



**HAL**  
open science

## Les populations néoténiques de *Triturus helveticus* Raz. des Causses et du Bas-Languedoc. II. Ecologie

J. Gabrion, P. Sentein, C. Gabrion

► **To cite this version:**

J. Gabrion, P. Sentein, C. Gabrion. Les populations néoténiques de *Triturus helveticus* Raz. des Causses et du Bas-Languedoc. II. Ecologie. *Revue d'Écologie*, 1978, 4, pp.577-610. hal-03530774

**HAL Id: hal-03530774**

**<https://hal.science/hal-03530774>**

Submitted on 17 Jan 2022

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

LES POPULATIONS NEOTENIQUES  
DE *TRITURUS HELVETICUS* RAZ. DES CAUSSES  
ET DU BAS-LANGUEDOC.

II. ECOLOGIE

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

Dans la première partie de ce travail (Gabrion et coll., 1977), nous avons décrit les aspects biogéographiques d'un phénomène de néoténie qui survient spontanément dans des populations de Triton palmé (*Triturus helveticus* Raz.) bien localisées dans le sud de la France.

La répartition et la fréquence de cette néoténie font nettement apparaître un gradient géographique, dont l'intensité maximale est observée sur la partie Sud-orientale du Causse du Larzac et sur le Causse de Blandas. Par ces aspects, elle constitue un phénomène original, très différent des néoténies décrites jusqu'ici dans la même espèce (Despax, 1920 ; Champy et Demay, 1950 ; Dodd et Callan, 1955 ; Knoepffler et Sochurek, 1956 ; Van Gelder, 1973) ou dans les espèces voisines *Triturus alpestris* Laur. et *Triturus vulgaris* L. (revue bibliographique dans Gabrion, 1976).

L'étude des caractéristiques morphologiques et biologiques de ces populations (Gabrion et coll., 1977) nous suggère l'existence vraisemblable d'une tendance génétique favorable à la néoténie dans certaines populations de Tritons palmés du Causse du Larzac et du Causse de Blandas. Mais l'instabilité de cette anomalie hors des conditions naturelles et l'absence de transmissibilité héréditaire de ses manifestations phénotypiques mettent en évidence la nécessité de rechercher d'autres causes à ce phénomène, causes non plus seulement intrinsèques mais liées au milieu où vivent les animaux. C'est d'ailleurs dans ce sens que la plupart des auteurs ont cru trouver des explications à l'origine de la néoténie

---

\* Laboratoire d'Histologie et d'Embryologie, Faculté de Médecine, 34060 Montpellier Cedex.

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

TABLEAU I

Causes de néoténie accidentelle chez les Urodèles.  
Le signe (+) indique les cas d'apparition en masse.

CAUSES PRESUMÉES DE NEOTÉNIE ACCIDENTELLE	AUTEURS (ANNEE)	ESPECES
<p>BIOTOPE A RIVES ABRUPTES (puits, carrières inondées)</p> <p>... mais aussi néoténie dans BIOTOPE PLAT (étangs, marécages à rives en pente douce)</p>	<ul style="list-style-type: none"> <li>• KNAUER, 1878</li> <li>• HAMANN, 1880</li> <li>• ZELLER, 1899</li>   <li>• BOETTGER et SCHWARZ, 1928</li> <li>• SELISKAR et PEHANI, 1935</li> <li>• SMITH (dans un biotope cimenté), 1951</li> <li>• SCHUIERER, 1958</li> <li>• KNOFF, 1962</li> <li>• TWISELTON, 1963</li> <li>• HENSLEY, 1964</li>   <li>• WESTHOFF, 1898</li> <li>• WOLTERSTOFF, 1896</li> <li>• ENTZ, 1911</li> <li>• BOLKAY, 1918</li> <li>• DE FREMERY, 1928</li> <li>• HARTWIG et ROTMANN, 1940</li> <li>• FUHN, 1963</li> <li>• BRANDON et BREMER, 1966</li> <li>• VAN GELDER, 1973</li> </ul>	<p><i>Triturus vulgaris</i>  <i>Triturus alpestris</i>  <i>T. alpestris</i>, <i>T. Vulgaris</i> +  <i>T. cristatus</i>  <i>Triturus vulgaris</i> +  <i>Triturus alpestris</i></p> <p><i>Triturus vulgaris</i>  <i>Dicamptodon ensatus</i>  <i>Ambystoma tigrinum</i>  <i>Salamandra salamandra</i>  <i>Ambystoma tigrinum</i></p> <p><i>Triturus vulgaris</i>  <i>Triturus vulgaris</i>  <i>Triturus vulgaris</i>  <i>Triturus alpestris</i>  <i>Triturus vulgaris</i> +  <i>Triturus vulgaris</i> +  <i>Triturus vulgaris</i> +  <i>Notophthalmus viridescens</i>  <i>Triturus helveticus</i> +</p>
<p>ALTITUDE ELEVEE (plus de 1500 m) température basse</p> <p>... mais aussi néoténie dans PLAINES, PIEDMONT température élevée</p>	<ul style="list-style-type: none"> <li>• DE FILIPPI, 1861</li> <li>• DE BETTA, 1864</li> <li>• BOULENGER, 1917</li> <li>• DESPAX, 1920</li> <li>• SASAKI, 1924</li> <li>• SELISKAR et PEHANI, 1935</li> <li>• RADOVANDVIC, 1953-1961</li> <li>• SNYDER, 1956</li> <li>• PDORNIC et KOSDRIC, 1966-67</li> <li>• ROCEK, 1974</li>   <li>• HARTWIG et ROTMANN, 1940</li> <li>• BRANDON et BREMER, 1966</li> <li>• DUNDEE (revue), 1958</li> <li>• VAN GELDER, 1973</li> </ul>	<p><i>Triturus alpestris</i> +  <i>Triturus alpestris</i> +  <i>Triturus vulgaris</i>  <i>Triturus helveticus</i> +  <i>Hynobius lichenatus</i>  <i>Triturus alpestris</i> +  <i>Triturus alpestris</i> +  <i>Ambystoma gracile</i> +  <i>Triturus alpestris</i>  <i>Triturus alpestris</i>  <i>Triturus vulgaris</i> +  <i>Notophthalmus viridescens</i> +  <i>Plethodontidés (Haideotriton, Eurycea, Gyrinophilus etc...)</i>  <i>Triturus helveticus</i> +</p>

accidentelle chez les Urodèles. Le tableau I résume les différents facteurs écologiques présumés à l'origine de certains cas de néoténie accidentelle. Il faut remarquer, en ce qui concerne les néoténies observées chez *Triturus helveticus*, que les rares explications qui ont été avancées jusqu'ici mettent essentiellement en cause des conditions écologiques anormales. Ainsi Despax (1920) considère que ce sont l'altitude et son corollaire, le froid, qui provoquent la néoténie des populations de Triton palmé dans les lacs pyrénéens (2 000 m d'altitude). Pour Champy et Demay (1950), il s'agit probablement d'une trop faible concentration en iode, dans une mare pauvre en sels minéraux. Enfin, pour Dodd et Callan (1955), c'est la présence dans l'eau d'une mare, en Ecosse, de déjections de lapins sauvages, nourris de choux, qui provoque, par l'intermédiaire d'une substance antithyroïdienne, une néoténie chez *Triturus*

TABLEAU I (suite)

*Causes de néoténie accidentelle chez les Urodèles.  
Le signe (+) indique les cas d'apparition en masse.*

CAUSES PRESUMÉES DE NEOTENIE ACCIDENTELLE	AUTEURS (ANNEE)	ESPECES
TEMPERATURES TROP BASSES (altitudes moyennes)	<ul style="list-style-type: none"> <li>. Von SCHREIBERS, 1833</li> <li>. ZELLER, 1899</li> <li>. EGGERT, 1934</li> <li>. GISLEN et KAURI, 1959</li> <li>. TERENT'EV, 1965</li> </ul>	<i>Triturus vulgaris</i> <i>T. alpestris</i> , <i>taeniatus</i> et <i>cristatus</i> + <i>Triturus alpestris</i> <i>Triturus vulgaris</i> + <i>Triturus vulgaris</i>
ANNEES PLUVIEUSES	<ul style="list-style-type: none"> <li>. DE FREMERY, 1928</li> <li>. BOETTGER et SCHWARZ, 1928</li> <li>. FUHN, 1963</li> </ul>	<i>Triturus vulgaris</i> + <i>Triturus vulgaris</i> + <i>Triturus vulgaris</i> +
BIOTOPES SANS PREDATEURS	<ul style="list-style-type: none"> <li>. CARPENTER, 1953</li> <li>. LEVI et LEVI, 1955</li> <li>. BRANDON et BREMER, 1967</li> <li>. LARSON, 1968</li> </ul>	<i>Ambystoma tigrinum</i> <i>Ambystoma tigrinum</i> + <i>Ambystoma tigrinum</i> + <i>Ambystoma tigrinum</i> +
NOURRITURE ABONDANTE	<ul style="list-style-type: none"> <li>. SASAKI, 1924</li> <li>. SCHUIERER, 1958</li> <li>. FUHN, 1963</li> <li>. BRANDON et BREMER, 1966</li> </ul>	<i>Hynobius lichenatus</i> <i>Dicamptodon ensatus</i> <i>Triturus vulgaris</i> <i>Notophthalmus viridescens</i>
BONNE OXYGENATION	<ul style="list-style-type: none"> <li>. SCHUIERER, 1958</li> </ul>	<i>Dicamptodon ensatus</i>
RICHESSSE EN MATIERES ORGANIQUES	<ul style="list-style-type: none"> <li>. LODEWIJKS (cité par SMITH), 1948</li> </ul>	
CARENCE IODEE	<ul style="list-style-type: none"> <li>. CHAMPY et DEMAY, 1950</li> <li>. TIHEN, 1958</li> <li>. BLAIR, 1961</li> </ul>	<i>Triturus helveticus</i> <i>Ambystoma</i> <i>Gyrinophilus pallencus</i>
FACTEUR ANTIHYROIDIEN ("Brassica factor")	<ul style="list-style-type: none"> <li>. DODD et CALLAN, 1955</li> </ul>	<i>Triturus helveticus</i>
COMPOSITION CHIMIQUE DE L'EAU (pH)	Seulement résultats expérimentaux <ul style="list-style-type: none"> <li>. ROSEN, 1940</li> <li>. MARZULLI, 1941</li> <li>. ROTH, 1933</li> </ul>	Têtards d'Anoures
ABSENCE DE LUMIERE	Seulement résultats expérimentaux <ul style="list-style-type: none"> <li>. TOBLER, 1947</li> <li>. TOIVONEN, 1952</li> </ul>	<i>Triturus alpestris</i> <i>Xenopus laevis</i>

*helveticus*. D'autres hypothèses ont été formulées à propos de néoténies observées dans les espèces voisines *Triturus alpestris* et *Triturus vulgaris* ; elles font intervenir le plus souvent l'altitude, une température basse, parfois un environnement désertique ou une forte pluviosité.

Dans cet article, nous nous proposons de rechercher les facteurs écologiques qui peuvent être reliés directement ou indirectement à la néoténie de ces tritons sur le Causse du Larzac et sur le Causse de Blandas.

### MATERIEL ET METHODES

Les facteurs climatiques ont été analysés à partir des données fournies par l'Institut Météorologique National et par le Service de Météorologie de l'E.D.F. à Toulouse (relevés des années 1968 à 1974).

Des relevés physicochimiques ont été effectués mensuellement dans 6 stations (1) :

- n° 13 — Hortus (0 % de néoténie, plaine)
- n° 16 — Saint Baudille (79 % de néoténie, plateau)
- n° 57 — Le Caylar (0 % de néoténie, plateau)
- n° 59 — Le Mas Audran (0 % de néoténie, plateau)
- n° 60 — Escandorgue (0 % de néoténie, plateau)
- n° 77 — Combe-Redonde (42 % de néoténie, plateau).

D'autres stations ont été étudiées, mais moins systématiquement. Elles ont fourni cependant des points de comparaison intéressants.

