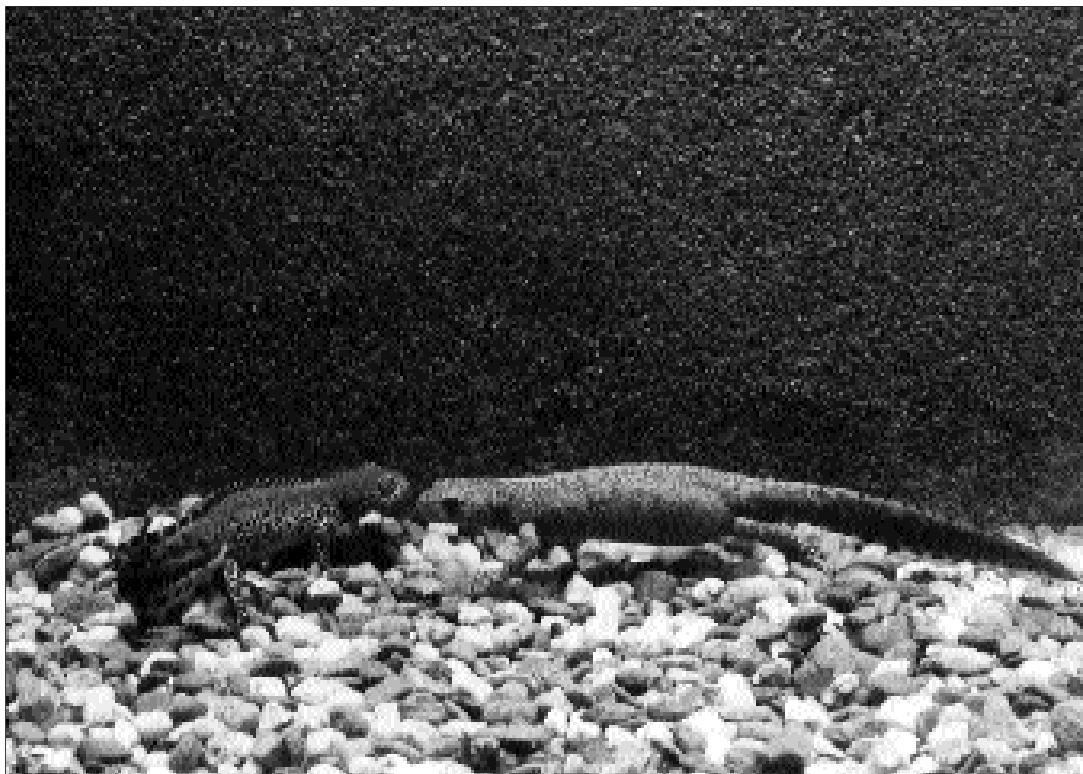


Photo 5. Mouvement d'éventail chez *Triturus alpestris alpestris*. Le mâle est à gauche (photo M. DENOEL).



Photo 6. Etendard en dos-de-chat chez *Triturus alpestris cyreni*. Le mâle est à gauche (photo M. DENOEL).

11dl). A basse température, les fréquences de battement sont faibles : de 3,00 à 4,00 Hz (moyenne : 3,6 Hz, $n = 46$) alors qu'à plus haute température, elles oscillent entre 3,66 et 6,66 Hz (moyenne : 5,1 Hz, $n = 95$). Nous ne pensons pas qu'il y ait une relation parfaitement linéaire entre la température et la fréquence de battement. En effet, lors d'une même expérience, cette dernière peut varier de 1,66 Hz alors que la température est plus ou moins stationnaire. Ainsi, nous nous sommes permis d'utiliser deux gammes de température différentes, plutôt que des températures bien précises. Ceci nous permet alors de dire qu'en dessous de 8°, la fréquence de battement oscille entre 3,00 et 4,00 Hz, tandis qu'au-dessus de 13°, elle oscille entre 3,66 et 6,66 Hz (chez *T. a. cyreni*).

Les quatre mouvements caudaux de la phase d'exhibition

Au cours de la phase d'exhibition, le mâle réalise principalement quatre mouvements de queue : l'éventail, l'ondulation distale, l'étendard en dos-de-chat et le coup de fouet. Ces mouvements se rencontrent chez les deux sous-espèces mais à des fréquences relatives significativement différentes ($P < 0,001$, c^2 à 3dl) (**fig. 21**). En comparant chaque comportement (par le test du c^2) entre les deux sous-espèces, nous observons des différences au niveau du coup de fouet ($P = 0,015$) et de l'ondulation distale ($P = 0,021$). Ainsi, lorsque les mâles *T. a. cyreni* se positionnent devant la femelle, ils ont plus tendance à réaliser le coup de fouet que ne le fait *T. a. alpestris*. Cette différence se marque également par le nombre plus important de tritons alpestres ibériques utilisant ce comportement. Par contre, l'ondulation distale, bien qu'utilisée plus souvent par les mâles *T. a. alpestris*, est utilisée par le même nombre relatif de tritons (**fig. A2** en annexe).

Appréhension du niveau de motivation et d'indécision des mâles

L'analyse des transitions comportementales peut nous permettre d'appréhender les notions de motivation et d'indécision. En effet, au cours d'une rencontre, le mâle peut ou non passer à certains actes-clefs selon son niveau motivationnel. Ces transitions sont généralement d'une grande importance car elles peuvent compromettre le succès d'une rencontre, et de là l'investissement sexuel déjà entrepris.

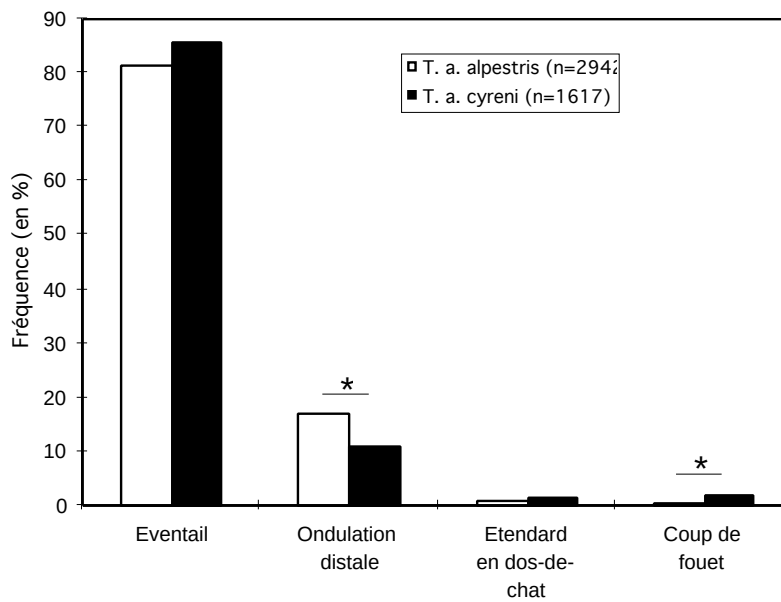


Fig. 21. Fréquences relatives des quatre mouvements de queue exhibés par les mâles *T. a. alpestris* et *T. a. cyreni* lors des phases d'orientation et d'exhibition dans les rencontres menant au dépôt d'au moins un spermatophore. * $p < 0,001$ (χ^2).
*Frequency histograms of the four tail movements exhibited by the *T. a. alpestris* and *T. a. cyreni* during the orientation and exhibition phases in encounters containing at least one deposition. * $p < 0.001$ (χ^2).*

Analyse du passage à la phase de transfert du spermatophore et au dépôt

La rencontre sexuelle et le transfert du spermatophore se réalisent à distance chez le triton alpestre, tout comme chez les autres tritons du genre *Triturus*. Ainsi, pour passer au transfert du spermatophore, le mâle doit devancer la femelle. Mais dès cet acte, celle-ci lui est invisible. Ainsi, devancer une femelle qui ne se montrait pas positive est risqué : rien ne dit que cette dernière était prête à le suivre. Le niveau motivationnel du mâle peut donc être appréhendé à cette étape : un mâle très motivé peut initier le transfert alors qu'une femelle se montrait négative juste avant. Inversement, un mâle peu motivé peut ne pas passer au transfert face à une femelle un peu positive. Ainsi, le niveau de motivation est une caractéristique propre aux individus. Afin de mettre en évidence des différences subspécifiques au niveau de cette stratégie, nous avons comparé le nombre de devancements selon que la femelle est positive ou non chez *T. a. alpestris* et *T. a. cyreni*. Chez la première, 45 % des entrées ($n = 159$) dans la phase du transfert se font alors que la femelle ne se montre pas positive, tandis que chez la seconde il y en a seulement 25 % ($n = 85$). La différence est significative ($P < 0,001$, χ^2 à 1dl).

Après avoir devancé la femelle, le mâle peut replier sa queue en accordéon puis, selon les cas, déposer un spermatophore, ou se retourner et ainsi retourner aux phases précédentes. A cette étape, la femelle peut montrer au mâle qu'elle se montre positive même si celui-ci ne la voit pas. En effet, en suivant le mâle, elle peut lui toucher la queue de son museau, ce qui constitue un stimulus provoquant presque toujours le dépôt. Mais si la femelle ne touche pas la queue du mâle, la réalisation d'un dépôt ne tiendra plus qu'à l'état interne de ce dernier. Un mâle fort motivé déposera ainsi un spermatophore même si la femelle ne manifeste aucun contact. Le même type de différences subspécifiques que celles évoquées dans le paragraphe précédent se retrouve ici : dans 51 % des cas ($n = 106$), les mâles *T. a. alpestris* déposent un spermatophore alors que la femelle ne donne pas de toucher de queue, alors qu'il y a seulement 26 cas sur 100 ($n = 54$) où un mâle *T. a. cyreni* se risque à une telle transition ($P < 0,01$, χ^2 à 1dl).

Un mâle, considéré comme motivé par le fait qu'il devance une femelle ne se montrant pas positive, peut en fait être ce que nous considérons comme indécis. En effet, il arrive que juste après avoir devancé la femelle et sans lui laisser le temps de le suivre, le mâle se retourne vers elle pour continuer à la parader. Sur cette base et à titre d'exemple, nous avons considéré comme fort indécis un mâle (de *T. a. alpestris*) qui a, lors d'une rencontre de 42 minutes, montré 12 retournements de ce type.

Le facteur respiration

Le triton alpestre est un animal qui a besoin d'un apport régulier d'oxygène pour assurer son métabolisme. Lors d'une forte activité, telle celle déployée lors d'une rencontre amoureuse, le mâle doit parfois arrêter ses parades pour aller respirer. Toutefois, nous avons constaté que les mâles ne vont pas respirer n'importe quand. Ainsi, ils ne vont jamais respirer lors d'un transfert au cours duquel la femelle se montre positive. Leurs prises d'air se réalisent principalement lors de la phase d'orientation, et surtout après avoir poursuivi une femelle allant respirer. Les histogrammes représentés à la **figure 22** nous montrent à quels stades de la rencontre les mâles des deux sous-espèces vont respirer. Nous constatons de la sorte des différences subspécifiques importantes : les mâles *T. a. cyreni* n'allaient respirer que lors de l'orientation ou après une absence apparente de comportement, alors que les mâles *T. a. alpestris* y allaient aussi lors de l'exhibition ou après le transfert. Si on regroupe les 6 stades représentés en quatre (regroupement effectué afin d'éliminer un surplus de zéros ; ceux-ci n'étant pas souhaitables dans une analyse du chi-carré) correspondant à l'orientation, à l'exhibition, au transfert et aux moments de non comportement (dénommés statique / hésitation / recherche), la différence subspécifique est significative ($P = 0,0016$, χ^2 à 3dl). En s'intéressant de plus près à la phase d'orientation, nous constatons que les mâles *T. a. cyreni* ne vont pratiquement respirer que lorsqu'une femelle y va juste avant eux (77 % des cas pour cette sous-espèce [$n = 23$], contre 57 % pour l'autre [$n = 35$]).

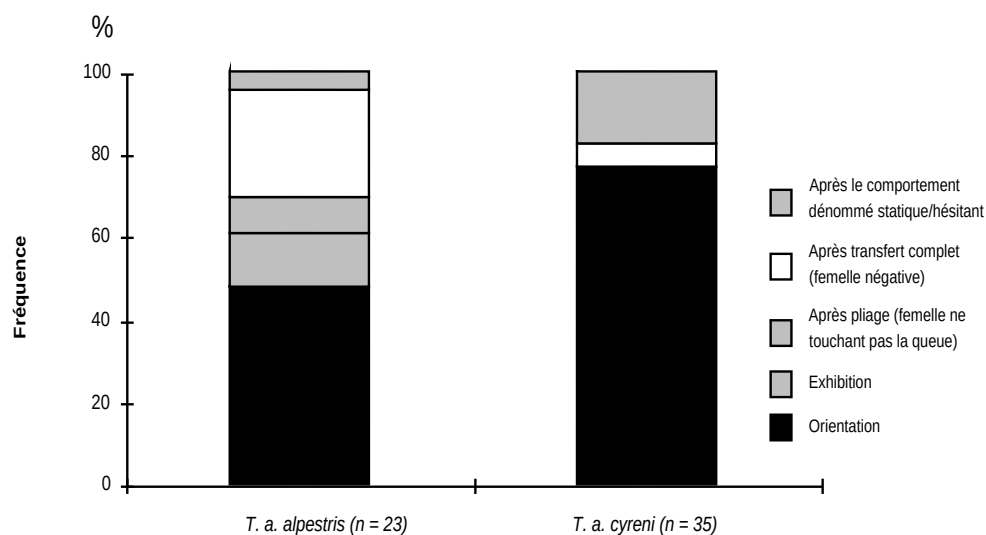


Fig. 22. Prise d'air en surface par les mâles *T. a. alpestris* et *T. a. cyreni* à différentes étapes de la rencontre. Les scores des deux espèces diffèrent significativement ($p < 0,01$, χ^2).

Air-gaping in T. a. alpestris and T. a. cyreni males at different stages of the encounter. Scores for the two subspecies are significantly different ($p < 0.01$, χ^2).



Photo 7. Mâle *Triturus alpestris cyreni* en position d'éventail devant une femelle *T. a. cyreni* en flamenco statique. Le mâle est à droite (photo M. DENOEL).

Parades dans le « vide », comportement d'approche, rapidité

D'autres éléments que ceux précédemment cités permettent de déceler l'état de motivation des mâles, mais sont moins quantifiables. Ainsi, nous pouvons supposer que suivant l'état de motivation, le mâle a besoin d'une certaine dose de stimuli pour commencer à parader. Nous avons en effet constaté d'une part, que certains mâles ne paraden pas une femelle, même après l'avoir renifflée, et d'autre part que des mâles paraden dans le « vide » ou vers d'autres mâles ou d'autres espèces. Certains mâles rencontrent des femelles, par hasard, dans leur déplacement dans l'aquarium d'observation, tandis que d'autres s'en approchent activement. Les temps entre lesquels les animaux sont introduits et où le mâle commence à parader sont très variables (de moins d'une minute à 25 minutes). De même, après avoir commencé à parader la femelle, le mâle peut passer au transfert après un délai plus ou moins long, celui-ci dépendant fortement du comportement de la femelle.

Succès des rencontres

Selon le nombre de séquences

Si on ne considère que les rencontres dans lesquelles le mâle a exhibé des comportements sexuels, on constate qu'il n'y a dépôt de spermatophore(s) que lors d'une rencontre sur deux. Le mâle *T. a. alpestris* peut déposer de 1 à 6 spermatophores (1 à 5 pour *T. a. cyreni*) au cours de la rencontre. Chaque phase de transfert contenant un dépôt est dénommée séquence. A chaque séquence, le spermatophore peut, ou non, être pris par les lèvres cloacales de la femelle. En effet, la femelle peut ne pas suivre le mâle ou bien ne pas passer correctement au-dessus du spermatophore. Même vis-à-vis d'une femelle négative, avant et pendant le dépôt, un spermatophore a des chances d'être pris. En effet, l'appât distal qui suit le dépôt dans cette situation peut attirer par leurre la femelle. Nous avons constaté, en toute logique, que plus un mâle a déposé de spermatophores, plus il a de chance de transférer ceux-ci à la femelle (nous n'employons pas le terme fécondation, car rien ne prouve que le sperme du mâle va effectivement féconder les oeufs). Une femelle peut même prendre plusieurs spermatophores au cours d'une rencontre (et de rencontres différentes également). Chez *T. a. alpestris*, 24 % des spermatophores ($n = 104$) déposés sont pris par les lèvres de la femelle. Par contre le score est plus important pour *T. a. cyreni* : 35 % ($n = 51$). Si chaque spermatophore avait la même probabilité d'être pris à chaque séquence, les rencontres, respectivement pour *T. a. alpestris* et *T. a. cyreni*, comprenant une séquence auraient 24 et 35 % de succès, deux séquences, 48 et 70 %, trois 72 et 100 %, etc. En regard des rencontres à 1, 2 ou 3 dépôts (c'est-à-dire celles dont les données obtenues sont

suffisamment quantitatives pour être utilisées), nous ne constatons pas de différences majeures, hormis un plus faible succès que prévu pour les rencontres comprenant seulement une ou deux séquences. Afin de mieux percevoir l'augmentation du succès avec le nombre de séquences par rencontre, nous avons réalisé une modélisation par régression logistique. Cette méthode permet d'ajuster une courbe sigmoïde sur les données. L'ajustement de la courbe est statistiquement correct tant chez *T. a. alpestris* que chez *T. a. cyreni* (test du chi-carré). Nous constatons ainsi que quel que soit le type de séquence, *T. a. cyreni* a plus de succès que *T. a. alpestris* (**fig. 23**).

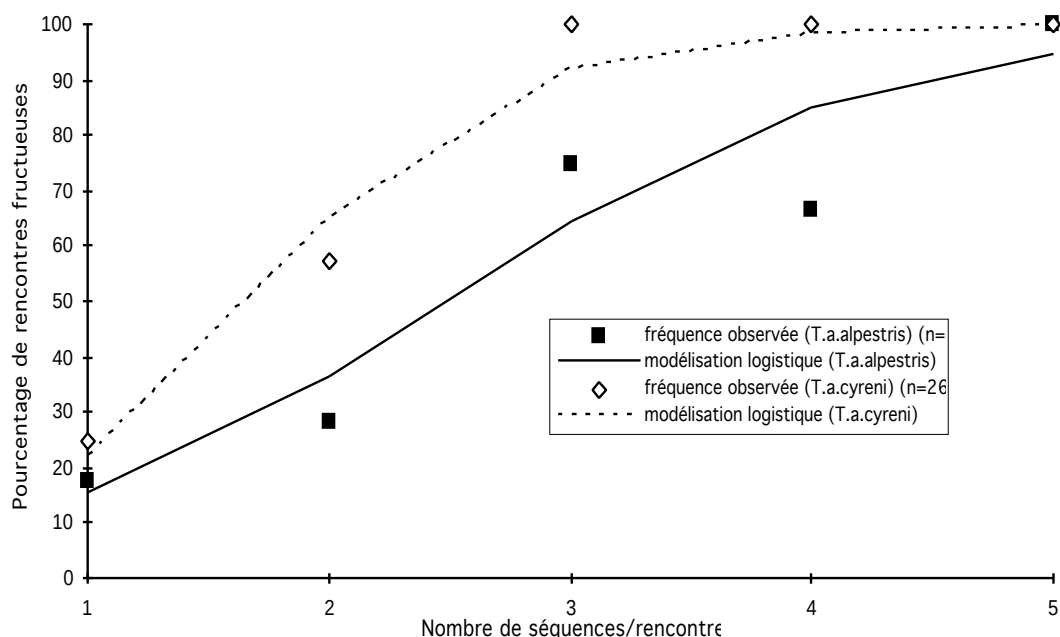


Fig. 23. Succès des rencontres selon le nombre de séquences chez *T. a. alpestris* et *T. a. cyreni* : fréquences observées et modélisation par régression logistique.
Encounter success in relation with the number of sequences in T. a. alpestris and T. a. cyreni : observed frequencies and modelisation by logistic regression.

Aux différents dépôts

Il est également intéressant de voir si les séquences successives au cours d'une rencontre sont de plus en plus fructueuses. Chez *T. a. alpestris*, on constate une augmentation de prise de spermatophore entre les dépôts 2 et 3. Etant donné le peu d'observations de rencontres contenant un troisième dépôt chez *T. a. cyreni*, nous ne discuterons pas des différences subspécifiques à ce niveau. Pour *T. a. alpestris*, nous avons également comparé le succès pour les rencontres à 1, 2 et 3 séquences prises isolément. Nous constatons ainsi que les rencontres à 3 dépôts sont plus fructueuses que les deux autres, et ce, même au niveau des séquences 1 et 2 (**Tableau II**).

Tableau II. Succès du transfert de spermatophore dans les séquences successives. **A.** chez *T. a. alpestris* ; **B.** chez *T. a. cyreni* (les pourcentages entre parenthèses reposent sur des données que nous ne considérons pas comme suffisamment quantitatives, c'est-à-dire celles qui ont fait l'objet de moins de 10 observations).

Spermatophores transfer success in relation to the order in which they are deposited. A, in T. a. alpestris ; B, in T. a. cyreni (Percentages in brackets when N < 10).

A. chez *T. a. alpestris*.

Nombre de séquences par rencontre		Séquence					
		1 ^e	2 ^e	3 ^e	4 ^e	5 ^e	6 ^e
Toutes les séquences N = 104	1	17	—	—	—	—	—
	2	14	14	—	—	—	—
	3	12	12	12	—	—	—
	4	3	3	3	3	—	—
	5	1	1	1	1	1	—
	6	1	1	1	1	1	1
	Total	(a) 48	(c) 31	(e) 17	(g) 5	(i) 2	(k) 1
Séquences réussies N = 25	1	3	—	—	—	—	—
	2	3	2	—	—	—	—
	3	4	5	4	—	—	—
	4	0	0	2	1	—	—
	5	0	0	0	0	1	—
	6	0	0	0	0	0	0
	Total	(b) 10	(d) 7	(f) 6	(h) 1	(j) 1	(l) 0
Fréquences (en %) des succès des différentes séquences		b/a = 20,83	d/c = 22,58	f/e = 35,29	g/h = (20)	i/j = (50)	k/l = (0)

B. chez *T. a. cyreni*.

Nombre de séquences par rencontre		Séquence					
		1 ^e	2 ^e	3 ^e	4 ^e	5 ^e	6 ^e
Toutes les séquences N = 51	1	11	—	—	—	—	—
	2	7	7	—	—	—	—
	3	3	3	3	—	—	—
	4	3	3	3	3	—	—
	5	1	1	1	1	1	—
	6	0	0	0	0	0	0
	Total	(a) 25	(c) 14	(e) 7	(g) 4	(i) 1	(k) 0
Séquences réussies N = 18	1	3	—	—	—	—	—
	2	4	3	—	—	—	—
	3	1	2	1	—	—	—
	4	1	1	0	1	—	—
	5	0	0	1	0	0	—
	6	0	0	0	0	0	0
	Total	(b) 9	(d) 6	(f) 2	(h) 1	(j) 0	(l) —
Fréquences (en %) des succès des différentes séquences		b/a = 36	d/c = 42,86	f/e = (28,57)	g/h = (25)	i/j = (0)	k/l = —

Temps de post-déposition

Après avoir déposé un spermatophore, le mâle se retourne et se place en position de freinage. Il exécute alors différents mouvements caudaux. Nous pouvons supposer que plus un mâle consacrera de temps aux comportements de post-déposition (c'est-à-dire les comportements réalisés entre le dépôt et le moment où le mâle réinitie un transfert ou passe à autre chose), plus la femelle aura l'opportunité et la motivation de s'approcher du mâle. Si on calcule le temps de post-déposition dans les rencontres contenant au moins trois dépôts, nous constatons une augmentation entre les dépôts successifs, tant chez *T. a. alpestris* que chez *T. a. cyreni* (**fig. 24**). Nous avons appliqué à ces résultats une analyse de la variance à 1 critère en utilisant des distributions gamma (distribution dissymétrique à droite), log-normale (même allure de courbe que la précédente, avec transformation logarithmique des données) et normale. N'étant pas certain de la validité de ces trois distributions dans le cas présent (p.ex. la normalité n'est pas prouvée), nous avons appliqué le critère d'Akaike (AIC). Celui-ci nous apprend que la distribution gamma est la plus adéquate (la plus mauvaise, comme attendu, est la distribution normale). Sur base de cette distribution, l'augmentation est significative tant chez *T. a. alpestris* ($P < 0,001$) que chez *T. a. cyreni* ($P = 0,016$) (remarque : l'augmentation était également significative en utilisant les autres distributions). Chez *T. a. alpestris*, l'augmentation est significative entre les dépôts 1 et 2 ($P = 0,001$), tandis que chez *T. a. cyreni*, elle l'est entre les dépôts 2 et 3 ($P = 0,035$). Des différences existent donc entre les deux sous-espèces : celles-ci sont significatives avec un risque de 2/1000 (analyse de la variance à 2 critères) (**fig. 24**).

