

Analyses expérimentales comparant la croissance et la survie des larves de triton crêté (*Triturus cristatus*) et des larves de l'hybride genevois (*Triturus cristatus* x *Triturus carnifex*)

Table des matières :

| | |
|---|----|
| Introduction | 2 |
| Matériel et méthodes | 5 |
| Animaux étudiés | |
| Reproduction | |
| Préparation des grands aquariums à Boudry | |
| Expérience dans les grands aquariums | |
| Expérience sur la voracité des larves | |
| Traitements statistiques | |
| Résultats | 9 |
| Effet de l'espèce et de la densité sur la croissance des larves | |
| Effet de l'espèce et de la densité sur la survie des larves | |
| Effet de l'espèce et de la densité sur la voracité des larves | |
| Comparaison de l'activité des larves de <i>Triturus cristatus</i> et hybrides | |
| Discussion | 14 |
| Effet de l'espèce et de la densité sur la croissance des larves | |
| Effet de l'espèce et de la densité sur la survie des larves | |
| Effet de l'espèce et de la densité sur la voracité des larves | |
| Comparaison de l'activité des larves de <i>Triturus cristatus</i> et hybrides | |
| Conclusion | 18 |
| Remerciements | 19 |
| Bibliographie | 20 |
| Annexes | 24 |
| Annexe I | |
| Annexe II | |
| Annexe III | |
| Annexe IV | |
| Annexe V | |

Introduction :

Bien qu'il existe des cas d'espèces introduites depuis longtemps, il y a de plus en plus d'espèces introduites que cela soit de manière délibérée ou accidentelle. Certaines introductions ont des raisons économiques et peuvent paraître souhaitables. N'oublions pas que de nombreuses espèces de plantes cultivées pour leurs vertus alimentaires sont exotiques (Boudouresque 2005). Il ne faut pas croire que toutes les espèces introduites s'acclimatent à leur nouvel habitat. D'après Maslak, sur cent espèces introduites, dix s'acclimatent et une devient invasive (Maslak 2001). C'est justement ce cas sur cent qui pose des problèmes. Ces espèces invasives sont reconnues comme étant néfaste au biotope où elles sont introduites, donc aux espèces autochtones. Ces introductions d'espèces sont considérées comme étant la deuxième plus grande menace pour la diversité biologique, immédiatement après la disparition des milieux naturels (Klaus 2002). Un des exemples les plus frappants en Suisse est celui de l'écrevisse américaine (*Orronectes limosus*) et de l'écrevisse signal (*Pacifastacus leniusculus*). En effet, ces deux espèces d'écrevisses ont été introduites en Europe du Nord à des fins économiques. Malheureusement, ces espèces sont en train de progresser en Europe et remplacent les espèces indigènes. De plus, elles sont porteuses d'un champignon pathogène qui s'attaque aux espèces locales (Stucki et Zaugg 2006). Les effets de ces espèces étrangères peuvent être perçus soit de manière directe, d'habitude par une altération de la structure trophique et spatiale de la communauté, ou soit de manière indirecte par une altération de la composition des espèces (Arntzen et Thorpe 1999). Même si peu d'espèces introduites deviennent invasives, de nombreuses extinctions d'espèces auraient comme cause principale la compétition avec une espèce invasive. En effet, un cas d'extinction sur cinq a comme unique cause l'impact d'une espèce invasive et pour 51% des cas, cet impact est nommé comme une des causes (Clavero et Garcia-Berthou 2005).

Une espèce introduite a un impact beaucoup plus grand sur l'espèce autochtone si les deux espèces sont fortement liées. En effet, s'il y a une similarité écologique, les chances de compétition vont augmenter. Par contre, s'il y a une similarité génétique, nous nous trouvons dans un cas d'hybridation (Brede et al. 1999). Il existe des cas d'hybridation entre des espèces invasives et des espèces indigènes aussi bien chez les plantes (Burgess et Husband 2006) que chez les animaux (Riley et al. 2003).

En biologie, une espèce en est une si elle produit des descendant fertiles. Dans la majorité des cas, les hybrides chez les animaux sont stériles et la perte d'énergie lors de ces reproductions signifie que des mécanismes pour empêcher l'hybridation doivent se développer dans la nature. Les différences entre les espèces dans le comportement reproductif signifient qu'habituellement les mâles et les femelles répondent favorablement au sexe opposé s'il s'agit uniquement de la même espèce. Par ce mécanisme, les « erreurs » entre espèces sont évitées (Pfennig 2000). Pourtant ce n'est pas toujours le cas. Dans la nature, il se peut que l'hybride ait un impact sur les espèces parentales. Celui-ci est fortement influencé par le succès reproducteur des descendants hybrides par rapport aux individus purs avec lesquels ils coexistent. (Edmands 1999; Hotz et al. 1999). Attention toutefois à ne pas tirer rapidement des conclusions. Le succès reproducteur des hybrides peut varier d'une génération d'hybride à l'autre (Arnold et Hodges 1995). En effet, un succès reproducteur supérieur peut être observé dans les premières générations d'hybrides et s'estomper par la suite (Edmands 1999). Aujourd'hui, il est reconnu que l'hybridation en milieu naturel est un processus à long terme qui peut avoir plusieurs effets sur l'évolution et la biologie des espèces (Arnold 1997; Dowling et Secor 1997). Nous trouvons deux catégories de modèles expliquant le maintien d'une zone hybride. La première catégorie nous dit que le succès reproducteur des hybrides ne

dépend pas de l'environnement. Dans cette catégorie, le modèle de zone hybride le plus connu est celui de la zone de tension (Barton et Hewitt 1985). Mais souvent, les données indiquent que le succès reproducteur des hybrides est dépendant de l'environnement. Pour cette catégorie, certains modèles considèrent que le succès reproducteur des hybrides est inférieur à celui des individus purs tel que le modèle de zone hybride en mosaïque (Harrison 1986; Howard 1986). D'autres considèrent que le succès reproducteur des hybrides peut être inférieur, égal ou supérieur en fonction de l'habitat dans lequel les hybrides se trouvent tels que le modèle de supériorité délimitée des hybrides (Moore 1977) et le modèle de nouveauté évolutive (Arnold 1997).

Chez les tritons, généralement, là où l'aire de répartition de deux espèces ou plus se superposent fortement, l'hybridation est absente ou très rare. Au contraire, quand les aires de répartition se superposent que légèrement, l'hybridation est plus fréquente. Des espèces qui ont des aires de répartition similaires nous font penser que lors de l'évolution, des mécanismes se développent pour prévenir les accouplements entre différentes espèces (Griffiths 1996). Un des meilleurs exemples est celui du triton lobé (*Triturus vulgaris*) et du triton palmé (*Triturus helveticus*) qui ont des aires de répartition se superposant fortement au nord-ouest de l'Europe. Le comportement de parade de ces deux espèces est très similaire, mais l'agitation de la queue est plus rapide et est utilisé plus souvent chez le triton palmé (Halliday 1977). Ce mécanisme permet d'éviter en grande partie l'hybridation même si celle-ci peut avoir lieu dans de rares cas (Arntzen et al. 1998).

En règle générale, les espèces de même taille vont éviter la compétition en ne vivant pas dans les mêmes étangs ou en vivant dans des régions géographiques différentes (Van Buskirk, sous presse). En Suisse, le triton crêté (*Triturus cristatus*) et le triton crêté italien (*Triturus carnifex*) ont des aires de répartition clairement séparées. La chaîne des Alpes fait office de barrière naturelle. Le triton crêté se trouve au Nord des Alpes et le triton crêté italien vit au Sud des Alpes, dans le canton du Tessin. Le triton crêté italien fut introduit dans des circonstances peu claires dans le canton de Genève au nord des Alpes. Les analyses génétiques réalisées sur des tritons crêté italien à Genève comparées à des échantillons provenant de son aire géographique naturelle montre qu'il appartient à la sous-espèce de l'ouest (*Triturus carnifex carnifex*) et non à la sous-espèce de l'est (*Triturus carnifex macedonicus*) (Arntzen et Thorpe 1999). Il semble que le triton crêté italien a été élevé à des fins commerciales à Genève. Mais, on ignore si ces amphibiens importés se sont échappés ou s'ils ont été remis volontairement en liberté (Gremaud 2002). La date de cette introduction est encore plus floue. Cependant, une étude a trouvé un échantillon au musée d'histoire naturelle de Genève qui a été enregistré en 1908 et qui correspondrait par une mesure de rib-bearing vertebrae (RBV) à du triton crêté italien. Nous pourrions donc estimer que cette introduction date d'au moins plus d'un siècle (Arntzen et Thorpe 1999). L'espèce introduite a ensuite diffusée de façon lente au détriment de l'espèce autochtone dans le bassin de Genève. Entre 1987 et 1997, 16 populations sur 18 étudiées étaient identifiées comme *Triturus carnifex* ou comme population mixte *Triturus carnifex* – *Triturus cristatus* (Arntzen et Thorpe 1999). Les deux populations restantes contenant l'espèce pure de *Triturus cristatus* se trouvent à l'extrémité nord-est du bassin, en France voisine. Nous voyons donc qu'il y a déjà dix ans qu'il n'y a plus de site avec uniquement du triton crêté dans le canton de Genève. Cela nous montre que même lente cette diffusion existe et est néfaste à l'espèce autochtone.

Les populations de triton crêté sont en nette régression dans toute la Suisse (Schmidt et Zumbach 2005). Cette diminution de l'espèce est encore plus forte dans le cas du canton de Genève. En effet, dans le cas d'une introduction d'espèce, les espèces les plus liées génétiquement à l'espèce introduite vont être celles qui en souffriront le plus (Arntzen et

Thorpe 1999). Dans le cas du canton de Genève, l'introduction de *Triturus carnifex* a surtout eu un impact négatif sur *Triturus cristatus*. En effet, ces deux espèces étaient encore considérées comme faisant partie de la même sous-espèce il n'y a pas si longtemps. Cette forte diminution de l'espèce autochtone est un grand problème pour la biodiversité, c'est pourquoi nous avons entrepris cette étude.