Nous avons mesuré les constantes suivantes : température, pH, conductivité, oxygénation et composition chimique de l'eau. La température de l'eau a été mesurée à une profondeur constante de 25 cm. Le pH a été mesuré à l'aide d'un pH-mètre de terrain (TACUSSEL P6) muni d'une électrode combinée HA 450. La conductivité électrique et la quantité d'oxygène dissous dans l'eau ont été enregistrées à l'aide des appareils de terrain YSI, modèles 33 SCT-meter et SIA Oxygen-meter. Les mesures de concentration en oxygène n'ont été effectuées qu'entre 10 h et 12 h pour écarter les risques d'erreurs dues aux variations nycthémerales de ce paramètre. L'analyse chimique de l'eau a été réalisée à l'aide d'une malette de terrain HACH Chemical Compagny DR-EL 585.

On a ainsi dosé les chlorures, les phosphates totaux, les nitrates, les sulfates, la dureté calcique et la dureté totale ( $\text{Ca}^{++} + \text{Mg}^{++}$ ), l'alcalinité à la phénolphtaleine ( $\text{CO}_3^{--}$  et  $\text{OH}^{--}$ ) et l'alcalinité totale ( $\text{CO}_3^{--}$ ,  $\text{OH}^{--}$  et  $\text{HCO}_3^-$ ) dans des mares avec ou sans néoténie. Des analyses plus précises, concernant notamment les taux en  $\text{K}^+$ ,  $\text{Na}^+$ ,  $\text{Ca}^{++}$  et  $\text{Mg}^{++}$  de certaines mares, ont été réalisées au C.E.P.E. (C.N.R.S., Montpellier) par M.L. Passama. Le  $\text{Ca}^{++}$ , le  $\text{K}^+$  et le  $\text{Na}^+$  ont été dosés à l'aide d'un spectrophotomètre de flamme d'émission « EPPENDORF », directement dans l'eau. Le  $\text{Mg}^{++}$  a été dosé par spectrophotométrie de flamme d'absorption atomique (spectrophotomètre Hilger et Watt) après dilution au 1/2 ou au 1/10 avec une solution de  $\text{LaO}_3$  à 2 %. Chaque valeur est la moyenne de 2 à 4 analyses.

D'autre part, le Service d'Analyse des Eaux de la Fondation Bouisson-Bertrand a bien voulu effectuer, pour nous, le dosage des carbonates, bicarbonates et du  $\text{CO}_2$  dissous dans quelques échantillons d'eau, ainsi que l'analyse complète de 4 prélèvements (stations n° 9, 77, 108 et 112), ce qui a permis d'évaluer la précision des dosages réalisés sur le terrain avec le matériel HACH.

Les dosages d'iode ont été effectués pour nous par le laboratoire d'analyses du Centre de Techniques Biologiques à Grenoble-Seyssinet sur Technicon.

## RESULTATS

### 1) CARACTÈRES TOPOGRAPHIQUES DES MARES

Dans la plupart des cas, les stations prospectées sont des mares temporaires ou permanentes avec une forme en cuvette plus ou moins large (5 à 20 m de diamètre soit 20 à 300 m<sup>2</sup>) et plus ou moins profonde (1 à 3 m au centre), imperméabilisées par une couche d'argiles détritiques (Planche I, fig. 1). Leur étanchéité a

---

(1) L'inventaire des stations a été détaillé dans le premier article (Gabrion *et al.*, 1977).

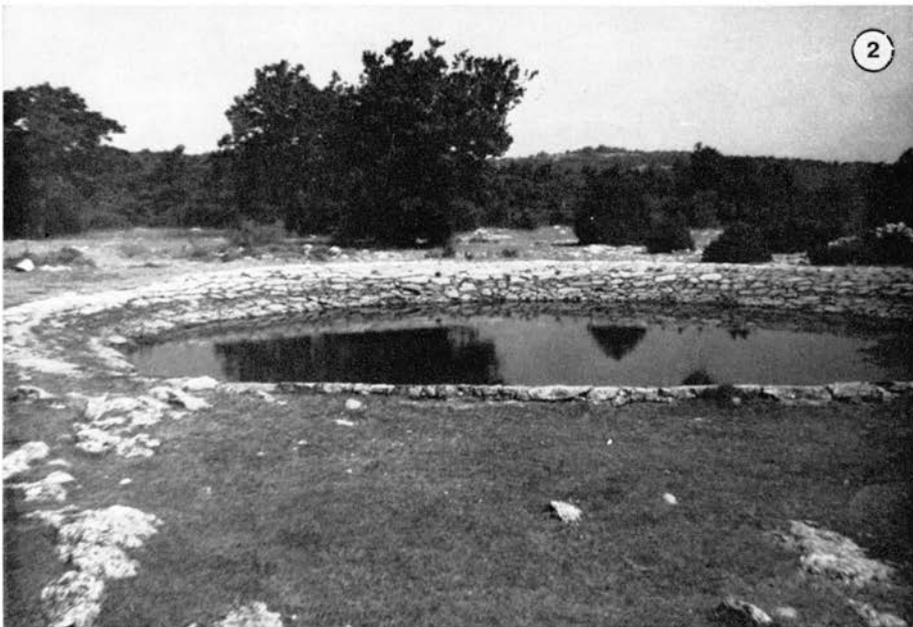


PLANCHE I  
Physionomie des stations :  
1, le N° 28, Mas de Jourdes ; 2, le N° 25, La Roque.



PLANCHE II  
Physionomie des stations :  
1, le N° 16, Mont Saint-Baudille ; 2, le N° 41, Puits de la Cave.

souvent été améliorée par un revêtement périphérique en ciment (Planche II, fig. 1) ou en pierres plus ou moins bien jointées (Planche I, fig. 2) ou cimentées. Ces mares sont en général alimentées par des eaux de pluie qui ruissèlent sur le sol et se déversent dans la mare. L'alimentation est quelquefois assurée par une source. Appelées dans le pays « lavagnes » ou « lavognes », ces mares servent encore, surtout sur les Causses, d'abreuvoirs à moutons. Quelques-unes ne sont que des puits aux parois verticales creusées dans la pierre (Planche II, fig. 2) ou cimentées. Le centre de la mare est recouvert d'un limon fertile, généralement enrichi par les déjections des moutons.

Les mares à Tritons néoténiques ont, comme les autres mares, toutes les formes et toutes les expositions possibles : en terrain découvert ou abritées par des arbres, des haies vives ou des murs, orientés alors au nord comme au sud.

Cependant les mares à fort pourcentage de néoténie sont le plus souvent cimentées (5 contre 3 à revêtement de pierres, 2 puits et une sans revêtement). La fig. 1, planche II représente la mare n° 16 qui est caractérisée par un fort taux de néoténie. Les mares n° 9 et n° 112 sont morphologiquement identiques à la mare n° 16. La mare n° 28 (fig. 1, planche I) a également une forte population de Tritons palmés néoténiques, bien que son revêtement maçonné soit actuellement recouvert par du limon.

## 2) CARACTÈRES GÉOGRAPHIQUES

La plupart des mares prospectées sont situées à une altitude de 600 à 800 m sur les hautes terres des Causses les plus méridionales, sur des reliefs relativement peu accidentés. D'autres mares en bordure des plateaux ou sur des petits Causses sont à 400 m d'altitude environ (Causse d'Aumelas, de l'Hortus, du Pic-St-Loup ou de St-Affrique). Celles de la région de Montpellier sont à moins de 50 m au-dessus de la mer.

Les mares à fort pourcentage de néoténie se trouvent situées entre 500 et 700 m, donc à une altitude où de nombreuses autres mares n'hébergent pas ou peu d'individus néoténiques.

Ces observations montrent que les mares à tritons néoténiques ne présentent pas de caractères particuliers. Cependant, la plupart des mares à fort pourcentage de néoténie se trouvent dans une région géographique assez bien délimitée qui présente, comme nous le verrons, un aspect climatique particulier : le Larzac méridional et le Causse de Blandas, séparés l'un de l'autre par les Gorges de la Vis.

## 3) CADRE GÉOLOGIQUE ET PÉDOLOGIQUE

Le repérage sur les cartes géologiques de la région, principalement sur la feuille de Saint-Affrique au 1/80 000° (3° édition,

1965) fait apparaître que la plupart des mares dans lesquelles la néoténie survient fréquemment, sont situées sur des terrains datant du Jurassique supérieur, terrains qui constituent l'essentiel du revêtement calcaire du Sud du Causse du Larzac, des Causses voisins de Campestre-et-Luc et de Blandas, ainsi que des petits Causses qui sont à l'ouest ou au nord de Montpellier. Une observation plus précise permet de noter que douze des mares à néoténie fréquente (> 30 %) sont situées sur le Kimmeridgien et que les plus forts pourcentages de Tritons néoténiques ont été observés dans deux mares qui sont implantées sur des calcaires compacts kimmeridgiens (stations n° 112 et n° 16).

La comparaison entre les mares 108 et 112 fait apparaître une différence stratigraphique : la première, sans néoténie, est située sur des terrains portlandiens, la seconde, sur du Kimmeridgien. Mais cinq autres stations riches en Tritons néoténiques se trouvent sur d'autres couches géologiques.

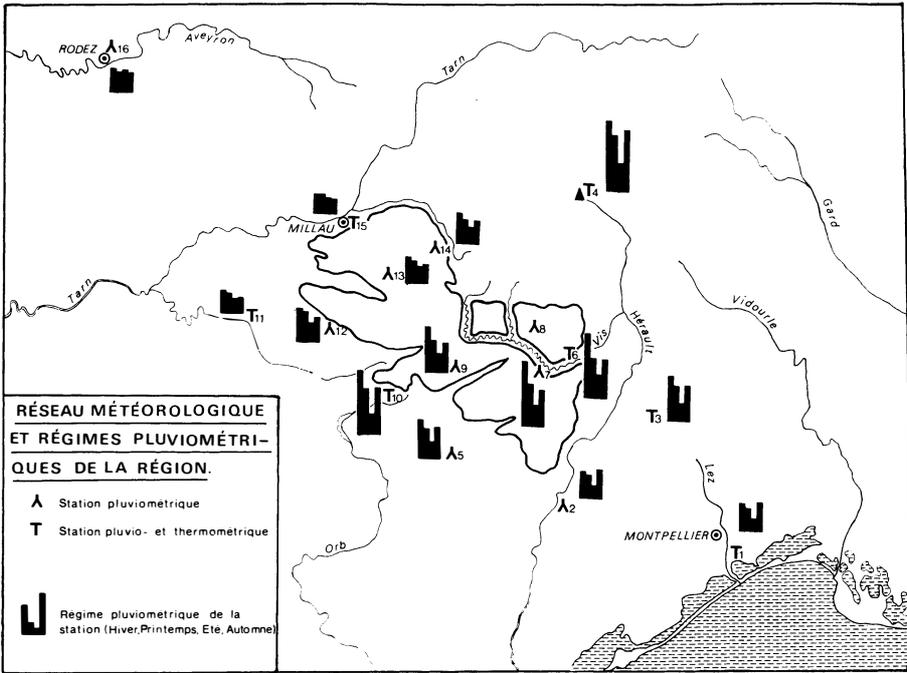
Les sols sur lesquels sont situés la grande majorité des biotopes à néoténie fréquente sont classés dans les « Terres rouges » du Larzac (Cadillon, 1970). Ces sols complexes considérés comme « Fersiallitiques » sont discontinus sur les calcaires compacts du Jurassique, très superficiels et très caillouteux, ils s'insinuent dans les fissures du Karst et sont dus à l'altération rapide de la roche-mère sous un climat suffisamment chaud et humide. Leur pH est toujours basique.

Ces données indiquent que la nature pédologique et géologique des zones où survient la néoténie n'est pas significativement différente de celle des zones sans néoténie. Cependant une étude plus fine devrait être envisagée pour distinguer d'éventuelles variations plus localisées et peut-être plus nettement en relation avec l'apparition du phénomène.