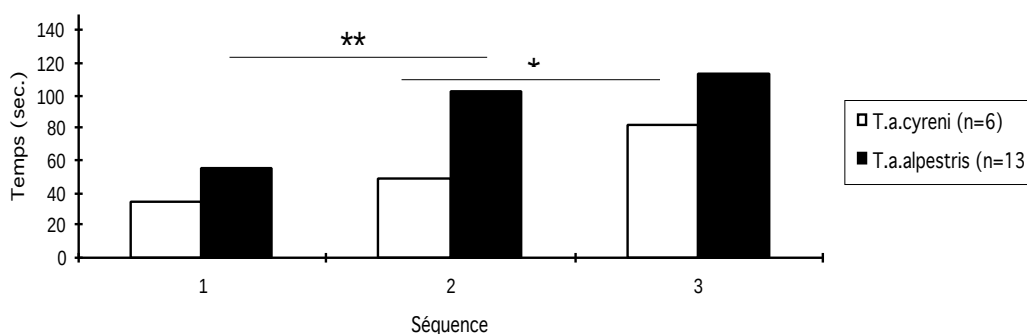


Fig. 24. Temps de post-déposition (lors des trois premières séquences) chez *T. a. alpestris* et *T. a. cyreni*. **Les scores pour les séquences 1 et 2 sont significativement différents chez *T. a. alpestris* ($p < 0,001$, ANOVA I) ; *les scores pour les séquences 2 et 3 sont significativement différents chez *T. a. cyreni* ($p < 0,05$, ANOVA I) ; les scores pour les deux sous-espèces sont significativement différents ($p < 0,01$, ANOVA II).

*Time from spermatophore deposition to the end of the sequence (during the first three sequences) in *T. a. alpestris* and *T. a. cyreni*. **Scores for 1st and 2nd sequences are significantly different in *T. a. alpestris* ($p < 0.001$, ANOVA I) ; *Scores for the 2nd and 3rd sequences are significantly different in *T. a. cyreni* ($p < 0.05$, ANOVA I) ; Scores for the two subspecies are significantly different ($p < 0.01$, ANOVA II).*

Notion de succès individuel

La présente étude ne se voulait pas une étude des stratégies individuelles. Ainsi, nous avons seulement observé quelques rencontres mettant en jeu les mêmes mâles. Certains de ceux-ci présentent des caractères mâles fort développés, et de ce fait sont mieux à même d'attirer les femelles que ceux aux livrées plus discrètes. Les résultats n'en seront donc qu'anecdotiques, mais néanmoins intéressants (**Tableau III**). Si on reprend l'ensemble des rencontres dans lesquelles les mâles *T. a. alpestris* ont montré une activité sexuelle, on constate que dans 24 % de ces rencontres ($n = 80$), il y a eu « prise » du spermatophore par le cloaque de la femelle. Ainsi, si on s'intéresse au succès d'individus utilisés de trois à six fois, on constate de fortes différences : certains n'ayant pas de succès, d'autres en ayant beaucoup. Ainsi, un mâle de grande taille (91 mm), très vivement coloré, présentant une haute crête dorsale (2,2 mm) et étant très motivé (comme l'attestent entre autres ses parades soutenues), a « fécondé » à lui seul 3 femelles (sur 6 qui lui ont été présentées) ; et, dans chaque cas, la femelle se montrait positive.

Chez la sous-espèce ibérique, il est plus difficile d'appréhender ces notions. En effet, les mâles présentent tous des caractéristiques fort proches, tant en ce qui concerne la taille que la coloration. Les représentants de la sous-espèce nominative montrent, par contre, une très grande variation avec des mâles mesurant de 75 à 96 mm et présentant des livrées nuptiales très discrètes (basse crête, dos brunâtre) à exacerbées (dos fort bleuté, nombreuses rangées de points noirs sur le bas des flancs, haute crête).

Tableau III. Succès individuel des mâles *T. a. alpestris*. Le succès relatif correspond au rapport entre le nombre de rencontres fructueuses (c'est-à-dire où au moins un spermatophore a été pris par le cloaque de la femelle) et le nombre total de rencontres où les mâles ont montré une activité sexuelle.

*Individual success of the *T. a. alpestris* males. The relative success agrees with the ratio between the number of successful encounters (i.e. where at least one spermatophore has been picked up by the female cloaca) and the number of encounters where the males have displayed.*

Succès relatif	nombre de mâles	Succès relatif	nombre de mâles	Succès relatif	nombre de mâles
0/1	14	0/4	1	4/5	0
1/1	4	1/4	1	5/5	0
0/2	8	2/4	0	0/6	0
1/2	4	3/4	0	1/6	0
2/2	1	4/4	0	2/6	0
0/3	2	0/5	0	3/6	1
1/3	1	1/5	2	4/6	0
2/3	1	2/5	0	5/6	0
3/3	0	3/5	0	6/6	0

Hybridations, Homosexualité, Comportements pseudo-mâles

Les rencontres mettant en jeu un mâle et une femelle appartenant à une autre sous-espèce nous ont montré que les mâles, autant que les femelles, pouvaient réagir positivement l'un par rapport à l'autre. Lors de deux rencontres, un des spermatophores déposés par le mâle a été pris par la femelle de l'autre sous-espèce (un cas pour chaque sous-espèce). Notons que la femelle ibérique était extrêmement positive envers le mâle : elle montrait des comportements pseudo-mâles envers ce dernier (*cf. infra*). Mais dans l'autre cas, la femelle était positive, sans plus. La femelle ibérique, supposée comme non fécondée avant l'expérience, n'a pondue aucun oeuf après celle-ci. La femelle de *T. a. alpestris* a pondue des oeufs, mais elle était déjà vraisemblablement fécondée avant : la ponte ne peut donc pas être attribuée à l'expérience d'hybridation.

Dans les bacs de stockage, nous avons fréquemment observé des comportements homosexuels. Les comportements exhibés lors de telles rencontres sont les mêmes que ceux produits dans les rencontres hétérosexuelles (nous n'avons cependant pas observé l'étendard en dos-de-chat et l'acte repousser). Ainsi, des mâles ont été jusqu'à déposer des spermatophores devant d'autres mâles, qui pouvaient même mimer le comportement de la femelle : il y avait donc homosexualité réciproque. Se faisant passer pour une femelle, ils provoquaient le devancement et ensuite l'émission d'un spermatophore par le mâle courtisan. Dans leur bac de stockage, les mâles se déplacent beaucoup et recherchent d'autres tritons. Une fois un de ceux-ci repéré, le mâle s'en approche, le renifle et le plus souvent s'en va, mais parfois il le parade. Nous avons également constaté qu'un mâle à livrée nuptiale discrète et de coloration dorsale brunâtre (ce qui est une caractéristique plutôt femelle) était l'objet de multiples parades par les autres mâles, bien que certains s'en désintéressaient après l'avoir reniflé.

En ce qui concerne les femelles, nous avons, à une dizaine de reprises, observé des comportements pseudo-mâles, que ce soit vers d'autres femelles ou vers des mâles. Nous dénommons ces comportements comme pseudo-mâles car ils font partie du répertoire comportemental de ces derniers. Ils sont toutefois réalisés d'une façon un peu différente. Une femelle réalisant de tels comportements se montre très positive et essaye souvent de se placer devant le mâle. Celui-ci à son tour essaye de la devancer, ce qui fait que les animaux tournent un peu à la manière d'un carrousel. Les parades exhibées par les femelles sont le mouvement vers l'avant, le coup de fouet (léger), l'éventail (plus distant du corps que chez les mâles et battant moins vite : environ 3 Hz) et l'étendard-en-dos de chat. Lors de 4 rencontres sur 9, il y a eu prise de spermatophore par la femelle. Certaines de ces femelles avaient déjà été paradées, voire « fécondées » auparavant.

Observations de terrain

Afin de vérifier si les rencontres se déroulaient de la même manière en milieu naturel, nous avons observé le comportement des tritons *in natura*, tant en Espagne qu'en Belgique. Dans le lac espagnol (Pozos de Lloroza), le maximum d'activité sexuelle se déroulait le matin (juin 1995 ; mai 1996). La limpidité de l'eau permettait une observation facile.

Les observations en milieu naturel confirment celles obtenues en conditions expérimentales. En effet, les comportements sont, du point de vue qualitatif, identiques dans un cas comme dans l'autre. Nous ne disposons pas d'analyse quantitative des observations de terrain (manque de données), mais les transitions paraissent similaires. Toutefois, dans la nature, les rencontres se terminent plus rapidement qu'en laboratoire. En effet, lorsqu'une femelle fuit, le mâle a moins de chance de la retrouver ou de réussir à la poursuivre dans un environnement hétérogène. De même, un couple peut être perturbé par d'autres tritons (interférence sexuelle) ou par d'autres animaux (des dytiques par exemple). *In natura*, le succès des rencontres est donc amoindri. Notre étude de laboratoire correspond à une situation réelle : celle d'une rencontre d'un mâle avec une femelle, non perturbée par des éléments extérieurs, et se déroulant dans un endroit du milieu aquatique ne présentant que peu de relief ou cachette. Notons que ce sont les mêmes parades qui sont réalisées lorsque d'autres mâles sont présents à proximité du couple.



Photo 8. *Triturus alpestris cyreni* mâle (Pozos de Lloroza, Cantabria (photo M. DENOEL).



Photo 9. *Triturus alpestris cyreni* femelle (Pozos de Lloroza, Cantabria (photo M. DENOEL).



Photo 10. Lago Isoba (Leon, Espagne, mai 1996) (photo M. DENOEL).



Photo 11. Pozos de Lloroza (Cantabria, Espagne, mai 1996) (photo M. DENOEL).



Photo 12. Mâle *Triturus alpestris alpestris* reniflant une femelle. Le mâle est à droite (photo M. DENOEL).

DISCUSSION

Un large éventail de comportements et de stimuli

Lors d'une rencontre sexuelle, le mâle *Triturus alpestris* exhibe de nombreux comportements aux caractéristiques bien différentes et qui font l'objet de transitions bien définies. La rencontre est divisée en quatre phases : l'orientation durant laquelle les animaux se rencontrent, s'identifient, se poursuivent ; les exhibitions en éventail et en étendard pendant lesquelles le mâle parade, et la phase de transfert du spermatophore où le mâle dépose un spermatophore, que la femelle peut ou non prendre au niveau de son cloaque, mais où le mâle exécute aussi de multiples parades. Les comportements dits de parade fournissent des stimuli de différents types : visuels, mécanoréceptifs, olfactifs et tactiles. A chaque comportement du mâle, la femelle peut réagir principalement de trois manières : négative, statique ou positive. L'éthogramme sexuel de la **figure 25** représente une vue simplifiée des comportements et des transitions exhibés lors d'une rencontre type aboutissant au dépôt d'un spermatophore.

Au début d'une rencontre, ou pendant celle-ci, si une femelle se montre négative, le mâle essaye de la devancer et de se placer devant elle (mouvement vers l'avant). Durant ce mouvement, le mâle se présente visuellement à la femelle et lui bloque la route. Son dos bleuté, sa crête dorsale et sa queue sont alors nettement visibles. Rappelons que ce sont des différences spécifiques et que les tritons peuvent percevoir les couleurs au moyen des nombreux cônes contenus dans leur rétine (MÖLLER, 1951 ; HIMSTEDT, 1973). Le mâle peut alors rabattre violemment la queue contre son flanc, ce qui crée parfois un puissant courant d'eau procurant une stimulation mécanique à la femelle. Ces animaux sont en effet fort sensibles aux vibrations (grâce aux récepteurs de la ligne latérale). Le mâle exécute alors, après le mouvement vers l'avant, le mouvement d'éventail — une ondulation de la queue, repliée contre le flanc — qui crée un courant d'eau dirigé vers son museau et celui de la femelle. Ce courant est canalisé le long du flanc qui est parfois creusé d'un sillon chez *T. a. cyreni* (formé uniquement lors de ce mouvement) et légèrement incurvé de manière concave vers la femelle. Ainsi, outre un stimulus visuel, la femelle reçoit un mouvement d'eau charriant des phéromones excrétées du cloaque. Ces dernières renseignent la femelle sur le sexe et l'espèce de l'individu en face d'elle (mais peu est connu sur ces molécules chimiques) (HALLIDAY, 1977a ;

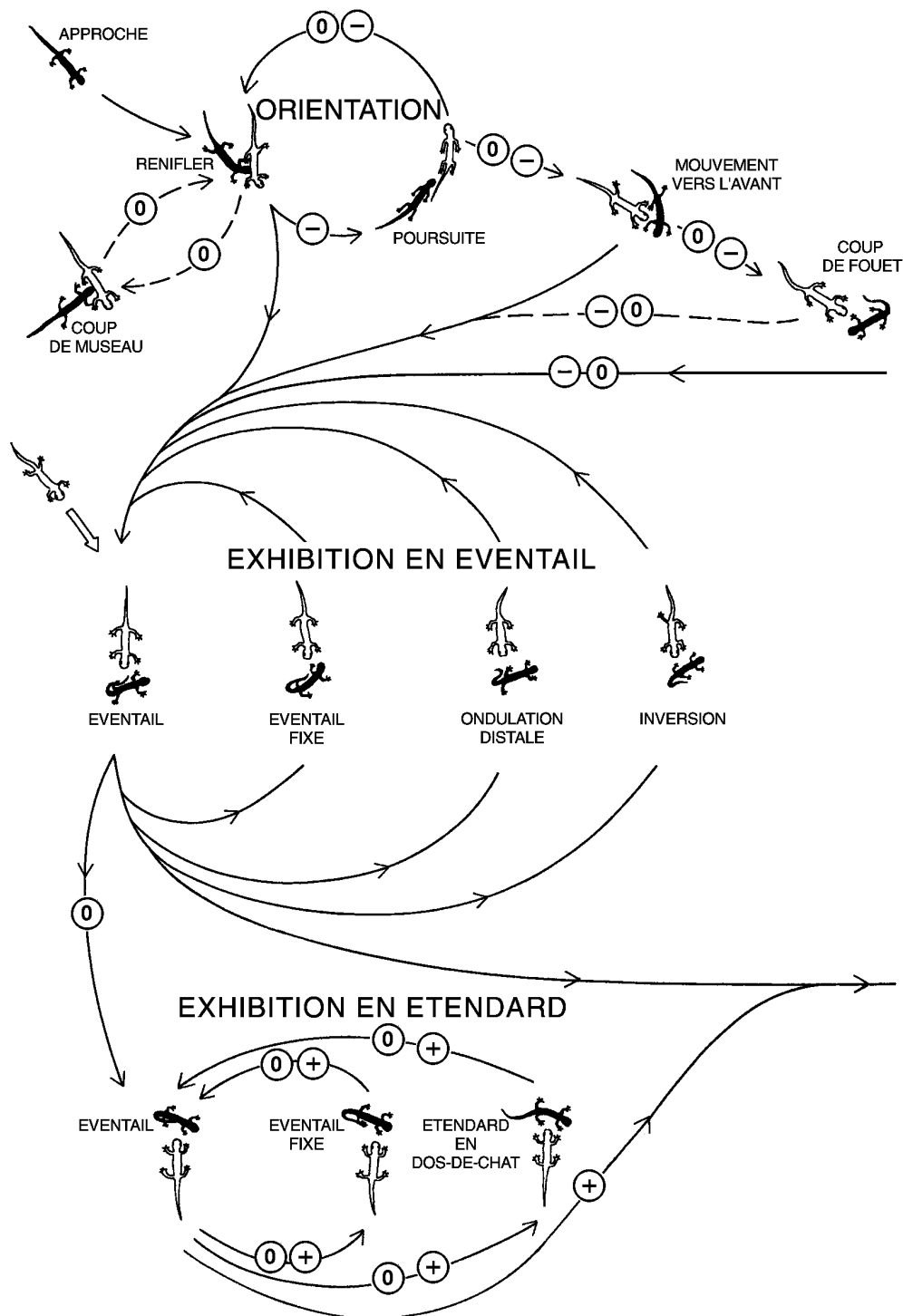


Fig. 25a. Séquence (principale) du comportement de cour de *Triturus a. alpestris* et *T. a. cyreni* : phases d'orientation et d'exhibition. Les différences subspecifics sont indiquées par des traits interrompus. Le comportement de la femelle est indiqué par les symboles inscrits dans les cercles placés sur les flèches : -, négative, 0, statique, +, positive. Le mâle est en noir, la femelle, en blanc.

The courtship sequence of Triturus a. alpestris and T. a. cyreni : orientation and exhibition phases. The subspecific differences are indicated by the broken lines. The female behaviour is figured by the symbol inscribed inside the circles located on the arrows : -, negative, 0, static, +, positive. The male is in black.

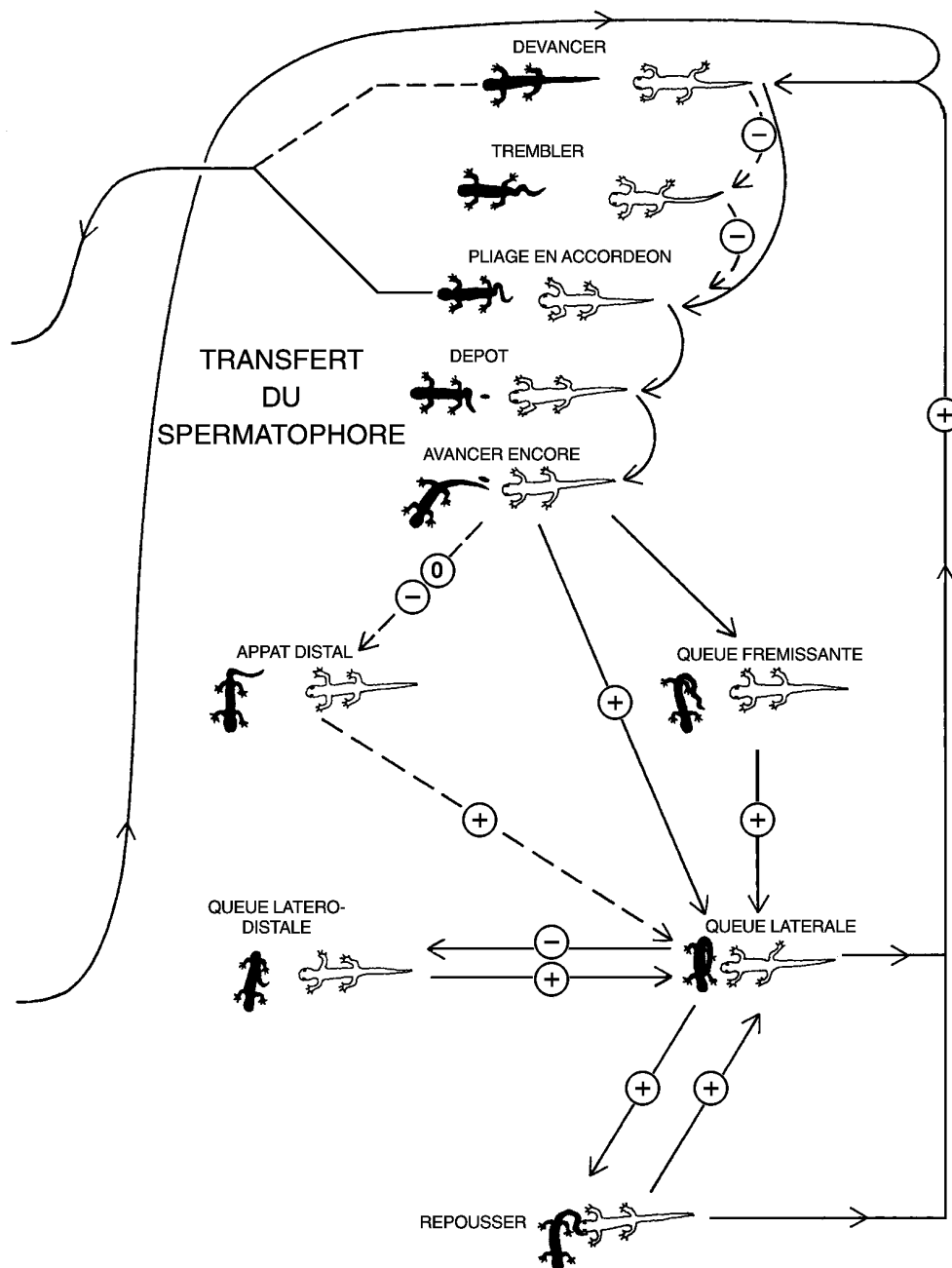


Fig. 25b. Séquence (principale) du comportement de cour de *Triturus a. alpestris* et *T. a. cyreni* : phase de transfert du spermatophore. Les différences subsécifiques sont indiquées par des traits interrompus. Le comportement de la femelle est indiqué par les symboles inscrits dans les cercles placés sur les flèches : -, négative, 0, statique, +, positive. Le mâle est en noir, la femelle, en blanc.
The courtship sequence of Triturus a. alpestris and T. a. cyreni : spermatophore transfer phase. The subspecific differences are indicated by the broken lines. The female behaviour is figured by the symbol inscribed inside the circles located on the arrows : -, negative, 0, static, +, positive. The male is in black.