Comme l'espèce introduite remplace progressivement l'espèce autochtone par hybridation, nous pouvons supposer qu'il y a une compétition dans l'étang entre l'hybride et l'espèce indigène. Cette compétition peut avoir lieu à plusieurs niveaux. Sur les adultes, pour la reproduction et/ou les ressources, mais aussi sur les nombreuses larves présentes dans les étangs. Dans le cadre de notre travail, nous avons décidé de nous intéresser à la compétition chez les larves. Les larves des deux espèces se trouvent au même moment dans les étangs lorsque *Triturus cristatus* et l'hybride cohabitent. En effet, le temps nécessaire à leur développement couplé à la nature temporaire de nombreux étangs signifie qu'il y a peu de temps pour la période de reproduction si l'on veut que les larves puissent se développer avant les périodes de l'année les plus froides (Griffiths 1996). De plus, l'étape larvaire donne une bonne idée sur les populations adultes suivantes (Smith 1987 ; Semlitsch et al. 1988 ; Berven 1990 ; Pechmann 1995). Nous pouvons exclure un aspect important de la compétition, il s'agit de la réponse à la prédation. Il a en effet été démontré que les deux espèces parentales répondent de manière quasiment similaire à la présence d'un prédateur dans des conditions expérimentales (Schmidt et Van Buskirk, 2005). La compétition intraspécifique est un élément très important chez les larves (Griffiths 1996). En effet, si la compétition chez les larves augmente, celles-ci mettront plus de temps à se développer, se métamorphoseront à une taille inférieure et auront donc des chances de survie réduite (Baker 1990). Nous voyons donc que si les larves hybrides résistent mieux à la compétition que les larves de l'espèce autochtone, les hybrides prendront un avantage qui permettra d'exclure l'autre espèce.

Notre étude veut essayer de voir s'il y a une différence significative de compétition entre les larves de *Triturus cristatus* et les larves hybrides du canton de Genève. Tout d'abord nous voulons voir s'il y a une différence entre la croissance et la survie des larves. Nous savons que la densité joue un rôle très important dans le développement des larves (Petranka 1989 ; Semlitsch 1993 ; Brunkow et Collins 1996 ; Parris et al. 1999). Nous allons donc changer la densité pour voir si les larves hybrides supportent mieux de hautes densités que les larves de *Triturus cristatus*. Par la suite nous aimerions savoir si les larves hybrides sont plus voraces ce qui les rendraient plus compétitives. Cette différence pourrait expliquer un taux de croissance différent entre les larves hybrides et les larves de l'espèce indigène. Comme l'hybride progresse au détriment de l'espèce autochtone, c'est qu'il est supérieur à celle-ci à un moment de sa vie. En comparant la croissance et la survie des larves en fonction de la densité, nous pourrions comprendre pourquoi l'espèce autochtone se fait remplacer par des hybrides en Suisse romande.

Matériel et Méthode :

Animaux étudiés :

Pour la reproduction, nous nous sommes rendus à différents endroits en Suisse, afin de prélever des adultes des trois taxons désirés. Pour les adultes de *Triturus carnifex*, nous sommes allés faire nos captures au Tessin dans la région de Locarno. Nous avons capturé plusieurs couples à Losone dans un étang forestier et d'autres couples à Gudo dans des gouilles formées par l'homme pour la reproduction des amphibiens. Par la suite, nous avons encore récupéré 4 couples de Neggio afin d'augmenter nos chances pour la reproduction. Pour les adultes de *Triturus cristatus*, nous sommes allés les capturer dans le Chablais à Saint-Triphon et dans le canton d'Argovie dans une réserve proche de Rottenschwil. Pour les individus hybrides, nous avons capturé les adultes dans le canton de Genève. Il s'agissait de couples provenant de Malagnou, lieu présumé d'introduction de *Triturus carnifex* et à Champlong dans une ancienne carrière.

Nous avons utilisé deux techniques afin de capturer ces différents individus. Tout d'abord, nous sommes allés en début de soirée dans les étangs munis de lampes torches puissantes à large faisceau et d'épuisettes. L'autre technique étant la pose de nasses. Il s'agissait de pièges avec de petites mailles. Ces nasses étaient de forme rectangulaire et de taille 50x20x20cm. Aux deux extrémités, il y avait une ouverture d'un diamètre de huit centimètres. Les tritons rentraient par ces trous et ne ressortaient pas. Nous avons donc placé un certain nombre de nasses en fonction de la taille de l'étang. Dans chacune de ces nasses, nous avons placé une bouteille en PET vide afin de maintenir la nasse en surface pour que nos individus capturés puissent venir respirer. Nous placions les nasses le soir après avoir capturé au filet et nous venions les reprendre le lendemain matin.

Reproduction :

Une fois les captures terminées, nous nous sommes retrouvés avec :

| | |
|----------------------------|---------------------------|
| 3 couples de Losone | <i>Triturus carnifex</i> |
| 3 couples de Gudo | |
| 4 couples de Neggio | |
| 3 couples de Rottenschwil | <i>Triturus cristatus</i> |
| 8 couples de Saint-Triphon | |
| 2 couples de Malagnou | Hybrides |
| 6 couples de Champlong | |

Chaque couple était placé dans un aquarium. Il s'agissait en fait de cage pour les rongeurs que nous avons empruntés au laboratoire de parasitologie. Ces aquariums mesuraient 60x30x20cm. Nous les avons remplis avec de l'eau provenant d'étangs, afin de ne pas trop perturber nos individus. La moitié de ces couples ont été placés dans le garage de Thomas Ferrantin au Locle et l'autre moitié chez moi à La Chaux-de-Fonds. Nous avons réparti les couples de manière à avoir des individus de chaque lieu au Locle et à La Chaux-de-Fonds. Les adultes ont été nourrit chaque jour avec des vers de terre et de petits cubes de cœur de bœuf. Parfois nous donnions aussi des larves sèches de moustique. Nous avons placé quelques cailloux pour permettre à nos tritons de se cacher.

Dans les étangs, les tritons pondent leurs œufs sur les plantes aquatiques. Pour les remplacer, nous avons découpé des bandes dans des sacs poubelles (Scheuber 2001) que nous avons fait tenir avec des cailloux. Lorsque nous constatons qu'il y avait des œufs pondus, nous enlevions le plastique et le plaçons dans un nouvel aquarium jusqu'à l'éclosion. Malheureusement, nous avons constaté que la reproduction ne donnait que peu de résultats. Au lieu des 216 larves que nous avions pronostiquées, nous n'avons obtenu qu'une trentaine de larve. Ces larves ont été nourries avec du plancton jusqu'au transfert à Boudry.

Préparation des grands aquariums à Boudry :

Pour nos expériences sur les larves, nous avons utilisé des aquariums de 1000 litres que nous avons placés sur le terrain d'un horticulteur à Boudry. Ces aquariums nous ont été prêtés par l'Université de Zürich. Une fois à Boudry, nous les avons nettoyés avec du savon. Ensuite nous les avons placés en quatre lignes de neuf aquariums que nous avons calés avec de la terre et des cailloux. Au début du mois d'avril, nous avons rempli les aquariums avec de l'eau du robinet pour compléter l'eau de pluie déjà présente. Dix jours plus tard, nous avons mis des feuilles mortes de Chêne et d'Hêtre que nous avons récoltées l'automne précédent. Quelques jours plus tard, des algues inattendues se sont développées dans certains aquariums. Nous avons donc mélangés les feuilles afin d'accélérer leur décomposition pour faire diminuer le pH. Cette diminution de pH allait empêcher le développement des ces algues. Nous avons ensuite ajouté du plancton après l'avoir filtré afin de ne pas placer d'ennemis naturels dans les aquariums. Après trois ajouts, nous commençons à voir le plancton se développer lorsque nous regardions les bords de l'aquarium. Enfin, nous avons placé quatre grands escargots (*Lymnaea* sp.) dans chaque aquarium. Après quelques jours nous avons pu placer les larves de tritons dans ces aquariums.

Expérience dans les grands aquariums :

Pour voir si les larves hybrides se développent mieux que les larves de l'espèce indigène *Triturus cristatus*, nous avons décidé de mesurer la compétition intraspécifique. Pour cela, nous avons changé la densité dans les aquariums et nous avons mesuré la survie et la croissance. Nous n'avons par contre pas mesuré la compétition interspécifique entre les larves de *Triturus cristatus* et les larves hybrides. En effet, dans la première partie du travail qui consistait à trouver des tritons crêtés dans les cantons de Genève et Vaud, nous nous sommes rendus compte que la différence morphologique entre les véritables *Triturus cristatus* et les hybrides était minime. Nous ne pouvions donc pas prendre le risque pour nos expériences de mélanger ces deux groupes. Pour voir la survie et la croissance des larves, nous avons utilisé le design suivant avec 3 répétitions.

| Espèce | Nb larves | Nb larves | Nb larves | Nb larves | Nb larves | Nb larves |
|---------------------------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|
| <i>Triturus cristatus</i> | 3 | 6 | 9 | 0 | 0 | 0 |
| Hybride | 0 | 0 | 0 | 3 | 6 | 9 |
| Etiquette | A | B | C | D | E | F |

Comme nous n'avons pas obtenus assez de larves avec les couples capturés, nous nous sommes donc rendus dans les étangs pour capturer des larves en nombre suffisant. Nous avons capturé ces larves avec des épuisettes. Nous avons ensuite regardé qu'elles soient de la même taille que celles nées chez nous. Pour le transport, nous avons utilisé des bouteilles en

PET pleines afin d'éviter au maximum les secousses. Une fois que nous avons eu assez de larves, nous les avons amenées à Boudry où se trouvaient nos aquariums extérieurs. Malheureusement, nous n'avons pas trouvé de larves de *Triturus carnifex* au Tessin.