#### 4) OBSERVATIONS CLIMATOLOGIQUES DES RÉGIONS PROSPECTÉES

Elles ont été réalisées à partir des données météorologiques fournies par onze stations de l'I.N.M. (carte n° 1), ce qui a permis de comparer le Larzac méridional aux régions limitrophes (plaine et Petits-Causses du Bas-Languedoc au sud, Escandorgue à l'ouest, Levezou et Larzac septentrional au nord, enfin massif de l'Aigoual à l'est).

Cependant si les relevés pluviométriques recouvrent bien toute la région prospectée, le réseau des stations thermométriques est malheureusement très lâche sur les Causses. Seules, les stations de Madières, du Mont Aigoual, de Millau, de Rodez et de Saint-Affrique en bordure du Larzac sont en mesure de fournir des relevés de température. Aucun relevé n'est effectué sur le Causse lui-même. Aussi des valeurs approximatives ont été calculées par la formule d'Angot (Salvayre, 1969). De plus, le calcul

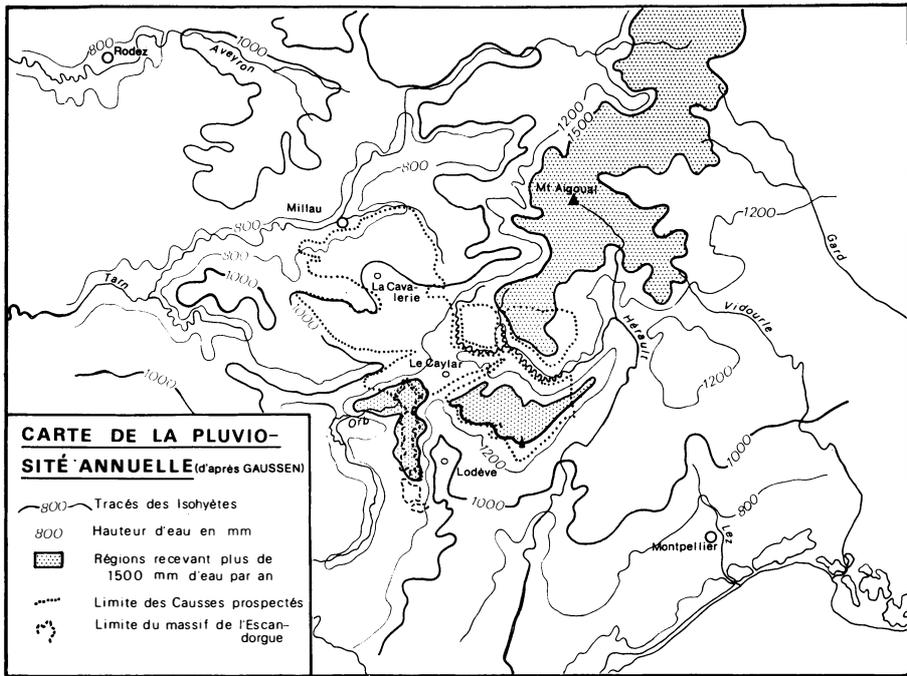


Carte n° 1. — Réseau météorologique et régimes pluviométriques de la région.

d'indices et de diagrammes pluviométriques a permis d'évaluer l'intensité de la sécheresse.

a) *Pluviosité* (carte n° 2, figure 1)

Les précipitations sont, d'une façon générale, plus importantes sur le Larzac que sur les basses terres limitrophes. Ceci s'explique par l'altitude plus élevée du plateau. La répartition des pluies n'est pas homogène. En effet le régime pluviométrique de ces régions subit une double influence, atlantique et méditerranéenne. L'influence atlantique se manifeste par des pluies d'hiver et de printemps, mais aussi par une certaine pluviosité estivale. Elle est particulièrement nette sur la bordure occidentale du Larzac et sur les reliefs de l'Escandorgue, elle diminue progressivement vers l'est. L'influence méditerranéenne est encore très nette et se traduit par des pluies d'automne très importantes sur le Larzac méridional et par une période relativement sèche en été. Enfin la présence des obstacles que constituent les Cévennes et le Mont Aigoual augmente encore l'importance de la lame d'eau dans la partie sud-orientale des plateaux caussenards.



Carte n° 2. — Carte de la pluviosité annuelle (d'après Gaussen, 1934).

Deux « sommets pluviométriques » résultent de ces influences méditerranéennes et atlantiques conjuguées à une tendance montagnarde du climat. Ces reliefs pluviométriques culminent à 1 500 mm - 2 000 mm, selon les années. L'un recouvre l'Escandorgue ; l'autre intéresse la zone sud-orientale des Grands Causses et notamment la montagne de la Séranne, le Causse de Blandas et le sud du Larzac (carte n° 2). Entre ces deux sommets, l'Anticlinal des Sièges, la région du Caylar et les régions centrale (La Pezade) et septentrionale du Larzac ne reçoivent que 800 à 1 200 mm d'eau par an et forment comparativement des « creux pluviométriques ».

Au sud des Causses, on observe un climat méditerranéen plus typique avec une pluviosité importante en automne (septembre-octobre) et au printemps (mars-avril) et une période sèche estivale constante. La lame d'eau annuelle diminue au fur et à mesure que l'on s'approche du littoral (700 mm en moyenne). La région du Pic-Saint-Loup, un peu plus élevée que les régions avoisinantes, est un peu plus arrosée (1 200-1 400 mm). Au nord-ouest du Larzac, la tendance océanique s'accroît. La période humide

s'étale sur toute l'année, mais la pluviosité globale est moins grande : elle n'excède pas 1 000 mm.

Ces observations effectuées sur les années 1968 à 1974 concordent assez bien avec celles de Gaussen (1934), celles de Marres (1935) et avec les observations plus récentes et plus précises des hydrogéologues Salvayre (1969) et Paloc (1972).

Nous avons remarqué que la région à fort taux de néoténie se superpose à un des « sommets pluviométriques », celui qui intéresse le Causse de Blandas et le Sud-Est du Larzac. Ceci suggère une relation entre une forte pluviosité et l'origine de cette néoténie.

Cependant, dans des zones également très arrosées, certaines mares ne présentent aucun cas de néoténie (mares n° 58, 60, 108 en particulier). Pour certaines de ces mares, qui sont temporaires, l'absence de néoténie peut être liée à l'assèchement estival (les néoténiques ne peuvent alors poursuivre leur vie aquatique et se métamorphosent ou meurent). Mais lorsqu'il s'agit d'une mare permanente (mares n° 60, 108), l'absence de néoténie montre que si la pluviosité intervient dans l'apparition de ce phénomène, elle n'est certainement pas le seul facteur en cause.

#### b) *Température*

Les Causses, malgré leur faible altitude, sont soumis à des températures très rudes pendant un hiver relativement long. Les étés, du fait de la latitude, y sont relativement chauds, notamment dans la zone méridionale du Larzac, qui est à moins de 60 km de la mer. Les Hautes Terres des Causses ont donc des amplitudes thermiques annuelles plus importantes que les régions qui les entourent (fig. 1).

La région des mares à tritons néoténiques est celle qui présente les écarts de température les plus importants, aussi bien dans le régime thermique annuel que dans le régime thermique circadien ; étés torrides et hivers rudes, journées estivales chaudes, mais nuits froides, même en été.

#### c) *La sécheresse du domaine terrestre environnant*

Ce qui vient d'être dit sur les caractéristiques pluviométriques du Larzac peut paraître surprenant à celui qui a traversé ces grandes étendues arides. Aussi nous a-t-il semblé intéressant de définir l'importance d'un troisième facteur climatique, la sécheresse, dont l'influence n'est certainement pas négligeable sur le comportement d'animaux aussi peu protégés contre les pertes hydriques que le sont les Tritons.

Mais la sécheresse est un facteur difficile à analyser. Les botanistes disposent de plusieurs types de formules pour l'évaluer : l'indice d'aridité de de Martonne, le diagramme ombrothermique

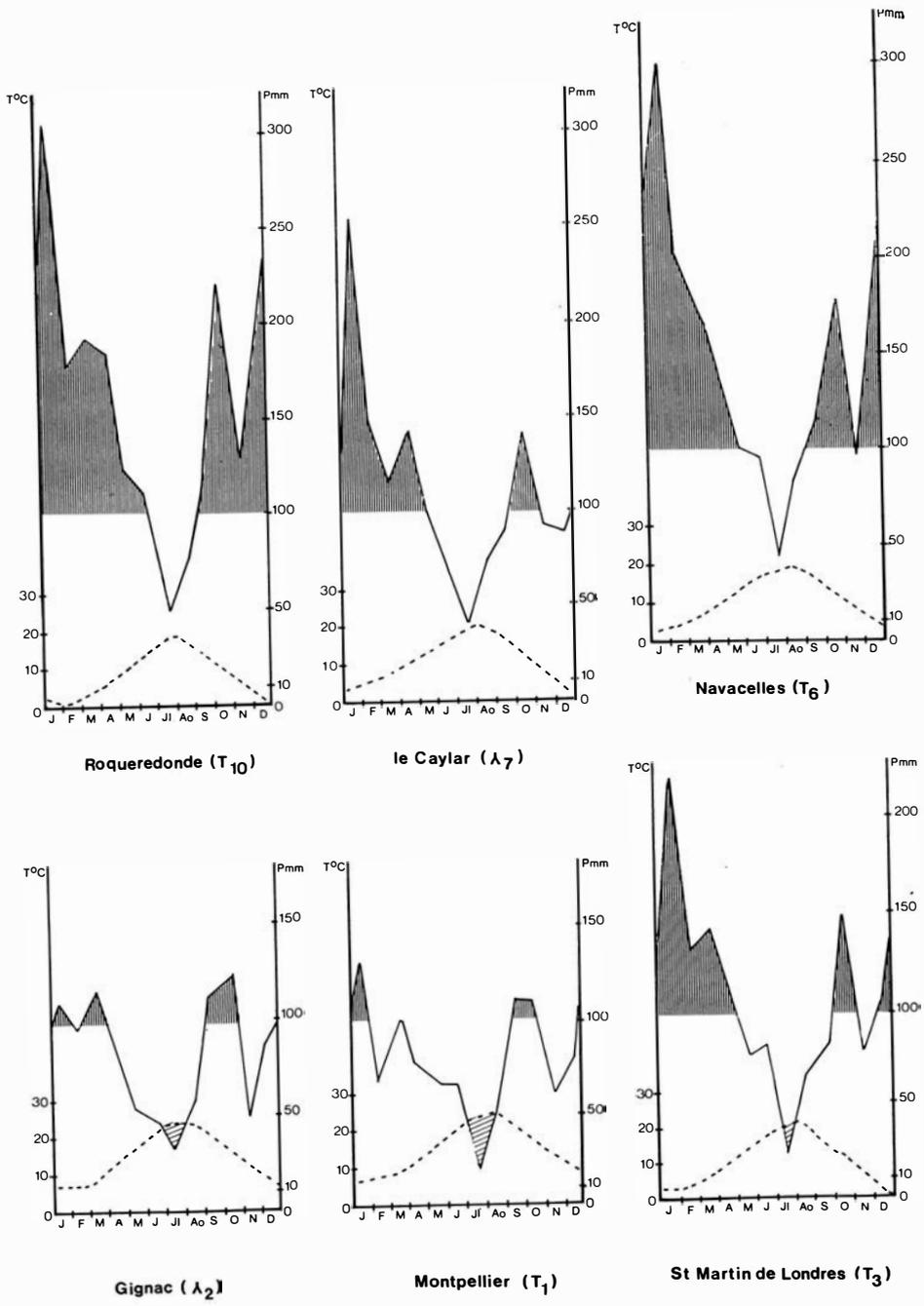
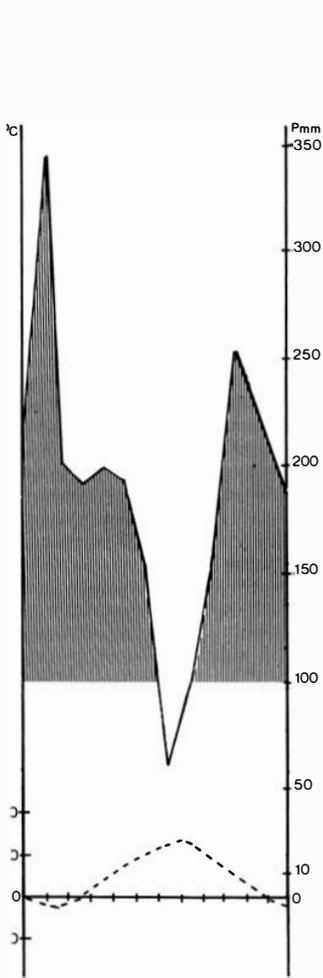
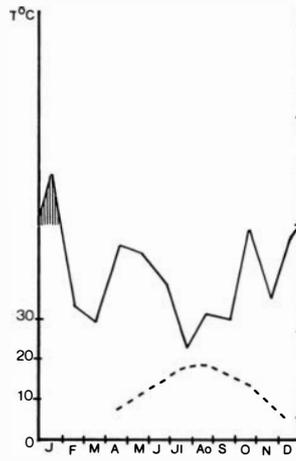


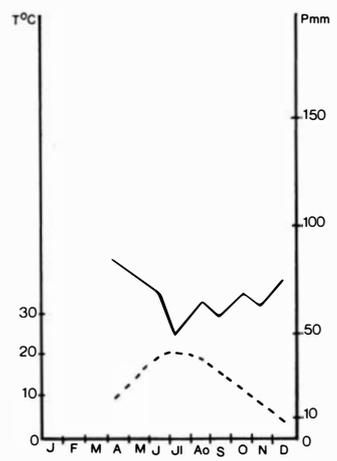
Figure 1. — Diagrammes ombrothermiques établis pour 11 stations à partir de T) ou des températures calculées par la formule d'Angot (4 stations λ) (----- le hachuré oblique la période de sécheresse.



