

Facteurs influençant l'occupation des étangs par des tritons crêtés: l'espèce autochtone *Triturus cristatus*, l'espèce invasive *Triturus carnifex* et l'hybride *cristatus-carnifex* et leurs distributions dans les cantons de Genève et Vaud (Suisse)



Table des matières

Introduction	2
Matériel et méthode	5
Echantillonnage : choix des étangs	
Recensement des tritons crêtés	
Mesures des facteurs de l'étang et des facteurs du paysage	
Traitement des données et analyses statistiques	
Résultats	12
Distribution des tritons crêtés et leurs morphologies	
Ensemble des variables et leurs abréviations utilisées dans les analyses	
Facteurs influençant l'occupation d'étangs par les tritons crêtés	
Estimation de la proportion de sites potentiellement favorables par la sélection de modèles	
Discussion des résultats	24
Distribution des tritons crêtés et leurs morphologies	
Facteurs influençant l'occupation d'étangs par les tritons crêtés	
Estimation de la proportion de sites potentiellement favorables par la sélection de modèles	
Applications générales	
Conclusion	30
Remerciements	31
Bibliographie	32
Annexes	

Introduction

Des espèces avec des niches très similaires doivent s'affronter pour l'espace et la nourriture. Il en résultera de l'une ou l'autre espèce une diminution en abondance ou même son extinction (Griffiths, 1996). Dans le cas où la coexistence devrait arriver entre une espèce autochtone et une espèce introduite exogène, y a-t-il des difficultés supplémentaires? Toutes les espèces introduites ne s'acclimatent pas forcément à leur nouveau milieu. D'après certains auteurs, sur cent espèces introduites, dix s'acclimatent et une devient invasive (Maslak, 2001). Les individus de ce type d'espèce sont nuisibles à la communauté hôte. 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 (Brede and al., 1999). Les invasions biologiques sont maintenant considérées comme l'une des principales causes d'appauvrissement de la biodiversité après la destruction d'habitat. Elles ont toujours existé mais aujourd'hui leur nombre et leur fréquence augmentent (Maslak, 2001). Ces introductions peuvent être délibérées, comme dans le cas de crapaud géant (*Bufo marinus*, Schneid.) en Australie afin de contrôler le scarabé du sucre de cane (Easteal, 1981) ou alors accidentel comme dans le cas d'animaux domestiques comme *Rana catesbeiana* où des individus en captivité se sont échappés (Stumpel, 1992). Un article de Clavero et Garcia-Berthou va encore plus loin en constatant de manière statistique que des espèces invasives sont une cause principale des extinctions animales (Clavero and Garcia-Berthou, 2005). Il existe beaucoup de preuves basées sur des corrélations simples entre la dominance d'espèces exotiques et le déclin d'espèce natale dans des systèmes dégradés. Mais, cette causalité directe n'est pas la seule interprétation possible. Une alternative plausible est l'hypothèse que la dominance d'une espèce invasive pourrait être la conséquence indirecte d'une modification d'habitat entraînant la perte de l'espèce native (Didham and al., 2005; MacDougall and Turkington, 2005). L'impact d'une espèce invasive sur une espèce autochtone est encore plus fort si cette dernière en est proche taxonomiquement. Des taxons liés étroitement à l'espèce introduite sont probablement plus sensibles à être affectés que des taxons moins liés. En effet, des similarités génétiques et écologiques augmentent la probabilité de compétition ou d'hybridation (Arntzen and Thorpe, 1999). L'hybride résultant du croisement entre une espèce introduite et une espèce native est potentiellement meilleur que l'espèce native dans différents cas étudiés (Riley and al., 2003; Burges and Husband, 2006).

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 and Secor, 1997). En effet, la supériorité des hybrides par rapport à au moins une des deux espèces parentales est de plus en plus documentée (Arnold, 1997; Arnold and al., 1999). L'effet qu'aura l'hybridation en milieu naturel est grandement influencé par le succès reproducteur des individus hybrides par rapport aux individus purs avec lesquels ils coexistent (Edmands, 1999; Hotz and al., 1999). Il existe deux catégories de modèles expliquant le maintien d'une zone hybride. La première 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 and Hewitt, 1985). Mais souvent, les données indiquent que le succès reproducteur des hybrides est dépendant de l'environnement. Dans cette catégorie, certains modèles 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). Appuyant les modèles de zones hybrides où le succès reproducteur des hybrides dépend de l'environnement, les résultats d'une étude sur des anguilles

démontrent que l'hybridation peut influencer les processus évolutifs chez les animaux. En Islande, la survie différentielle de ces anguilles est en faveur des hybrides (Vicky, 2005). En plus de varier dans le temps et dans l'espace, le succès reproducteur relatif des hybrides peut aussi varier en fonction de la génération hybride (Arnold and Hodges, 1995; Edmands, 1999; Gharrett and al., 1999).