A Boudry, nous avons placé nos 36 aquariums, dans une configuration 4 x 9. Nous avons réparti de façon aléatoire nos larves dans 3 blocs. La répartition s'est faite comme cela :

| | | | | | | | | |
|----------|--|----------|----------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|----------|
| | | | | | <i>C</i> | | | <i>A</i> |
| | | | | | <i>F</i> | <i>D</i> | <i>B</i> | <i>E</i> |
| <i>C</i> | | <i>D</i> | | <i>F</i> | <u><i>A</i></u> | <u><i>B</i></u> | | |
| <i>E</i> | | <i>A</i> | <i>B</i> | <u><i>F</i></u> | <u><i>E</i></u> | <u><i>C</i></u> | <u><i>D</i></u> | |

A, B, C, D, E et F : Premier bloc

A, B, C, D, E et F : Deuxième bloc

A, B, C, D, E et F : Troisième bloc

Un bloc n'a pas été utilisé, car nous ne voulions pas capturer trop de larves par étang. Les places vides dans chaque bloc étaient celles qui auraient dû recevoir les larves de *Triturus carnifex*.

Pour répartir les larves dans l'aquarium correspondant, nous avons procédé comme cela :

Premièrement nous avons pesé chaque larve. Pour faire cela, nous avons utilisé une balance précise à +/- 0,0001g. Nous avons séché chaque larve avec du papier absorbant pour limiter au maximum l'erreur. Ensuite, par tirage au sort, nous avons placé les larves dans l'aquarium avec 3, 6 ou 9 individus.

Pendant que nos larves se développaient, nous avons voulu regarder si les larves d'hybrides avaient plus ou moins d'activité que les larves de *Triturus cristatus*. Pour chaque bloc nous avons regardé 3 fois avec 7 jours d'intervalles le nombre de larves visibles pour chaque aquarium. Comme la visibilité n'était pas la même pour chaque aquarium, nous avons donc mis un code de visibilité de l'eau :

- 0 ; on ne voit rien du tout à part notre reflet.
- 1 ; on voit dans l'aquarium seulement le haut des côtés.
- 2 ; on voit sur les côtés jusqu'au fond.
- 3 ; les côtés sont visibles jusqu'au fond ainsi qu'une partie du centre.
- 4 ; tout le fond visible mais l'eau est trouble.
- 5 ; visibilité de l'eau parfaite.

A la fin de l'expérience, nous avons regardé le nombre de tritons visibles par rapport au nombre de tritons vivants.

Nous avons ensuite laissé les larves se développer jusqu'au moment où nous constatons qu'elles approchaient de la métamorphose. A ce moment-là, nous recherchions les larves de chaque aquarium. Nous avons noté tout d'abord le nombre de larve ayant survécu pour mesurer la survie en pourcent de chaque aquarium. Ensuite nous avons pesé chaque larve. Pour finir, nous avons fait la moyenne de la croissance pour chaque aquarium.

Expérience sur la voracité des larves :

Nous avons également décidé de regarder si l'une ou l'autre des deux espèces était plus vorace que l'autre. Pour chaque bloc, nous avons pris aléatoirement 2 ou 3 larves de chaque aquarium. Nous les avons placées individuellement dans de petits aquariums prêtés par le laboratoire de parasitologie. Ces aquariums mesuraient 30x20x30 cm. Dans chaque aquarium, nous avons placé un litre et demi d'eau provenant des aquariums des Boudry. Nous avons ensuite placé les larves et nous avons attendu deux heures pour que celles-ci s'habituent à leur environnement. Chacune de ces larves n'a pas eu de nourriture le jour précédent l'expérience. Après ces deux heures d'attente, nous placions dans chaque aquarium, 20 larves de Chironomides. Après une heure et demie, nous retournions vers les larves et comptions le nombre de larves de Chironomides mangées par chaque larve de triton.

Une fois ces expériences terminées, nous avons laissé les larves finir leur métamorphose et nous les avons placées dans un aquarium. Nous avons placé dans ce dernier de l'eau sur une moitié et de la terre sur l'autre moitié pour que chaque individu puisse retourner sur terre quand il le désirait. Une fois que tous les individus ont réalisé la métamorphose, nous les avons ramenés dans leur étang d'origine.

Traitements statistiques :

Lorsque nous avons fini de peser les larves, nous avons le poids au début et le poids à la fin de l'expérience, il nous fallait donc calculer le taux de croissance pour chaque aquarium. Nous avons utilisé la formule suivante : $\text{croissance} = \exp \{ [\log (\text{masse finale}) - \log (\text{masse initiale})] / \text{jours} \} - 1$ (Anholt et al, 2000). A partir de ce résultat, nous avons pu faire une ANOVA avec la croissance comme réponse. Grâce à cette analyse, nous pouvons voir s'il y a des différences significatives pour les effets principaux. Comme effets principaux, nous avons les espèces (*Triturus cristatus* et Hybride) le nombre d'individus par aquarium (3, 6 et 9) et la répétition (1, 2 et 3). En plus, nous avons l'effet combiné entre espèces et nombre d'individus. Nous avons également réalisé une ANOVA pour le taux de survie. Les effets principaux sont exactement les mêmes que pour l'ANOVA de la croissance. Ces deux analyses vont donc nous permettre de voir s'il y a une différence de croissance et de survie entre les larves de *Triturus cristatus* et les larves hybrides du canton de Genève.

Pour voir si les larves hybrides sont plus voraces que les larves de *Triturus cristatus*, nous avons également fait une ANOVA pour le nombre de larves de Chironomides mangées. Dans ce cas, les effets principaux sont les mêmes que pour les deux ANOVA précédentes, c'est-à-dire, répétition, nombre d'individus, espèces et la combinaison nombre d'individus – espèce. Pour l'expérience sur l'activité des larves, nous n'avons fait aucune analyse statistique, un simple graphe suffit à présenter les résultats.

Résultats :

Effets de l'espèce et de la densité sur la croissance des larves :

Tout d'abord, nous avons pesé toutes les larves et nous avons fait la moyenne pour chaque aquarium, ce qui est présenté dans le tableau 1.

Tableau 1. Nous pouvons voir sur ce tableau le poids de chaque aquarium au début de l'expérience sur la colonne de droite. La deuxième colonne montre l'espèce présente dans l'aquarium. La troisième colonne montre s'il s'agit de la première, la deuxième ou la troisième répétition alors que la quatrième colonne montre la densité de l'aquarium.

| Aquarium | Espèce | Repetition | NumberOfIndividual | StartMeanWeight (g) |
|----------|---------------------------|------------|--------------------|---------------------|
| A1 | <i>Triturus cristatus</i> | 1 | 3 | 0.3092 |
| B1 | <i>Triturus cristatus</i> | 1 | 6 | 0.2908 |
| C1 | <i>Triturus cristatus</i> | 1 | 9 | 0.3066 |
| A2 | <i>Triturus cristatus</i> | 2 | 3 | 0.2598 |
| B2 | <i>Triturus cristatus</i> | 2 | 6 | 0.2843 |
| C2 | <i>Triturus cristatus</i> | 2 | 9 | 0.2989 |
| A3 | <i>Triturus cristatus</i> | 3 | 3 | 0.2144 |
| B3 | <i>Triturus cristatus</i> | 3 | 6 | 0.2954 |
| C3 | <i>Triturus cristatus</i> | 3 | 9 | 0.4311 |
| G1 | Hybride | 1 | 3 | 0.2580 |
| H1 | Hybride | 1 | 6 | 0.2316 |
| I1 | Hybride | 1 | 9 | 0.2448 |
| G2 | Hybride | 2 | 3 | 0.3393 |
| H2 | Hybride | 2 | 6 | 0.2902 |
| I2 | Hybride | 2 | 9 | 0.3494 |
| G3 | Hybride | 3 | 3 | 0.4625 |
| H3 | Hybride | 3 | 6 | 0.2779 |
| I3 | Hybride | 3 | 9 | 0.2912 |

Nous constatons sur ce tableau, que pour les deux premières répétitions, nous avons eu des larves de poids assez identique. En effet toutes ces moyennes sont homogènes. Il n'y a pas de valeurs supérieures à 0,3494g. Par contre, pour la troisième répétition, nous nous sommes retrouvés avec des larves plus grosses. En effet, à ce moment là, nous n'avons plus trouvé de larves plus petites dans les étangs. Cela explique les valeurs de 0,4311 et 0,4625 dans ce tableau. Ces chiffres ne posent pas de réels problèmes. En effet, une étude sur des larves de salamandre a montré que la variabilité individuelle des larves au début de l'expérience n'influence pas la croissance des larves (Brunkow et Collins 1996)

Pour pouvoir si la croissance est dépendante de l'espèce ou de la densité, nous avons réalisé une ANOVA afin de voir si une des variables est significative à $P < 5\%$. Nous pouvons voir avec cette analyse si les larves d'hybrides ont une croissance plus élevée que les larves de *Triturus cristatus* lorsque la densité augmente.