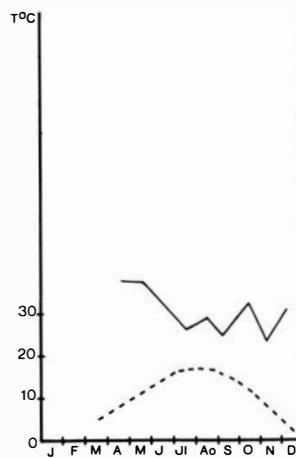
Mont Aigoual (T<sub>4</sub>)



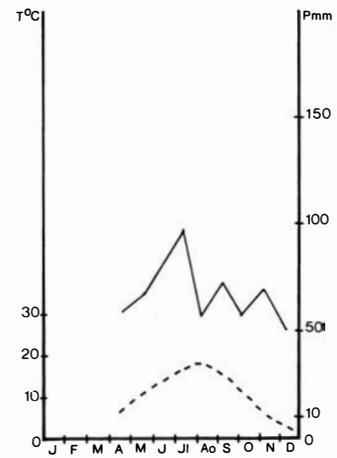
La Cavalerie (A<sub>13</sub>)



Saint-Affrique (T<sub>11</sub>)



Millau (T<sub>15</sub>)



Rodez (A<sub>16</sub>)

évés pluviométriques (—) et des relevés thermométriques (7 stations hachuré dense vertical représente les pluviosités supérieures à 100 mm par mois ;

de Bagnouls et Gausсен, les indices pluviothermiques d'Emberger ou de Giacobbe sont les plus utilisés (Salvayre, 1969). Toutes ces formules ne tiennent compte que de la température et de la pluviosité. L'application à la région qui nous occupe, des diagrammes ombrothermiques (fig. n° 1) montre que les périodes sèches se situent toujours en été dans nos pays et n'intéressent que les stations littorales ou sub-littorales. Dans ces régions, l'évaporation des mares est très importante et leur assèchement estival est fréquent et précoce. Sur le Larzac, surtout dans sa partie méridionale, les processus d'évaporation sont aussi très importants. Salvayre (1969), dans une étude hydrogéologique du Larzac, en calculant l'indice d'aridité de de Martonne et l'évapotranspiration réelle (ou déficit d'écoulement), selon la formule de Turc, conclut que le Larzac se situe dans une zone à forte évapotranspiration.

Les diagrammes et indices pluviométriques ne donnent que des indications approximatives, car ils ne tiennent compte ni des vents qui augmentent l'évaporation et l'évapotranspiration des végétaux, ni de la nature du sol et du sous-sol et de leur aptitude à stocker l'eau. Les vents qui balaient les plateaux caussenards sont très importants. Les vents dominants viennent du Nord, du Nord-Ouest et du Sud-Ouest et sont souvent des vents desséchants. Leur rôle dans l'assèchement du sol et des mares est bien connu des bergers. La nature pétrographique du Larzac et des Causses voisins accroît ces phénomènes de dessèchement. En effet, ces grandes tables calcaires et dolomitiques revêtues de sols très superficiels, poreuses et considérablement fissurées, absorbent rapidement les pluies qu'elles reçoivent.

Aussi, à l'exception de quelques vallées, dont l'anticlinal des Sièges, la sécheresse semble être l'une des composantes essentielles du climat caussenard. D'ailleurs, la végétation xérophile qui s'y développe en témoigne (tableau II).

Vraisemblablement ce facteur intervient surtout comme moyen de sélection. En effet, il nous est arrivé d'observer au voisinage des mares du Larzac, à moins de 10 m de l'eau, des Tritons adultes complètement desséchés.

## 5) LA LUMINOSITÉ

Aucune mesure précise de l'intensité lumineuse dans les différents biotopes n'a été effectuée. Cependant, on a noté que les mares à néoténie fréquente n'ont aucune caractéristique particulière du point de vue de l'éclairement. Il ne s'agit pas de biotopes très ombragés ou envahis par une végétation aquatique très dense. Il ne s'agit ni de puits profonds, ni de mares souterraines.

Certes, les stations du plateau sont moins ensoleillées que celles de la plaine, en raison d'une couverture nuageuse fréquente. Mais cela ne semble pas en corrélation avec la néoténie, car des

TABLEAU II

*Inventaire floristique des espèces les plus communes  
du Festucetum duriuculae calciense  
d'après Liou (1929), Van Den Berghen (1963) et Thibault (1968).*

Festuca ovina var. duriusculae	Helianthemum pulverulentum (X)
Koeleria gracilis	Helianthemum canum (X)
Koeleria vallesiana	Coronilla minima (X)
Dactylis glomerula	Inula montana (X)
Hieracium pilosella (S)	Genista hispanica (X)
Eryngium campestre (S)	Cytisus argenteus (X)
Carlina vulgaris (S)	Teucrium montarum (X)
Carlina acanthifolia (S)	Trigonalla monspeliaca (X)
Echinops ritro (S)	Linum suffruticosum (X)
Thymus serpyllum (X)	Seseli montarum (X)
Leontodon crispus (X)	Anthyllis vulneraria (M)
Ononis striata (X)	Poterium sanguisorba (M)
Anthyllis montana (X)	Hippocrepis comosa (M)
Potentilla verna (X)	Scabiosa Columbaria (M)
	Bromus erectus (M)

(M) = mésophiles ; (S) = spinescentes ; (X) = xérophiles.

régions moins ensoleillées encore (nord du Larzac, Rodez) ne sont pas, pour autant, plus favorables à son apparition.

6) CARACTÈRES PHYSICOCIMIQUES DE L'EAU

a) *Température de l'eau.* — On a pu noter que ce facteur subit une évolution très comparable à celle des températures moyennes atmosphériques. Dans la plaine, l'eau des mares est toujours moins froide que sur le plateau. Sur le plateau, la température de l'eau est inférieure à 10° C, sept à neuf mois par an. Elle est fréquemment voisine de 0° C, tandis que dans la plaine, elle n'est inférieure à 10° C que pendant cinq mois par an et l'eau des mares n'est jamais gelée. L'écart de température entre les deux types de biotopes peut atteindre 8 à 10° C, en hiver surtout (fig. 2). Pourtant :

- les températures sont pratiquement les mêmes dans les mares des Causses qui présentent ou non des cas de néoténie,
- la mare n° 9 (située sur le Causse du Pic-Saint-Loup) est soumise à des températures de type plaine. Malgré cela, elle présente une assez forte néoténie,
- les mares les plus septentrionales sont plus froides que celles du Larzac méridional, pourtant les individus néoténiques y sont rares.

La température plus basse de l'eau des mares sur le plateau ne semble donc pas directement responsable des retards de métamorphose.

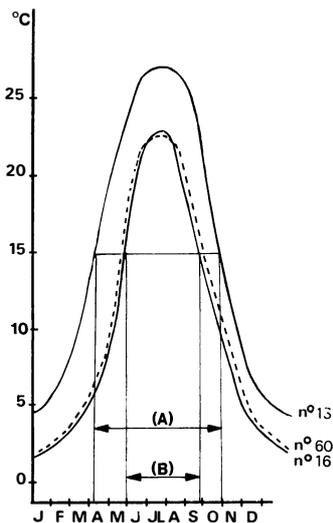


Figure 2. — Evolution de la température de l'eau :  
 n° 13, Mare de la plaine.  
 n° 60, Mare du Larzac sans néoténie.  
 n° 16, Mare du Larzac à forte néoténie.  
 (A) et (B) : périodes pendant lesquelles  
 la température est supérieure à 15° C,  
 en plaine (A) ou sur le plateau (B).

b) *Le pH.* — Les valeurs du pH n'ont permis de dégager aucune différence caractéristique des biotopes à tritons néoténiques (tableau III). Cependant, on a pu noter que le pH est compris entre 6,4 et 8,1 (le plus souvent supérieur à 7 dans les biotopes sans néoténie, inférieur à 7 dans les biotopes à néoténie). Des variations saisonnières peuvent se produire : le pH de l'eau en été est, dans tous les cas, plus basique.

TABLEAU III

*Valeurs du pH dans 10 stations avec ou sans néoténie.*

Stations	% de néoténie	pH	Stations	% de néoténie	pH
Hortus (n° 13)	0	7,08	Sorbs (n° 54)	37	7,33
Le Caylar (n° 57)	0	7,58	Saint-Michel (n° 49)	45	8,14
Mas Audran (n° 58)	0	7,18	Combe-Redonde (n° 77)	42	6,96
Escandorgue (n° 60)	0	6,50	St Baudille (n° 16)	79	6,96
Blandas Sud (n° 108)	0	7,44	Blandas Nord (n° 112)	91	6,40

TABLEAU IV

Valeurs extrêmes de la conductivité dans quelques mares  
avec ou sans néoténie.

STATIONS	% DE NEOTENIE	CONDUCTIVITE EN $\mu\text{mhos/cm/cm}^2$
Hortus..... n° 13	0	240-450 <sup>1</sup>
Mas Audran..... n° 58 s'assèche l'été	0	240-400
Le Caylar..... n° 57	0	140-310
Le Caylar..... n° 56	0	100-280
La Pezade..... n° 68	0	120-210
Blandas Sud..... n° 108	0	150-320
Escandorgue..... n° 60	0	70-160
Rodez..... n° 117	0	250-1000
Source du Lez	-	550 <sup>2</sup>
Eau de ville de Montpellier	-	460-1200
La Magdelaine..... n° 1	$\frac{1}{2}$ 2	330-400
Chapelle du Cardonnet..... n° 5	4	350-380
La Blaquererie..... n° 82	6	110-185
Sorbs..... n° 54	37	120-180
Saint-Michel..... n° 49	45	110-160
Combe-Redonde..... n° 77	42	70-150
Montdardier..... n° 110	50	40-110
Roubiac..... n° 9	50	90-185
La Roque..... n° 25	65	90-220
Mas-de-Jourdes..... n° 28	74	140-210
Saint-Baudille..... n° 16	79	70-160
Blandas Nord..... n° 112	91	55-150

<sup>1</sup> - Valeurs extrêmes (saison humide, février, et saison sèche, août)

<sup>2</sup> - Calculée à partir de la valeur de la résistivité de la source rapportée dans la feuille de Montpellier de l'Atlas Hydrogéologique (P. COMBES, 1970).

c) *La conductivité.* — La conductivité (tableau IV) a permis de distinguer deux sortes de milieux extrêmes, avec une série d'intermédiaires, comme en témoignent les variations annuelles de la conductivité dans quelques biotopes caractéristiques (fig. 3) :

— Dans le premier cas, qui est celui de la plupart des mares sans néoténie (plaine ou Larzac), la conductivité est relativement forte (souvent  $> 200 \mu\text{mhos/cm/cm}^2$ ), s'élevant à plus de  $350 \mu\text{mhos/cm/cm}^2$  en période sèche.