MALACARNE & GIACOMA, 1986). Le mouvement d'éventail est le plus représenté des comportements du mâle. Il est fréquemment associé à l'ondulation distale, mouvement beaucoup plus lent. C'est le mouvement d'éventail qui procure le plus de stimuli en direction de la femelle. En regard à ce mouvement, une femelle peut se montrer positive, ce qui poussera le mâle à entrer dans la phase de transfert ; mais la femelle peut également rester statique pendant une longue période, voire ne jamais se montrer positive, comme si cette parade ne suffisait pas à dépasser un seuil critique, correspondant à une réaction positive de la femelle. Le mâle a alors deux possibilités offrant des stimuli différents : soit passer au transfert, en faisant trembler sa queue dans l'axe du corps, puis déposer un spermatophore, ce qui met en évidence son volumineux cloaque ; soit exécuter la phase d'exhibition de l'étendard en dos-de-chat. Lors de cette phase, le mâle associe au mouvement d'éventail une exhibition de l'entièreté de son corps en étendant sa queue, mais aussi une vision de son cloaque et de la couleur rouge de son ventre (il est en effet dressé sur ses pattes et hérissé son dos à la manière d'un chat). Cette deuxième stratégie est efficace : la femelle y réagit presque toujours de manière positive. Lors du transfert, le mâle exécute divers autres mouvements de queue, principalement visuels (queue frémissante, latérale, latéro-distale, appât distal), à l'exception de l'acte repousser où le mâle encercle la tête de la femelle avec sa queue et la repousse alors violemment, ce qui lui procure une stimulation tactile et chimique. La distance minimale entre les partenaires, lors de la queue latérale et de l'acte repousser, offre une concentration maximale des molécules chimiques.

Il arrive que le mâle donne des coups de museau à une femelle statique. Ceci lui procure alors des stimulations tactiles. Mais ce comportement serait peut-être aussi utilisé pour « rassurer » le mâle sur l'identité de sa partenaire immobile. Peut-être essaye-t-il de la faire se déplacer pour avoir la certitude qu'il a bien affaire à un triton (vivant). De plus, ce comportement est associé à celui du reniflage : le mâle vérifie ainsi, aussi par l'odeur, l'identité de sa partenaire. Il est également possible que le frottement du museau du mâle mette en suspension des sécrétions des glandes de la femelle. Lors du mouvement d'éventail, le mâle renifle, lui aussi, fréquemment l'eau ambiante. Or, le courant d'eau que lui-même crée avec sa queue et qui contient ses propres phéromones arrive au niveau de son museau. S'assure-t-il peut-être alors de la qualité chimique de ses sécrétions ? Il est également probable qu'il renifle des effluves en provenance de la femelle. Ainsi, il peut continuer pendant longtemps sans changer de position et en étant peut-être sûr de l'efficacité de son comportement qui a peut-être aussi un effet auto-stimulateur.

Des comportements stéréotypés mais des mouvements modulables

Comme nous l'avons mentionné précédemment, le mâle *Triturus alpes - tris* exhibe un certain nombre de comportements de manière relativement stéréotypée, et faisant l'objet de transitions que l'on peut qualifier de classiques (**fig. 25**). Ainsi, la plupart des mâles utilisent le mouvement d'éventail ou l'ondulation distale, et certains le coup de fouet. Chacun de ces comportements peut être exécuté de façon différente, que ce soit par des individus différents ou à des moments différents de la rencontre. La plus grande variation concerne sans équivoque l'ondulation distale, lente oscillation de la portion terminale de la queue du mâle. L'amplitude du mouvement et la position de la queue du mâle, lors de ce comportement, sont extrêmement variables : d'un battement presque imperceptible des deux derniers millimètres caudaux à un mouvement fort ample s'apparentant un peu à l'appât distal (un comportement de la phase du transfert du spermatophore). Le mouvement d'éventail, pourtant extrêmement stéréotypé, peut battre à différentes fréquences : de 3 à 6,66 Hz. Un même individu peut utiliser différentes fréquences au cours d'une rencontre, mais on constate que les petits tritons font battre plus vite leur queue que les grands et qu'à basse température la fréquence de battement est très basse. Le coup de fouet peut n'être qu'une accélération de la transition mouvement-vers-l'avant / éventail ou bien être un acte très violent avec rebondissement de la queue le long du flanc du mâle. Ces types de variations concernent la plupart des comportements exhibés par les mâles. Outre une stéréotypie spécifique programmée, les mâles ont donc l'opportunité d'exhiber des caractéristiques propres, un plan de séduction particulier. Chacun, en modulant à sa manière des mouvements inscrits génétiquement et interprétables par la femelle, pourra essayer de positiver cette dernière. L'ampleur de la variation a bien sûr ses limites, sinon il n'y aurait plus de reconnaissance spécifique (*cf.* les parades des autres espèces, elles aussi fort proches). Ces variations comportementales, jointes à celles des livrées nuptiales, donnent vraisemblablement plus de chance à certains mâles qu'à d'autres. Ainsi, face à une rigueur spécifique, il reste une certaine liberté individuelle.

L'acceptation de la part de la femelle de ces modifications de comportement est bénéfique dans un milieu aux caractéristiques changeantes. Ainsi, au début de la saison de reproduction, la température de l'eau peut être froide (moins de 7°, l'eau étant même parfois encore recouverte de glace). Les tritons étant des animaux poecilothermes, la température de leur corps est elle aussi très basse et, de ce fait, leur métabolisme l'est également. Il leur serait difficile, voire impossible, de soutenir une activité sexuelle intense à une si basse température (de plus, le déficit en oxygène qui en résulterait les pousserait à prendre de l'air en surface, ce qui ne serait guère possible). L'utilisation d'une très basse fréquence de battement de la queue lors du mouvement principal de

la rencontre, l'éventail, leur permet alors de pouvoir se reproduire dans des milieux durs, tels ceux d'altitude, où il est utile de produire des jeunes le plus tôt possible (en effet, la période de dégel est courte).

Le leurre ou comment attirer une femelle sexuellement négative ou statique

Lors d'une rencontre sexuelle, la femelle se montre le plus fréquemment négative ou statique. Comme nous l'avons vu précédemment, le mâle peut quand même initier un transfert du spermatophore, alors que la femelle ne se montre pas positive. Il joue alors sur un autre atout (particulièrement chez *T. a. alpestris*) : leurrer la femelle. Pour cela, il exécute divers mouvements caudaux rappelant le mouvement de vers. Lorsqu'il devance la femelle, il peut alors faire trembler rapidement et de façon ample sa queue, à la manière d'un gros vers qui nage ; lorsqu'il replie sa queue en accordéon avant le dépôt, il peut faire onduler l'extrémité de celle-ci ; en position de freinage, il exécute l'appât distal, mouvement lent de la queue éloignée du corps ou la queue latéro-distale, où la queue est ramenée contre le corps, ce mouvement ressemblant à celui de l'ondulation distale exhibée lors de la phase d'exhibition en éventail. C'est l'appât distal qui attire le plus les femelles, et même celles qui s'étaient éloignées du mâle et qui repassaient ensuite à proximité. L'extrémité de la queue, lors de ce mouvement, est nettement distincte du corps : c'est en ce sens le meilleur leurre (bon contraste). L'interprétation de ce mouvement en tant que leurre est validée par les morsures que la femelle inflige à la queue du mâle, ce dernier restant généralement passible (jusqu'à une certaine limite toutefois). Ainsi, grâce au leurre, plusieurs spermatophores ont pu être pris par le cloaque des femelles. Il s'agit là d'une stratégie alternative où s'interpénètrent activité sexuelle et alimentaire, le mâle « se servant » du besoin alimentaire de la femelle pour satisfaire son besoin sexuel. Cette tactique est de bonne adéquation car les tritons passent une grande partie de leur temps à chasser, mais est quand même risquée (production inutile d'un spermatophore, durée de vie des spermatozoïdes dans le milieu ambiant assez limitée). Dans la même circonstance que celle des tritons, un poisson Characidé, le *Corynopoma riisei*, attire sa femelle en agitant l'extrémité d'une protubérance allongée de son opercule qui ressemble à une daphnie (EIBL-EIBESFELDT, 1984 ; NELSON, 1964).

Succès des rencontres

Les mâles passent de plus en plus de temps à parader la femelle dans la position de freinage au cours des séquences successives (une séquence est une portion de la rencontre correspondant au transfert du spermatophore et contenant un dépôt). Cette augmentation de temps permet peut-être au mâle, d'une

part de produire ses futurs spermatophores, d'autre part de mieux positiver la femelle car il lui reste moins de spermatophores disponibles. Lorsqu'il ne reste que peu de spermatophores, il est risqué de les gaspiller, car, outre leur perte, c'est tout l'investissement en parades qui sera perdu. On constate ainsi (chez *T. a. alpestris*) que la probabilité de prise du spermatophore augmente dans les séquences successives.

Les parades exhibées dans la position de freinage ne « servent » pas qu'à positiver une femelle non positive. En effet, après avoir déposé un spermatophore, le mâle avance d'une longueur corporelle tout en se tournant pour se retrouver perpendiculaire à la femelle. Les mouvements caudaux attirent alors (généralement) la femelle vers la queue du mâle. Or, se dirigeant vers celle-ci, elle se dirige aussi vers le spermatophore, au-dessus duquel elle va passer. Les parades exhibées par le mâle dans la position de freinage permettent donc d'orienter convenablement la femelle vers le spermatophore. HALLIDAY (1974) ne constate pas de lien entre l'acte repousser (« push-back ») et la prise du spermatophore (« pick-up ») chez *T. vulgaris*, bien que ce comportement fasse reculer la femelle et ainsi fasse repasser son cloaque aux alentours du spermatophore esquivé. En effet, aucune des femelles n'a été fécondée suite à ce comportement. Nos observations sur *T. alpestris* ne vont pas dans ce sens. En effet, à deux reprises, une femelle ayant manqué le spermatophore et repoussée ensuite en arrière fut « fécondée » en réavançant ensuite vers le mâle. Mais, dans la plupart des cas, le réajustement ne se fait pas bien et le spermatophore n'est pas pris. Ainsi, l'acte repousser serait un atout supplémentaire pour éviter au mâle un gaspillage de son investissement sexuel.

Un facteur fort important influençant le succès des rencontres est l'importance du caractère mâle. En effet, alors que certains n'ont qu'une livrée discrète, d'autres présentent une haute crête, un dos fortement marbré de bleu, des flancs argentés marqués de points noirs (chez *T. a. alpestris*). Nous avons ainsi constaté, mais cela reste encore anecdotique, que les mâles aux plus belles livrées avaient le plus de succès. Les individus possédant cette caractéristique auraient donc un avantage compétitif sur les autres en ce qui concerne le succès reproducteur et donc la propagation de leur patrimoine génétique. Les animaux aux livrées plus discrètes seraient alors écartés par sélection sexuelle. Chez *T. a. cyreni*, dans les populations d'altitude du moins, on note, par contre, un conservatisme prononcé. Il n'y a que peu de différences individuelles au sein d'une même population.

Le succès dépend également de la motivation des partenaires (*cf. infra*) et de l'exécution de comportements particuliers tels l'étendard en dos-de-chat ou les leurres (*cf. supra*).

L'analyse des comportements : une mesure de l'état interne et des conflits d'intérêt

L'exécution des différentes étapes d'une rencontre sexuelle dépend de l'état de motivation et des comportements des deux partenaires en présence. Avant la rencontre, l'état interne du mâle et de la femelle est à un certain stade, très variable, et non quantifiable. Mis en présence, selon leur état mutuel, les deux partenaires vont exécuter tel ou tel comportement. Chaque exécution de comportement a une influence sur l'autre partenaire, celui-ci pouvant ou non le montrer. Le mâle, par ses parades, se présente comme un mâle de son espèce auprès de son interlocuteur, que nous appellerons le récepteur (lui étant l'émetteur). Suivant son état interne de départ, c'est-à-dire sa motivation initiale, le mâle va exécuter des comportements et des transitions particuliers. Ainsi, un mâle peu motivé reniflera une femelle, puis s'en ira, tandis qu'un fort motivé va parader une femelle, voire un mâle, voire rien d'apparent. Nous considérons cette parade dans le « vide » comme une activité de débordement. Le mâle libère son énergie interne avec un stimulus extérieur nettement inférieur au stimulus déclencheur normal, qui est une femelle de son espèce. Ainsi, un mâle peut parader dans le « vide », en particulier après avoir perdu une femelle qu'il venait de parader. Nous restons prudents quant à l'expression d'activité dans le vide, à laquelle nous préférons le terme d'activité de débordement car le vide n'existe pas : il existe toujours quelque chose dans l'environnement du triton, que ce soit un objet ou une odeur, qui puisse faire objet de stimulus déclencheur. Face au mâle, peut se trouver un autre triton. Celui-ci, que nous considérons comme le récepteur, présente un certain comportement et un certain état interne. L'émetteur peut ainsi se retrouver devant une femelle négative, statique, positive, très positive, voire pseudo-mâle. Il peut aussi se retrouver face à un autre mâle, à livrée discrète ou extravagante, et qui peut répondre de différentes manières. Ainsi, face à la réaction de son interlocuteur et selon son état interne initial, le mâle émetteur va exhiber tel ou tel comportement. La résultante entre l'état des deux partenaires correspondrait alors à un niveau inférieur ou supérieur à différents seuils correspondant à l'exécution de comportements particuliers. Ainsi, le seuil pour déposer un spermatophore est supérieur à celui pour plier la queue, qui est lui-même supérieur à celui correspondant à l'exécution d'un comportement d'exhibition. D'après ce modèle, un même comportement peut être réalisé avec la réunion d'un émetteur peu motivé avec une femelle fort motivée, ou inversement. Notons que la motivation du récepteur dépend des comportements exhibés par l'émetteur, eux-mêmes dépendants des précédents comportements du récepteur, et ainsi de suite, les comportements des deux partenaires étant interdépendants. Si on reprend le modèle, un émetteur fort motivé pourra se contenter d'un stimulus déclencheur moindre que celui nécessaire à un peu motivé. Ainsi, nous pouvons expliquer les comportements sexuels destinés à des femelles négatives ou à des mâles. Ces derniers, s'ils ont une livrée discrète, c'est-à-dire de type femelle, seront plus souvent

paradés que les mâles aux livrées exacerbées, caractère représentant probablement une inhibition (mais pas totale toutefois) pour les mâles. Le modèle représenté à la **figure 26** résume ce qui vient d’être dit et reprend avec plus de détails les différents niveaux, que ce soit d’état de motivation, de seuil et d’exécution de comportement. Chez le triton alpestre, il n’y a pas de variation du patron de coloration selon l’état de motivation, contrairement au Guppy *Poecilia reticulata* par exemple où BAERENDS (1956) a pu corréler les pigmentations corporelles avec l’état interne des mâles.

Le mâle émetteur peut également paraître indécis. En effet, avant toute réponse de la femelle, plutôt que de continuer dans le cheminement normal de la rencontre, il revient à une parade précédente ; tel est le cas juste après avoir devancé la femelle. VERRELL (1984) a observé le même comportement (dénommé « vacillation ») chez *T. vulgaris* lorsqu’un autre mâle est à proximité du couple. En effet, ce mâle, dénommé l’intrus, pourrait mimer le comportement de la femelle en touchant la queue du mâle courtisan, et ainsi lui faire produire un spermatophore pour rien, et en plus féconder la femelle déjà paradée par le courtisan. Dans nos observations, il n’y avait pas de mâle intrus, mais il aurait pu y en avoir un. Cette indécision du mâle courtisan serait alors due au risque de présence d’un mâle intrus non détecté par le courtisan auparavant : le mâle s’assurerait ainsi que c’est bien la femelle qui est derrière lui.

Un autre moyen d’appréhender l’état interne du mâle est de s’intéresser à ce que nous appelons le facteur respiration. En effet, le mâle doit fréquemment rejoindre la surface pour y prendre de l’air, nécessaire à son métabolisme. S’il exécute un tel acte dans le milieu naturel, il n’a que peu de chance de retrouver sa femelle (HALLIDAY, 1977a). Ainsi, il a intérêt à retenir sa respiration le plus longtemps possible et n’aller respirer qu’au moment propice. S’opposent donc le besoin d’aller respirer et celui de parader. Durant le transfert du spermatophore, tout comme chez *T. vulgaris* (HALLIDAY & SWEATMAN, 1976), le besoin de prise d’air serait inhibé par celui d’achever le transfert. Nous avons ainsi constaté que la prise d’air ne se déroulait qu’après un transfert où la femelle était négative : l’inhibition serait alors levée. Si elle est positive, la rencontre continue et d’autres transferts peuvent être exécutés. La désinhibition aurait presque toujours lieu durant l’orientation (surtout chez *T. a. cyreni*) : le mâle saisirait l’opportunité d’une femelle allant prendre de l’air en surface, pour aller respirer tout en la poursuivant. Ainsi, il restaure sa réserve d’oxygène, tout en conservant la possibilité de continuer à parader la femelle auprès de laquelle il avait déjà investi une certaine quantité d’activité sexuelle.

Chez *T. a. cyreni*, nous avons observé, à trois reprises, un comportement que nous considérons comme composite : l’éventail en accordéon. Celui-ci est la réalisation d’un battement de queue de type éventail, mais dans la position du pliage en accordéon. Ce comportement représente dès lors un mélange d’un comportement d’exhibition et d’un comportement de transfert. Chez les deux sous-espèces, nous avons également observé, à de rares occasions, l’incorporation du mouvement d’éventail dans le début du transfert du

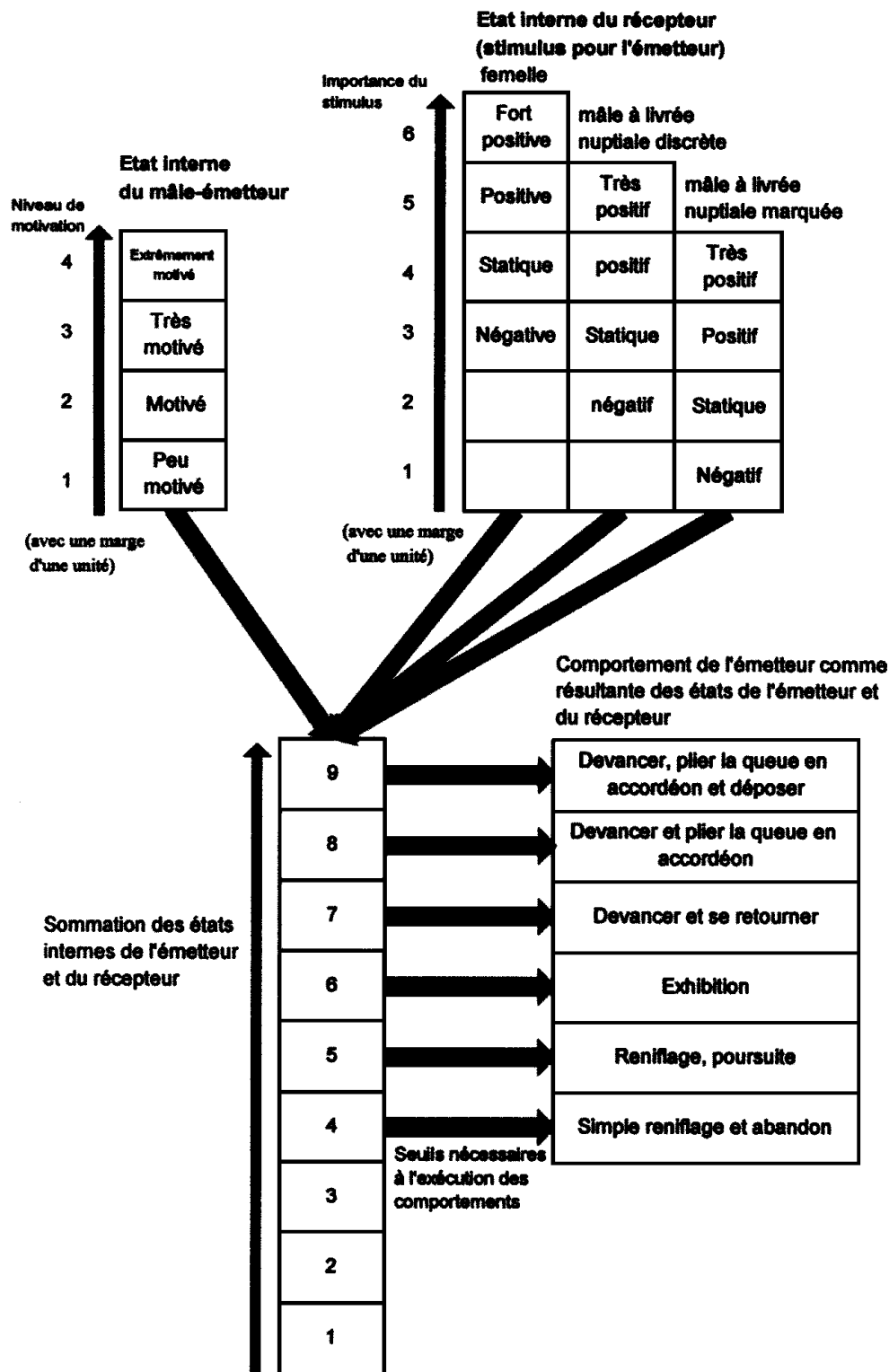


Fig. 26. Modèle montrant l'influence de la motivation des partenaires sur l'exécution des comportements du mâle émetteur. L'émetteur est le mâle courtisan, le récepteur, le triton auquel s'adresse l'émetteur, que ce soit un mâle ou une femelle (voir texte pour explication).

Model displaying the influence of sexual partners' motivation on the execution of transmitter's behaviours. The transmitter is the courting male, the receiver, the newt (a male or a female) for which applies the transmitter (to see text for explanation).

spermatophore. Nous interprétons ces comportements comme un conflit à l'intérieur du mâle : continue-t-il à parader la femelle et ainsi augmentera-t-il ses chances de la motiver, mais aussi risque-t-il de perdre son investissement sexuel par un manque de réserve d'oxygène, un abandon de la femelle ou l'interférence d'un autre mâle ? Ou bien passe-t-il au transfert du spermatophore au risque de gaspiller un spermatophore alors que la femelle n'est pas assez motivée ou qu'un mâle pourrait interférer à ce moment (« female mimicry ») ?

Il arrive qu'une femelle se comporte comme un mâle en exhibant des parades qui sont normalement l'attribut de ce dernier, et que nous dénommons de ce fait parades pseudo-mâles. Elles sont toujours exhibées par des femelles qui se montrent fort positives : elles approchent le mâle, le poursuivent, le devancent. Ces comportements aberrants sont considérés chez *T. vulgaris* comme résultant d'une frustration sexuelle (HALLIDAY, 1974), interprétation inspirée de MORRIS (1955) qui expliquait également le comportement pseudo-mâle (chez l'épinoche *Pungitius pungitius*) par la hiérarchie ou l'agressivité, deux structures absentes chez le triton alpestre : ces hypothèses ne peuvent donc expliquer ce comportement dans le cas présent. Nous sommes donc, comme HALLIDAY (1974), partisans d'une explication de type frustration sexuelle, du moins partiellement. En effet, nous avons constaté qu'il pouvait être le fait de femelles déjà paradées, voire « fécondées », mais cela ne signifie pas pour autant qu'elles ne soient pas « en manque » de mâle (cf. la nécessité de plusieurs accouplements pour féconder tous les oeufs). Il s'agit à notre sens de femelles extrêmement motivées qui recherchent un stimulus déclencheur : elles paraden ainsi d'autres tritons (femelles ou mâles), s'offrant ainsi à la vue de leurs interlocuteurs. De la sorte, il est possible qu'ayant attiré l'attention sur elles, elles soient paradées à leur tour. Cette stratégie fonctionne bien (plusieurs de ces femelles ont été « fécondées » de la sorte), mais perturbe parfois le mâle qui n'arrive pas à les devancer (celles-ci tentant de faire de même).