Tableau 2 : Ce tableau nous montre les résultats de l'ANOVA. La colonne de droite (Pr (F)) nous indique si la variable est significative. Si cette valeur est plus petite que 0,05, alors la variable explique la croissance.

| | Df | Sum of Sq | Mean Sq | F Value | Pr (F) |
|----------------------------|----|---------------|---------------|----------|-----------|
| Repetition | 2 | 0.00003683965 | 0.00001841982 | 3.234341 | 0.0752440 |
| Species | 1 | 0.00000116948 | 0.00000116948 | 0.205349 | 0.6585227 |
| NumberOfIndividual | 1 | 0.00002195832 | 0.00002195832 | 3.855666 | 0.0731731 |
| NumberOfIndividual:Species | 1 | 0.00001484457 | 0.00001484457 | 2.606561 | 0.1323930 |
| Residuals | 12 | 0.00006834094 | 0.00000569508 | | |

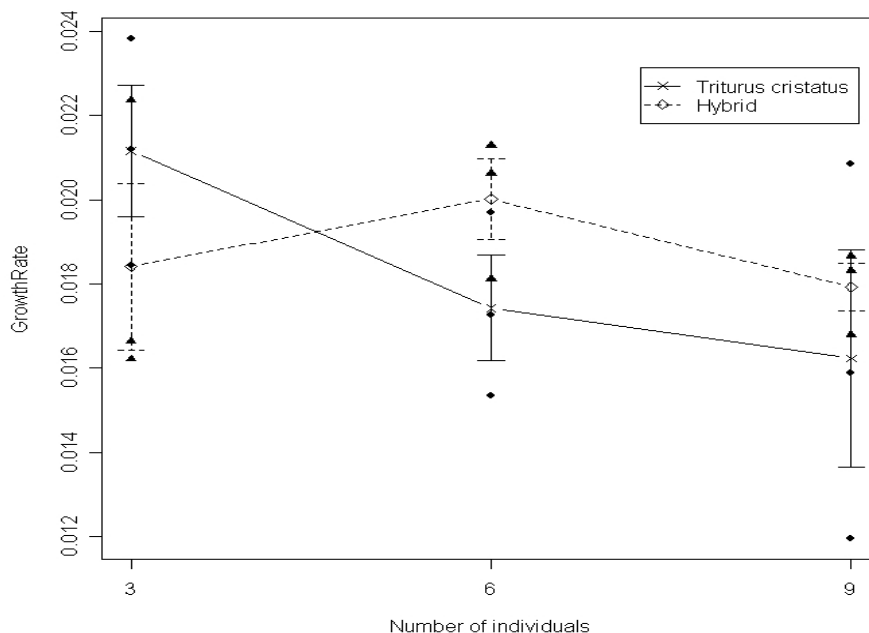


FIG. 1. Ce graphe montre la croissance en fonction du nombre d'individus pour les larves de *Triturus cristatus* et les larves d'hybrides *Triturus cristatus* x *Triturus carnifex*. Les croix montrent les moyennes de la croissance des larves de *Triturus cristatus* pour chaque densité. Les losanges montrent les moyennes de la croissance des larves d'hybrides pour chaque densité. Les ronds montrent toutes les valeurs de la croissance des larves de *Triturus cristatus* alors que les triangles montrent toutes les valeurs de la croissance des larves hybrides.

Les résultats de l'ANOVA (tableau 2) nous montrent qu'aucune variable n'explique le taux de croissance de manière significative avec $P < 5\%$. Les larves d'hybrides n'ont donc pas une meilleure croissance que les larves de *Triturus cristatus*. Nous voyons tout de même que les deux espèces ne répondent pas de manière identique avec l'augmentation de la densité (FIG. 1) mais il n'y a rien de significatif (tableau 2).

Effet de l'espèce et de la densité sur la survie des larves :

Pour répondre à cette question, nous avons également fait une ANOVA pour voir si une variable explique le taux de survie à $P < 5\%$. Nous pourrions voir si les larves hybrides survivent mieux lorsque la densité augmente que les larves de *Triturus cristatus*.

Tableau 3 : Ce tableau nous montre le résultat de l'ANOVA avec le taux de survie comme réponse. La colonne de droite nous indique si une variable est significative. Si la valeur de cette colonne est inférieure à 0,05 alors la variable joue un rôle significatif pour expliquer le taux de survie.

| | Df | Sum of Sq | Mean Sq | F Value | Pr(F) |
|----------------------------|----|-----------|----------|----------|-----------|
| Repetition | 2 | 106.221 | 53.111 | 0.81125 | 0.4672468 |
| Species | 1 | 6.845 | 6.845 | 0.10456 | 0.7519950 |
| NumberOfIndividual | 1 | 1026.750 | 1026.750 | 15.68335 | 0.0018926 |
| NumberOfIndividual:Species | 1 | 41.070 | 41.070 | 0.62733 | 0.4437108 |
| Residuals | 12 | 785.610 | 65.468 | | |

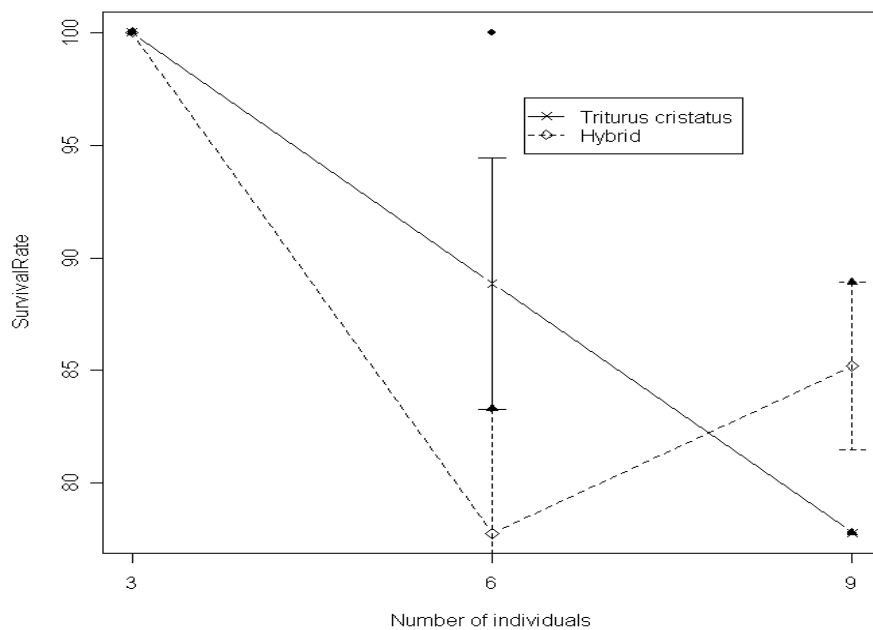


FIG. 2. Ce graphe montre le taux de survie en fonction du nombre d'individus des larves de *Triturus cristatus* et des larves d'hybrides *Triturus cristatus* – *Triturus carnifex*. Les croix montrent la moyenne du taux de survie pour chaque densité des larves de *Triturus cristatus* alors que les losanges montrent la moyenne du taux de survie pour chaque densité des larves hybrides. Les ronds représentent le taux de survie des larves de *Triturus cristatus* pour chaque répétition alors que les triangles montrent le taux de survie de larves d'hybrides pour toutes les répétitions.

Nous pouvons voir avec les résultats de l'ANOVA (tableau 3) que les larves hybrides et de l'espèce pure ont des taux de survie similaire. Par contre, la densité joue un rôle très important. Nous pouvons voir une forte diminution du taux de survie lorsque la densité augmente (FIG. 2).

Effets de l'espèce et de la densité sur la voracité des larves :

Là également, nous avons fait une ANOVA pour voir s'il y a une différence significative entre les espèces. Nous pourrions également voir si le fait de provenir d'un aquarium avec une plus forte densité rend les larves plus voraces.

Tableau 4 : Ce tableau nous montre le résultat de l'ANOVA avec le nombre de larves de Chironomides mangées comme réponse. La colonne de droite nous indique si une variable est significative. Si la valeur de cette colonne est inférieure à 0,05 alors la variable joue un rôle significatif pour expliquer le taux de survie.

| | Df | Sum of Sq | Mean Sq | F Value | Pr(F) |
|----------------------------|----|-----------|----------|----------|-----------|
| Repetition | 1 | 294.2280 | 294.2280 | 76.62101 | 0.0000008 |
| Species | 1 | 12.2183 | 12.2183 | 3.18181 | 0.0978098 |
| NumberOfIndividual | 1 | 3.8874 | 3.8874 | 1.01233 | 0.3327055 |
| NumberOfIndividual:Species | 1 | 10.3974 | 10.3974 | 2.70763 | 0.1238191 |
| Residuals | 13 | 49.9206 | 3.8400 | | |

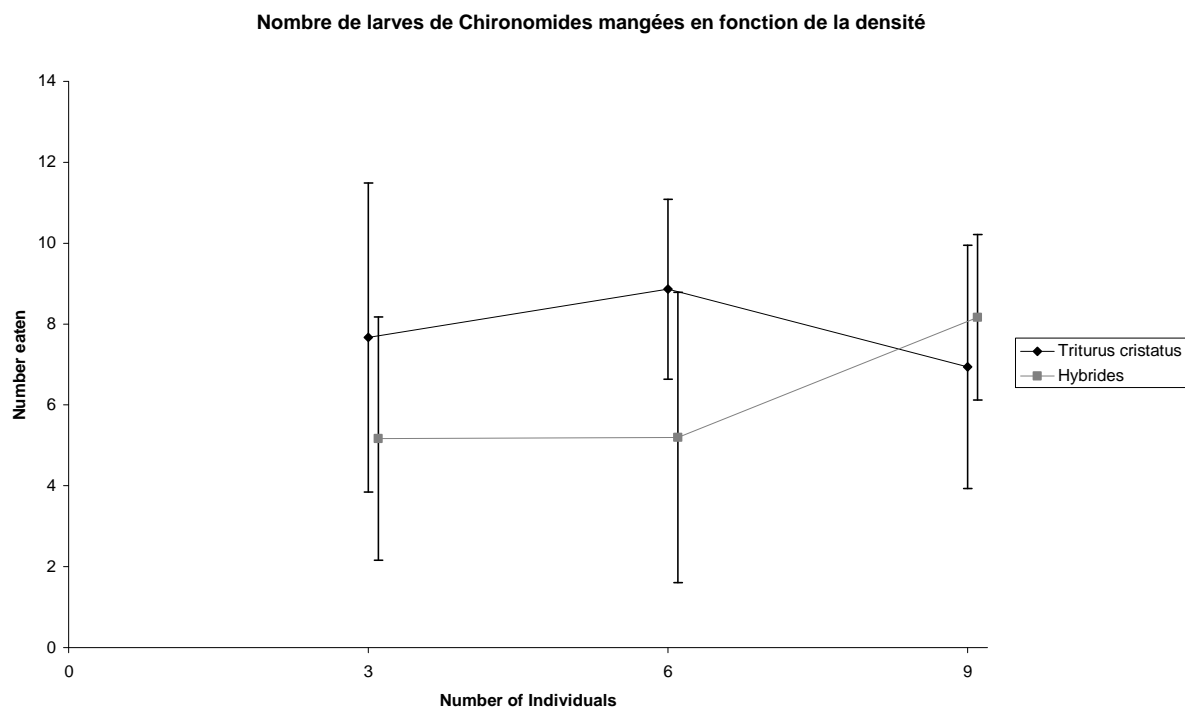


FIG. 3. Ce graphe nous montre le nombre de larves de Chironomides mangées par les larves hybrides ou *Triturus cristatus* en fonction de la densité d'où elles proviennent. Les ronds noirs représentent la moyenne de larves de Chironomides mangées par les larves de *Triturus cristatus*. Les carrés gris montrent la moyenne de larves de Chironomides mangées par les larves hybrides.