On doit noter que ces valeurs sont cependant nettement inférieures à celles observées dans la Source du Lez, dans l'eau distribuée par la Ville de Montpellier et dans une mare de la banlieue de Rodez, alimentée en eau par un ruisseau.

— Dans le second cas, cette conductivité est nettement plus basse ( $< 200 \mu\text{mhos/cm/cm}^2$  en toute saison) et peut n'atteindre que  $50$  à  $60 \mu\text{mhos/cm/cm}^2$  en période humide, lorsque les stations sont en pleine eau (fig. 3). Dans cette catégorie, se trouvent *toutes* les mares à néoténie moyenne ou forte, y compris la mare de Roubiac (n° 9) située dans la plaine. Cependant certaines stations à faible conductivité ne présentent jamais de Tritons néoténiques (n° 60). Ceci semble exclure que le faible degré de minéralisation mis en évidence par des valeurs faibles de la conductivité soit le seul facteur responsable de l'apparition de la néoténie, mais il doit être retenu comme régulièrement associé à cette néoténie du Triton palmé.

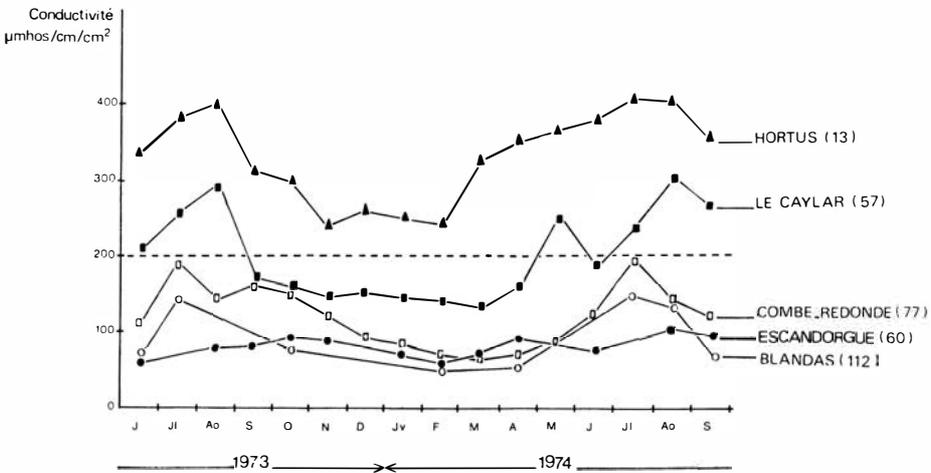


Figure 3. — Variations annuelles de la conductivité dans cinq stations.  
 (▲, plaine sans néoténie ; ■ et ●, plateau sans néoténie ;  
 □ et O, plateau, néoténie fréquente).

Deux stations permettent de ce point de vue une comparaison intéressante. Il s'agit de Blandas-Nord (n° 112) et de Blandas-Sud (n° 108) distantes l'une de l'autre de 2,5 km à vol d'oiseau. Elles subissent le même régime climatique, mais elles présentent des conductivités très différentes (55-150 pour la station n° 112 ; 150-320 pour la station n° 108). Or la première héberge de nombreux Tritons néoténiques (+ de 90 % de la population) et la seconde n'en présente aucun.

Les faibles degrés de minéralisation de l'eau sont en relation avec les « sommets pluviométriques » qui ont été observés dans les régions où survient la néoténie ; à l'opposé, un creux pluviométrique (Région du Caylar, de la Pezade) s'accompagne toujours d'une élévation de la conductivité moyenne.

d) *Oxygène dissous dans l'eau.* — L'eau des divers biotopes est, en général, bien oxygénée. Les concentrations en oxygène les plus hautes, dans les mares, ont atteint 13 mg/l et ont été observées surtout au printemps et en automne. Les valeurs les plus basses ont été notées au début de l'été dans des mares temporaires en voie d'assèchement (8,5 mg/l en mai dans la station n° 56) ou dans des mares permanentes, à la période des basses eaux (9,6 mg/l en août dans les stations n°s 112 et 88). Cependant, des mares permanentes très riches en végétaux peuvent ne pas présenter cette diminution estivale et se maintenir en août à 12,8 mg/l (stations n°s 13, 16, 60, 77) dans la plaine comme sur le plateau.

De ces observations, on n'a pu dégager aucune relation étroite entre l'oxygénation et l'apparition ou l'absence de la néoténie chez le Triton palmé. Mais on a pu noter que les taux d'oxygène sont, dans la majorité des cas, proches de la saturation (11 mg/l), même pendant les périodes d'étiage ; ceci amène à considérer les lavagnes permanentes comme des biotopes très favorables aux stades aquatiques des Amphibiens.

e) *Analyse chimique comparée des eaux dans quelques mares.* — Cette analyse devait dans un premier temps nous renseigner sur la présence ou l'absence d'iode. En effet, l'absence de cet élément constitue l'une des hypothèses le plus souvent formulées pour expliquer la néoténie, bien qu'on n'ait pas réellement démontré l'influence régulière d'une telle carence dans les néoténies décrites jusqu'ici.

Le dosage de l'iode dans diverses stations montre que les tritons des mares à néoténie fréquente ont à leur disposition autant d'iode que les tritons des mares sans néoténie (tableau V), puisque la concentration en iode est du même ordre de grandeur, quelle que soit la fréquence de la néoténie dans les différents biotopes observés (analyse statistique : pas de corrélation entre la néoténie et la teneur en iode de l'eau des mares).

TABLEAU V

*Teneur en iode de quelques mares avec ou sans néoténie.*

STATIONS	FREQUENCE DE NEOTENIE	TENEUR EN IODE (Y/100 cc)
Hortus ..... n° 13	0 %	0,60
Saint-Brès ..... n° 2	0 %	2,40
Mas Audran ..... n° 58	0 %	0,60
Escandorgue ..... n° 60	0 %	2,20
Le Caylar ..... n° 57	0 %	0,70
Rodez ..... n° 117	0 %	0,80
Chapelle du Cardonnet ..... n° 5	4 %	0,55
Combe-Redonde ..... n° 77	42 %	0,48
Saint Baudille ..... n° 16	79 %	0,82
Blandas ..... n° 112	91 %	0,66

En ce qui concerne leur *nature chimique*, toutes les mares ont des eaux bicarbonatées plus ou moins riches en ions alcalino-terreux.

Leur alcalinité totale, quelquefois importante, est essentiellement due à la présence des bicarbonates, tandis que les carbonates sont peu abondants, tout comme le CO<sup>2</sup>. Ceci est en accord avec la neutralité fréquente de leur pH. Ces eaux sont, pour la plupart, peu chlorées et peu sulfatées. Par contre, elles sont relativement riches en phosphates (> 0,2 mg/l) et en nitrates (> 0,5 mg/l), qui sont des ions très favorables à la prolifération des populations animales et végétales.

Les variations des taux d'alcalino-terreux, quelquefois très importantes d'une mare à l'autre, sont toujours étroitement reliées à la valeur de la conductivité.

Par ailleurs, une analyse plus fine des principaux cations (Ca<sup>++</sup>, Mg<sup>++</sup>, Na<sup>+</sup> et K<sup>+</sup>) a été entreprise avec l'aide de M. Passama

TABLEAU VI

*Recherche des principaux cations (Na, K, Ca et Mg)  
dans quelques stations (prélèvements effectués le 17/XI/74 et le 12/I/75).*

STATIONS	CONDUCTIVITE EN mhos/cm/cm	TAUX EN mg/l DE				SOMME DES CATIONS EN mg/l	TAUX EN % DE LA SOMME DES 4 CATIONS			
		Ca	Mg	K	Na		Ca	Mg	K	Na
HORTUS B ..... n° 13	280	69,0	1,3	2,8	6,7	79,8	86,3	1,6	3,4	8,6
St BAUDILLE... n° 16	100	19,7	1,4	10,8	3,7	35,6	54,8	3,9	<u>30,6</u>	10,7
le 17/11/74	70	8,5	1,0	8,7	4,2	22,4	37,9	4,5	<u>38,8</u>	18,8
le 18/01/75										
St MICHEL..... n° 49	100	18,5	5,0	16,5	3,2	43,8	42,2	11,4	<u>37,7</u>	8,7
St MICHEL à la Prade ..... n° 45	110	30,0	2,0	10,7	4,1	46,8	64,1	4,3	<u>22,9</u>	8,7
MAS AUDRAN ... n° 59	340	102,0	14,1	9,6	4,85	130,6	78,1	10,7	7,4	3,8
MAS AUDRAN... n° 58	350	109,5	7,3	14,1	3,5	134,4	81,4	5,4	10,5	2,7
LE CAYLAR .... n° 57	260	45,5	5,7	8,9	6,3	66,4	68,5	8,6	13,4	9,5
ESCANDORGUE .. n° 60	160	25,5	2,9	2,4	2,2	33,0	77,3	8,8	7,6	6,4
SORBS ..... n° 53	90	18,2	6,0	5,6	3,8	33,6	54,2	17,8	<u>16,7</u>	11,3
BLANDAS SUD .. n° 108	150	30	7,5	0,2	2,4	40,1	74,8	18,7	0,5	6,0
BLANDAS NORD . n° 112	69	8,5	0,6	7,9	3,0	20,0	42,5	3	<u>39,5</u>	15,0

(C.E.P.E. Louis Emberger, C.N.R.S., Montpellier) et du Service d'Analyse des Eaux de l'Institut Bouisson-Bertrand.

Comme les écologistes végétaux le savent depuis longtemps, plus que les quantités d'ions elles-mêmes, ce sont les variations portant sur les équilibres ioniques qui influencent la physiologie et par suite, la morphologie des peuplements végétaux (Heller, 1969 ; Homes et Van Schoor, 1969).

Ainsi, les résultats obtenus, rassemblés dans le tableau VI, concernent les concentrations absolues en chacun de ces ions, mais aussi les concentrations relatives en % de la somme des cations. Ces mesures indiquent, très nettement, que, dans les mares à néoténie fréquente, le taux de  $K^+$  est proportionnellement plus important (compris entre 15 et 40 % de la somme des cations) que dans l'eau des mares où la néoténie n'apparaît pas (moins de 12 %).

TABLEAU VII

*Variations du rapport  $K/Ca + Mg$  en fonction de la néoténie.*

DATE DE PRELEVEMENT	STATION	$\frac{K^+}{Ca^{++} + Mg^{++}}$	FREQUENCE MOYENNE DE LA NEOTENIE
17/11/74	Hortus.....n° 13	0,03	0 %
17/11/74	Le Caylar..... n° 57	0,09	0 %
17/11/74	Mas Audran..... n° 59	0,04	0 %
17/11/74	Escandorgue..... n° 60	0,06	0 %
12/01/75	Blandas Sud..... n° 108	0,01	0 %
05/06/75	Blandas Sud..... n° 108	0,02	0 %
12/01/75	St Michel La Prade. n° 45	0,11	34 %
12/01/75	Sorbs..... n° 53	0,17	37 %
05/06/75	Combe Redonde..... n° 77	0,19	42 %
12/01/75	Saint Michel..... n° 49	0,32	45 %
05/06/75	Roubiac..... n° 9	0,22	50 %
17/11/74	St Baudille..... n° 16	0,26	79 %
12/01/75	St Baudille..... n° 16	0,22	79 %
12/01/75	Blandas Nord..... n° 112	0,44	91 %
05/06/75	Blandas Nord..... n° 112	0,16	91 %

L'expression de ces résultats en mEq/l et le calcul du rapport  $K^+/Ca^{++} + Mg^{++}$  nous a été suggéré par les travaux réalisés par Stolkowski et son équipe (article de synthèse : Stolkowski, 1970) à propos de l'action des cations sur les Vertébrés et principalement sur le déterminisme du sexe du Discoglosse.