A plusieurs reprises, nous avons observé un comportement non encore décrit en ce qui concerne les femelles. Celles-ci, quelque temps après avoir été « fécondées », lèvent la queue en l'air (comportement dénommé flamenco statique). Dès ce moment, leur comportement change radicalement (de statiques, elles deviennent négatives par exemple). Il est possible, mais cela n'est que pure supposition, que cet état soit dû à la migration des spermatozoïdes dans le tractus génital de la femelle, ce qui stimulerait des récepteurs internes qui modifieraient le comportement de la femelle pendant un court laps de temps. Nous n'avons pas constaté que ce mouvement serve à arracher le spermatophore bien qu'il soit parfois mis plus près du sol. Le mâle, quant à lui, ne modifie en rien son comportement face au flamenco de la femelle. HARDY & DENT (1988) ont observé un tel comportement chez *Notophthalmus viridescens* (un triton proche du genre *Triturus*), lors de l'amplexus. Ils concluent que ce comportement est un prédicteur sûr du comportement positif de la femelle. Nos observations, comme cela a été mentionné plus haut, ne vont pas dans ce sens.

La guerre du sperme

Le mâle récepteur (*cf.* comportement homosexuel) peut aussi avoir un rôle actif. Ainsi, un mâle paradé peut réagir comme une femelle en répondant positivement au mâle émetteur. Ce dernier peut alors aller jusqu'à déposer un spermatophore qui sera alors perdu. Nous considérons que cette tactique du récepteur pourrait être une ruse pour faire gaspiller un spermatophore à un mâle potentiellement concurrent dans la guerre du sperme. Le nombre de spermatophores étant limité, en faire produire un inutilement à un autre mâle revient à diminuer ses chances de perpétuer ses gènes à la génération suivante. Cette tactique est dénommée interférence sexuelle. Elle a été observée chez de nombreuses espèces de tritons et de salamandres, mais en général associée à une rencontre hétérosexuelle où un mâle détournait à son profit une femelle qui venait d'être paradée par un autre mâle, tout en faisant gaspiller un spermatophore au courtisan. Ce dernier peut réagir en éloignant la femelle de l'intrus : chez le triton alpestre (VERRELL, 1988), tout comme chez le triton vulgaire (VERRELL, 1984a), c'est le comportement de retraite qui tiendrait ce rôle (toutefois, ce comportement est nettement moins prononcé chez le triton alpestre). N'ayant réalisé principalement que des rencontres deux à deux, nous avons pourtant observé ce comportement (rarement) : c'est ainsi probablement aussi un moyen par lequel le mâle s'assure que la femelle est positive.

Un mâle qui a déposé des spermatophores dont l'un a déjà été pris par le cloaque de la femelle, peut encore en déposer d'autres. Vraisemblablement, il ignore qu'un de ses spermatophores a déjà été récolté par la femelle. Mais les spermatophores suivants ne sont pas forcément gaspillés. En effet, ils peuvent aussi être pris par la femelle. Or, il y a assez de spermatozoïdes dans un spermatophore pour féconder tous les oeufs. Mais les spermatozoïdes ne les fécondent pas tout de suite : ils sont engrangés dans le réceptacle séminal. Or, une femelle peut par la suite être réceptive à d'autres mâles (ou bien elle peut également avoir déjà recueilli des spermatozoïdes d'un autre mâle). Ainsi, nous supposons que plus un mâle fournit de sperme à la femelle, plus celui-ci sera proportionnellement important par rapport à ceux des autres mâles, car comme l'a montré RAFINSKI (1981), les descendants d'une femelle peuvent avoir des pères différents. Il y aurait donc également une guerre du sperme au sein même des cavités internes de la femelle.

Différences subspécifiques et spécifiques

Les taxons *alpestris* et *cyreni* exhibent les mêmes comportements de base : du point de vue qualitatif, leurs répertoires comportementaux sont presque identiques. Nous notons cependant l'existence de comportements différents, apparus exceptionnellement seulement chez un des deux taxons :

apparition de nouveaux comportements et/ou comportement aberrant, résiduel ? Chez *T. vulgaris*, HALLIDAY (1974) constate qu'à la fin d'une rencontre amoureuse, les parades peuvent être mal exécutées. Nos observations montrent pourtant que ces comportements apparaissent au cours de la rencontre et non à sa fin. Toutefois, un d'entre eux — l'éventail en accordéon — apparaît chez des mâles considérés comme indécis : il pourrait donc être la résultante d'un conflit d'intérêts (cf. *supra*) ou bien consister en un nouveau comportement. Nous avons vu précédemment que certains mouvements, telle l'ondulation distale, peuvent être modulables, mais que certaines formes n'existent que chez *T. a. alpestris* : ainsi, des représentants de ce taxon ont exécuté une ondulation distale, avec la queue dans l'axe du corps ou formant un angle aigu avec ce dernier. De même et d'une manière plus généralisée, la forme quasiment imperceptible de l'ondulation distale n'a été observée que chez *T. a. alpestris*, et ce, à bien plus d'une reprise. On constate que d'autres espèces (*T. boscai*, *T. italicus*) sont caractérisées par une ondulation distale de la queue dressée en hauteur : le flamenco (GIACOMA & SPARREBOOM, 1987 ; RAFINSKY & PECIO, 1992). Qui dit évolution du comportement sous-entend évolution concertée : il doit y avoir une communication entre le mâle et la femelle (BUTLIN & RITCHIE, 1994). La modulation supposée des mouvements, telle l'ondulation distale, pourrait alors être à la base d'un isolement sexuel des espèces. En effet, la femelle tolère des variations dans la structure type des comportements (du moins dans une certaine limite) : il y a ainsi une compréhension vis-à-vis d'un nouveau comportement qui, s'il devenait important dans la détermination du caractère de l'espèce, pourrait alors agir en tant que mécanisme d'isolement.

Quoi qu'il en soit, deux espèces peuvent être distinctes, même si leur répertoire comportemental est entièrement identique. En effet, *T. vulgaris*, *T. helveticus* et *T. montandoni* présentent les mêmes comportements, alors qu'il s'agit de trois espèces uniformément reconnues. En effet, la différence se situe au niveau quantitatif. *T. vulgaris* privilégie le coup de fouet, tandis que *T. helveticus* et *T. montandoni* utilisent surtout l'éventail (ces deux derniers ne vivant pas en sympatrie). Il en résulte un isolement bien marqué, résultante des caractères comportementaux, mais aussi morphologiques, et probablement chimiques (il ne faut pas oublier la grande importance des phéromones : MALACARNE & GIACOMA, 1986). Dans leur aire de sympatrie, *T. vulgaris* et *T. helveticus* sont nettement différenciés, morphologiquement et comportementalement, alors que la ressemblance est beaucoup plus forte dans les aires distinctes (basse crête de *T. vulgaris*, filament caudal, plus d'importance à l'éventail : c'est-à-dire toutes des caractéristiques de *T. helveticus*).

Ainsi, la ressemblance qualitative entre les comportements de *T. a. cyreni* et de *T. a. alpestris* ne signifie pas que nous ayons affaire à la même espèce. L'analyse minutieuse des fréquences d'utilisation des comportements et des transitions entre ceux-ci nous a révélé des différences à bien des égards. Ainsi, *T. a. cyreni* utilise plus le coup de fouet et l'ondulation distale que *T. a. alpestris*. Ainsi, après le mouvement-vers-l'avant, *T. a. cyreni* a plus tendance à exécuter un coup de fouet puis un éventail, alors que *T. a. alpestris*

passé généralement directement à l'éventail. *T. a. alpestris*, par contre, frotte et pousse fréquemment la femelle de son museau, ce que ne fait quasiment jamais *T. a. cyreni* (et en tout cas jamais avec une telle ampleur).

Pour ce qui est du mouvement d'éventail, la fréquence de battement est identique entre les deux taxons, mais le taxon ibérique n'utilise jamais des bouffées de longue durée, alors que le nominatif le fait fréquemment. La fréquence de battement de *T. helveticus* est supérieure à celle de *T. vulgaris*, elle-même un peu plus importante que *T. alpestris* (HALLIDAY, 1977a). La différence est donc moindre au sein des deux taxons du triton alpestre qu'au sein d'espèces différentes. Toutefois, nous avons constaté que, au sein du même taxon *T. a. alpestris*, les individus de plus petite taille faisaient battre leur queue plus vite. Or, *T. helveticus* est beaucoup plus petit que *T. alpestris*, *T. vulgaris* étant de taille comparable. Ainsi, cette différenciation se serait peut-être installée avec la différenciation morphologique des individus, du moins en partie. Pour ce qui est de l'éventail décrit chez *T. cristatus*, il n'y a aucun rapport avec ceux observés chez les autres tritons : il ne s'agit que d'une homologie de terme.

Une différence qui nous semble essentielle entre les deux taxons est la stratégie que nous appellerons femelle-dépendante. En effet, à différentes étapes de la rencontre, le mâle peut requérir une intervention positive de la femelle. Ainsi, lorsque le mâle devance la femelle, elle peut être positive ou non lorsqu'il plie la queue, elle peut ou non la lui toucher : selon les cas, il peut alors revenir à la phase d'exhibition ou bien déposer un spermatophore. *T. a. alpestris* devance la femelle, qu'elle soit ou non positive, tandis que *T. a. cyreni* ne la devance qu'une fois sur quatre si elle n'est pas positive. Il en est exactement de même pour le dépôt d'un spermatophore sans contact tactile préalable de la femelle. En ce qui concerne les prises aériennes d'air, *T. a. cyreni* n'en réalise quasiment que lors de l'orientation, en poursuivant une femelle qui va respirer, tandis que *T. a. alpestris* y va aussi lors de l'exhibition ou après un transfert. *T. a. cyreni* a donc une tactique plus sécurisante : il ne se risque pas à gaspiller un spermatophore ou à perdre une femelle (en allant respirer) comme le fait *T. a. alpestris*. Cette stratégie semble se répercuter sur son succès reproducteur, qui est plus élevé que *T. a. alpestris*, pour un investissement comparable : 24 % des spermatophores de *T. a. alpestris* sont pris par les femelles, tandis que 35 % le sont chez *T. a. cyreni*.

La stratégie de *T. a. cyreni* rappelle celle de *T. vulgaris* ou *T. helveticus*, chez qui le toucher de queue de la femelle est presque nécessaire pour que le mâle dépose un spermatophore, et chez qui le succès reproducteur est aussi fort important : 43 & 60 % respectivement (HALLIDAY, 1977a). De plus, *T. a. cyreni* utilise le coup de fouet, une caractéristique de *T. helveticus* et *T. vulgaris*. Mais celui de *T. a. cyreni* n'est pas aussi impressionnant que chez ces autres espèces (en particulier *T. vulgaris*) où plusieurs violents et amples coups de fouets intégrés à une phase de retraite sont exhibés (obs. pers.).

Les comportements de type vermiforme (« worm-like movements ») de la phase de transfert sont aussi plus rares chez *T. a. cyreni* : l'acte trembler et l'appât distal sont exceptionnels alors que fréquemment utilisés par *T. a. alpes-tris*. Cela tient encore au fait que le mâle s'assure que la femelle soit positive avant d'exécuter un transfert. En effet, ces comportements ne sont exhibés que vis-à-vis d'une femelle négative ou statique.

Le **Tableau IV** reprend de manière plus chiffrée les différences subspécifiques qui viennent d'être évoquées dans les paragraphes précédents.

Des hybridations ont pu être réalisées entre les deux taxons, du moins en ce qui concerne la prise de spermatophore par le cloaque de la femelle. Rien ne dit en effet que les spermatozoïdes ont survécu dans le tractus génital de la femelle et ont bien fécondé les oeufs. De même, les éventuels oeufs produits ne se seraient peut-être pas divisés ou n'auraient pas donné d'oeufs viables. Ou encore, il y aurait eu une stérilité totale ou partielle des hybrides, comme c'est le cas chez *T. marmoratus* x *T. cristatus* (ARNTZEN, 1986a). Mais nous pouvons néanmoins dire qu'il n'y pas, à l'heure actuelle, de barrière comportementale pour réaliser un isolement sexuel total entre les taxons. En effet, les mâles, aussi bien que les femelles, se montrent réceptifs l'un envers l'autre, bien qu'appartenant à des taxons différents. Ceci nous montre aussi que bien que les livrées des mâles espagnols soient différentes (plus discrètes), elles représentent toujours la caractéristique « triton alpestre ». Vu que même après s'être reniflés, les tritons se montrent toujours mutuellement positifs, les phéromones semblent donc aussi fonctionnellement identiques.

Mais tout ceci ne prouve pas qu'il n'y ait pas d'isolement. En effet, il existe quand même des différences aux niveaux comportemental et morphologique. Ainsi, si les deux taxons se retrouvaient en contact, il pourrait y avoir un renforcement contre l'hybridation (accouplements homotypiques préférés) et ainsi individualisation progressive des taxons (DOBZHANSKY, 1951). Mais qui dit renforcement, dit évolution divergente entre les deux formes, ce qui n'est pas forcément évident. En effet, d'une part des hybrides seront produits, et d'autre part il faut une évolution coordonnée mâle-femelle pour que le nouveau comportement ou la nouvelle stratégie du mâle soit comprise par la femelle (BUTLIN & RITCHIE, 1994). Dans le cas présent, nous considérons que les différences comportementales sont d'un ordre inférieur à celles rencontrées chez des espèces proches, tels *T. vulgaris* et *T. helveticus*. Ainsi, les taxons ne sont, à notre avis, pas encore suffisamment différenciés pour être totalement isolés et de là former des espèces distinctes. Remises en contact suite au phénomène d'invasion, il y aurait vraisemblablement intergradation progressive des gènes d'un taxon à l'autre, d'où homogénéisation. Il y aurait ainsi une zone tampon entre les deux taxons avec des individus aux caractéristiques intermédiaires (zone d'intergradation secondaire) comme cela s'observe un peu entre *T. a. apuanus* et *T. a. alpestris* dans le sud-est de la France (BREUIL, 1986). Notons que de telles zones existent à la limite des aires de répartition de tritons considérés comme appartenant à des espèces différentes et formant ce que l'on appelle un complexe (cf. *T. cristatus*).

Tableau IV. Synthèse des principales différences comportementales observées lors des interactions sexuelles de *Triturus a. alpestris* et *T.a.cyreni*. L'astérisque (*) fait référence aux différences significatives.

Synthesis of main observed behavioural differences during the sexual interactions of Triturus a. alpestris and T. a. cyreni. The asterisk () refers to the significant differences.*

Caractère	<i>T. a. alpestris</i>	<i>T. a. cyreni</i>
Ondulation distale : - forme ample - forme très légère et rapprochée - forme légère et distante du corps	17,13 % (n = 2930)* très rare fréquente très rare	10,95 % (n = 1617)* occasionnellement jamais jamais
Coup de museau	prononcé : le mâle peut pousser la femelle 0,77 % (n = 7475)*	léger : le mâle ne pousse jamais la femelle 0,062 % (n = 4813)*
Coup de fouet Transition Mouvement vers l'avant-coup de fouet-éventail Transition Mouvement-vers-l'avant-éventail	0,55 % (n = 2930)* 8,63 % (n = 139)* 85,61 % (n = 139)*	1,98 % (n = 1617)* 32,88 % (n = 146)* 63,70 % (n = 146)*
Tremblement de la queue Transition devancer-trembler-plier Transition devancer-plier	0,55 % (n = 7475)* 20,65 % (n = 184)* 62,50 % (n = 184)*	0,19 % (n = 4813)* 6,06 % (n = 66)* 87,88 % (n = 66)*
Appât distal (leurre)	0,76 % (n = 7475)*	0,21 % (n = 4813)*
Passage au transfert alors que la femelle n'est pas positive	45 % (n = 159)*	25 % (n = 85)*
Dépôts sans nécessiter un toucher de queue de la part de la femelle	51 % (n = 106)*	26 % (n = 54)*
Prise d'air du mâle juste après celle de la femelle	57 % (n = 35)*	77 % (n = 23)*
Pourcentage de spermatophores transférés	24 % (n = 104)	35 % (n = 51)
Temps de post-déposition (lors des 3 premières séquences)	long (moy. : 90,8 sec.)*	court (moy. : 55,3 sec.)*
Mouvement d'éventail : Bouffées de plus de 40 secondes Durée maximum des bouffées Mode Moyenne	1,63 % (n = 2640) 208 secondes 3 secondes 5,2 secondes	0,12 % (n = 1724) 57 secondes 2 secondes 4,0 secondes

Les études cytogénétiques ont montré que *T. a. cyreni* était homozygote pour le chromosome 4, caractéristique unique au sein du genre *Triturus* et qui a élevé ce taxon au rang d'espèce (HERRERO, 1985). Les études électrophorétiques et ostéologiques, quant à elles, le montrent comme une sous-espèce (ARANO *et al.*, 1991 ; HERRE, 1932). En regard de l'ensemble de ces résultats et de nos propres observations, nous considérons que le triton alpestre est un taxon en voie de subdivision que l'on peut considérer comme un complexe (ce terme étant à prendre au sens large : il ne signifie pas seulement groupe d'espèces proches). Toutefois, la différenciation, en particulier en ce qui concerne *T. a. cyreni* et *T. a. alpestris* n'est encore que légère, sauf si la différence chromosomique était telle qu'elle empêcherait la formation du zygote ou de son développement lors des rencontres entre les deux taxons (ou la stérilité des hybrides). La faible différenciation comportementale observée et la potentialité d'hybridation cadrent assez bien avec la déduction faite à partir de l'analyse des alloenzymes. En effet, sur base d'une distance de Nei de 0,23 à 0,26 entre les deux taxons, ARANO *et al.* (1991) avaient conclu à une différenciation de nature subs spécifique. Nous considérons ainsi que *T. a. cyreni* est un taxon engagé dans une voie de spéciation et qui, à l'heure actuelle, doit encore être considéré comme une sous-espèce (voire même comme une semi-espèce, si on se réfère aux données de la cytogénétique), mais, en tout cas, pas encore comme une espèce distincte.

Evolution du triton alpestre et mise en place des taxons *alpestris* et *cyreni*

Le précédent chapitre a mis l'accent sur le niveau de différenciation comportemental entre les taxons. Ayant constaté une différence, qui serait plutôt de nature subs spécifique, on est en droit de se demander où, quand et dans quelles circonstances ont pu se former les deux taxons à partir d'un ancêtre commun. Dans le présent chapitre, nous allons essayer de retracer l'histoire de ces deux taxons depuis leur séparation, en utilisant des critères issus de la géologie, de la géographie, de la climatologie, de l'écologie, de la paléontologie et de la génétique.

Les plus vieux fossiles relatés au genre *Triturus* datent de l'Oligocène (GONZALEZ & SANCHIZ, 1986), voire de la fin de l'Eocène (HECHT & HOFFSTETTER, 1962 ; MILNER *et al.*, 1982). En ce qui concerne le triton alpestre, nous pouvons supposer qu'il était répandu dans une bonne partie de l'Europe au Pliocène et au début du quaternaire (Pleistocène) (découverte de fossiles au Pliocène supérieur en Slovaquie : HODROVA, 1984). Suite aux glaciations qui ont marqué cette époque (CHARLESWORTH, 1957), l'aire de répartition du triton alpestre aurait été fragmentée. En effet, l'Indlansis descendait jusqu'aux alentours du 50^{ème} parallèle, et les hautes montagnes (particulièrement la Chaîne alpine) étaient couvertes de glace. En bordure de ces glaciers, on trouvait des

toundras et des steppes périglaciaires, milieux inadéquats pour les tritons (actuellement on n'en trouve pas au nord du cercle polaire : NÖLLERT & NÖLLERT, 1992). Les toundras descendaient jusqu'à 56° de latitude nord (FRENZEL *et al.*, 1992). Cette espèce n'aurait alors survécu que dans les trois péninsules du sud de l'Europe : l'Ibérie, l'Italie et les Balkans, et ce, à basse et moyenne altitude (notre avis s'éloigne en ce sens de celui de ZUIDERWIJK, 1980, qui ne parle que de deux refuges, l'un en Ibérie, l'autre dans les Balkans. Les caractères extérieurs de *T. a. apuanus* sont, à notre sens, trop différents de ceux des *T. a. alpestris* du nord de l'Italie et de Yougoslavie, avec lesquels ils ne sont d'ailleurs pas en contact). Ces aires géographiques étaient alors par endroit recouvertes de forêts (feuillus et conifères). Lors de chaque interglaciaire, il est néanmoins possible que l'espèce soit remontée vers des latitudes plus nordiques, comme l'ont fait *T. vulgaris* et *T. cristatus* (HOLMAN, 1993) jusqu'en Angleterre (fossiles découverts lors du Cromérien, de l'Hoxnien et de l'Ipswichien, les trois derniers interglaciaires selon la terminologie anglaise). En effet, les conditions climatiques lors des interglaciaires étaient plus ou moins similaires à celles d'aujourd'hui (FRENZEL *et al.*, 1992). Quoi qu'il en soit, des groupes de populations se sont retrouvés isolés, dans des milieux aux caractéristiques différentes. C'est à ce moment que se seraient formées la plupart des sous-espèces du triton alpestre, dont *T. a. cyreni* et *T. a. alpestris*. Selon les auteurs, *T. a. alpestris* serait apparue dans les Balkans : au sud de la Roumanie (BREUIL, 1986), en Bulgarie (ARANO, 1988), voire en Yougoslavie (BOLKAY, 1919). Elle serait alors remontée vers le nord en remontant les Alpes dinariques et les Carpates. Elle aurait colonisé les Alpes, d'une part par le nord (GROSSENBACHER, 1988), d'autre part par le sud (*cf.* carte de répartition actuelle : **figure 1**, p. 155). Différents lacs du karst dinarique contenant des taxons particuliers (tels *T. a. lacusnigri*), contiennent également des individus que nous rapportons à la sous-espèce nominative (ou au taxon dit de Yougoslavie si l'on se réfère à la classification de ARANO, 1988) : nous supposons qu'il s'agit d'une recolonisation récente de la part de *T. a. alpestris* (quelques milliers d'années B.P.). Selon BREUIL (1986), son installation dans les Alpes françaises serait récente (5000 ans) et aurait bloqué la progression de *T. a. apuanus* venu de son refuge italien (phénomène d'introgression observé). La sous-espèce nominative n'a en tout cas pas atteint les Pyrénées au sud-ouest de son aire (CASTANET & GUYETANT, 1989). Remontant vers le nord, *T. a. alpestris* aurait alors colonisé une bonne partie de l'Europe mais pas le Royaume uni (formation probable de la Manche, suite au dégel, avant l'arrivée du triton alpestre ; ce dernier aurait alors eu une remontée moins rapide que *T. vulgaris*, *T. helveticus* et *T. cristatus* que l'on rencontre actuellement en Grande Bretagne : ARNOLD, 1995). Lors des Glaciations quaternaires, comme nous l'avons déjà mentionné plus haut, *T. alpestris* aurait été cloisonné en Ibérie, ainsi isolé du reste de l'Europe par les Pyrénées, recouvertes en partie par des glaciers (BARRERE, 1963 ; TAILLEFER, 1982). Il y aurait alors évolué indépendamment du reste des représentants de l'espèce pour donner le *T. a. cyreni* que nous connaissons aujourd'hui. Après la dernière glaciation pleistocène, l'aire de *T. a. cyreni* se serait alors à la fois agrandie et fragmentée. En effet, durant la glaciation, certains massifs montagneux (par exemple les