Nous constatons que seule la répétition est significative à $P < 5\%$ (tableau 4). Nous pouvons voir que les deux types de larves se comportent de manière similaire et que la densité ne joue pas de rôle significatif dans cette expérience. Cette dernière information est également bien visible sur le graphe (FIG. 3).

Comparaison de l'activité des larves de *Triturus cristatus* et hybrides :

Pour cette analyse, nous n'avons pas fait de tests statistiques comme il était initialement prévu. En effet, nous nous sommes rendu compte que la visibilité entre les aquariums était très différente. Nous nous sommes aperçus que cette différence de visibilité jouait un trop grand rôle (FIG. 4). Nous voyons que pour les deux espèces, nous avons observé plus de larves lorsque la visibilité de l'eau augmentait. Cela nous montre que c'est la visibilité de l'eau qui influence le nombre de larves visibles et non l'espèce. Nos données ne sont donc pas utilisables pour un test statistique.

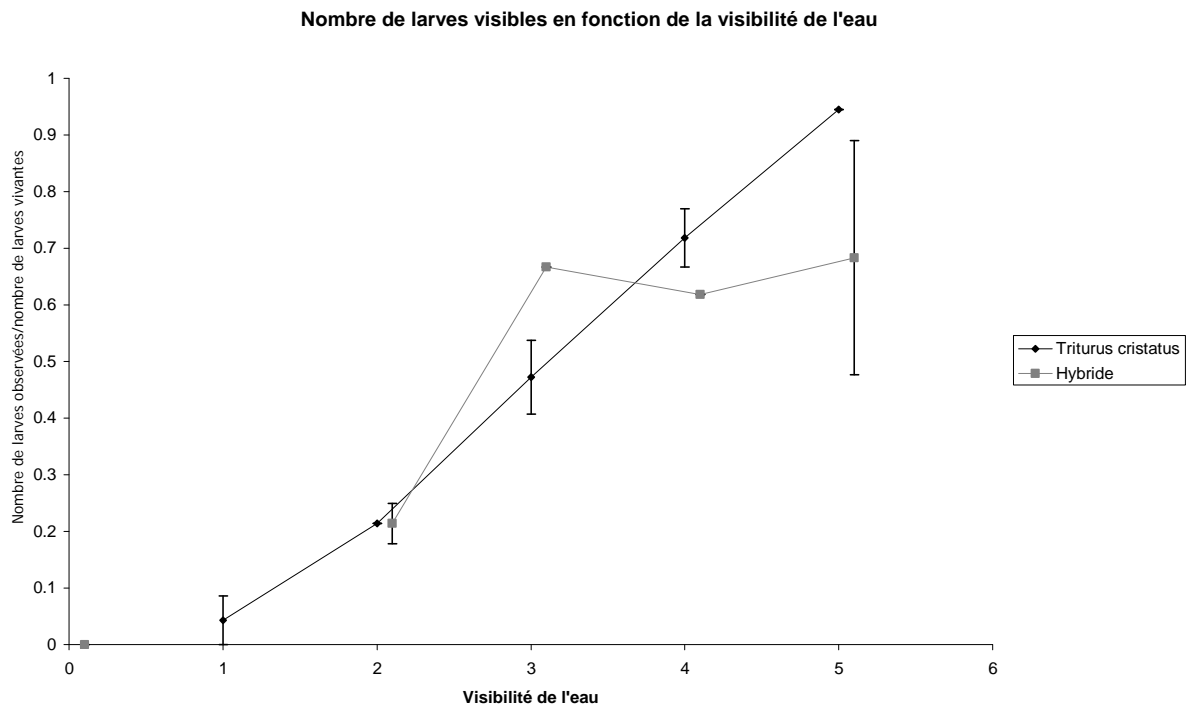


FIG. 4. Ce graphe nous montre les larves visibles / les larves vivantes pour *Triturus cristatus* et hybrides en fonction de la visibilité de l'eau dans les aquariums. Les losanges noirs représentent la moyenne des larves observées par rapport aux larves vivantes dans les aquariums de *Triturus cristatus*. Les carrés gris montrent la moyenne des larves hybrides observées par rapport aux larves vivantes.

Discussion :

Effet de l'espèce et de la densité sur la croissance des larves :

De nombreuses études ont montré que les hybrides croissent de manière égale ou supérieure aux espèces parentales (Parris et al 1999 ; Parris 1999 ; Hotz et al. 1999 ; Parris 2001). Comme l'hybride s'installe dans le canton de Genève et maintenant au sud du canton de Vaud, nous pouvons penser que le même phénomène se produit avec les hybrides *Triturus cristatus* x *Triturus carnifex* au détriment de l'espèce indigène *Triturus cristatus*. Nous partions dans l'idée que les larves d'hybrides auraient un taux de croissance plus élevé que les larves de *Triturus cristatus* avec une différence plus marquée lorsque la densité augmente. Pour ce qui est de la densité, de nombreuses études ont montré que celle-ci joue un rôle important pour la croissance (Parris et al. 1999 ; Petranka 1989 ; Brunkow et Collins 1996 ; Semlitsch 1993). Nous pouvons voir que les résultats de l'ANOVA (tableau 2) nous montrent que rien n'est significatif pour expliquer le taux de croissance des larves dans les aquariums de Boudry. Nous remarquons tout de même que le résultat qui se rapproche le plus de $P < 5\%$ est celui du nombre d'individus, donc la densité. Nous voyons que comme l'ont montré ces différentes études, la croissance dépend du nombre d'individus. En effet, il semble logique que la compétition augmentant avec la densité, la croissance des larves soit affectée.

Le résultat de l'ANOVA (tableau 2) nous montre qu'il n'y pas de différence significative entre les larves de *Triturus cristatus* et les larves hybrides lorsque nous regardons les moyennes totales. Par contre, lorsque nous regardons l'effet de l'espèce combiné avec la densité, nous pouvons voir que même si cela n'est pas significatif, nous nous en approchons. Il est possible qu'avec un pouvoir statistique plus grand, ce résultat tende vers quelque chose de significatif. Ce n'est qu'une supposition mais nous voyons tout de même sur le graphe (FIG. 1) que les deux espèces ne répondent pas de la même manière en fonction du nombre d'individus. Sur ce graphe, nous voyons que la croissance des larves de *Triturus cristatus* diminue clairement en passant de 0,0212 g/jour à 0,0162 g/jour lorsque la densité augmente. Cela correspond à une diminution de 25%. Par contre, les larves hybrides sont beaucoup plus stables en fonction de la densité. Nous constatons sur le graphe que la croissance avec 3 individus est plus faible que chez les larves de *Triturus cristatus*. Par contre lorsque la densité augmente, la croissance des larves d'hybrides est plus ou moins stable en passant de 0,0184 g/jour pour 3 individus à 0,0200 g/jour pour 6 individus et à 0,0179 g/jour pour 9 individus. Cela correspond à une diminution de seulement 3% entre la densité la plus faible et la densité la plus haute. Cela nous permet donc de dire que de manière générale, les larves hybrides supportent aussi bien voir mieux la compétition intraspécifique que les larves de *Triturus cristatus*. Cela nous montre que les hybrides formés se développent au moins aussi bien que l'espèce parentale, ce qui montre qu'elle est aussi compétitive au stade larvaire. Cela se rapproche donc des différentes études que nous avons mentionnées.

Effet de l'espèce et de la densité sur la survie des larves :

A nouveau, des études sur des larves d'amphibiens ont montré que la survie des hybrides pouvait être supérieure (Hotz et al. 1999) ou égale à celle de l'espèce parentale (Parris et al. 1999 ; Parris 1999). Lorsque nous avons décidé de mesurer la survie, nous voulions voir si les larves hybrides avaient un plus grand taux de survie que les larves de *Triturus cristatus* à faible et à haute densité. En effet, la densité joue également un rôle très important dans l'étude de la survie des larves (Petranka 1989 ; Scott 1990 ; Parris et al. 1999 ; Semlitsch et Caldwell 1982). Avec les résultats de l'ANOVA (tableau 3) nous voyons que, en ce qui concerne les espèces, il n'y a pas de différences significatives entre les larves de *Triturus cristatus* et les larves d'hybrides. En effet, si on fait le taux de survie totale, en ne tenant pas compte du nombre d'individus par aquarium, nous obtenons un taux de survie de 88,89% pour les larves de *Triturus cristatus* et un taux de survie de 87,66% pour les larves d'hybrides. Ces chiffres confirment donc que ces deux espèces ont survécu de manière similaire dans nos expériences. Ce qui est à nouveau très intéressant, c'est que même si les larves hybrides ne survivent pas mieux dans ces conditions expérimentales que les larves de *Triturus cristatus*, elles survivent tout aussi bien et ne sont donc pas moins robustes que les larves de l'espèce parentale.

En ce qui concerne le nombre d'individus par aquariums, nous constatons que ce paramètre a une très grande influence sur la survie des larves (tableau 3). Si nous regardons le tableau des survies en détail, nous constatons que pour chaque aquarium où il y avait trois larves, le taux de survie est de 100%. Cela signifie que la compétition intraspécifique n'était pas assez grande pour entraîner la mort de certaines larves. Avec six individus par aquarium, nous avons eu une fois deux larves mortes et une fois aucune. Pour les quatre autres cas, il y a eu une larve morte. Par contre, les aquariums avec 9 larves ont tous eu au moins une larve morte. Dans quatre cas, il y en a eu deux, et dans deux cas, il y en a eu une. Ce n'est pas une surprise. Cela confirme que la densité est très importante dans l'explication de la survie. Si nous regardons l'effet combiné du nombre d'individus et l'espèce, nous voyons que cela n'est pas significatif. Le graphe (FIG. 2) illustre très bien ces résultats. Tout d'abord, nous constatons qu'il y a diminution très nette de la survie avec l'augmentation du nombre d'individus pour les deux espèces. La survie des larves de *Triturus cristatus* diminue de manière très linéaire alors que la survie des larves d'hybrides montre une plus grande survie lorsqu'il y avait 9 individus que lorsqu'il y en avait 6. Nous pouvons expliquer cette différence par le fait que nous avons pris la moyenne des trois répétitions. Comme il y a eu une fois deux larves mortes chez les hybrides avec 6 individus, la survie a été calculée à 66,6% ce qui tire fortement la moyenne vers le bas. Cette différence n'est de loin pas suffisante pour dire que la survie des larves des deux espèces est différente lorsque la densité augmente.