Les valeurs obtenues pour ce rapport (tableau VII), mises en relation avec les fréquences moyennes de néoténie, observées dans les différentes stations, ont permis, après traitement des données par une calculatrice sur programme Olivetti, d'établir une courbe de régression (figure 4).

Elle indique que la fréquence de néoténie (y) est en corrélation positive avec le rapport  $K^+/Ca^{++} + Mg^{++}$  (x) : lorsque le rapport des principaux cations augmente, le taux de néoténie croît en fonction de l'équation  $(y) = 290,6 x - 8,3$ . Le coefficient de corrélation égal à 0,828 est hautement significatif ( $p < 0,01$ ).

On a signalé, pour les précédents facteurs écologiques analysés (pour la conductivité notamment), des exceptions qui interdisent d'arriver à des conclusions certaines sur le rôle prépondérant de chacun de ces facteurs dans la néoténie. Par contre, il est très remarquable de noter que, dans les quinze analyses effectuées, aucune n'a fourni de résultat discordant.

On peut remarquer que, parallèlement à la néoténie, on observe une déviation de la sex-ratio vers des valeurs plus basses (= 20 dans les stations n° 49, 77 et 112, au lieu de 107, dans la station de plaine n° 13), quand le rapport  $K^+/Ca^{++} + Mg^{++}$  s'élève, ce qui est en accord avec les résultats expérimentaux de Stolkowski et coll., 1968, 1969.

L'abondance du potassium dans une eau naturelle est un phénomène assez rare. Cet ion représente, en général, une faible proportion des cations et est souvent dix fois moins abondant que le sodium. Aussi, devant ce résultat, se pose le problème de l'origine de cet excès de potassium. Aucune mine de potasse, aucune usine d'engrais ou de traitement des betteraves, aucun champ cultivé, régulièrement enrichi en engrais inorganiques, ne peuvent être mis en cause pour l'expliquer.

Selon les pédologues, bien rares sont les roches ou les sols susceptibles de libérer de telles proportions d'ions potassium dans la région où se produit ce phénomène. Les hydrogéologues sont moins affirmatifs et il est évident que seule une analyse des boues argileuses qui colmatent le fond des lavognes et une analyse des terrains immédiatement voisins devrait permettre de préciser le rôle de ces argiles dans la composition chimique de l'eau. Il faudra l'envisager si l'on veut progresser dans cette direction.

Par ailleurs, on peut remarquer que le potassium est un ion abondant chez les végétaux comme chez les animaux. Et l'une des hypothèses qui semble acceptable pour expliquer l'origine de cet ion dans les eaux des stations à néoténie est son apport :

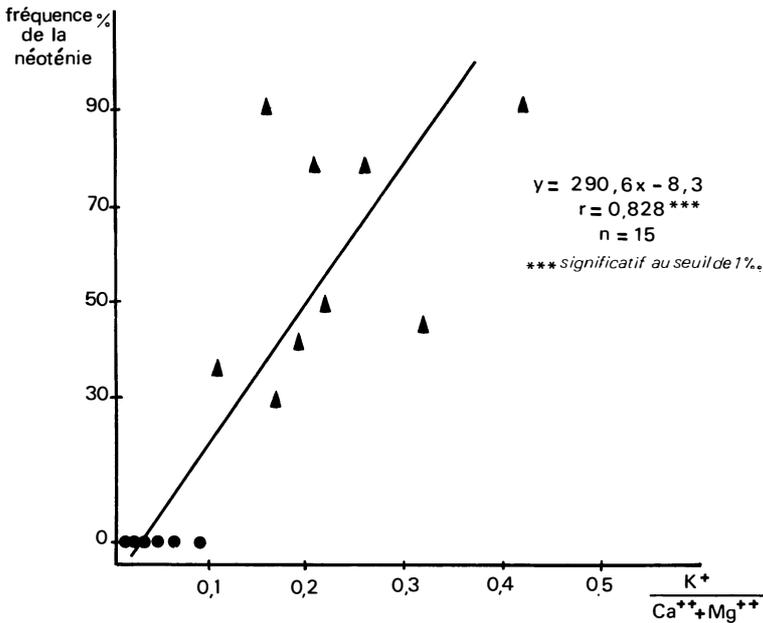


Figure 4. — Relation entre la fréquence de la néoténie et la valeur du rapport  $K^+/(Ca^{++} + Mg^{++})$

- soit par les végétaux (notamment par les feuilles mortes des chênes et des buis voisins des mares et par l'abondante végétation aquatique),
- soit par les animaux (et principalement par les déjections des ovins qui s'abreuvent à ces lavognes).

Il nous semble jusqu'ici difficile de préciser davantage l'origine de cet excès de potassium, car les mares qui présentent cette caractéristique, ne sont pas plus utilisées par les troupeaux que celles qui sont pauvres en potassium, ni plus riches en végétaux.

f) *Les facteurs biotiques.* — Aucun caractère particulier ne s'est dégagé des observations très générales que nous avons effectuées, aussi bien en ce qui concerne le peuplement végétal des mares et du domaine terrestre environnant qu'en ce qui concerne le peuplement animal.

Pour le peuplement végétal, une seule remarque peut être faite sur l'abondance du *Chara vulgaris*<sup>1</sup> et des *Potamogeton*. Par ailleurs, on a été frappé par l'abondance des espèces animales qui constituent un « réservoir alimentaire » important pour les

(1) L'effet bactéricide des *Chara*, est probablement à l'origine de la limpidité et de l'absence de putréfaction de ces eaux stagnantes.

tritons aquatiques. Comme les prédateurs des Urodèles sont rares dans ces régions, il en résulte que les mares permanentes et, en particulier, les mares qui présentent une néoténie fréquente du Triton palmé constituent des biotopes privilégiés où les tritons, consommateurs de troisième ordre, disposent d'une réserve alimentaire nettement plus large que dans le domaine terrestre voisin, caractérisé par des peuplements animaux très clairsemés (Massol, 1961).

## 7) SYNTHÈSE ÉCOLOGIQUE

En fonction des résultats obtenus dans cette analyse des différents facteurs écologiques, on peut envisager une sorte de « portrait-robot » (encore incomplet) des stations à forte fréquence de néoténie du Larzac :

- il est indispensable que ce soit une *mare permanente* et, en ce sens, le revêtement cimenté de ses rives peut favoriser le maintien de la néoténie en permettant la retenue des eaux ;
- elle doit être riche en invertébrés, en oxygène, en ions phosphates et nitrates, ainsi qu'en végétaux, pour constituer un *milieu propice à la vie aquatique des tritons* ;
- sa *température* peut évoluer entre + 1° et + 28° C, tout en étant plus basse que celle des stations de plaine, avec une valeur inférieure à 15° C, 8-10 mois par an. Ce facteur est lié à sa moyenne altitude (400-700 m) ;
- sa *conductivité* doit être faible, toujours inférieure à 200  $\mu\text{mhos/cm/cm}^2$ , ce qui nécessite sa localisation dans une région à forte pluviosité ;
- ses eaux doivent être *bicarbonatées, magnésio-calciques* et surtout contenir un *taux de potassium important*, pouvant représenter 35 à 40 % de la concentration globale en cations ;
- enfin, en arrière-plan, le *domaine terrestre* environnant doit être plutôt aride et pauvre, constituant un milieu très défavorable à la bonne survie de l'espèce.

## 8) TENTATIVE D'INDUCTION EXPÉRIMENTALE DE LA NÉOTÉNIE

Ces observations écologiques nous ont amenés à mettre en œuvre une expérimentation préliminaire, pour préciser le rôle des différents facteurs qui semblent impliqués dans la genèse de cette néoténie.

Des pontes de tritons palmés adultes, ont été mises en élevage pendant quinze jours à 18° C et réparties ultérieurement en six lots de 20 larves.

- Les trois premiers lots (A, B, C) ont été maintenus dans des cristallisoirs de cinq litres à la température ambiante (+ 20° C-25° C) en lumière naturelle :
  - le premier cristallisoir (A) contenait de l'eau de source du Lez (280  $\mu\text{mhos/cm/cm}^2$ ) ;
  - le second (B) contenait de l'eau de même provenance, mais diluée à 70  $\mu\text{mhos/cm/cm}^2$  avec de l'eau distillée dans le but de définir l'influence du faible degré de minéralisation dans l'origine de la néoténie ;
  - pour le troisième lot (C), on a utilisé de l'eau d'une mare à forte fréquence de néoténie (Station n° 16, Mont-Saint Baudille).
- Les trois autres lots, identiques aux précédents quant à la nature de leur contenu (A<sup>1</sup>, B<sup>1</sup>, C<sup>1</sup>) étaient placés dans une enceinte climatique de type Phytotron F.A.C.I.S. thermostatée à 12° C  $\pm$  0,1° C et réglée sur une photopériode 12 D et 12 L, avec une intensité lumineuse de 500 lux, de janvier à mai ; à 15° C, 16 L - 8 D et 1 500 lux de mai à sep-

TABLEAU VIII

*Elevage de larves de Triturus helveticus dans divers milieux.*  
(voir explication dans le texte)

		2 mois	4 mois	6 mois	8 mois	10 mois	12 mois	14 mois
TAUX DE METAMORPHOSE A 20° - 25° C	A	0	19 (95 %)					
	B	0	20 (100%)					
	C	0	20 (100%)					
TAUX DE METAMORPHOSE A 12° - 15° C	A'	0	0	2 (10%)	20 (100%)			
	B'	0	0	0	4 (20%)	10 (50%)	17 (85%)	18 (90%)
	C'	0	0	0	1 (5 %)	2 (10%)	5 (25%)	6 (30%)

tembre et retour à 12° C, 12 D - 12 L, 500 lux à partir de septembre.

L'expérience a été poursuivie pendant quinze mois.

Les résultats obtenus (tableau VIII) montrent que la métamorphose se produit toujours à 20-25° C, quelle que soit la composition chimique ou le degré de minéralisation des eaux. Par contre, à la température de 12 à 15° C, on a pu observer des retards notables de la métamorphose, allant de six mois, dans le cas d'un milieu bien minéralisé (A'), à quatorze mois, dans le cas d'un milieu bien dilué (B'). Après quinze mois dans le milieu C', seulement 6 larves sur 20 mises en élevage s'étaient métamorphosées.

La température apparaît donc comme un facteur limitant de la néoténie. Mais si les basses températures sont nécessaires, elles ne sont pas suffisantes pour induire le phénomène. Une faible concentration ionique, obtenue par dilution d'un milieu normalement minéralisé, entraîne un retard de métamorphose plus net, mais qui ne dépasse pas quinze mois.

Par contre, c'est bien la nature des eaux de mare à forte fréquence de néoténie (milieu C') qui semble plus directement impliquée dans son apparition. Il reste à préciser si le K<sup>+</sup> en excès est bien le facteur déterminant de cette néoténie.

### CONCLUSIONS ET DISCUSSION

De nos observations il résulte que, dans ce cas de néoténie, comme probablement dans beaucoup d'autres, il faut admettre une explication mixte, à la fois génétique et écologique. Une telle interprétation pousse à envisager les populations où survient la paedogénèse comme des *écotypes*, définis par leurs relations avec les facteurs écologiques, mais aussi par leur réactivité intrinsèque aux conditions du milieu. On peut donc considérer que la forte fréquence de néoténie de certaines populations de tritons du Larzac met en évidence l'influence de certains facteurs écologiques, se manifestant soit directement par une réaction « épigénétique », soit indirectement par le biais de la sélection naturelle. C'est de cette manière que Salthe et Mecham (1974) expliquent l'importance de la paedogénèse dans des populations d'Urodèles. Ces influences, complexes, laissent à penser qu'il sera difficile de connaître très précisément la où les causes de la néoténie sur le Larzac. Seules des preuves expérimentales permettront de préciser le rôle des facteurs écologiques retenus.