Picos de Europa) étaient recouverts par des glaciers (CHARLESWORTH, 1957). A la place même de ceux-ci, on trouve aujourd'hui des lacs contenant des tritons alpestres, et qui plus est en grand nombre, du moins pour la localité Pozos de Lloroza. La colonisation aurait pu se faire à partir de milieux périphériques situés en contrebas des glaciers comme cela se fait actuellement suite au recul du glacier du Rhône (BREUIL, comm. pers.). Pour ce qui est de la localité Pozos de Lloroza (notre principal site d'étude), la colonisation n'aurait vraisemblablement pu se faire que par la vallée du Rio Duje et avant celle-ci par la vallée de la Cares, c'est-à-dire par le nord du massif. Nous n'avons pas découvert de triton alpestre dans cette vallée, mais bien le triton palmé (dans un ruisseau), ce qui montre que le triton alpestre aurait peut-être pu y survivre en petit nombre, fait également appuyé par l'observation d'une femelle dans un ruisseau du Parc National de Covadonga. A l'est de l'aire, au sud-ouest des Pyrénées, le triton alpestre est extrêmement rare, et en minorité vis-à-vis des autres tritons. Nous ne pensons pas que les populations situées le plus à l'est soient à l'origine d'une colonisation postglaciaire effectuée à partir de l'ouest. Nous considérons plutôt que l'aire s'est restreinte à quelques noyaux d'altitude moyenne, seuls capables d'offrir des conditions adéquates au triton alpestre (cf. aridité des milieux avoisinants). L'aire était même probablement déjà restreinte lors du maximum glaciaire (18000 B.P.) comme le laisse supposer la présence de toundras au sud-ouest des Pyrénées (FRENZEL *et al.*, 1992). Les populations actuelles trouvées dans cette zone auraient alors vécu en milieu périphérique et recolonisé celle-ci lors du réchauffement climatique post-glaciaire. Elles auraient alors disparu de ces milieux périphériques suite à une augmentation de l'aridité (vers 6000 B.P., il y faisait même plus chaud qu'aujourd'hui : FRENZEL *et al.*, 1992). Nous constatons, en outre, que les tritons alpestres ibériques ne se rencontrent que dans des milieux où les précipitations annuelles dépassent 800 mm (IGN, 1992) : la limite sud de répartition (BARBADILLO, 1987) correspond plus ou moins à la frontière de la région méditerranéenne (point de vue climat) (CHEYLAN, 1991). Etant en condition limite à l'est de son aire, le triton alpestre subirait la compétition du triton palmé, abondant dans ces régions. Les populations de tritons alpestres sont, dans ces milieux, extrêmement réduites (de l'ordre de quelques individus). Le seul exemplaire qu'il nous ait été donné de capturer présentait des caractéristiques morphologiques et un patron de coloration particulier (nettement différents, et des populations de montagne et de celles de moyenne altitude que nous avons observées). Dans ces milieux-limites, comme dans les milieux marginaux en contrebas des glaciers, les processus de spéciation ont pu être accélérés. En effet, chaque allèle mutant a dès lors des chances d'exister, car il ne risque pas d'être noyé au sein d'une majorité écrasante. Dans la chaîne pyrénéenne, on ne trouve pas de triton alpestre, bien que le triton palmé y soit abondant (obs. pers.), et même jusqu'à plus de 2200 mètres d'altitude (MARTINEZ-RICA & REINE-VIÑALES, 1988). Comme nous l'avons vu, étant bloqué à la limite est de sa répartition par un environnement « inadéquat » (mais cela n'explique pas tout) ainsi que par une compétition avec le triton palmé, *T. a. cyreni* n'aurait alors peut-être pas pu y accéder (dans ce sens, mêmes conclusions que celles de BREUIL *et al.*, 1984). Il est également possible que *T. a. cyreni* ait, lors de son évolution, restreint sa niche écologique

vis-à-vis de l'espèce parente, et qu'elle n'ait plus le même « pouvoir » de colonisation, ce qui répondrait alors aux questions soulevées par le douloureux problème de sa non-présence dans les Pyrénées. Notre étude comportementale et l'observation des populations d'altitude peuvent quelque peu appuyer ces arguments, en ce sens que nous y avons décelé un conservatisme plus prononcé (moins de différences individuelles) que chez *T. a. alpestris*.

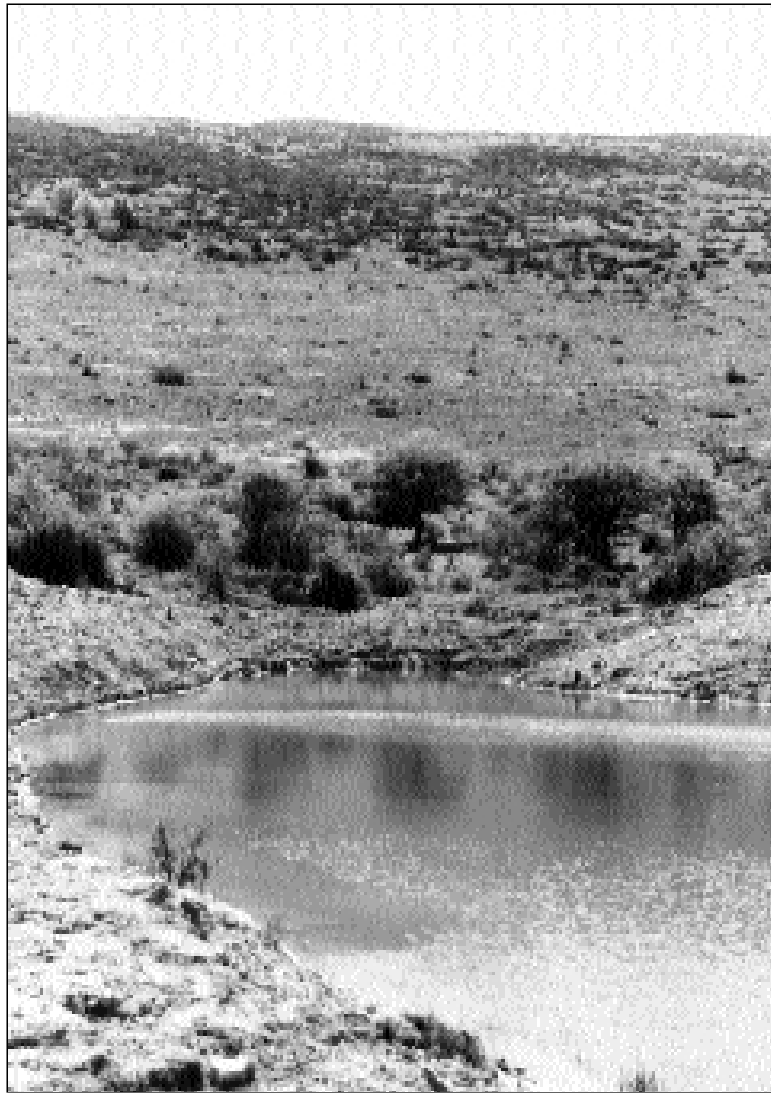


Photo 13. Balsa Iruchiqui, Sierra de Andia (Navarra, Espagne, mai 1996) : limite est de répartition de *Triturus alpestris cyreni* (photo M. DENOEL).

CONCLUSIONS

Les apports de cette étude

Bien que quelques auteurs (ANDREONE, 1990 ; BELYAEV, 1979 ; HALLIDAY, 1977a) se soient déjà penchés sur l'étude du comportement de cour du triton alpestre, celui-ci restait encore mystérieux à bien des égards. Notre étude a ainsi mis l'accent sur plusieurs caractéristiques non encore décrites qui nous ont permis de formuler différents modèles et hypothèses.

L'apport principal de notre étude peut se résumer comme suit :

- Description du comportement de cour, encore totalement inconnu, et de toutes les caractéristiques qui en découlent, de *Triturus alpestris cyreni*. Nous avons ainsi pu souligner plusieurs différences avec celui de la sous-espèce nominative. Mais les expériences d'hybridation nous ont montré que les représentants d'un taxon paraissent et/ou étaient réceptifs à ceux de l'autre. De ces faits, et en comparaison avec les données issues de la génétique (ARANO *et al.*, 1991), nous avons attribué un statut sub-spécifique au triton alpestre ibérique.
- Description de comportements non encore décrits chez cette espèce : le coup de fouet exhibé par le mâle et le flamenco statique par la femelle.
- Description détaillée de quatre mouvements distaux de la queue, alors que les précédents auteurs n'en considéraient que un ou deux (ANDREONE, 1990 ; HALLIDAY, 1977a). Nous avons attaché particulièrement beaucoup d'importance au mouvement dénommé ondulation distale. Nous avons ainsi pu montrer sa grande variabilité et en définir six formes, alors qu'une seule avait jusqu'à ce jour été décrite (ANDREONE, 1990). De cette modulation comportementale, nous avons émis une hypothèse sur l'évolution des espèces.
- Mise en évidence d'un comportement variable selon les conditions du milieu (le mouvement d'éventail), duquel nous avons tiré des hypothèses évolutives.
- Observation du comportement de retraite (rarement) dans des rencontres deux à deux, alors qu'il n'avait été décrit que lors des rencontres mettant en jeu plusieurs mâles et une femelle.
- Importance accordée aux comportements du mâle suite à celui de la femelle, et ce à toutes les phases de la rencontre (précédemment, seule était connue l'influence de la femelle sur le passage au transfert par le mâle : HALLIDAY, 1990). Nous avons ainsi montré que certains

comportements et transitions ne sont exhibés que lorsque la femelle répond d'une certaine manière (négativement ou positivement). De ces transitions femelles-dépendantes et de l'observation de comportements homosexuels, nous avons tiré un modèle motivationnel.

- Preuve que le comportement *repousser* peut permettre la prise d'un spermatophore que la femelle avait raté en s'approchant une première fois du mâle.
- Tout comme cela avait été fait pour *T. vulgaris* (HALLIDAY & SWEATMAN, 1976), nous avons émis des hypothèses sur la relation entre les besoins de respirer et de parader.
- Observations de terrain confirmant les résultats de laboratoire.
- Hypothèses inédites sur la mise en place des taxons depuis les dernières glaciations, en regard de données climatologiques, écologiques, paléontologiques et génétiques.

BIBLIOGRAPHIE

- AHRENFELDT R.H. (1960). — Mating behaviour of *Euproctus asper* in captivity. *Brit. J. Herpet.*, **2** : 194-197.
- ALCADE J., SORBET S. & ESCALA M.C. (1989). — Distribucion del triton alpino *Triturus alpestris* (LAURENTI, 1768) (*Urodela*, *Salamandridae*) en Navarra. *Rev. Esp. Herp.*, **3** : 297-299.
- ANDREONE F. (1990). — Variabilita morfologica e riproduttiva in popolazioni di *Triturus alpestris* (LAURENTI, 1768) (*Amphibia*, *Urodela*, *Salamandridae*). Tesi di Dottorato, Univ. Bologna : 331 pages.
- ANDREONE F. & DORE B. (1991). — New data on paedomorphism in Italian populations of the Alpine newt, *Triturus alpestris* (LAURENTI, 1768) (Caudata : *Salamandridae*). *Herpetozoa*, **4** (3/4) : 149-156.
- ANDREONE F. & DORE B. (1992). — Adaptation of the reproductive cycle in *Triturus alpestris apuanus* to an unpredictable habitat. *Amphibia-Reptilia*, **13** : 251-261.
- ARANO B. (1988). — Aspectos filogeneticos del genero *Triturus* con especial consideracion a la evolucion del complejo *Triturus alpestris*. Thèse de doctorat, Univ. Complutense Madrid : 107 pages.
- ARANO B. & ARNTZEN J.W. (1987). — Genetic differentiation in the Alpine newt, *Triturus alpestris*. 21-24 in : van Gelder J.J., Strijbosch H. & Bergers P.J.M. (eds) : *Proc. Fourth Ord. Gen. Meet. S.E.H.*, 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.
- ARNOLD H.R. (1995). — *Atlas of Amphibians and Reptiles in Britain*. Inst. Terr. Ecol. & Joint Nat. Cons. Comm. : 40 pages.
- ARNOLD S.J. (1977). — The evolution of courtship behavior in new world salamanders with some comments on old world salamandrids. 141-183 in : Taylor D.H. & Guttman S.I. (eds) : *The reproductive biology of Amphibians*.
- ARNOLD S.J. (1987). — The comparative ethology of courtship in salamanders. 1. *Salamandra* and *Chioglossa*. *Ethology*, **74** : 133-145.
- ARNTZEN J.W. (1986a). — Note sur la coexistence d'espèces sympatriques de tritons du genre *Triturus*. *Bull. Soc. Herp. Fr.*, **37** : 1-8.
- ARNTZEN J.W. (1986b). — Aspects of introgressive hybridization in Crested and Marbled newts (*Amphibia* : Caudata). Preliminary Results. 155-15 in : Rocek Z. (ed) : *Studies in Herpetology*.
- ARNTZEN J.W. (1990). — Enzyme electrophoretic markers in the study of interspecific mate choice and individual mating succes in newts. *Isozyme Bull.*, **23** : 79.
- ARNTZEN J.W. (1995). — European newts : a model system for evolutionary studies. 26-32 in : Llorente G.A., Montori A., Santos X. & Carretero M.A. (eds) : *Scientia Herpetologica*.
- ARNTZEN J.W. & GARCIA-PARIS M. (1995). — Morphological and allozyme studies of midwife toads (genus *Alytes*), including the description of two new taxa from Spain. *Contrib. Zool.*, **65** : 5-34.
- ARNTZEN J.W. & HEDLUND L. (1990). — Fecundity of the newts *Triturus cristatus*, *T. marmoratus* and their natural hybrids in relation to species coexistence. *Holarctic Ecol.*, **13** : 325-332.

-
- ARNTZEN J.W. & SPARREBOOM M. (1989). — A phylogeny for the Old World newts, genus *Triturus* : biochemical and behavioural data. *J. Zool., Lond.*, **219** : 645-664.
- ARNTZEN J.W. & WALLIS G.P. (1991). — Restricted gene flow in a moving hybrid zone of the newts *Triturus cristatus* and *T. marmoratus* in western France. *Evolution*, **45** : 805-826.
- BAERENDS G.P. (1956). — Aufbau des tierischen Verhaltens. *Handb. Zool.*, **8** : 1-32.
- BARBADILLO L.J. (1987). — *La Guia de incafo de los anfibios y reptiles de la peninsula iberica, islas baleares y canarias*. Incafo : 694 pages.
- BARRERE P. (1963). — La période glaciaire dans l'ouest des Pyrénées centrales franco-espagnoles. *Bull. Soc. géol. France*, **1963** : 516-526.
- BAUWENS D. & CLAUS K. (1996). — *Verspreiding van amfibieën en reptielen in Vlaanderen*. De Wielewaal, Turnhout : 192 pages.
- BEA A. (1983). — Nuevas citas para la herpetofauna del Pais Vasco. *Munibe*, **35** : 89-91.
- BEERLI P., HOTZ H. & UZZELL T. (1996). — Geologically dated sea barriers calibrate a protein clock for aegean water frogs. *Evolution*, **50** : 1676-1687.
- BELLMANN H. & LUQUET G.C. (1995). — Guide des sauterelles, grillons et criquets d'Europe occidentale. Delachaux & Niestlé : 383 pages.
- BELVEDERE P., COLOMBO L., GIACOMA C., MALACARNE G. & ANDREOLETTI G.E. (1988). — Comparative ethological and biochemical aspects of courtship pheromones in European newts. *Monit. zool. ital. (N.S.)*, **22** : 397-403.
- BELYAEV A.A. (1976). — Sexual behaviour of the Smooth newt, *Triturus vulgaris* (Urodela, Salamandridae). *Zool. Mus. Stud.*, **15** : 52-74 (publication originale en russe : résumé anglais non publié).
- BELYAEV A.A. (1978). — Comparative study of the sexual behaviour in two subspecies of the smooth newt. In : *2-nd Young Scientists Conference theses*, Vilnius (publication originale en russe : résumé anglais non publié).
- BELYAEV A.A. (1979). — A comparative analysis of the sexual and territorial behaviour of 5 newts species of the genus *Triturus* (Urodela, Salamandridae). 29-49 in : *Populations dynamics and behaviour of Latvian Vertebrates*, Riga (publication originale en russe : résumé anglais non publié).
- BERGER H. & GÜNTHER R. (1996). — Bergmolch - *Triturus alpestris* (LAURENTI, 1768). In : Günther R. (ed.) : *Die Amphibien und Reptilien Deutschlands*, Jena.
- BERGMANS W. & ZUIDERWIJK A. (1986). — *Atlas van de nederlandse amfibieën en reptielen*. Koninkl. Nederl. Natuurhist. Verenig., N.V.H.T. Lacerta.
- BLONDEL J. (1995). — *Biogéographie*. Approche écologique et évolutive. Eds Masson : 297 pages.
- BODENSTEIN D. (1932). — Ein Triton *alpestris* albino. *Zool. Anz.*, **98** : 322-326.
- BOISSEAU C. & JOLY J. (1975). — Transport and survival of spermatozoa in female amphibia. 94-104 in : Hafez E.S.E. & Thibault C.G. (eds) : *The Biology of Spermatozoa*.
- BOLKAY S.J. (1919). — Prinosi Herpetologiji zapadnoga dijela Balkanskog Pöluostrava. *Glas. Zemaljskog Mus. Bosni Herzegovini*, **39** : 56-68.
- BOLKAY S.J. (1928). — Die schädel der salamandrinen, mit besonderer rücksicht auf ihre systematische bedeutung. *Zeitschr. f. d. ges. Anat. I. Abt.*, **86** : 259-319.
- BONAPARTE C.L.P. (1839). — *Iconografia della Fauna Italica*, 2. Anfibi. Roma.

- BOUWMAN A. (1993). — Ervaringen met de Chinese kortpootsalamander (*Pachytriton brevipes*). *Lacerta*, **51** (3) : 79-86.
- BOVERO S. (1990-91). — Analisi del comportamento riproduttivo di esemplari sintopici — pedogenetici e metamorfosati — di *Triturus alpestris apuanus* (Amphibia - Salamandridae). Tesi di Laurea, Univ. Torino : 176 pages
- BREUIL M. (1985). — Etude des mesures possibles pour assurer la protection des biotopes de tritons alpestres *Triturus alpestris* du Parc National des Ecrins. Rapport du marché d'étude n° 69/84 : 31 pages.
- 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 de troisième cycle, Université de Paris-sud : 192 pages.
- BREUIL M. (1992). — La néoténie dans le genre *Triturus* : mythes et réalités. *Bull. Soc. Herp. Fr.*, **61** : 11-44.
- BREUIL M. & GUILLAUME C.P. (1984). — Etude électrophorétique de quelques populations de tritons alpestres néoténiques (*Triturus alpestris*) (Amphibia, Caudata, Salamandridae) du sud de la Yougoslavie. *Bull. Soc. Zool. France*, **109** (4) : 377-389.
- BREUIL M., GUILLAUME C.P., THIREAU M. & BAS LOPEZ S. (1984). — Essai de caractérisation des populations de tritons alpestres ibériques *Triturus alpestris cyreni* WOLTERSTORFF, 1932 (Caudata, Salamandridae). Données historiques, électrophorétiques et écologiques. *Bull. Soc. Linn. Lyon*, **6** : 199-212.
- BREUIL M. & PARENT G.H. (1987). — Essai de caractérisation du triton alpestre hellénique *Triturus alpestris veluchiensis*. I. Historique et présentation de nouvelles données. *Alytes*, **6** (3-4) : 131-151.
- BREUIL M. & PARENT G.H. (1988). — Essai de caractérisation des populations du triton alpestre hellénique. II. Relations entre le triton alpestre hellénique et la sous-espèce nominative. *Alytes*, **7** (1) : 19-43.
- BREUIL M. & THIREAU M. (1985). — First evidence of an altitudinal variation in the brain size of *Triturus alpestris alpestris* (LAUR.) (Amphibia, Caudata, Salamandridae). *Acta Zool. (Stockholm)*, **66** (2) : 89-95.
- BREUIL M. & THUOT M. (1983). — Etho-ecology of neotenic Alpine newt, *Triturus alpestris montenegrinus* RADOVANOVIC, 1951 in lake Bukumir (Montenegro, Yugoslavia) : examination of lake communities features and proposal of an ecological determination for neoteny. *Glas. Republ. Zavoda Zast. Prirode-Prirodnjackog museja, Titograd*, **16** : 85-96.
- BRINGSOE H. (1994). — New records of *Triturus alpestris* (Amphibia, Caudata) in South Greece, with information on feeding habits, ecology and distribution. *Ann. Musei Goulandris*, **9** : 349-374.
- BRINGSOE H. & MIKKELSEN, U.S. (1993). — The distribution of *Triturus alpestris* (Amphibia, Caudata) at its northern limit, in south Denmark. *Brit. Herp. Soc. Bull.*, **44** : 16-28.
- BURESCH I. & ZONKOV J. (1941). — Untersuchungen über die verbreitung der reptilien und amphibien in Bulgarien und auf der Balkanhalbinsel. *Bull. inst. roy. Hist. nat. Bulgarie*, **14** : 171-237.
- BUTLIN R.K. & RITCHIE M.G. (1994). — Behaviour and speciation. 43-79 in : Slater P.J.B. & Halliday T.R. (eds.) : *Behaviour and Evolution*, Cambridge Univ. Press.
- BUZACK S.D., JERICHO B.G., MAXSON L.R. & UZZELL T. (1988). — Evolutionary relationships of salamanders in the genus *Triturus* : the view from immunology. *Herpetologica*, **44** : 307-316.