Effet de l'espèce et de la densité sur la voracité des larves :

Nous savons qu'une grande activité de nourrissage produit une plus grande croissance (Stoks et al. 2005). En partant de là, nous émettions l'idée que les larves hybrides pourraient être plus voraces que les larves de *Triturus cristatus*. Cette différence pourrait expliquer un taux de croissance différent donc un fitness différent. Lorsque nous regardons les résultats de l'ANOVA (tableau 4), nous pouvons voir qu'il n'y a pas de différences significatives entre les espèces. Si nous regardons la moyenne pour chaque espèce, nous obtenons 7,82 +/- 1,60 larves mangées pour les larves de *Triturus cristatus* et 6,18 +/- 1,56 pour les larves hybrides. Ces deux résultats sont relativement proches. Nous constatons également que les larves

provenant des aquariums à 3, 6 ou 9 individus ne présentent pas de différences significatives. Lorsque nous regardons le graphe (FIG. 3), nous observons qu'à l'exception de la densité la plus haute, où les deux espèces sont relativement proches, il y a une légère tendance vers une plus grande voracité des larves de *Triturus cristatus*. Une grande différence de voracité, donc de nourriture absorbée se serait probablement déjà remarquée lors de l'étude de la croissance. En effet, si l'une des deux espèces avait été plus vorace, elle aurait probablement eu une croissance nettement supérieure.

Comparaison de l'activité des larves de *Triturus cristatus* et hybrides :

En partant de l'idée que les larves sont actives pour se nourrir, des larves plus actives ont un taux de croissance plus élevé (Stoks et al. 2005). Nous voulions donc voir si les larves de *Triturus cristatus* ou d'hybrides montraient une plus grande activité. A nouveau, une différence d'activité aurait pu expliquer une différence de la croissance. Nous avons donc regardé si les unes ou les autres étaient plus actives donc visibles. Comme expliqué sous la partie des résultats, nous n'avons pas effectué de tests statistiques. Nous ne pouvons malheureusement pas voir si les larves de *Triturus cristatus* ou les larves hybrides sont plus actives car la visibilité de l'eau des aquariums a joué un rôle trop important.

Reproduction :

Dans le cadre de notre travail, nous avons prévu d'obtenir des larves grâce aux couples capturés. De cette manière, nous aurions eu un contrôle sur les larves. En effet, il nous aurait été possible d'avoir des larves ayant presque toutes le même âge dans nos blocs. Nous avons besoin de 216 larves pour notre travail, 72 pour chaque type. Il nous semblait avoir capturé assez de couples par rapport au nombre de larves pronostiqué. Avec le nombre de couples que nous avons, il fallait que chaque couple produise neuf larves viables pour que nous puissions réaliser notre expérience. Malheureusement, la plupart des couples que nous avons formés ne se sont pas reproduits. Seul un couple de *Triturus carnifex* et un couple de *Triturus cristatus* se sont reproduits de manière satisfaisante pour notre étude, avec une vingtaine de larves pour chacun. Pour la plupart des autres couples, la femelle a pondu quelques œufs les premiers jours puis plus rien. Comme seul un œuf sur deux est viable, nous nous sommes retrouvés avec seulement une dizaine de larves supplémentaires. Nous avons de la peine à expliquer ce problème lors de la reproduction. Pendant longtemps, nous avons pensé qu'il fallait attendre que les tritons s'habituent à leur nouvel habitat, mais il n'y a pas eu de changement avec le temps. Nous savions que la reproduction en captivité des tritons créés était plus difficile à obtenir que pour des petits tritons. C'est pour cette raison que nous avons prévu un nombre assez élevé de couples. Nous n'avons pas de réponses claires qui permettraient de comprendre pourquoi la reproduction n'a pas fonctionné. Par contre, nous pouvons émettre quelques idées pour améliorer la méthode. Tout d'abord, nous chercherions des aquariums plus grands pour placer nos adultes. En effet, lorsque nous regardions le comportement des tritons dans l'aquarium, il semble que les interactions qu'ils avaient étaient des réactions de crainte. Ils passaient beaucoup de temps à s'éviter. Nous pensons que dans des aquariums plus grands, ils auraient eu plus de place pour fuir et s'isoler. De plus si les aquariums étaient plus grands, il y aurait la possibilité de placer plus que seulement un couple de chaque sexe. Un plus grand nombre de mâles aurait peut-être augmenté la compétition entre eux. Cette compétition aurait

pu les stimuler avec comme effet une augmentation des comportements de parade. Nous avons que très peu vu ce type de comportement. Un plus grand nombre de mâles aurait pu permettre aux femelles de faire un choix. Par contre nous ne pensons pas que le fait d'avoir remplacé les plantes aquatiques par des bouts de plastique n'ait influencé la reproduction. En effet, tous les œufs qui ont été pondus l'ont été sur ces bouts de sacs poubelles.

Tous ces résultats, que cela soit la croissance, la survie ou la voracité des larves, nous ont montrés que contrairement à ce que nous attendions, les larves de *Triturus cristatus* et les larves hybrides ont un fitness assez semblable. Nous partions dans l'idée qu'il y avait une supériorité des larves hybrides sur les larves de l'espèce autochtone qui pourrait expliquer son remplacement dans son aire de répartition naturelle. Toutefois, même si nous ne montrons que cette supériorité hybride n'existe pas, nous constatons que l'espèce indigène n'est pas supérieure non plus. En effet, le fait qu'il n'y ait pas de différences significatives dans le fitness des larves hybrides et de l'espèce parentale signifie que les larves hybrides sont relativement robustes et donc compétitive (Parris 2001). Ce qui veut dire, que ces hybrides sont au moins aussi bien adaptés que l'espèce parentale. Cela suggère que ces hybrides ont le même potentiel évolutif que l'espèce parentale (Arnold 1997). Comme la reproduction n'a pas fonctionné chez les deux espèces, nous ne pouvons pas estimer s'il y a une différence au moment de la reproduction. Nous ne savons donc pas s'il y a une force sélective contre l'hybridation qui réduit la fertilité des hybrides comme ça peut être le cas chez des amphibiens (Parris et al 1999) ou chez des insectes (Peterson et al. 2005). Mais de toute manière les résultats obtenus lors de nos expériences nous montrent que comme les larves hybrides ont un fitness quasiment égal à celui des larves de *Triturus cristatus*, nous ne pourrions pas expliquer l'évolution de l'hybride par la simple fertilité réduite d'un sexe (Parris et al. 1999).

Si nous pouvons dire que les larves hybrides ont un fitness au moins aussi bon que les larves de l'espèce parentale, il est toutefois dangereux d'en tirer une généralité. En effet, une étude sur des zones hybrides entre deux espèces de Brassicaceae a montré que la performance de l'hybride était totalement différente entre deux aires d'études (Bleeker et Matthies 2005). Il est tout à fait possible que la performance des larves hybrides dépende de certains facteurs environnementaux (Parris et al. 1999). Nous pouvons donc supposer que les larves hybrides de *Triturus cristatus* x *Triturus carnifex* sont dans un environnement favorable dans la région lémanique. Par contre, l'hybride ne se propage pas dans les zones d'hybridation naturelle de ces deux espèces. Nous pouvons donc espérer que les hybrides ne vont donc pas supporter aussi bien les facteurs environnementaux en remontant vers le nord du pays. Cependant, il peut y avoir des différences entre une zone d'hybridation naturelle et une zone d'hybridation artificielle. Notre étude montre une évaluation du fitness des larves de triton. Nous savons que l'étape larvaire peut avoir des effets importants sur les populations adultes suivantes (Smith 1987 ; Semlitsch et al. 1988 ; Berven 1990 ; Pechmann 1995). Ce qui nous permet de dire que les populations adultes suivantes seront à forte concentration d'hybrides dans les lieux où les deux espèces parentales sont encore présentes.

Selon Maslak, seul une espèce sur cent devient invasive (Maslak 2001). Nous nous trouvons vraiment dans notre cas en présence d'une de ces espèces. En effet, en produisant un hybride avec l'espèce autochtone, l'espèce introduite inonde tout le bassin lémanique de ces gènes et les propage. Il semble qu'il n'y ait aucune barrière génétique qui réduise les chances de croisement entre l'espèce autochtone et l'espèce introduite. C'est également le cas dans d'autres introductions d'espèces d'amphibiens (Riley et al. 2003). Nous connaissons des cas où l'espèce indigène parvient à se maintenir en s'établissant dans des habitats moins bien adaptés mais où il n'y a pas la présence de l'espèce invasive (Evans 2004 ; Holway 1999). Dans notre

cas, dans le canton de Genève, il a été montré que l'espèce indigène ne s'est pas réfugiée dans des étangs marginaux. Au contraire, ces étangs ont été colonisés par l'espèce invasive (Arntzen et Thorpe 1999). Malheureusement, nous n'avons pas pu comparer le fitness des larves hybrides avec celui des deux espèces parentales mais nous pouvons toutefois voir que l'espèce indigène ne semble pas supérieure aux hybrides au moins au niveau larvaire. En effet, nous voyons avec nos différentes analyses que nous nous trouvons avec des larves de fitness quasiment égal. Sur la base de nos résultats, nous nous attendrions à ce que l'espèce autochtone et les hybrides coexistent dans notre zone d'étude. Toutefois, nous savons que depuis 10 ans, il n'y a plus de population de *Triturus cristatus* dans le canton de Genève (Arntzen et Thorpe 1999). Comme ces espèces ne coexistent pas, nous supposons qu'il y a une différence de fitness entre elles à une autre étape de leur vie. Il serait intéressant de regarder si l'espèce invasive a un comportement reproducteur plus efficace que celui de l'espèce indigène. Si tel est le cas, seul des facteurs environnementaux pourraient freiner l'avancer de l'espèce invasive et de son hybride.