Cette analyse écologique a permis d'exclure le rôle de facteurs précédemment tenus pour responsables de certaines néoténies : en effet, ces milieux sont normalement pourvus en iode et ne semblent pas présenter les particularités décrites par Dodd et

Callan (1955) dans le milieu induisant la paedogenèse chez *Triturus helveticus*. L'éclairement, l'altitude et l'aspect des biotopes à néoténie du Larzac sont peu remarquables.

Par contre, des facteurs écologiques, qui ont été mis en cause fréquemment à propos d'autres cas décrits en Europe ou en Amérique du Nord, sont également susceptibles d'être incriminés dans la genèse de ces néoténies sur le Larzac.

Ainsi, la *température* a une influence bien connue sur la métamorphose et nombreux sont les travaux qui démontrent que le froid inhibe ce processus physiologique aussi bien chez les Urodèles (Zeller, 1899 ; Sasaki, 1924 ; Hartwig, 1936 ; Snyder, 1956 ; Fuhn, 1963) que chez les Anoures (Adler, 1916 ; Huxley, 1929 ; Delsol et Flatin, 1962 ; Frieden, 1968 ; Disclos, 1970).

Les travaux de Kollros (1961) et de Frieden et coll. (1965) ont montré que le froid agit en abaissant la sensibilité des tissus périphériques aux hormones thyroïdiennes, mais aussi en modifiant les métabolismes de diffusion, de concentration et l'excrétion des hormones thyroïdiennes (Yamamoto et coll., 1966). Mais ces auteurs ont démontré également la réversibilité de cette inhibition dès que la température est plus favorable ( $> 10^{\circ}$  C). Delsol et Flatin (1962) ont mis en évidence que la métamorphose reste possible chez les Anoures, même après 2 ans d'inhibition. Il en est probablement de même chez les Urodèles.

En conséquence, si la néoténie sur le Larzac n'était due qu'à une installation précoce du froid en automne, la métamorphose surviendrait inmanquablement au cours de l'été suivant, lorsque la température de l'eau atteint  $20^{\circ}$  C.

*L'aridité du domaine terrestre environnant un milieu aquatique, bien oxygéné et sans prédateurs*, est, selon divers auteurs, favorable à la néoténie partielle et à la paedogenèse. C'est du moins ce que Carpenter (1953), Levi et Levi (1955), Schuierer (1958), Brandon et Bremer (1967), Larson (1968) et Sprules (1974) envisagent pour expliquer les paedogénèses de divers *Ambystoma* et de *Dicamptodon ensatus* en Amérique du Nord.

L'influence de ce facteur sur les Urodèles ne peut être négligée, étant donné leur faible protection contre la dessiccation. Selon Sprules (1974) le désavantage que constitue une forte aridité pour ces animaux serait compensé si la vie aquatique était prolongée après, ou, mieux encore, avant la métamorphose. La paedogenèse supprimerait alors le risque que constitue la sortie de l'eau vers le « désert » environnant la mare.

A l'appui de cette hypothèse nous n'apportons aucun argument bien convaincant. Cependant, il paraît acceptable de penser que la sécheresse constitue un facteur de sélection naturelle important, capable de provoquer la disparition des animaux à compor-

tement trop terrestre et de favoriser ceux qui sont plus aquatiques. Peu à peu, la population s'orienterait ainsi vers un comportement plus favorable à sa survie.

*La faible minéralisation du milieu aquatique*, conséquence des fortes pluviosités de la région où survient cette importante paedogenèse, constitue un facteur dont le rôle est loin d'être évident. Pourtant, en Europe Centrale, Fühn (1963) a noté que les années pluvieuses étaient plutôt favorables à la néoténie, principalement dans l'espèce *Triturus vulgaris*. Nos observations concernant ce facteur écologique nous suggèrent également qu'il doit agir en favorisant la paedogenèse plutôt qu'en l'induisant, puisque des mares très peu minéralisées peuvent héberger des populations de tritons sans néoténie.

*L'accroissement du potassium* dans des biotopes à tritons paedogénétiques n'avait jamais été signalé jusqu'ici. Il reste cependant à démontrer son influence et à l'expliquer.

Ces observations d'ordre écologique ont débouché sur l'étude de l'influence du milieu sur les mécanismes endocriniens qui régissent la métamorphose. Mais, étant donné les nombreux points d'interrogation qui subsistent encore dans l'analyse écophysiologique de la métamorphose, il nous a été difficile d'établir une relation nette et précise entre les facteurs écologiques retenus et les mécanismes endocriniens qui induisent l'apparition de la néoténie et de la paedogenèse chez les Tritons palmés du Larzac.

L'étude morpho-fonctionnelle des glandes endocrines de ces animaux (Gabrion, 1976) suggère que leur fonction thyroïdienne est freinée et inhibée par un excès de prolactine. Or, quelques travaux tendent à démontrer que la prolactine pourrait jouer un rôle osmorégulateur (Crim, 1972 ; Wittouck, 1972-1975) et permettrait aux Amphibiens de s'adapter aux variations de salinité ou d'équilibre ionique du milieu. Plusieurs auteurs (Roth, 1955 ; Alvarado et Dietz, 1970 a et b) ont abordé l'étude des modifications physiologiques provoquées par une surcharge ou une déplétion ionique ( $K^+$ ,  $Ca^{++}$ ,  $Na^+$ ,  $Cl^-$ ) chez les Amphibiens. Mais rien n'est encore nettement précisé en ce qui concerne l'influence de l'équilibre ionique (et principalement le rôle d'un excès de potassium) sur le système neuroendocrinien qui contrôle la métamorphose.

Aussi ne pouvons-nous, en conclusion, que formuler une nouvelle hypothèse sur l'origine de la néoténie en masse que nous avons observée dans l'espèce *Triturus helveticus*, sur le Causse du Larzac. Des facteurs écologiques, comme la faible minéralisation du milieu aquatique et l'importance du potassium qui modifie l'équilibre ionique normal de l'eau, provoqueraient chez cette espèce d'Urodèles (et uniquement sur elle puisque l'espèce sympatrique *Triturus marmoratus* n'est pas néoténique) une décharge exceptionnelle de la prolactine, qui inhiberait la fonction thyroï-

dienne déjà ralentie par une température relativement basse et suspendrait ainsi le processus de métamorphose, sans interrompre la maturation sexuelle.

### SUMMARY

The physical, chemical, and biotic characteristics of the ponds where neotenic populations of Palmate newts are found in Southern France are described.

The frequency of neoteny is high in permanent ponds, at an altitude ranging from 400 to 700 m, on arid limestone plateaux with a yearly rainfall of 1500-2000 mm. In such areas there are large seasonal variations of water temperature, ranging from + 1 to + 28°C, water remaining cold (below + 15°C) for 8 to 10 months during the year. The saline content of water is low, as shown by conductivity figures (less than 200  $\mu\text{mhos/cm/cm}^2$ ).

No iodine deficiency was ever found in the ponds of the study area. A correlation has been found between the frequency of neoteny and the water concentration in Ca, Mg and particularly K (which may account for 35-40 % of the cations).

The aridity of the area surrounding the pools can also contribute to the selection of neotenic individuals, paedogenesis being of obvious adaptive value in such an environment.

### REMERCIEMENTS

Nous sommes très reconnaissants à Monsieur L. PASSAMA, Maître-Assistant de l'U.S.T.L., Institut de Botanique, Montpellier, de l'aide importante, théorique et pratique, qu'il nous a apportée dans l'analyse des cations.

Nous remercions Monsieur le Professeur AMANIEU, U.S.T.L., laboratoire d'Hydrobiologie, Montpellier, qui a bien voulu nous confier une malette portative HACH Chemicals pour effectuer les analyses de terrain, Monsieur le Directeur du laboratoire d'analyses du Centre de Techniques Biologiques de Grenoble-Seyssinet qui a effectué pour nous les dosages d'iode, ainsi que Madame CHAPAT et Monsieur BAYLET, service d'analyse des Eaux, Institut Bouisson-Bertrand, Montpellier, pour l'analyse complète des ions qu'ils ont effectuée sur certains de nos prélèvements.

### BIBLIOGRAPHIE

- ADLER, L. (1916). — Untersuchungen über die Entsteckung der Amphibien Neotenie. *Pflügers Arch.*, 164.
- ALVARADO, R.H. and DIETZ, T.H. (1970 a). — Effect of salt depletion on hydromineral balance in larval *Ambystoma gracile*. I. Ionic composition. *Comp. Biochem. Physiol.*, 33 : 85-92.
- ALVARADO, R.H. and DIETZ, T.H. (1970 b). — Effect of salt depletion on hydromineral balance in larval *Ambystoma gracile*. II. Kinetics of ion exchange. *Comp. Biochem. Physiol.*, 33 : 93-110.
- BLAIR, A.P. (1961). — Metamorphosis of *Pseudotriton pallescens* with iodine. *Copeia*, 1961 : 499.

- BOETTGER, C.R. et SCHWARZ, E. (1928). — Über neotenische Larven des Teichmolches (*Triturus vulgaris* L.). *Zool. Anz.*, 78 : 174-176.
- BOLKAY, I. (1918). — Az ifjanmaradásrol (neotenia) es az Axolotrol. *A. Termeszett*, 14 : 37-41.
- BOULENGER, G.A. (1917). — Les batraciens urodèles rapportés au genre *Euroctus*, leurs rapports éthologiques et phylogéniques. *C.R. Acad. Sci. Paris*, 164 : 709-801.
- BRANDON, R.A. et BREMER, D.J. (1966). — Neotenic newts, *Notophthalmus viridescens louisianensis* in southern Illinois. *Herpetologica*, 22 : 213-216.
- CADILLON, M. (1970). — *Les sols des Causses du Larzac*. Thèse de spécialité de Pédologie, Montpellier, 219 pages.
- CARPENTER, C.C. (1953). — An ecological survey of the herpetofauna of the Grand Teton-Jackson Hole area of Wyoming. *Copeia*, 1953 : 170-174.
- CHAMPY, C. et DEMAY, M. (1950). — Un axolotl de Triton palmatus. *C.R. Soc. Biol.*, 144 : 43-44.
- COMBES, P. (1970). — *Atlas hydrogéologique au 1/50000° du Languedoc-Roussillon*. Feuille de Montpellier, éditée par le C.E.R.G.H., U.S.T.L. Montpellier.
- CRIM, J.W. (1972). — Studies on the possible regulation of plasma sodium by prolactin in Amphibia. *Comp. Biochem. Physiol.*, 43 : 349-358.
- DE BETA (1864). — Note al prospetta sistematico degli anfi bi europei. In *Monografia degli Amphibi Urodeli italiani. Memorie dell'I.R. Istituto Veneto de Scienze, Lettere ed Arti*, 11, 363.
- DE FILIPPI, F. (1861). — Sulla larva de *Triton alpestris*. *Arch. Zool. Anat. Fisiol., Genova*, 1 : 206-211.
- DE FREMERY, P. (1928). — *Over neotenic bij Triton taeniatus Laur.*, Thèse, Université d'Utrecht.
- DELSOL, M. et FLATIN, J. (1962). — Arrêt de la métamorphose du têtard d'Alytes obstetricans par le froid et l'obscurité pendant 2 ans. Reprise normale du développement après cette diapause artificielle prolongée. *C.R. Soc. Biol.*, 156 : 53-55.
- DEXPAX, R. (1920). — Contribution à l'étude de la faune pyrénéenne : le Triton palmé dans les Pyrénées. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, 48 : 47-55.
- DISCLOS, P. (1970). — *Etude du développement post-embryonnaire des gonades d'un Amphibien anoure : Alytes obstetricans. Laur. Influence de facteurs exogènes et endogènes*. Thèse sc. Nat. Fac. Sci. Bordeaux.
- DODD, J.M. et CALLAN, H.G. (1955). — Neoteny with goiter in *Triturus helveticus*. *Quart. J. Microsc. Sci.*, 96, 121-128.
- DUNDEE, H.A. (1958). — *Habitat selection by aquatic Plethodontid salamanders of the Ozarks with studies of their life histories*. Dissertation, Univ. Of Michigan.
- EGGERT, B. (1934). — Zur Überwinterung der Larven von Molge alpestris Laur, unter besonderer berücksichtigung des Verhaltens der Schilddrüse. *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, 145 : 399-424.
- ENTZ, G. Jun. (1911). — A gôték neoténiája (Ein Fall von Neotenie bei *Molge vulgaris*). *Allatt. Közlem.*, 10 : 141-142 et 169-170.
- FRIEDEN, E. (1968). — Biochemistry of amphibian metamorphosis. In *Metamorphosis* (W. Etkin and L.I. Gilbert, eds.), Appleton, New York, 349-398.
- FRIEDEN, E., WAHLBORG, A. and HOWARD, E. (1965). — Temperature control of the response of tadpoles to triiodothyronine. *Nature*, 205 : 1173-1176.
- FUHN, I.E. (1963). — Sur un nouveau cas de néoténie en masse du triton vulgaire (*Triturus vulgaris* L.). *Vest. Csl. Zool. Spol.*, 27 : 62-69.
- GABRION, J. (1976). — *La néoténie chez Triturus helveticus Raz. Etudes morpho-fonctionnelle de la fonction thyroïdienne*. Thèse Sciences, Montpellier.