-
- CAPULA M. & BAGNOLI C. (1982). — Il *Triturus alpestris* (LAURENTI) e la *Rana temporaria* LINNAEUS nell'Appennino centrale. *Boll. Mus. Civ. St. Nat. Verona*, **9** : 333-344.
- CARROLL R.L. (1988). — Vertebrate paleontology and evolution. Freeman : 698 pages.
- CASTANET J. & GUYETANT R. (1989). — *Atlas de répartition des amphibiens et reptiles de France*. Soc. Herp. France : 191 pages.
- CASTROVIEJO J. & SALVADOR A. (1971). — Nuevos datos sobre la distribucion de *Triturus alpestris* en España. *Bol. R. Soc. Española Hist. Nat. (Biol.)*, **69** : 189-201.
- CHAMPAGNE P. (1980). — Recrutement alimentaire chez *Tapinoma erraticum* (DOLIDODERINE). Mémoire de licence, U.L.B.
- CHARLESWORTH J.K. (1957). — The quaternary era with special reference to its glaciation. Tomes I & II. Edward Arnold publ. : 1700 pages.
- CHEYLAN G. (1991). — Patterns of Pleistocene turnover, current distribution and speciation among Mediterranean mammals. 227-262 in : Groves R.H. & Di Castri F. (eds) : *Biogeography of Mediterranean Invasions*.
- COGALNICEANU D. (1992). — A comparative ethological study of female chemical attractants in newts (Genus *Triturus*). *Amphibia-Reptilia*, **13** : 69-74.
- CORBETT K. (1989). — *Conservation of european reptiles & amphibians*. Christopher Helm : 274 pages.
- COUSIN G. (1967). — Quelques points de vue sur l'hybridation chez les animaux. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **92** : 441-485.
- DE FONSECA P. (1981). — La répartition géographique et le choix de l'habitat du triton alpestre (*Triturus a. alpestris* LAURENTI) dans les provinces de Flandre orientale et de Flandre occidentale (Belgique). *Biol. Jb. Dodonaeca*, **49** : 98-111.
- DELY O.G. (1959). — Examen du triton alpestre (*Triturus alpestris* LAURENTI), spécialement en vue des populations de la Hongrie et des Carpathes. *Acta Zool. Acad. Scient. Hung.*, **5** : 255-315.
- DELY O.G. (1960). — Examen biométrique, éthologique et oecologique du triton alpestre (*Triturus alpestris* LAURENTI) des populations du bassin des carpathes. *Acta Zool. Acad. Scient. Hung.*, **6** : 57-102.
- DELY O.G. (1962). — Quelques nouvelles données concernant la présence du triton alpestre (*Triturus alpestris* LAURENTI) en Hongrie. *Vert. Hung.*, **4** : 33-37.
- DENOEL M. (1994). — Le triton alpestre, *Triturus alpestris* (LAUR.). *Les Naturalistes Belges*, **75** (2) : 47-64.
- DENOEL M. (1996). — Un cas de néoténie, dans un bâtiment désaffecté, chez le triton alpestre, *Triturus alpestris apuanus* (Caudata : Salamandridae). *Alytes*, **14** (sous presse).
- DE WITTE G.F. (1948). — *Amphibiens et reptiles*. Mus. roy. Hist. nat. Belg. : 321 pages.
- DIESENER G. & REICHHOLF J. (1986). — *Les batraciens et les reptiles*. Solar : 287 pages.
- DOBZHANSKY T. (1951). — *Genetics and the origin of species*. Columbia Univ. Press : 364 pages.
- DOBZHANSKY T., AYALA F.J., STEBBINS G.L. & VALENTINE J.W. (1977). — *Evolution*. Freeman : 572 pages.
- DOWLING T.E. & MOORE W.S. (1985). — Evidence for selection against hybrids in the Family Cyprinidae (genus *Notropis*). *Evolution*, **39** : 152-188.

- DUBOIS A. (1983). — Le triton alpestre de Calabre : une forme rare et menacée d'extinction. *Alytes*, **2** (2) : 55-62.
- DUBOIS A. & BREUIL M. (1983). — Découverte de *Triturus alpestris* (LAURENTI, 1768) en Calabre (sud de l'Italie). *Alytes*, **2** (1) : 9-18.
- DUELMANN W.E. & TRUEB L. (1986). — *Biology of amphibians*. John Hopkins University Press : 670 pages.
- DUMONT P. (1984). — Ecologie et biogéographie des tritons dans le sud-Hainaut. Mémoire de licence, Univ. cath. de Louvain : 144 pages.
- DZUKIC G. & KALEZIC M.L. (1984). — Neoteny in the Alpine newt population from the submediterranean area of Yugoslavia. *Alytes*, **3** (1) : 11-19.
- EIBL-EIBESFELDT I. (1984). — *Ethologie. Biologie du comportement*. Naturalia et Biologia : 748 pages.
- ESTES R. (1981). — *Encyclopedia of Paleoherpetology, Part 2 : Gymnophiona, Caudata*. Gustav Fischer Verlag : 115 pages.
- FARIA M.M. (1993). — Sexual behaviour of Bosca's newt, *Triturus boscai*. *Amphibia-Reptilia*, **14** : 169-185.
- FERRACIN A., LUNADEI M. & FALCONE N. (1980). — An ecological note on *Triturus alpestris apuanus* (BONAPARTE) and *Triturus cristatus carnifex* (LAURENTI) in the Garfagnana (Lucca, Central Italy). *Boll. Zool.*, **47** : 143-147.
- FRENZEL B., PÉCSI M., VELICHKO A.A. (1992). — *Atlas of Paleoclimates and Paleoenvironments of the Northern Hemisphere. Late Pleistocene-Holocene*. Gustav Fischer Verlag : 153 pages.
- FUDAKOWSKI J. (1958). — Uwagi o faunie herpetologicznej Polski. *Acta zool. cracov.*, **33** : 1-20.
- FURON R. (1950). — Les grandes lignes de la paléogéographie de la Méditerranée (tertiaire et quaternaire). *Vie et Milieu*, **1** : 131-162.
- GARCIA-PARIS M. & MARTIN C. (1987). — Amphibians of the Sierra del Guadarrama (1800-2430 m altitude). 135-138 in : van Gelder J.J., Strijbosch H. & Bergers P.J.M. (eds) : *Proc. Fourth Ord. Gen. Meet. S.E.H., Nijmegen*.
- GIACOMA C. (1983). — The ecology and distribution of newts in Italy. *Annuar. Ist. Mus. Zool. Univ. Napoli*, **26** : 49-84.
- GIACOMA C., PICARIELLO O., PUNTILLO D., ROSSI F. & TRIPEPI S. (1988). — The distribution and habitats of the newt (*Triturus*, Amphibia) in Calabria (Southern Italy). *Monit. Zool. Ital. (N.S.)*, **22** : 449-464.
- GIACOMA C. & SPARREBOOM M. (1987). — On the sexual behaviour of the Italian newt, *Triturus italicus* (Caudata : Salamandridae). *Bijdr. Dierk.*, **57** : 19-30.
- GOFFIN D. & PARENT G.H. (1982). — Contribution à la connaissance du peuplement herpétologique de la Belgique. Note 6. Les amphibiens observés occasionnellement sous terre en Belgique. *Nat. Belges*, **63** : 31-37.
- GONZALEZ J.E., ARANO B. & SANCHIZ B. (1986). — Anatomical variation in *Triturus* (Salamandridae). 285-287 in : Rocek Z. (ed.) : *Studies in Herpetology*.
- GONZALEZ J.E. & SANCHIZ B. (1986). — Consideracion metodologicas sobre el analisis evolutivo : el caso de los morfotipos vertebrales actuales y fosiles del Genero *Triturus* (Caudata : Salamandridae). *Estudios geol.*, **42** : 479-486.

-
- GOOD D.A. & WAKE D.B. (1992). — Geographic variation and speciation in the torrent salamanders of the genus *Rhyacotriton* (Caudata : Rhyacotritonidae). *Univ. Calif. Publ. Zool.*, **126** : 1-91.
- GREEN A.J. (1989). — The sexual behaviour of the Great Crested newt, *Triturus cristatus* (Amphibia : Salamandridae). *Ethology*, **83** : 129-153.
- GRIFFITHS R.A., ROBERTS J.M. & SIMS S. (1987). — A natural hybrid newt, *Triturus helveticus* x *T. vulgaris*, from a pond in mid-wales. *J. Zool., Lond.*, **213** : 133-140.
- GROSSENBACHER K. (1988). — *Atlas de distribution des amphibiens de Suisse*. Documenta Faunistica Helvetiae, **8** : 208 pages.
- GUTLEB B. (1991). — Phalangenregeneration und eine neue methode zur individualerkennung bei bergmolchen, *Triturus alpestris* (LAURENTI, 1768) (Caudata, Salamandridae). *Herpetozoa*, **4** : 117-125.
- HABERMAN S.J. (1973). — The analysis of residuals in cross-classified tables. *Biometrics*, **29** : 205-220.
- HALLIDAY T.R. (1974). — Sexual behaviour of the Smooth newt, *Triturus vulgaris* (Urodela : Salamandridae). *J. Herpetol.*, **8** : 277-292.
- HALLIDAY T.R. (1975). — An observational and experimental study of sexual behaviour in the Smooth newt, *Triturus vulgaris* (Amphibia : Salamandridae). *Anim. Behav.*, **23** : 291-322.
- HALLIDAY T.R. (1976). — The libidinous newt. An analysis of variations in the sexual behaviour of the male Smooth newt, *Triturus vulgaris*. *Anim. Behav.*, **24** : 398-414.
- HALLIDAY T.R. (1977a). — The courtship of european newts : an evolutionary perspective. 185-232 in : Taylor D.H. & Guttman S.I. (eds) : *The reproductive biology of Amphibians*, New York.
- HALLIDAY T.R. (1977b). — On the biological significance of certain morphological characters in males of the Smooth newt *Triturus vulgaris* and of the palmate newt *Triturus helveticus* (Urodela : Salamandridae). *Zool. J. Linn. Soc.*, **56** : 291-300.
- HALLIDAY T.R. (1990). — The evolution of courtship behavior in newts and salamanders. *Advances in the Study of Behavior*, **19** : 137-169.
- HALLIDAY T.R. & SWEATMAN H.P.A. (1976). — To breathe or not to breathe ; the newt's problem. *Anim. Behav.*, **24** : 551-561.
- HARDY M.P. & DENT J.M. (1988). — Behavioural observations on the transfer of sperm from the male to the female Red-spotted newt (*Notophthalmus viridescens*, Salamandridae). *Copeia*, **1988** (3) : 789-792.
- HARTL D.L. (1994). — *Génétique des populations*. Flammarion, Medecine-Sciences : 305 pages.
- HAYASHI T. & MATSUI M. (1988). — Biochemical differentiation in japanese newts, genus *Cynops* (Salamandridae). *Zool. Science*, **5** : 1121-1136.
- HECHT M. & HOFFSTETTER R. (1962). — Note préliminaire sur les amphibiens et les squamates du Landenien supérieur et du Tongrien de Belgique. *Inst. R. Sc. nat. Belg.*, **39** : 1-30.
- HEDLUND L. & ROBERTSON J.G.M. (1989). — Lekking behaviour in Crested newts, *Triturus cristatus*. *Ethology*, **80** : 111-119.
- HEROLD J.P., PINSTON H. & GUYETANT R. (1994). — Adaptation du métabolisme énergétique aux contraintes de l'altitude chez le triton alpestre *Triturus alpestris* L. (Amphibia, Urodela). *Bull. Soc. Herp. Fr.*, **71-72** : 39-44.

- HERRE W. (1932). — Die schädel der unterarten des *Triton alpestris* LAUR. *Zool. anz.*, **97** : 211-225.
- HERRERO P. (1985). — Estudios citogeneticos en las especies del genero *Triturus* RAFINESQUE de la Peninsula iberica. Thèse de doctorat, Univ. Madrid : 147 pages.
- HERRERO P. & ARANO B. (1986). — Cytogenetic and morphological studies on *Triturus alpestris cyreni*. 151-154 in : Rocek Z. (ed.) : *Studies in Herpetology*.
- HERRERO P., ARANO B. & GARCIA DE LA VEGA C. (1989a). — Chromosome differentiation in the *Triturus alpestris* complex (Amphibia : Caudata). *Genetica*, **79** : 27-35.
- HERRERO P., BELLA J.L. & ARANO B. (1989b). — Characterization of heterochromatic regions in two *Triturus alpestris* subspecies (Urodela : Salamandridae). *Heredity*, **63** : 119-123.
- HIMSTEDT W. (1972). — Untersuchungen zum farbensehen von urodelen. *J. comp. Physiol.*, **81** : 229-238.
- HIMSTEDT W. (1973). — Die spektrale empfindlichkeit von urodelen in abhängigkeit von metamorphose, jahreszeit und lebensraum. *Zool. Jb. Physiol.*, **77** : 246-274.
- HIMSTEDT W. (1979). — The significance of color signals in partner recognition of the newt *Triturus alpestris*. *Copeia*, **1979** : 40-43.
- HODROVA M. (1984). — Salamandridae of the Upper Pliocene Ivanoc locality (Czechoslovakia). *Acta Univ. Carol. -Geol.*, **4** : 331-352.
- HOLMAN J.A. (1993). — British quaternary herpetofaunas : a history of adaptations to pleistocene disruptions. *Herpetol. J.*, **3** : 1-7.
- HOUCK L.D., ARNOLD S.J. & HICKMAN A.R. (1988). — Tests for sexual isolation in Plethodontid salamanders (genus *Desmognathus*). *J. Herpetol.*, **22** : 186-191.
- IGN (1992). — *Atlas nacional de España : Climatologia*. Minist. obras publ. y transp., Inst. Geogr. Nac., Madrid.
- JOLY P. (1979). — L'activité prédatrice du triton alpestre (*Triturus alpestris* LAURENTI 1768) en phase aquatique. Thèse de Doctorat de Troisième cycle, Univ. Claude Bernard, Lyon I : 104 pages.
- JOLY P. (1995). — Cloacal scratching as post sexual display in the Palmate newt (*Triturus helveticus*). *Herpetol. J.*, **5** : 319-320.
- JOLY P. & CAILLERE L. (1983). — Smelling behaviour of urodele amphibians in an aquatic environment : study in *Pleurodeles waltl*. *Acta Zool. (Stockh.)*, **64** : 169-175.
- JOLY P. & MIAUD C. (1989). — Fidelity to the breeding site in the Alpine newt *Triturus alpestris*. *Behavioural Processes*, **19** : 47-56.
- JOLY P. & MIAUD C. (1993a). — How does a newt find its pond ? The role of chemical cues in migrating newts (*Triturus alpestris*). *Ecology, Ethology & Behaviour*, **5** : 447-455.
- KALEZIC M.L., DZUKIC G. & TVRTKOVIC N. (1990). — Newts (*Triturus*, Salamandridae, Urodela) of the Bukovica and Ravni Kotari regions. *Spixiana*, **13** : 329-338.
- KAWAMURA T. & SAWADA S. (1959). — On the sexual isolation among different species and local races of japanese newts. *J. Sci. Hiroshima Univ., ser. B*, **18** : 17-30.
- KEY K.H.L. (1968). — The concept of stasipatric speciation. *Syst. Zool.*, **17** (1) : 14-22.
- KNOEPFLER L.-P. (1967). — Contribution à l'étude des amphibiens et des reptiles de Provence. IV. Les amphibiens urodèles (2^e note). *Vie et Milieu*, **18** : 215-220.

-
- KOLLMANN J. (1884). — L'hivernage des larves de grenouilles et de tritons d'Europe et la métamorphose de l'Axolotl du Mexique. *Rev. Suisse Zool.*, **1** : 75-89.
- KOOPMAN K.F. (1950). — Natural selection for reproductive isolation between *Drosophila pseudoobscura* and *Drosophila persimilis*. *Evolution*, **4** : 135-148.
- KOPSTEIN F. & WETTSTEIN O. (1920). — Reptilien und amphibien aus Albanien. *Verhandl. K.-K. Zool. Botan. Gesellsch. Wien*, **70** : 387-457.
- KUZMIN S.L. (1995). — *Die amphibien russlands und angrenzender gebiete*. Westarp. Wiss. : 274 pages.
- LANZA B., CAPUTO V., NASCETTI G. & BULLINI L. (1995). — Morphologic and genetic studies of the European plethodontid salamanders : taxonomic inferences (genus *Hydromantes*). *Mus. Reg. Sci. Nat., Monogr. XVI* : 366 pages.
- LAURENTI J.N. (1768). — *Specimen medicum exhibens synopsis reptilium*. Vienne.
- LINDSEY J.K. (1995). — *Introductory statistics. A modelling approach*. Oxford Univ. Press : 214 pages.
- LITTLEJOHN M.J. (1965). — Premating isolation in the *Hyla ewingi* complex (Anura : Hylidae). *Evolution*, **19** : 234-243.
- LITTLEJOHN M.J. & WATSON G.F. (1985). — Hybrid zones and homogamy in australian frogs. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **16** : 85-112.
- LLOYD J.E. (1966). — Studies on the flash communication system in *Photuris* fireflies. *Misc. Publ. Mus. Zool., Univ. Michigan*, **130** : 1-195.
- MACGREGOR H.C. & SESSIONS S.K. (1986). — The biological significance of variation in satellite DNA and heterochromatin in newts of the genus *Triturus* : an evolutionary perspective. *Phil. Trans. R. Soc. Lond., B*, **312** : 243-259.
- MACGREGOR H.C., SESSIONS S.K. & ARNTZEN J.W. (1990). — An integrative analysis of phylogenetic relationships among newts of the genus *Triturus* (family Salamandridae), using comparative biochemistry, cytogenetics and reproductive interactions. *J. Evol. Biol.*, **3** : 329-373.
- MALACARNE G. & GIACOMA C. (1986). — Chemical signals in european newt courtship. *Boll. Zool.*, **53** : 79-83.
- MARQUENIE J.G.M. (1950). — De baltz van de kleine watersalamander. *De Lev. Nat.*, **53** : 147-155.
- MARTIN E. (1982). — Distribution des activités comportementales chez le triton alpestre *Triturus alpestris* (Amphibien, Urodèle) en phase aquatique : Etude de la variabilité interindividuelle et de l'intensification locale. Thèse de Doctorat, Univ. Claude-Bernard, Lyon I : 237 pages.
- MARTINEZ-RICCA J.P. & REINÉ-VIÑALES A. (1988). — Altitudinal distribution of amphibians and reptiles in the spanish pyrenees. *Pirineos*, **131** : 57-82.
- MATZ G. & WEBER D. (1983). — Guide des amphibiens et reptiles d'Europe. Delachaux & Niestlé : 292 pages.
- MAXWELL A.E. (1961). — *Analysing qualitative data*. Methuen, London : 163 pages
- MAYR E. (1974). — *Populations, espèces et évolution*. Eds Hermann : 496 pages.
- MELLADO J. (1979). — Nuevos datos sobre la distribucion de *Triturus alpestris*. *Doñana, Acta vert.*, **6** : 117-118.
- MERRELL D.J. (1950). — Measurement of sexual isolation and selective mating. *Evolution*, **4** : 326-331.

- MIAUD C. (1990). — La dynamique des populations subdivisées : étude comparative chez trois Amphibiens Urodèles (*Triturus alpestris*, *T. helveticus* et *T. cristatus*). Thèse de doctorat, Univ. Claude-Bernard-Lyon I : 205 pages.
- MIAUD C. (1991). — La squeletteochronologie chez les *Triturus* (Amphibiens, Urodèles) à partir d'une étude de *T. alpestris*, *T. helveticus* et *T. cristatus* du sud-est de la France. 363-384 in : Baglinière J.L., Castanet J., Conand F. & Meunier F.J. (eds) : *Tissus durs et âge individuel des vertébrés*.
- MIAUD C. (1993). — Predation on newts eggs (*Triturus alpestris* and *T. helveticus*) : Identification of predators and protective role of oviposition behaviour. *J. Zool. (Lond.)*, **231** : 575-582.
- MIAUD C. (1994). — Role of wrapping behavior on egg survival in three species of *Triturus* (Amphibia : Urodela). *Copeia*, **1994** (2) : 535-537.
- MILNER A.C., MILNER A.R. & ESTES R. (1982). — Amphibians and squamates from the Upper Eocene of Hordle Cliff, Hampshire, - a preliminary report. *Tertiary Res.*, **4** : 149-154.
- MÖLLER A. (1951). — Die struktur des auges bei urodelen verschiedener körpgröße. *Zool. Jahrb.*, **62** : 138-182.
- MORAVEC J. (1986). — Preliminary report on the distribution of amphibians in Czechoslovakia. 665-670 in : Rocek Z. (ed.) : *Studies in Herpetology*.
- MORAVEC J. (1994). — *Atlas of czech amphibians*. Narodni Mus., Praha : 136 pages.
- MORRIS D. (1955). — The causation of pseudofemale and pseudomale behaviour : a further comment. *Behaviour*, **8** : 46-56.
- NASCETTI G., LANZA B. & BULLINI L. (1995). — Genetic data support the specific status of the Italian treefrog (Amphibia : Anura : Hylidae). *Amphibia-Reptilia*, **16** : 215-227.
- NELSON K. (1964). — Behavior and morphology in the glandulocaudine fishes (Ostariophysi, Characidae). *Univ. Calif. Publ. Zool.*, **75** (2) : 59-152.
- NÖLLERT C. & NÖLLERT A. (1992). — Die amphibien Europas. Kosmos Verlags : 382 pages.
- PARENT G.H. (1984). — Atlas des batraciens et reptiles de Belgique. *Cah. Ethol. Appl.*, **4** : 198 pages.
- PARENT G.H. & THORN R. (1983). — Un cas de flavisme chez le triton alpestre (*Triturus alpestris* LAUR.) au Grand-Duché de Luxembourg. *Rev. fr. Aquariol.*, **10** : 21-24.
- PECIO A. & RAFINSKI J. (1985). — Sexual behaviour of the Montandon's newt, *Triturus montandoni* (BOULENGER) (Caudata : Salamandridae). *Amphibia-Reptilia*, **6** : 11-22.
- PINDER A.W., STOREY K.B. & ULTSCH G.R. (1992). — Estivation and hibernation. 250-274 in : Feder M.E. & Burggren W.W. (eds) : *Environmental Physiology of the Amphibians*.
- RADOVANOVIC M. (1951). — A new race of the Alpine newt from Yugoslavia. *Brit. J. Herp.*, **1** : 93-97.
- RADOVANOVIC M. (1961). — Neue fundorte neotenischer bergmolche in Jugoslawien. *Zool. Anz.*, **166** : 206-218.
- RAFINSKI J.N. (1981). — Multiple paternity in natural populations of the Alpine newt, *Triturus alpestris* (LAUR.). *Amphibia-Reptilia*, **2** : 282.
- RAFINSKI J. & PECIO A. (1992). — The courtship behaviour of the Bosca's newt, *Triturus boscai* (Amphibia : Salamandridae). *Folia Biologica (Krakow)*, **40** : 155-165.