Conclusion :

Avec notre étude, nous avons pu voir que le fitness des larves de *Triturus cristatus* et le fitness des larves hybrides *Triturus cristatus* x *Triturus carnifex* sont quasiment identiques. Les résultats obtenus pour la croissance, la survie et la voracité ne sont pas expliqués par l'espèce. Comme prévu, la densité joue un très grand rôle dans la survie des larves avec une diminution très nette de celle-ci lorsque la densité augmente, mais aussi sur la croissance notamment pour les larves de l'espèce indigène. Notre étude implique donc que le remplacement du triton crêté (*Triturus cristatus*) dans le canton de Genève par l'hybride ne s'effectue pas au stade larvaire. Comme ce remplacement existe, il faut chercher la différence entre l'espèce indigène et l'hybride à un autre stade de vie. Il faudrait sûrement faire des études comportementales sur les adultes pour expliquer ce remplacement.

Remerciements :

Dans le cadre de notre travail, nous tenons à remercier chaleureusement les personnes suivantes :

- Monsieur Benedikt Schmidt du KARCH et Monsieur Peter Neuhaus (maître assistant du laboratoire d'éco-éthologie à l'université de Neuchâtel), tous deux responsables de cette étude, pour tout le temps qu'ils ont consacré à notre travail ainsi que les nombreux conseils qu'ils nous ont donnés.
- Les Services des cantons de Genève, Vaud, Neuchâtel, Argovie et Tessin pour leurs autorisations de capturer et de détenir des tritons durant cette étude.
- Messieurs Bernard et Hans-Jakob Frey qui nous ont laissé une partie de leur terrain pour placer nos aquariums à Boudry ainsi que pour les coups de mains rendus.
- Messieurs Anthony Lehmann et Fabien Fivaz pour leur aide lors des traitements statistiques.
- Monsieur Tiziano Maddalena pour son accueil et son aide lors de notre passage au Tessin.
- Monsieur Gottfried Hallwyler pour son aide sur le terrain dans le canton d'Argovie.
- L'université de Zürich pour le prêt des aquariums de 1000 litres indispensables pour nos expériences.
- Le laboratoire de Parasitologie de l'université de Neuchâtel pour le prêt des cages de rongeurs ayant fait office d'aquarium pour la reproduction.
- Nos familles qui se sont occupées avec beaucoup de soins et de plaisirs de nos tritons lorsque nous étions sur le terrain.

Bibliographie :

Anholt B. R., Werner E. et Skelly D. K. 2000. Effect of food and predators on the activity of four larval ranid frogs. *Ecology* 81 : 3509-3521.

Arnold M.L. et Hodges S.A. 1995. Are natural hybrids fit or unfit relative to their parents. *Trends in Ecology and Evolution* 10 : 67-71.

Arnold M.L. 1997. *Natural Hybridization and Evolution* Oxford University Press, Oxford.

Arntzen J. W., De Wijer P., Jehle R., Smit E. et Smit J. 1998. Rare hybridization and introgression in smooth and palmate newts (Salamandridae : *Triturus vulgaris* and *T. helveticus*). *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 36 (3): 111-122.

Arntzen J. W. et Thorpe R. S. 1999. Italian crested newts (*Triturus cristatus*) in the basin of Geneva : distribution and genetic interactions with autochthonous species. *Herpetologica* 55(4) : 423-433.

Baker J. M. R. 1990. Growth of larval and juvenile newts. PhD thesis, Milton Keynes : The Open University.

Barton N. H. et Hewitt G. M. 1985. Analysis of hybrid zones. *Annual Review of Ecology and Systematics* 16 : 113-148.

Berven K. A. 1990. Factors affecting population fluctuations in larval and adult stages of the wood frog (*Rana sylvatica*). *Ecology* 71: 1599-1608.

Bleeker W. et Matthies A. 2005. Hybrid zones between invasive *Rorippa austriaca* and native *R. sylvestris* (Brassicaceae) in Germany: ploidy levels and patterns of fitness in the field. *Heredity* 94 (6) : 664-670.

Boudouresque C.F. 2005. Les espèces introduites et invasives en milieu marin. Deuxième édition. GIS Posidonie publ., Marseille : 152 p.

Brede E. G., Thorpe R. S., Arntzen J. W. et Langton T. E. S. 1999. A morphometric study of a hybrid newt population (*Triturus cristatus*/*T. cristatus*) : Beam Brook Nurseries, Surrey, U.K. *Biological Journal of the Linnean Society* 70 : 685-695.

Brunkow P. E. et Collins J. P. 1996: Effects of Individual Variation in Size on Growth and Development of Larval Salamanders. *Ecology* 77 : 1483–1492.

Burgess K.S. et Husband B. C. 2006. Habitat differentiation and the ecological costs of hybridization: the effects of introduced mulberry (*Morus alba*) on a native congener (*M. rubra*). *Journal of Ecology* 94: 1061-1069.

- Clavero M. et Garcia-Berthou E. 2005. Invasive species are a leading cause of animal extinctions. *Trends in Ecology and Evolution* 20 : 110.
- Dowling T. E. et Secor C. L. 1997. The role of hybridization and introgression in the diversification of animals. *Annual Review of Ecology and Systematics* 28 : 593-619.
- Edmands S. 1999. Heterosis and outbreeding depression in interpopulation crosses spanning a wide range of divergence. *Evolution* 53 : 1757-1768.
- Evans E. W. 2004. Habitat displacement of north american ladybirds by an introduced species. *Ecology* 85 (3) : 637-647.
- Gremaud C. 2002. Tritons genevois en perditions. *Salamandre* 149 : 8-9.
- Griffiths R. A. 1996. *Newts and salamanders of Europe*. T & AD Poyser Ltd, London.
- Halliday T. R. 1977. The courtship of European newts. An evolutionary perspective. In Taylor, D.H. & Guttman, S.I. (eds), *The Reproductive Biology of Amphibians*, New York : Plenum : 185-232.
- Harrison R. G. 1986. Pattern and process in a narrow hybrid zone. *Heredity* 56 : 337-349.
- Holway D. A. 1999. Competitive mechanisms underlying the displacement of native ants by the invasive argentine ant. *Ecology* 80 (1) : 238-251.
- Hotz H., Semlitsch R. D., Gutmann E., Guex G-D. et Beerli P. 1999. Spontaneous heterosis in larval life-history traits of hemiclinal frog hybrids. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 96 : 2171-2176.
- Howard D. J. 1986. A zone of overlap and hybridization between two ground cricket species. *Evolution* 40 : 34-43.
- Klaus G. 2002. Espèces animales et végétales invasives : Pas de panique... mais la vigilance s'impose ! *Information du Forum Biodiversité Suisse (HOTSPOT), dossier biodiversité et espèces invasives* : 3-5.
- Maslak S. 2001 Espèces invasives, un fléau d'ampleur national. *Sud-Ouest Nature, revue trimestrielle de la Sepanso* 112 : 22-23.
- Moore W. S. 1977. Evaluation of narrow hybrid zones in vertebrates. *Quarterly Review of Biology* 52 : 263-277.
- Parris M. J. 1999. Hybridization in leopard frogs (*Rana pipiens* complex): Larval fitness components in single-genotype populations and mixtures. *Evolution* 53 (6): 1872-1883.

- Parris M. J., Semlitsch R. D. et Sage R. D. 1999. Experimental analysis of the evolutionary potential of hybridization in leopard frogs (Anura : Ranidae). *Journal of Evolutionary Biology* 12 (4) : 662-671.
- Parris M. J. 2001. High larval performance of leopard frog hybrids: Effects of environment-dependent selection. *Ecology* 82 (11): 3001–3009.
- Pechmann J. H. K. 1995. Use of large field enclosures to study the terrestrial ecology of pond-breeding amphibians. *Herpetologica* 51: 434-450.
- Peterson M. A., Monsen K. J., Pedersen H., McFarland T. et Bearden J. 2005. Direct and indirect analysis of the fitness of *Chrysochus* (Coleoptera : Chrysomelidae) hybrids. *Biological Journal of the Linnean Society* 84 (2) : 273-286.
- Petranka J. W. 1989. Density-Dependent Growth and Survival of Larval *Ambystoma*: Evidence from Whole-Pond Manipulations. *Ecology* 70 : 1752–1767.
- Pfennig K. S. 2000. Female spadefoot toads compromise on mate quality to ensure conspecific matings. *Behavioral Ecology* 11: 220-227.
- Riley S. P. D., Shaffer H. B., Voss S. R. et Fitzpatrick B. M. 2003. Hybridization between a rare, native tiger salamander (*Ambystoma californiense*) and its introduced congener. *Ecological Applications* 13 (5) : 1263-1275.
- Scheuber H. 2001. Untersuchungen zum Rückgang des Kammolchs (*Triturus cristatus*) im Schweizer Mittelland : Vergleich von Eimortalitätsraten und Einfluss von Nitrat auf die Entwicklung des Larven. *RANA Sonderheft* 4 : 199-209.
- Schmidt B. R. et Van Buskirk J. 2005. A comparative analysis of predator-induced plasticity in larval *Triturus* newts. *Journal of Evolutionary Biology* 18 (2): 415–425.
- Schmidt B. R. et Zumbach S. 2005. Liste rouge des amphibiens menacés en Suisse. Édité. Office fédéral de l'environnement, des forêts et du paysage (OFEFP), Berne, et Centre de coordination pour la protection des amphibiens et des reptiles de Suisse (KARCH), Berne.
- Scott D. E. 1990: Effects of Larval Density in *Ambystoma Opacum*: An Experiment Large-Scale Field Enclosures. *Ecology* 71 (1) : 296–306.
- Semlitsch R. D. et Caldwell J. P. 1982. Effects of Density of Growth, Metamorphosis, and Survivorship in Tadpoles of *Scaphiopus Holbrooki*. *Ecology* 63 (4) : 905–911.
- Semlitsch R. D., Scott D. E. et Pechmann J. H. K. 1988. Time and size at metamorphosis related to adult fitness in *Ambystoma talpoideum*. *Ecology* 69: 184-192.
- Semlitsch R. D. 1993. Asymmetric competition in mixed populations of tadpoles of the hybridogenetic *Rana esculenta* complex. *Evolution* 47: 510-519.