- GABRION, J., SENTEIN, P. et GABRION, C. (1977). — Les populations néoténiques de *Triturus helveticus* des Causses et du Bas-Languedoc : I. Répartition géographique et caractéristiques. *La Terre et la Vie*, 31 : 489-506.
- GAUSSEN, H. (1934). — *Carte de la pluviosité annuelle du sud de la France et des Pyrénées*. Ministère des Travaux Publics.
- GEZE, B. (1965). — *Carte géologique de la France*, feuille de *St-Affrique*, 1/80 000<sup>e</sup>, 3<sup>e</sup> édition.
- GISLEN, T. et KAURI, H. (1959). — Zoogeography of the Swedish Amphibians and Reptiles with notes on their growth and ecology. *Acta Vertebratica, Stockholm*, 1 : 197-397.
- HAMANN, O. (1880). — Uber kiementragende Tritonen. *Zeitschr. Naturwis. Jena*, 14 : 567-576.
- HARTWIG, H. (1936). — Uber die Beziehungen zwischen Schilddrüse und Entwicklung bei Salamander Larven unter dem Einfluss verschiedener Temperaturen. *Arch. Entwicklungsmech.*, 134 : 562-587.
- HARTWIG, H. et ROTMANN, E. (1940). — Experimentelle untersuchungen an einem Massenaufreten von neotenen *Triton taeniatus*. *Arch. Entwickl. Organismen, Berlin*, 140 : 195-251.
- HELLER, R. (1969). — *Biologie Végétale II — Nutrition et Métabolisme*. Masson et Cie, Edit. Paris, 578 pages.
- HENSLEY, M. (1964). — The tiger salamander in northern Michigan. *Herpetologica*, 20 : 203-204.
- HOMES, M.V. et VAN SCHOOR, G.H. (1969). — *La nutrition minérale des végétaux*. Masson et Cie, Edit. Paris, 162 pages.
- HUXLEY, J.S. (1929). — Thyroid and temperature in cold-blooded vertebrates. *Nature*, 123 : 712-720.
- KNAUER, F.K. (1883). — *Naturgeschichte der Lurche*. Wien Leipzig.
- KNOEPFFLER, L.P. et SOCHUREK, E. (1956). — Amphibien und Reptilien zwischen Banyuls und Terrarien. *Aquarien und Terrarien*, 3 : 147-151 et 181-183.
- KNOPF, G.N. (1962). — Paedogenesis and metamorphic variation in *Ambystoma tigrinum*. *Southwest. Natur.*, 7 : 75-76.
- KOLLROS, J.J. (1961). — Mechanisms of amphibian metamorphosis : hormones. *Amer. Zool.*, 1 : 107-114.
- LARSON, D.W. (1968). — The occurrence of neotenic salamanders *Ambystoma tigrinum diaboli* Dunn, in Devil's Lake, Nord Dakota. *Copeia*, 1968 : 620-621.
- LEVI, H.W. and LEVI, L.R. (1955). — Neotenic salamanders, *Ambystoma tigrinum* in the Elk Mountains of Colorado. *Copeia*, 1955 : 309.
- LIOU, T.N. (1929). — Etudes sur la géographie botanique des Causses. *Archives de Botanique*, 3 : 1-220.
- LODEWIJKS, J.M. (1948). — Onderzoekingen over mogelijke oorzaken van neotenie. Lekkerkerk, Holland, privately published. (Cité d'après Smith, M. (1951).
- MARRES, P. (1935). — *Les Grands Causses. Etudes de Géographie physique et humaine*. Imp. Arrault, Tours.
- MARZULLI, F.N. (1941). — The effects of hydrogen ion concentration upon the metamorphic pattern of thyroxin — and iodine — treated tadpoles. *J. Gen. Physiol.*, 25 : 623-647.
- MASSOL, J. (1961). — *Etude de la Faune de quelques mares du Plateau du Larzac*. Diplôme d'études supérieures, Faculté des Sciences, Montpellier.
- PALOC, H. (1972). — *Atlas hydrogéologiques du Languedoc-Roussillon. Carte Hydrogéologique de la Région des Grands Causses. Notice explicative*. C.E.R.H. Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier, 82 pages.
- POCRNJIC'Z. et KOSORIC'Dj. (1966). — New finding Sites of neotenic alpine tritons (*Triturus alpestris* F.). *Bull. Sci. Cons. Acad. RSF, Yougos.*, A, 11 : 251-253.

- RADOVANOVIC, M. (1953). — Herpetologische Notizen aus Jugoslawien. *Zool. Anz.*, 150 : 7-12.
- RADOVANOVIC, M. (1961). — Neue Fundorte neoteneischer Bergmolche in Jugoslawien. *Zool. Anz.*, 166 : 206-218.
- ROCEK, Z. (1974). — Beitrag zur Erkennung der Neotenie des Alpenmolches *Triturus alpestris* (Laurenti, 1768). *Vest Ceskosl. Spol. Zool. Ceskosl.*, 38 : 285-294.
- ROSEN, von B. (1940). — *Grönak ammarn*. Stockholm.
- ROTH, P. (1933). — Influence des constituants salins du milieu sur la métamorphose expérimentale chez les Batraciens. *C.R. Soc. Biol. Paris*, 113 : 342-348.
- ROTH, C.J. (1955). — Les métamorphoses des Batraciens. *C.R. Soc. Biol. Paris*, 98 pages.
- SALTHER, S.N. et MECHAM, J.S. (1974). — Reproductive and courtship patterns. In « *Physiology of the Amphibia* ». Lofts, B. Ed., Academic Press, New York, 2, 309-521.
- SALVAYRE, (1969). — *Géologie, Climatologie, Hydrologie superficielle et souterraine de la région Méridionale des Grands Causses*. Thèse de Doctorat d'Etat, Bordeaux.
- SASAKI, M. (1924). — On a Japanese salamander in Lake Kuttarush, which propagates like axolotl. *J. Coll. Agr. Hokkaido Imp. Univ.*, 15 : 1-30.
- SCHREIBERS, V. (1883). — Über die spezifische Verschiedenheit des gefleckten und des schwarzen Erd-Salamanders oder Molches un der höchst merkwürdigen, ganz eigentümlichen Fortpflanzung des letztern. *Isis*. Cité d'après Hartwig et Rotmann, 1940.
- SCHUIEBER, F.W. (1958). — Factors affecting neoteny in the salamander *Dicamptodon ensatus*. *Bull. S. Calif. Acad. Sci.*, 57 : 119-121.
- SELISKAR, A. et PEHANI, H. (1935). — Limnologische Beiträge zum Problem der Amphibienneotenie. Beobachtungen an Tritonen der Triglavseen. *Verh. int. Verein. Limnol., Beograd*, 7 : 263-294.
- SMITH, M. (1951). — *The British Amphibians and Reptiles*. Collins Ed. London, 318 pages.
- SNYDER, R.C. (1956). — Comparative features of the life histories of *Ambystoma gracile* (Baird) from populations at low and high altitudes. *Copeia*, 1956 : 41-50.
- SPRULES, W.G. (1974). — The adaptative significance of paedogenesis in North American species of *Ambystoma* (Amphibia : Caudata) : an hypothesis. *Can J. Zool.*, 52 : 393-400.
- STOLKOWSKI, J. (1970). — Le déterminisme ionique de la formation du sexe étudié chez un batracien Anoure : *Discoglossus pictus* (Otth) et dans le règne animal. *Biologie méd.*, 59 : 289-405.
- STOLKOWSKI, J., BELLEC, A. et MICHEL, O. (1968). — Action d'un extrait post-hypophysaire sur la répartition des sexes dans une population de têtards de *Discoglossus pictus*, Otth, élevés en solutions minérales. *C.R. Hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris, Série D*, 267 : 1308-1311.
- STOLKOWSKI, J., BELLAC, A. et MICHEL, D. (1969). — Action amphisexuelle du propionate de testosterone sous l'influence des variations de composition ionique du milieu chez les têtards de *Discoglossus pictus* Otth, élevés en solution minérale. *C.R. Hebd. Séanc. Acad. Sci. Paris, Série D*, 268 : 1623-1626.
- TERENT'EV, P.V. (1965). — *Herpetology*. Springfield, Virginia, U.S. Department of Commerce.
- THIAULT, M. (1968). — Reconnaissance phyto-écologique des Hautes Terres des Grands Causses lozériens. *C.N.R.S., Document n° 37*, 117 pages.
- TIHEN, J.A. (1958). — Comments on the osteology and phylogeny of ambystomatid salamanders. *Bull. Florida State Mus.*, 3 : 1-50.

- TOBLER, A. (1947). — Die Einfluss des Liechtansfalles auf den Ablauf der Metamorphose und auf die Gonadenentwicklung von *Triton alpestris*. *Rev. Suisse Zool.*, 54 : 401.
- TOIVONEN, S. (1952). — Ein Fall von partieller Neotenie bei *Xenopus laevis* Daud. und experimentelle Untersuchungen zu seiner kausalen Erklärung. *Arch. Soc. Zool. Bot. Fenn. Vanamo*, 6 : 107-123.
- TWISLTON, G. (1963). — Notes on the breeding of *Salamandra salamandra* in captivity. *J. Northants. Natur. Hist. Soc. Field Club*, 34 : 193-195.
- VAN DEN BERGHEM, C. (1963). — *Etude sur la végétation des Grands Causses du Massif Central de la France*. 285 pages.
- VAN GELDER, J.J. (1973). — Ecological observations on Amphibia in the Netherlands. II. *Triturus helveticus* Razoumowski : migration, hibernation and neoteny. *Netherlands Journal of Zoology*, 23 : 86-108.
- WESTHOFF, F. (1898). — Geschlechtsreife Larve von *Triton taeniatus* Laur. *Zool. Anz.*, 16 : 256-258.
- WITTOUCK, P.J. (1972). — Modification de la rétention du sodium chez *Ambystoma mexicanum* (Axolotl), intact et hypophysectomisé sous l'effet de la prolactine. *Arch. Internat. Physiol. Biochem.*, 80 : 373-381.
- WITTOUCK, P.J. (1975). — Influence de la composition saline du milieu sur la concentration ionique du sérum chez l'Axolotl, intact et hypophysectomisé. Effet de la prolactine. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 27 : 169-178.
- WOLTERSTORFF, W. (1896). — Über geschlechtsreife Molchlarven. *Bl. Aquar und Terrar.*, 7 : 122-125.
- YAMAMOTO, K., KANSKI, D. et FRIEDEN, E. (1966). — The Uptake and excretion of thyroxine, triiodo-thyronine and iodine in Bullfrog tadpoles after immersion or injection at 25° and 6°C. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 6 : 312-324.
- ZELLER, E. (1899). — Zür Neotenie der Tritonen. (Cité d'après Hartwig et Rotmann, 1940).