-
- RAXWORTHY C.J. (1988). — A description and study of a new dwarf sub-species of Smooth newt, *Triturus vulgaris*, from western Anatolia, Turkey. *J. Zool., Lond.*, **215** : 753-763.
- RAXWORTHY C.J. (1989). — Courtship, fighting and sexual dimorphism of the Banded newt, *Triturus vittatus ophryticus*. *Ethology*, **81** : 148-170.
- ROCEK Z. (1972). — Biometrical investigations of Central European populations of the Alpine newt *Triturus alpestris alpestris* (LAURENTI, 1768) (Amphibia : Urodela). *Acta Univ. Carolinae Biol.*, **1972** (5/6) : 295-373.
- ROCEK Z. (1976). — On the form *Triturus alpestris lacusnigri* (SELISKAR and PEHANI, 1935). *Brit. Journ. Herpet.*, **5** : 679-683.
- SAWADA (1963a). — Studies on the local races of the Japanese newt, *Triturus pyrrhogaster* BOIE. I. Morphological characters. *J. Sci. Hiroshima Univ., ser. B*, **21** : 135-166.
- SAWADA (1963b). — Studies on the local races of the Japanese newt, *Triturus pyrrhogaster* BOIE. II. Sexual Isolation Mechanisms. *J. Sci. Hiroshima Univ., ser. B*, **21** : 167-180.
- SCHABETSBERGER R. (1994). — Gastric evacuation rates of adult and larval Alpine newts (*Triturus alpestris*) under laboratory and field conditions. *Freshwater Biology*, **31** : 143-151.
- SCHABETSBERGER R. & GOLSCHMID A. (1994). — Age structure and survival rate in Alpine newts (*Triturus alpestris*) at high altitude. *Alytes*, **12** : 41-47.
- SCHOORL J. & ZUIDERWIJK A. (1981). — Ecological isolation in *Triturus cristatus* and *Triturus marmoratus* (Amphibia : Salamandridae). *Amphibia-Reptilia*, **3** : 235-252.
- SCHNEIDER H., SINSCH U. & SOFIANIDOU T. (1993). — The water frogs of Greece : bioacoustic evidence for a new species. *Z. zool. Syst. Evol.-forsch.*, **31** : 36-47.
- SELISKAR A. & PEHANI H. (1935). — Limnologische beiträge zum problem der amphibienneotenie. (Beobachtungen an tritonen der Triglavseen). *Vehr. Inter. Verheinig. Limnol.*, **7** : 263-294.
- SERRA-COBO J. (1993). — Descripcion de una nueva especie europaea de rana parda (Amphibia, Anura, Ranidae). *Alytes*, **11** : 1-15.
- SMITH H.M. (1982). — *Guide des batraciens de l'Amérique du Nord*. Eds. Marcel Broquet : 165 pages.
- SOLIGNAC M., PERIQUET G., ANXOLABÉHERE D. & PETIT C. (1995). — *Génétique et évolution. Tome II : l'espèce, l'évolution moléculaire*. Eds. Hermann : 367 pages.
- SPARREBOOM M. (1983). — On the sexual behaviour of *Paramesotriton caudopunctatus* (LIU & HU) (Amphibia : Caudata : Salamandridae). *Amphibia-Reptilia*, **4** : 25-33.
- SPARREBOOM M. & ARNTZEN J.W. (1987). — A survey of behaviour in the Old World newts (genus *Triturus*). 369-372 in : van Gelder J.J., Strijbosch H. & Bergers P.J.M. (eds) : *Proc. Fourth Ord. Gen. Meet. S.E.H.*, Nijmegen.
- SPURWAY H. & CALLAN H.G. (1960). — The vigour and male sterility of hybrids between the species *Triturus vulgaris* and *T. helveticus*. *J. Genet.*, **57** : 84-117.
- STEBBINS R.C. & COHEN N.W. (1995). — *A natural history of Amphibians*. Princeton Univ. Press. : 316 pages.
- STEINER H. (1950). — Die differenzierung der paläarktischen salamandrin während des Pleistozäns. *Rev. Suisse Zool.*, **57** : 590-603.
- SUZUKI D.T., GRIFFITHS A.J.F., MILLER J.H. & LEWONTIN R.C. (1991). — *Introduction à l'analyse génétique*. Eds. De Boek Université : 768 pages.

- SVOB M. (1965). — Neurosekretion in *Triturus alpestris montenegrinus* RADOV. und ihre korrelation mit der neotenie. *Bull. Sci. Acad. R.S.F. Yougoslavie*, (A), **10** : 379-381.
- TAILLEFER F. (1982). — Les conditions locales de la glaciation pyrénéenne. *Pirineos*, **116** : 5-12.
- TEMPLETON A.R. (1989). — The meaning of species and speciation, a genetic perspective. 3-27 in : Otte & Endler (eds) : *Speciation and its Consequences*.
- TEYSSÉDRE C. & HALLIDAY T.R. (1986). — Cumulative effect of male's display in the sexual behaviour of the Smooth Newt, *Triturus vulgaris* (Urodela, Salamandridae). *Ethology*, **71** : 89-102.
- THORN R. (1968). — *Les Salamandres d'Europe, d'Asie et d'Afrique du Nord*. Eds Paul Lechevalier, Paris. 376 pages.
- TOMASSONE R., DERVIN C. & MASSON J.P. (1993). — *Biométrie. Modélisation de phénomènes biologiques*. Masson : 553 pages.
- TWITTY V. (1966). — *Of scientists and salamanders*. Freeman & co, San Francisco.
- VEGA A., ESCALA M.C. & RODRIGUEZ ARBELOA A. (1981). — Ampliacion de la Distribucion de *Triturus alpestris* en la Peninsula Iberica. *Munibe*, **33** : 113-114.
- VERRELL P.A. (1982). — The sexual behaviour of the Red-spotted newt, *Notophthalmus viridescens* (Amphibia : Urodela : Salamandridae). *Anim. Behav.*, **30** : 1224-1236.
- VERRELL P.A. (1984a). — Sexual interference and sexual defense in the Smooth newt, *Triturus vulgaris* (Amphibia, Urodela, Salamandridae). *Z. Tierpsychol.*, **66** : 242-254.
- VERRELL P.A. (1984b). — The responses of inseminated female Smooth newts, *Triturus vulgaris*, to further exposure to males. *Brit. J. Herpetol.*, **6** : 414-415.
- VERRELL P.A. (1988). — Sexual interference in the Alpine newt, *Triturus alpestris* (Amphibia, Urodela, Salamandridae). *Zool. Sc.*, **5** : 159-164.
- VERRELL P.A. & ARNOLD S.J. (1989). — Behavioral observations of sexual isolation among allopatric populations of the mountain Dusky salamander, *Desmognathus ochrophaeus*. *Evolution*, **43** : 745-755.
- VERRELL P.A. & MCCABE N. (1988). — Field observations of the sexual behaviour of the Smooth newt, *Triturus vulgaris vulgaris* (Amphibia : Salamandridae). *J. Zool.*, **214** : 533-545.
- VILTER V. & VILTER A. (1963). — Mise en évidence d'un cycle reproducteur biennal chez le triton alpestre de montagne. *C. R. Soc. Biol.*, **157** : 483-486.
- WALLIS J.W. & ARNTZEN J.W. (1989). — Mitochondrial-DNA variation in the Crested newt superspecies : limited cytoplasmic gene flow among species. *Evolution*, **43** : 88-104.
- WAMBREUSE P. (1983-84). — Etude de la parade sexuelle en tant que mécanisme d'isolement des espèces *Triturus helveticus* (RAZOUKOWSKY 1789) et *Triturus vulgaris* (LINNE 1758) (Urodela : Salamandridae). Mémoire de Licence en Ethol. et Psych. anim., Univ. Liège : 44 pages.
- WERNER F. (1902). — Eine neue varietät des alpenmolches aus Bosnien : *Molge alpestris* var. *Reiseri*. *Verhand. K.-K. Zool.-Bot. Ges. Wien*, **52** : 7-9.
- WIEPKEMA P.R. (1961). — An ethological analysis of the reproductive behaviour of the bitterling (*Rhodeus amarus* BLOCH). *Arch. Néerl. Zool.*, **14** (2) : 103-199.
- WILBUR H.M. & COLLINS J.P. (1973). — Ecological aspects of amphibian metamorphosis. *Science*, **182** : 1305-1314.

-
- WILKINSON D.M. (1988). — The flandrian history of rare herptiles in Britain : consideration of the hypotheses of Beebee and Yalden. *Brit. Herpet. Soc. Bull.*, **25** : 39-41.
- WOLTERSTORFF W. (1932). — *Triturus* (= *triton*) *alpestris* subsp. *cyréni*, eine neue unterart des bergmolches aus Nordwestpanien. *Zool. Anz.*, **97** : 135-141.
- WOLTERSTORFF W. (1935). — Eine neue unterart des bergmolches, *Triturus alpestris graeca*, aus Griechenland. *Blat. Aquarien. Terrarienkunde*, **46** : 127-129.
- ZAJC I. (1992). — Filogenija rodu *Triturus* : uporaba s PCR pomnoženih delov mitohondrijske DNA. Thèse, Univ. Ljubljana : 87 pages.
- ZUIDERWIJK A. (1980). — Amphibian distribution patterns in western Europe. *Bijdr. Dierk.*, **50** (1) : 52-72.
- ZUIDERWIJK A. (1990). — Sexual strategies in the newts *Triturus cristatus* and *Triturus marmoratus*. *Bijdr. Dierk.*, **60** : 51-64.
- ZUIDERWIJK A. & SPARREBOOM M. (1986). — Territorial behaviour in Crested newt *Triturus cristatus* and Marbled newt *T. marmoratus* (Amphibia, Urodela). *Bijdr. Dierk.*, **56** : 205-213.

ANNEXES

Tableau A1a. Matrice de transition de l'ensemble des comportements exhibés par les mâles de *Triturus alpestris alpestris*.
 Les valeurs dans les cellules représentent les fréquences absolues de transition.
First-order transitions from male Triturus alpestris alpestris acts.

1er comportement ci-dessous		S	M	P	E	F	G	I	L	T	W	C	Q	J	D	O	B	H	X	U	R	Y	V	Total
Approche	A	23	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	26
Reniflage	S	–	39	82	153	1	1	0	0	50	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	108	3	437
Mouvement vers l'avant	M	4	–	0	119	1	0	0	0	0	12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	139
Poursuite	P	57	57	–	43	2	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	62	10	232
Eventail	E	9	17	12	–	1870	511	77	31	0	8	104	2	5	0	0	0	0	0	0	113	1	2760	
Eventail fixe	F	79	6	21	1441	–	5	12	1	3	1	49	1	0	0	0	0	0	0	0	110	1	1730	
Ondulation distale	G	11	1	0	430	1	–	2	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	23	1	471	
Inversion	I	0	0	0	74	0	0	–	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	74	
Etendard en dos-de-chat	L	0	0	0	30	1	0	0	–	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	33	
Coup de museau	T	40	1	3	6	0	0	1	0	–	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	7	0	58	
Coup de fouet	W	0	0	0	21	0	0	0	0	0	–	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	22	
Devancer	C	0	0	0	15	2	0	0	0	0	0	–	38	115	0	0	0	0	0	0	14	0	184	
Trembler	Q	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	–	30	0	0	0	0	0	0	10	0	41	
Plage en accordéon	J	0	0	0	8	0	0	0	0	0	0	0	1	–	84	0	0	0	0	0	49	0	142	
Dépôt	D	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	–	83	0	1	0	0	0	0	84	
Avancer encore	O	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	–	28	50	0	6	0	0	84	
Appât distal	B	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	–	0	7	24	0	22	1	57
Queue frémissante	H	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	21	–	4	22	0	1	0	48
Queue latéro-distale	X	1	0	0	7	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	8	0	–	26	7	12	0	62
Queue latérale	U	0	0	1	4	0	0	0	0	0	0	13	0	0	0	0	0	0	46	–	77	8	0	149
Repousser	R	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6	0	0	0	0	0	0	4	67	–	1	1	79
Statique / hésitation	Y	190	21	113	177	5	9	0	0	6	0	7	0	1	0	0	0	0	0	0	–	17	546	
Va respirer	V	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	13	–	17	
TOTAL		414	142	237	2533	1883	526	92	33	59	22	183	42	151	84	83	57	51	61	145	84	558	35	7475

Tableau A1b. Matrice de transition de l'ensemble des comportements exhibés par les mâles de *Triturus alpestris alpestris* : valeurs des résidus. Les transitions significatives ($P < 0,05$) correspondent aux valeurs de résidus supérieures à 1,96. *First-order transitions from Triturus alpestris alpestris male acts : values of residuals. The significant transitions ($P < 0,05$) refer to residuals superior to 1.96.*

1er comportement ci-dessous		S	M	P	E	F	G	I	L	T	W	C	Q	J	D	O	B	H	X	U	R	Y	V
Approche	A	21,284	-0,594	0,524	-3,236	-2,421	-1,164	-0,477	-0,285	-0,382	-0,233	-0,676	-0,322	-0,613	-0,456	-0,453	-0,375	-0,355	-0,388	-0,601	-0,456	-0,373	-0,293
	S	-	13,183	22,158	-4,354	-10,035	-4,668	-1,997	-1,194	29,695	-0,974	2,831	-1,347	-2,567	-1,909	-1,897	-1,570	-1,485	-1,625	2,516	-1,908	16,390	1,214
Mouvement vers l'avant		M	-0,733	-	-1,796	6,325	-5,458	-2,710	-1,100	-0,664	-0,889	21,612	-1,575	-0,749	-1,427	-1,062	-1,055	-0,873	-0,904	-1,399	-1,061	-1,732	-0,683
Poursuite		P	15,185	29,932	-	-6,596	-7,042	3,518	-1,441	-0,862	-1,153	0,719	-2,044	-0,972	-1,853	-1,378	-1,370	-1,134	-1,072	-1,173	-1,816	-1,378	13,403
Eventail		E	-14,066	-6,459	9,897	-	19,764	14,240	4,541	3,574	5,436	0,900	1,164	4,146	8,159	6,494	6,456	5,343	5,052	5,528	8,560	6,493	-10,556
Eventail fixe		F	-1,283	4,421	4,215	11,538	-	-10,326	-1,706	-2,264	-2,689	-1,693	1,548	-2,647	-5,683	4,226	4,201	-3,477	-3,287	-3,598	5,570	4,225	-1,300
Ondulation distale		G	-2,065	-2,214	3,373	12,551	-10,488	-	-1,126	-0,444	-1,669	-1,017	-2,619	-1,407	-2,680	-1,993	-1,982	-1,640	-1,551	-1,697	-2,627	-1,993	-0,893
Inversion		I	-1,747	-1,007	-1,307	6,440	-4,102	-1,973	-	-0,483	-0,647	-0,394	-1,146	-0,545	-1,039	-0,773	-0,768	-0,636	-0,601	-0,658	-1,018	-0,773	-2,040
Etendard		L	-1,163	-0,671	-0,871	3,580	-2,365	-1,314	-0,538	-	-0,431	-0,203	1,857	-0,363	-0,692	-0,515	-0,511	-0,423	-0,400	-0,438	-0,678	-0,514	-1,358
Coup de museau		T	24,367	0,233	1,440	-4,135	-3,626	-1,744	0,685	-0,427	-	-0,348	-1,013	-0,482	-0,918	-0,683	-0,679	-0,562	-0,531	-0,581	-0,900	-0,683	2,079
Coup de fouet		W	-0,949	-0,547	-0,710	3,237	-2,229	-1,072	-0,439	-0,263	-0,351	-	-0,623	-0,296	-0,565	-0,420	-0,417	-0,345	-0,327	-0,357	-0,553	-0,420	-0,207
Devancer		C	-2,766	-1,596	-2,071	-7,861	-6,189	-3,125	-1,280	-0,765	-1,024	-0,624	-	43,137	68,238	-1,224	-1,217	-1,007	-0,952	-1,042	-1,613	-1,224	1,101
Trembler		Q	-1,297	-0,748	-0,971	4,204	-3,046	-1,465	-0,600	-0,359	-0,480	-0,293	-0,851	-	38,115	-0,574	-0,570	-0,472	-0,446	-0,488	-0,756	-0,574	5,087
Plage en accordéon		J	-2,426	-1,399	-1,816	-7,322	-5,699	-2,741	-1,123	-0,671	-0,899	-0,548	-1,592	0,563	-	77,178	-1,067	-0,883	-0,835	-0,914	-1,415	-1,073	14,455
Dépôt		D	-1,860	-1,073	-1,392	-6,353	-4,369	-2,101	-0,861	-0,515	-0,689	-0,420	-1,221	-0,581	-1,106	-	100,647	-0,677	0,922	-0,701	-1,085	-0,823	-2,173
Avancer encore		O	-1,860	-1,073	-1,392	-6,353	-4,368	-2,101	-0,861	-0,515	-0,689	-0,420	-1,221	-0,581	-1,106	-0,823	-	40,683	77,475	-0,700	4,447	-0,823	-2,173
Appât distal		B	-1,530	-0,883	-1,146	-4,653	-3,594	-1,728	-0,708	-0,423	-0,567	-0,345	-1,004	-0,478	-0,910	-0,677	-0,673	-	-0,527	11,570	26,004	-0,677	10,521
Queue frémissante		H	-1,404	-0,810	-1,051	-4,795	-3,297	-1,586	-0,650	-0,388	-0,520	-0,317	-0,921	-0,438	-0,835	-0,621	-0,617	40,588	-	7,037	26,056	-0,621	-1,030
Queue latéro-distale		X	-0,970	-0,921	-1,195	-4,168	-3,749	-1,803	-0,739	-0,442	-0,591	-0,360	-0,093	-0,498	-0,950	-0,706	-0,702	13,189	-0,549	-	27,002	9,208	4,571
Queue latérale		U	-2,485	-1,433	-1,322	-8,015	-5,836	-2,806	-1,150	-0,687	-0,920	-0,561	6,342	-0,776	-1,478	-1,099	-1,093	-0,904	-0,855	48,221	-	68,963	-0,146
Repousser		R	-1,804	-1,040	-1,350	-6,161	-4,237	-2,037	-0,835	-0,499	-0,668	-0,407	3,885	-0,563	-1,073	-0,798	-0,793	-0,657	-0,621	5,209	62,645	-	-1,632
Statique / hésitation		Y	34,228	4,687	27,416	-5,940	-10,978	-3,851	-2,249	-1,345	1,533	-1,097	-0,995	-1,517	-2,546	-2,150	-2,138	-1,769	-1,673	-1,831	2,834	2,150	-
Va respirer		V	-0,835	-0,481	5,776	-2,851	-1,961	-0,943	-0,386	-0,231	-0,309	-0,188	-0,548	-0,261	-0,497	-0,369	-0,367	-0,304	-0,287	-0,314	-0,487	-0,369	12,357
																							-

Tableau A2a. Matrice de transition de l'ensemble des comportements exhibés par les mâles de *Triturus alpestris cyreni*. Les valeurs dans les cellules représentent les fréquences absolues de transition.
First-order transitions from male Triturus alpestris cyreni acts.

1er comportement ci-dessous	S	M	P	E	F	G	I	L	T	W	C	Q	J	D	O	B	H	X	U	R	Y	V	Total
Approche	8	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	9
Reniflage	–	22	55	96	1	1	0	0	1	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	59	0	238
Mouvement vers l'avant	1	–	0	93	0	0	0	0	0	48	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	146
Poursuite	46	74	–	40	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	65	34	261
Eventail	0	13	23	–	1132	233	46	25	0	1	46	0	0	0	0	0	0	0	0	0	126	0	1645
Eventail fixe	35	7	38	967	–	1	4	0	0	0	9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	120	0	1181
Ondulation distale	1	0	0	215	0	–	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	21	0	239
Inversion	0	0	0	51	0	0	–	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	53
Etendard en dos-de-chat	0	0	0	23	1	0	0	–	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	24
Coup de museau	2	0	0	1	0	0	0	0	–	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3
Coup de fouet	0	0	0	51	0	0	0	0	0	–	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	51
Devancer	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	–	4	58	0	0	0	0	0	0	0	4	0	66
Trembler	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	–	6	0	0	0	0	0	0	0	3	0	9
Pliage en accordéon	1	0	0	7	0	0	0	0	0	0	0	0	–	45	0	0	0	0	1	0	19	0	73
Dépôt	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	–	47	0	0	0	0	0	0	0	47
Avancer encore	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	–	2	30	0	13	0	0	0	45
Appât distal	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	–	0	0	8	0	2	0	10
Queue frémissante	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6	–	0	26	0	0	0	32
Queue latéro-distale	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	–	16	2	8	0	28
Queue latérale	2	0	1	1	0	0	0	0	0	0	19	0	0	0	0	1	1	29	–	53	9	0	116
Repousser	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	53	–	0	0	56
Statique / hésitation	126	28	140	141	3	3	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	–	12	455
Va respirer	1	0	4	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	18	–	26
TOTAL	223	145	261	1690	1138	238	51	25	3	51	80	4	64	45	47	10	31	29	117	55	460	46	4813

Tableau A2b. Matrice de transition de l'ensemble des comportements exhibés par les mâles de *Triturus alpestris cyreni* : valeurs des résidus. Les transitions significatives ($P < 0,05$) correspondent aux valeurs de résidus supérieures à 1,96. *First-order transitions from Triturus alpestris cyreni male acts : values of residuals. The significant transitions ($P < 0.05$) refer to residuals superior to 1.96.*

1er comportement ci-dessous		S	M	P	E	F	G	I	L	T	W	C	Q	J	D	O	B	H	X	U	R	Y	V
Approche	A	13,782	1,793	-0,605	-2,063	-1,406	-0,576	-0,263	-0,184	-0,064	-0,263	-0,330	-0,073	-0,295	-0,247	-0,252	-0,116	-0,205	-0,198	-0,400	-0,273	-0,817	-0,249
Reniflage	S	-	7,077	14,212	-1,903	-7,222	2,685	-1,376	-0,961	2,676	-0,649	-0,566	-0,384	-1,544	-1,292	-1,320	-0,607	-1,071	-1,036	-2,094	-1,429	9,524	-1,304
Mouvement vers l'avant	M	-1,832	-	-2,463	2,668	-5,726	-2,348	-1,071	-0,748	-0,259	43,764	-1,342	-0,299	-1,201	-1,005	-1,027	-0,473	-0,833	-0,806	-1,630	-1,112	-2,125	-1,015
Poursuite	P	11,930	27,688	-	-7,813	-7,601	-3,169	-1,445	-1,010	2,514	-1,445	-1,812	-0,403	-1,622	-1,357	-1,387	-0,638	-1,125	-1,088	-2,200	-1,501	9,980	23,449
Eventail	E	-10,387	-6,750	-9,217	-	17,068	10,978	4,503	3,892	-1,183	4,690	1,360	-1,366	5,492	4,596	4,696	2,160	3,810	3,684	7,450	5,084	-6,926	-4,639
Eventail fixe	F	2,396	4,581	2,997	9,406	-	-7,341	2,236	-2,382	-0,824	-3,409	-2,168	-0,952	-3,825	-3,201	-3,271	-1,505	-2,654	-2,566	-5,189	-3,541	0,734	-3,231
Ondulation distale	G	2,588	2,345	3,176	9,019	-7,383	-	-0,656	-0,964	2,665	-1,380	-1,731	-0,385	-1,549	-1,296	-1,324	-0,609	-1,075	-1,039	-2,101	-1,434	0,606	-1,308
Inversion	I	-1,359	-1,088	-1,473	5,125	-3,425	-1,404	-	-0,447	-0,155	-0,640	-0,803	-0,179	-0,719	-0,601	-0,614	-0,283	-0,499	-0,482	-0,975	-0,665	-0,985	-0,607
Etendard	L	-0,913	-0,731	-0,989	3,441	-1,865	-0,943	-0,430	-	-0,104	-0,430	-0,539	-0,120	-0,483	-0,404	-0,413	-0,190	-0,335	-0,324	-0,655	-0,447	-1,337	-0,408
Coup de museau	T	5,886	-0,258	-0,349	-0,352	-0,812	-0,333	-0,152	-0,106	-	-0,152	-0,190	-0,042	-0,170	-0,143	-0,146	-0,067	-0,118	-0,114	-0,231	-0,158	-0,472	-0,144
Coup de fouet	W	-1,333	-1,067	-1,445	5,418	-3,360	-1,377	-0,628	-0,439	-0,152	-	-0,788	-0,175	-0,705	-0,590	-0,603	-0,277	-0,489	-0,473	-0,956	-0,653	-1,952	-0,595
Devancer	C	-1,520	-1,217	-1,648	-5,620	-3,830	-1,570	-0,716	-0,500	-0,173	-0,716	-	19,808	71,373	-0,672	-0,687	-0,316	-0,558	-0,539	-1,090	-0,744	-0,429	-0,679
Trembler	Q	-0,558	-0,447	-0,605	-2,063	-1,406	-0,577	-0,263	-0,184	-0,064	-0,263	-0,330	-	20,041	-0,247	-0,252	-0,116	-0,205	-0,198	-0,400	-0,273	2,854	-0,249
Plage en accordéon	J	0,970	-1,278	-1,731	4,717	-4,024	-1,650	-0,752	-0,526	-0,182	-0,752	-0,943	-0,210	-	62,997	-0,722	-0,332	-0,586	-0,566	-0,272	-0,781	5,789	-0,713
Dépôt	D	-1,279	-1,024	-1,387	4,730	-3,224	-1,322	-0,603	-0,421	-0,146	-0,603	-0,756	-0,168	-0,676	-	80,690	-0,266	-0,469	-0,454	-0,918	-0,626	-1,873	-0,571
Avancer encore	O	-1,252	-1,002	-1,357	4,629	-3,155	-1,294	-0,590	-0,412	-0,143	-0,590	-0,740	-0,165	-0,662	-0,554	-	7,421	64,872	-0,444	13,580	-0,613	-1,833	-0,559
Appât distal	B	-0,589	-0,471	-0,638	-2,176	-1,483	-0,608	-0,277	-0,194	-0,067	-0,277	-0,348	-0,077	-0,311	-0,260	-0,266	-	-0,216	-0,209	18,531	-0,288	1,459	-0,263
Queue frémissante	H	-1,054	-0,844	-1,143	3,898	2,657	-1,089	-0,497	-0,347	-0,120	-0,497	-0,623	-0,139	-0,557	-0,467	-0,477	27,140	-	-0,374	33,623	-0,516	-1,544	-0,471
Queue latéro-distale	X	-0,986	-0,789	-1,069	-3,372	-2,485	-1,019	-0,465	-0,325	-0,112	-0,465	-0,583	-0,130	-0,521	-0,436	-0,446	4,670	-0,362	-	21,913	3,661	4,096	-0,440
Queue latérale	U	-1,031	-1,617	-1,734	-7,338	-5,093	-2,088	-0,952	-0,665	-0,230	-0,952	14,720	-0,266	-1,068	-0,894	-0,914	1,959	0,608	39,743	-	52,590	0,082	-0,903
Repousser	R	-1,397	-1,118	-1,515	-5,167	-3,522	-1,444	-0,658	-0,460	-0,159	-0,658	2,808	-0,184	-0,739	-0,618	-0,632	-0,291	-0,513	-0,496	51,877	-	-2,046	-0,624
Statique / hésitation	Y	26,441	5,187	26,859	-5,991	-10,100	-3,555	-1,943	-1,357	-0,469	-1,427	-2,025	-0,542	-2,180	-1,824	-1,864	-0,857	-1,512	-1,462	-2,957	-2,018	-	4,676
Va respirer	V	0,099	-0,762	2,847	-2,665	-2,398	-0,983	-0,448	-0,313	-0,108	-0,448	-0,562	-0,125	-0,503	-0,421	-0,430	-0,198	-0,349	-0,337	-0,682	-0,466	11,525	-

Tableau A3. Matrices des transitions de premier ordre des comportements précédant le dépôt d'un spermatophore.