Smith D. C. 1987. Adult recruitment in chorus frogs: effects of size and date at metamorphosis. *Ecology* 68: 344-350.

Stoks R., De Block M., Van De Meutter F. et Johansson F. 2005. Predation cost of rapid growth : behavioural coupling and physiological decoupling. *Journal of Animal Ecology* 74 : 708-715.

Stucki P. et Zaugg B. 2006. Plan d'action national pour les écrevisses. *Office fédéral de l'environnement*. 41 p.

Van Buskirk J. Body size, competitive interactions, and the local distribution of *Triturus* newts. Sous-presse.

Annexes :

Annexe I : Ce tableau nous montre les poids individuels des larves de *Triturus cristatus* et des larves hybrides ainsi que les poids moyens au début de l'expérience pour le bloc 1.

BLOC 1

| <i>Triturus cristatus</i> 07.07.06 | | | Hybride 07.07.06 | | |
|------------------------------------|--------|-------------|------------------|--------|-------------|
| NB | Poids | Poids moyen | NB | Poids | Poids moyen |
| 3 | 0.354 | 0.3092 | 3 | 0.3687 | 0.2580 |
| | 0.4532 | | | 0.2309 | |
| | 0.1205 | | | 0.1743 | |
| 6 | 0.3429 | 0.2908 | 6 | 0.2891 | 0.2316 |
| | 0.3663 | | | 0.2948 | |
| | 0.3522 | | | 0.231 | |
| | 0.2017 | | | 0.2985 | |
| | 0.308 | | | 0.1576 | |
| | 0.1738 | | | 0.1183 | |
| 9 | 0.2917 | 0.3066 | 9 | 0.4311 | 0.2448 |
| | 0.3438 | | | 0.3458 | |
| | 0.389 | | | 0.3966 | |
| | 0.3946 | | | 0.1758 | |
| | 0.3969 | | | 0.1771 | |
| | 0.4381 | | | 0.1693 | |
| | 0.1261 | | | 0.1713 | |
| | 0.1675 | | | 0.1409 | |
| | 0.2121 | | | 0.1949 | |

Annexe II : Ce tableau nous montre les poids individuels des larves de *Triturus cristatus* et des larves hybrides ainsi que les poids moyens au début de l'expérience pour la bloc 2.

BLOC 2

| <i>Triturus cristatus</i> 21.07.06 | | | Hybride 21.07.06 | | |
|------------------------------------|--------|-------------|------------------|--------|-------------|
| NB | Poids | Poids moyen | NB | Poids | Poids moyen |
| 3 | 0.1996 | 0.2598 | 3 | 0.2502 | 0.3393 |
| | 0.253 | | | 0.4175 | |
| | 0.3269 | | | 0.3502 | |
| 6 | 0.3843 | 0.2843 | 6 | 0.258 | 0.2902 |
| | 0.1765 | | | 0.1657 | |
| | 0.2691 | | | 0.3333 | |
| | 0.2074 | | | 0.5608 | |
| | 0.3066 | | | 0.256 | |
| | 0.3621 | | | 0.1675 | |
| 9 | 0.3656 | 0.2989 | 9 | 0.4647 | 0.3494 |
| | 0.3618 | | | 0.3256 | |
| | 0.3071 | | | 0.3436 | |
| | 0.2593 | | | 0.3812 | |
| | 0.3609 | | | 0.4104 | |
| | 0.2843 | | | 0.3279 | |
| | 0.2501 | | | 0.3581 | |
| | 0.2845 | | | 0.3042 | |
| | 0.2162 | | | 0.2287 | |

Annexe III : Ce tableau nous montre les poids individuels des larves de *Triturus cristatus* et des larves hybrides ainsi que les poids moyens au début de l'expérience pour le bloc 3.

BLOC 3

| <i>Triturus cristatus</i> 09.08.06 | | | Hybride 09.08.06 | | |
|------------------------------------|--------|-------------|------------------|--------|-------------|
| NB | Poids | Poids moyen | NB | Poids | Poids moyen |
| 3 | 0.2719 | 0.2144 | 3 | 0.3165 | 0.4625 |
| | 0.1758 | | | 0.5649 | |
| | 0.1956 | | | 0.5061 | |
| 6 | 0.1462 | 0.2954 | 6 | 0.2961 | 0.2779 |
| | 0.1326 | | | 0.3235 | |
| | 0.3739 | | | 0.3426 | |
| | 0.322 | | | 0.2023 | |
| | 0.4851 | | | 0.1565 | |
| | 0.3123 | | | 0.3461 | |
| 9 | 0.6393 | 0.4311 | 9 | 0.2917 | 0.2912 |
| | 0.2835 | | | 0.1015 | |
| | 0.1318 | | | 0.5787 | |
| | 0.5432 | | | 0.1891 | |
| | 0.5244 | | | 0.3167 | |
| | 0.7102 | | | 0.4904 | |
| | 0.3251 | | | 0.1006 | |
| | 0.6117 | | | 0.4505 | |
| | 0.1103 | | | 0.1012 | |

Annexe IV : Ce tableau montre le résultat de la croissance et de la survie pour chaque aquarium.

| Aquarium | Species | Repetition | Individuals | StartMeanWeight (g) | FinalMeanWeight (g) | GrowthRate | NumberOfAliveNewts | SurvivalRate | DaysInAquarium |
|----------|---------|------------|-------------|---------------------|---------------------|------------|--------------------|--------------|----------------|
| A1 | 1 | 1 | 3 | 0.3092 | 3.5483 | 0.0184 | 3 | 100 | 58 |
| B1 | 1 | 1 | 6 | 0.2908 | 2.8567 | 0.0173 | 5 | 83.3 | 58 |
| C1 | 1 | 1 | 9 | 0.3066 | 2.5161 | 0.0159 | 7 | 77.8 | 58 |
| A2 | 1 | 2 | 3 | 0.2598 | 2.3957 | 0.0212 | 3 | 100 | 46 |
| B2 | 1 | 2 | 6 | 0.2843 | 2.2426 | 0.0197 | 6 | 100 | 46 |
| C2 | 1 | 2 | 9 | 0.2989 | 2.66 | 0.0209 | 7 | 77.8 | 46 |
| A3 | 1 | 3 | 3 | 0.2144 | 2.0923 | 0.0238 | 3 | 100 | 42 |
| B3 | 1 | 3 | 6 | 0.2954 | 1.2881 | 0.0153 | 5 | 83.3 | 42 |
| C3 | 1 | 3 | 9 | 0.4311 | 1.3586 | 0.0119 | 7 | 77.8 | 42 |
| G1 | 2 | 1 | 3 | 0.2580 | 2.3371 | 0.0166 | 3 | 100 | 58 |
| H1 | 2 | 1 | 6 | 0.2316 | 2.5479 | 0.0181 | 4 | 66.7 | 58 |
| I1 | 2 | 1 | 9 | 0.2448 | 2.2635 | 0.0168 | 8 | 88.9 | 58 |
| G2 | 2 | 2 | 3 | 0.3393 | 3.5346 | 0.0224 | 3 | 100 | 46 |
| H2 | 2 | 2 | 6 | 0.2902 | 2.5237 | 0.0206 | 5 | 83.3 | 46 |
| I2 | 2 | 2 | 9 | 0.3494 | 2.3891 | 0.0183 | 8 | 88.9 | 46 |
| G3 | 2 | 3 | 3 | 0.4625 | 2.1895 | 0.0162 | 3 | 100 | 42 |
| H3 | 2 | 3 | 6 | 0.2779 | 2.1303 | 0.0213 | 5 | 83.3 | 42 |
| I3 | 2 | 3 | 9 | 0.2912 | 1.7407 | 0.0187 | 7 | 77.8 | 42 |

Annexe V : Ce tableau montre les résultats de l'expérience sur l'activité des larves. Il nous montre le nombre de larves visibles par aquarium mais également le nombre de larves visibles par rapport au nombre de larves vivantes (NOVN/NOAN).

| Aquarium | Species | Repetition | NumberOfIndividual | VisibilityOfWater | NumberOfVisibleNewt | NOVN/NOAN |
|----------|---------|------------|--------------------|-------------------|---------------------|-----------|
| A1 | 1 | 1 | 3 | 3 | 1.29 | 0.43 |
| B1 | 1 | 1 | 6 | 1 | 0.43 | 0.09 |
| C1 | 1 | 1 | 9 | 3 | 2.71 | 0.39 |
| A2 | 1 | 2 | 3 | 4 | 2.33 | 0.77 |
| B2 | 1 | 2 | 6 | 5 | 5.67 | 0.95 |
| C2 | 1 | 2 | 9 | 2 | 1.5 | 0.21 |
| A3 | 1 | 3 | 3 | 1 | 0 | 0.00 |
| B3 | 1 | 3 | 6 | 3 | 3 | 0.60 |
| C3 | 1 | 3 | 9 | 4 | 4.67 | 0.67 |
| G1 | 2 | 1 | 3 | 5 | 1.43 | 0.48 |
| H1 | 2 | 1 | 6 | 0 | 0 | 0.00 |
| I1 | 2 | 1 | 9 | 2 | 1.14 | 0.14 |
| G2 | 2 | 2 | 3 | 5 | 2.67 | 0.89 |
| H2 | 2 | 2 | 6 | 2 | 1 | 0.20 |
| I2 | 2 | 2 | 9 | 2 | 2.5 | 0.31 |
| G3 | 2 | 3 | 3 | 3 | 2 | 0.67 |
| H3 | 2 | 3 | 6 | 2 | 1 | 0.20 |
| I3 | 2 | 3 | 9 | 4 | 4.33 | 0.62 |