First-order transitions from male behaviours before the spermatophore deposition.

A. chez *T. a. alpestris*

1 ^{er} comportement ci-dessous		S	M	W	P	F	E	G	I	L	T	Transfert sans dépôt	Transfert avec dépôt	Total
Reniflage	S	–	15	0	36	1	55	0	0	0	12	0	0	119
Mouvement vers l'avant	M	3	–	3	0	0	34	0	0	0	0	0	0	40
Coup de fouet	W	0	3	–	0	0	7	0	0	0	0	0	0	7
Poursuite	P	32	17	1	–	0	17	0	0	0	0	0	0	67
Eventail fixe	F	25	5	0	14	–	271	0	3	0	0	13	13	344
Eventail	E	2	5	3	11	342	–	106	19	13	0	24	23	548
Ondulation distale	G	1	0	0	1	0	103	–	1	1	0	0	0	107
Inversion	I	0	0	0	0	0	24	0	–	0	0	0	0	24
Etendard en dos-de-chat	L	0	0	0	0	0	13	0	0	–	0	0	1	14
Coup de museau	T	6	0	0	2	0	4	0	0	0	–	0	0	12
Transfert sans dépôt		9	1	0	1	2	21	1	0	0	0	–	0	35
Total		78	43	7	65	345	549	107	23	14	12	37	37	1317

B. chez *T. a. cyreni*

1 ^{er} comportement ci-dessous		S	M	W	P	F	E	G	I	L	T	Transfert sans dépôt	Transfert avec dépôt	Total
Reniflage	S	–	9	1	18	0	37	0	0	0	0	0	1	66
Mouvement vers l'avant	M	3	–	7	0	0	17	0	0	0	0	0	0	27
Coup de fouet	W	0	0	–	0	0	8	0	0	0	0	0	0	8
Poursuite	P	20	12	0	–	0	29	0	0	0	0	0	0	61
Eventail fixe	F	19	1	0	14	–	138	0	1	0	0	1	1	175
Eventail	E	1	4	0	8	185	–	37	7	11	0	3	18	274
Ondulation distale	G	3	0	0	1	0	32	–	0	0	1	0	0	37
Inversion	I	0	0	0	0	0	8	0	–	0	0	0	0	8
Etendard en dos-de-chat	L	0	0	0	0	0	11	0	0	–	0	0	0	11
Coup de museau	T	0	0	0	0	0	1	0	0	0	–	0	0	1
Transfert sans dépôt		2	0	0	1	0	1	0	0	0	0	–	0	4
Total		48	26	8	42	185	282	37	8	11	1	4	20	672

Tableau A4. Matrices des transitions de premier ordre des actes des mâles *T. a. alpestris* lors des phases d'orientation et d'exhibition selon un comportement de la femelle. A, femelle négative ; B, femelle statique ; C, femelle positive.

First-order transitions from T. a. alpestris male acts during the orientation and display phases and in relation to the female response. A, negative female ; B, static female ; C, positive female.

A. femelle *T. a. alpestris* négative

1 ^{er} comportement ci-dessous		S	T	P	M	W	E	F	G	I	L	Transfert	Y	V	Total
Reniflage	S	–	10	53	12	0	54	1	1	0	0	2	63	0	196
Coup de museau	T	8	–	3	1	0	0	0	0	0	0	0	3	0	15
Poursuite	P	40	0	–	27	0	26	1	0	0	0	0	46	9	149
Mouvement vers l'avant	M	1	0	0	–	2	10	0	0	0	0	0	0	0	13
Coup de fouet	W	0	0	0	0	–	2	0	0	0	0	0	0	0	2
Eventail fixe	F	21	0	13	1	0	58	–	2	2	0	0	47	0	144
Eventail	E	4	0	12	4	1	–	132	9	17	0	0	65	1	245
Ondulation distale	G	5	0	0	1	0	15	1	–	0	0	0	14	0	36
Inversion	I	0	0	0	0	0	15	0	0	–	0	0	0	0	15
Etendard en dos-de-chat	L	0	0	0	0	0	0	0	0	0	–	0	0	0	0
Statique/hésitation	Y	83	5	86	9	0	74	1	6	0	0	0	–	1	7
Va respirer	V	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	10	–	13
Total		162	15	170	55	3	254	136	18	19	0	64	187	17	1100

B. femelle *T. a. alpestris* statique

1 ^{er} comportement ci-dessous		S	T	P	M	W	E	F	G	I	L	Transfert	Y	V	Total
Reniflage	S	–	27	4	12	0	61	0	0	0	0	0	13	0	117
Coup de museau	T	21	–	0	0	0	4	0	0	0	0	0	2	0	27
Poursuite	P	3	0	–	6	1	10	0	0	0	0	0	5	0	25
Mouvement vers l'avant	M	1	1	0	–	5	66	1	0	0	0	0	1	0	75
Coup de fouet	W	0	0	0	0	–	15	0	0	0	0	0	1	0	16
Eventail fixe	F	34	2	3	2	1	824	–	0	2	1	26	25	0	920
Eventail	E	4	0	1	6	8	–	883	402	34	15	60	26	0	1439
Ondulation distale	G	3	0	0	0	0	365	0	–	1	1	1	4	1	376
Inversion	I	0	0	0	0	0	36	0	0	–	0	0	0	0	36
Etendard en dos-de-chat	L	0	0	0	0	0	15	0	0	0	–	0	0	0	15
Statique/hésitation	Y	43	0	1	2	0	52	1	0	0	0	3	–	2	104
Va respirer	V	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	–	3
Total		109	30	9	28	15	1448	885	402	37	17	90	80	3	3153

C. femelle *T. a. alpestris* positive

1 ^{er} comportement ci-dessous		S	T	P	M	W	E	F	G	I	L	Transfert	Y	V	Total
Reniflage	S	–	0	0	0	0	10	0	0	0	0	0	1	0	11
Coup de museau	T	0	–	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Poursuite	P	0	0	–	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Mouvement vers l'avant	M	0	0	0	–	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Coup de fouet	W	0	0	0	0	–	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Eventail fixe	F	2	0	0	0	0	132	–	0	1	1	11	2	0	149
Eventail	E	0	0	0	0	0	–	135	30	6	0	28	2	0	201
Ondulation distale	G	0	0	0	0	0	34	0	–	1	0	0	0	0	35
Inversion	I	0	0	0	0	0	6	0	0	–	0	0	0	0	6
Etendard en dos-de-chat	L	0	0	0	0	0	4	0	0	0	–	2	0	0	6
Statique/Hésitation	Y	2	0	0	0	0	8	0	0	0	0	1	–	0	11
Va respirer	V	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	–	0
Total		4	0	0	0	0	194	135	30	8	1	42	5	0	419

Tableau A5. Matrices des transitions de premier ordre des actes des mâles *T. a. cyreni* lors des phases d'orientation et d'exhibition selon un comportement de la femelle. A, femelle négative ; B, femelle statique ; C, femelle positive.
First-order transitions from T. a. cyreni male acts during the orientation and display phases and in relation to the female response. A, negative female ; B, static female ; C, positive female.

A. femelle *T. a. cyreni* négative

1 ^{er} comportement ci-dessous		S	T	P	M	W	E	F	G	I	L	Transfert	Y	V	Total
Reniflage	S	–	1	53	14	0	58	0	0	0	0	0	57	0	183
Coup de museau	T	2	–	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
Poursuite	P	39	1	–	38	0	34	1	0	0	0	00	65	28	206
Mouvement vers l'avant	M	1	0	0	–	8	28	0	0	0	0	0	2	0	39
Coup de fouet	W	0	0	0	0	–	9	0	0	0	0	0	0	0	9
Eventail fixe	F	24	0	37	7	0	87	–	0	1	0	0	95	0	251
Eventail	E	1	0	34	7	0	–	184	3	19	0	0	103	0	351
Ondulation distale	G	0	0	0	0	0	8	0	–	0	0	0	15	0	23
Inversion	I	0	0	0	0	0	19	0	0	–	0	0	0	0	19
Etendard en dos-de-chat	L	0	0	0	0	0	0	0	0	0	–	0	0	0	367
Statique/Hésitation	Y	90	0	133	20	1	107	3	2	0	0	0	–	11	367
Va respirer	V	1	0	4	0	0	2	0	0	0	0	0	13	–	20
Total		158	2	261	86	9	352	188	5	20	0	0	350	39	1470

B. femelle *T. a. cyreni* statique

1 ^{er} comportement ci-dessous		S	T	P	M	W	E	F	G	I	L	Transfert	Y	V	Total
Reniflage	S	–	0	2	6	1	23	0	0	0	0	1	1	0	34
Coup de museau	T	0	–	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1
Poursuite	P	7	0	–	36	0	6	1	0	0	0	0	4	0	54
Mouvement vers l'avant	M	0	0	0	–	39	68	0	0	0	0	0	1	0	108
Coup de fouet	W	0	0	0	0	–	41	0	0	0	0	0	0	0	41
Eventail	E	1	0	0	6	1	–	878	231	19	17	11	11	0	1175
Eventail fixe	F	5	0	1	1	0	776	–	1	1	0	4	12	0	801
Ondulation distale	G	1	1	0	0	0	198	0	–	0	0	0	1	0	201
Inversion	I	0	0	0	0	0	20	0	0	–	0	0	0	0	20
Etendard en dos-de-chat	L	0	0	0	0	0	16	0	1	0	–	0	0	0	17
Statique/ Hésitation	Y	20	0	1	7	0	14	0	1	0	0	0	–	0	43
Va respirer	V	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	3	–	4
Total		34	1	4	56	41	1164	879	234	20	17	16	33	0	2499

C. femelle *T. a. cyreni* positive

1 ^{er} comportement ci-dessous		S	T	P	M	W	E	F	G	I	L	Transfert	Y	V	Total
Reniflage	S	–	0	0	0	0	14	1	0	0	0	1	5	0	21
Coup de museau	T	0	–	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1
Poursuite	P	0	0	–	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Mouvement vers l'avant	M	0	0	0	–	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Coup de fouet	W	0	0	0	0	–	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Eventail	E	0	0	1	0	0	–	106	1	9	4	34	6	0	161
Eventail fixe	F	4	0	0	0	0	106	–	0	2	0	5	5	0	122
Ondulation distale	G	0	0	0	0	0	11	0	–	1	0	0	1	0	13
Inversion	I	0	0	0	0	0	12	0	0	–	0	0	0	0	12
Etendard en dos-de-chat	L	0	0	0	0	0	7	0	0	0	–	0	0	0	7
Statique/ Hésitation	Y	14	0	0	1	0	21	0	0	0	0	1	0	0	37
Va respirer	V	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	–	0
Total		18	0	1	1	0	172	107	1	12	4	41	17	0	374

Tableau A6. Matrices de transition de premier ordre des comportements exhibés par les mâles *T. a. alpestris* lors de la phase de transfert du spermatophore. A, la femelle est négative ou statique ; B, la femelle est positive.

First-order transitions from T. a. alpestris male acts during the sperm transfer phase and in relation to the female response. A, negative or static female ; B, positive female.

A. femelle *T. a. alpestris* négative ou statique

1 ^{er} comportement ci-dessous		Orientation /Exhibition	C	Q	J	D	O	B	H	X	U	R	Total
Devancer	C	24	–	30	34	0	0	0	0	0	0	0	88
Trembler	Q	8	0	–	25	0	0	0	0	0	0	0	33
Pliage en accordéon	J	24	0	1	–	29	0	0	0	0	0	0	54
Dépôt	D	0	0	0	0	–	29	0	0	0	0	0	29
Avancer encore	O	0	0	0	0	0	–	17	14	0	0	0	31
Appât distal	B	8	0	0	0	0	0	–	0	1	0	0	9
Queue frémissante	H	1	0	0	0	0	0	14	–	1	1	0	17
Queue latéro-distale	X	11	0	0	0	0	0	6	0	–	5	0	22
Queue latérale	U	5	0	0	0	0	0	0	0	24	–	1	30
Repousser	R	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	–	1
Total		81	0	31	59	29	29	37	14	26	7	1	314

B. femelle *T. a. alpestris* positive

1 ^{er} comportement ci-dessous		Orientation /Exhibition	C	Q	J	D	O	B	H	X	U	R	Total
Devancer	C	1	–	0	63	0	0	0	0	0	0	0	64
Trembler	Q	1	0	–	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Pliage en accordéon	J	17	0	0	–	46	0	0	0	0	0	0	63
Dépôt	D	0	0	0	0	–	46	0	0	0	0	0	46
Avancer encore	O	0	0	0	0	0	–	9	33	0	5	0	47
Appât distal	B	3	0	0	0	0	0	–	0	4	19	0	26
Queue frémissante	H	0	0	0	0	0	0	1	–	2	24	0	27
Queue latéro-distale	X	3	1	0	0	0	0	0	0	–	19	6	29
Queue latérale	U	3	13	0	0	0	0	0	0	19	–	71	106
Repousser	R	2	6	0	0	0	0	0	0	4	65	–	77
Total		30	20	0	63	46	46	10	33	29	132	77	486

Tableau A7. Matrices de transitions de premier ordre des comportements exhibés par les mâles *T. a. cyreni* lors de la phase de transfert du spermatophore. A, la femelle est négative ou statique ; B, la femelle est positive.

First-order transitions from T. a. cyreni male acts during the sperm transfer phase and in relation to the female response. A, negative or static female ; B, positive female.

A. femelle *T. a. cyreni* négative ou statique

1 ^{er} comportement ci-dessous		Orientation /Exhibition	C	Q	J	D	O	B	H	X	U	R	Total
Devancer	C	2	–	4	10	0	0	0	0	0	0	0	16
Trembler	Q	2	0	–	2	0	0	0	0	0	0	0	4
Pliage en accordéon	J	13	0	0	–	3	0	0	0	0	0	0	16
Dépôt	D	0	0	0	0	–	4	0	0	0	0	0	4
Avancer encore	O	0	0	0	0	0	–	2	2	0	0	0	4
Appât distal	B	1	0	0	0	0	0	–	0	0	0	0	1
Queue frémissante	H	0	0	0	0	0	0	4	–	0	0	0	4
Queue latéro-distale	X	5	0	0	0	0	0	1	0	–	4	1	11
Queue latérale	U	8	0	0	0	0	0	0	1	18	–	0	27
Repousser	R	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	–	1
Total		31	0	4	12	3	4	7	3	18	5	1	88

B. femelle *T. a. cyreni* positive

1 ^{er} comportement ci-dessous		Orientation / Exhibition	C	Q	J	D	O	B	H	X	U	R	Total
Devancer	C	0	–	0	59	0	0	0	0	0	0	0	59
Trembler	Q	0	0	–	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pliage en accordéon	J	12	0	0	–	42	0	0	0	0	1	0	55
Dépôt	D	0	0	0	0	–	41	0	0	0	0	0	41
Avancer encore	O	0	0	0	0	0	–	0	28	0	13	0	41
Appât distal	B	0	0	0	0	0	0	–	0	0	7	0	7
Queue frémissante	H	0	0	0	0	0	0	3	–	0	24	0	27
Queue latéro-distale	X	1	0	0	0	0	0	0	0	–	13	1	15
Queue latérale	U	3	19	0	0	0	0	0	0	10	–	54	86
Repousser	R	0	3	0	0	0	0	0	0	0	52	–	55
Total		16	22	0	59	42	41	3	28	10	110	55	386

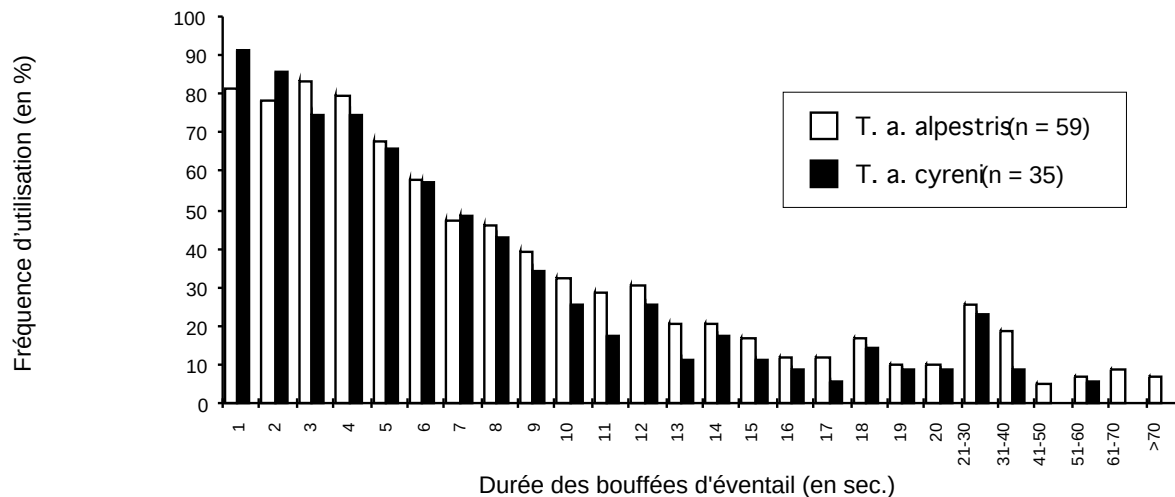


Fig. A1. Fréquences d'utilisation (exprimées en pourcentage de tritons utilisant les comportements) des bouffées d'éventail de différentes durées par les mâles *T. a. alpestris* et *T. a. cyreni*.

*Frequencies (in percentages of newts utilizing the behaviours) of fan bouts durations exhibited by the *T. a. alpestris* and *T. a. cyreni* males.*

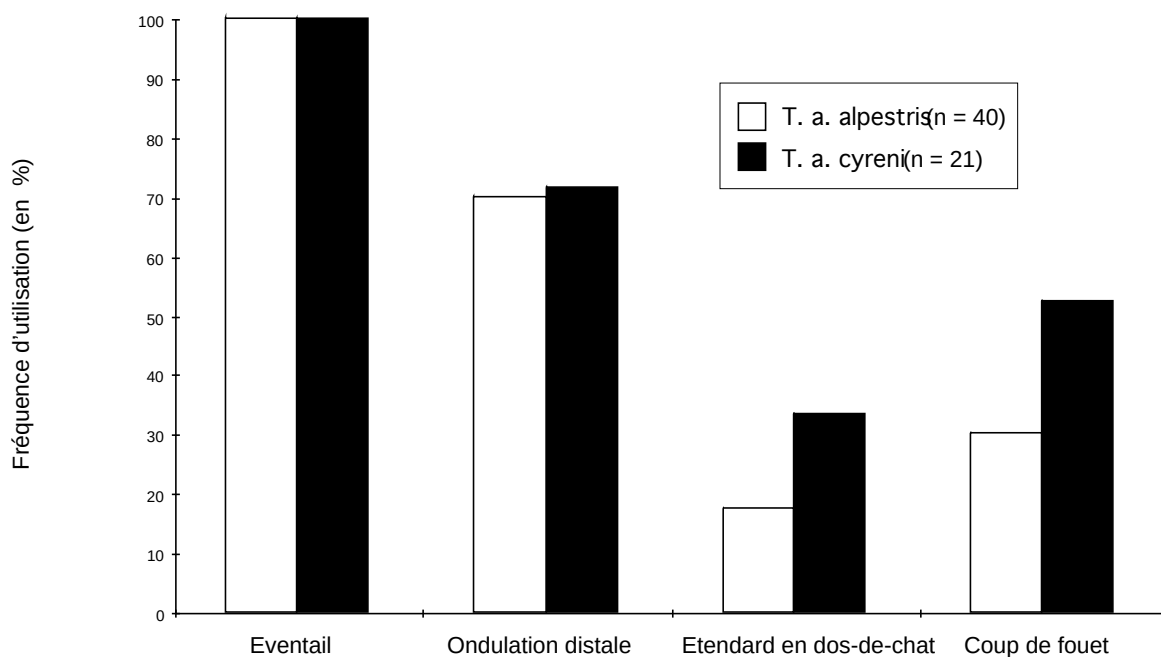


Fig. A2. Fréquences d'utilisation (exprimées en pourcentage de tritons utilisant les comportements) des quatre principaux mouvements de queue exhibés par les mâles *T. a. alpestris* et *T. a. cyreni*.

*Frequencies (in percentages of newts utilizing the behaviours) of the four main movements exhibited by the *T. a. alpestris* and *T. a. cyreni* males during encounters with sperm transfer.*