La question de l'hybridation est également connue chez le genre *Triturus*. Nous pouvons observer d'une manière générale, où l'aire de répartition de deux espèces se superpose fortement, que l'hybridation est absente ou très rare. Au contraire, là où il y a des aires voisines qui se superposent légèrement, l'hybridation peut-être plus fréquente (Griffiths, 1996). Les aires naturelles de répartition du *Triturus cristatus* et du *Triturus carnifex* sont séparées. L'aire de répartition du *Triturus cristatus* (au sens restreint) couvre la moitié nord de l'Europe (Griffiths, 1996; Arntzen and Borkin, 1997), alors que celle du *Triturus carnifex* comprend la péninsule italienne et l'ouest des Balkans. Cependant, il existe une zone de contact naturel parapatrique relativement courte entre les deux espèces vers la frontière austro-allemande où ils s'hybrident naturellement (Arntzen, 2003). D'autres cas d'hybridation isolée entre ces deux espèces ont été observés dans d'autres régions d'Europe. Dans le sud de l'Allemagne (Bayern), il a été observé des individus ressemblant à du *Triturus carnifex*, mais il s'agissait certainement d'hybrides (Edgar and Bird, 2006). En Grande-Bretagne, une introduction accidentelle de *Triturus carnifex* a eu lieu à Beam Brook formant des hybrides *carnifex-cristatus* au lieu d'introduction (Brede and al., 1999).

Un cas similaire d'introduction accidentelle de *Triturus carnifex* s'est produit en Suisse. En Suisse, les deux espèces étudiées ont des aires de répartition naturelle clairement séparées par la barrière naturelle de la chaîne des Alpes. Le *Triturus cristatus* se trouve au nord des Alpes et le *Triturus carnifex* vit au sud des Alpes, dans le canton du Tessin (Nölert and Nölert, 2003). L'espèce invasive a été introduite dans des circonstances peu claires dans le canton de Genève. Les analyses génétiques du *Triturus carnifex* 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* (Arntzen and Thorpe, 1999). L'origine géographique la plus probable des individus étudiés est la Toscane (Arntzen and Thorpe, 1999). Le triton *carnifex* aurait 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, Arntzen 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 un triton *carnifex* (Arntzen and Thorpe, 1999). Nous pourrions donc estimer que cette introduction a au moins plus d'un siècle. L'espèce introduite a ensuite diffusée de façon lente au détriment de l'espèce autochtone. Entre 1987 et 1997, 16 populations sur 18 étudiées étaient identifiées comme *Triturus carnifex* ou comme population mixte *Triturus carnifex* – *Triturus cristatus*. Nous entendons par population mixte, soit des individus hybrides et/ou la présence des deux espèces. Les deux populations restantes contenant l'espèce pure de *Triturus cristatus* se trouvent à l'extrémité nord-est du bassin, en France voisine (Arntzen and Thorpe, 1999).

Ces informations montrent que même lente cette diffusion existe et est néfaste à l'espèce autochtone. De plus, plusieurs observations de *Triturus carnifex* ont été faites récemment dans le canton de Vaud (informations du KARCH). Ces différentes raisons nous incitent à réaliser cette étude concernant l'impact du *Triturus carnifex* et de l'hybride sur les populations autochtones de *Triturus cristatus* dans les cantons de Genève et Vaud. Nous désirons connaître plus en détail la diffusion de cette espèce invasive en direction du nord de la Suisse. L'étude prend tout son sens, quand nous voyons que les populations de *Triturus cristatus* diminuent de manière inquiétante un peu partout en Europe, sans que l'on ne sache vraiment pourquoi (Nöllert and Nöllert, 2003). Une difficulté supplémentaire s'ajoute à cette problématique, c'est la difficulté d'éradiquer le *Triturus carnifex* dans la zone souhaitée, puisque comme tout amphibien natif en Suisse (Tessin) il est protégé.

Nous nous attarderons sur trois aspects fondamentaux lors de ce travail de master. Le premier concerne la répartition des deux espèces ainsi que celle de l'hybride dans la zone de l'étude, afin de mesurer l'impact de cette récente diffusion. Nous nous baserons sur leurs morphologies afin de les identifier. Jusqu'où cette diffusion est-elle arrivée? Combien de sites contiennent encore des populations pures de *Triturus cristatus*? Et quelle est la fréquence d'hybrides? D'autre part, nous désirons savoir si les deux espèces occupent les mêmes habitats. En effet, la modification d'habitat peut entraîner le déclin de l'espèce autochtone (Arntzen and Thorpe, 1999). Est-ce que des facteurs différents influencent l'occupation d'étangs selon le type morphologique des tritons crêtés?

Pour le second point, nous nous intéressons à l'habitat aquatique des tritons crêtés, ainsi qu'au paysage environnant afin de comprendre leurs besoins environnementaux. Nous savons que le succès d'une espèce invasive, ainsi que le maintien de forme hybride peut dépendre fortement de l'environnement (Arnold 1997; MacDougall and Turkington, 2005). Peut-on expliquer par certains facteurs environnementaux, la présence ou l'absence des tritons crêtés dans les étangs de la zone étudiée? Nous supposons qu'il existe différents facteurs écologiques biotiques et abiotiques expliquant l'occupation de certains étangs par les tritons crêtés. La distribution des amphibiens dans les étangs est probablement influencé par l'habitat aquatique et l'environnement terrestre (Semlitsch, 2000; Joly and al., 2001). C'est pourquoi, nous étalerons nos recherches sur deux types de facteurs : d'une part, il y a les facteurs écologiques concernant l'étang lui-même et d'autre part nous évaluerons par SIG le paysage autour de l'étang. Quel type de facteurs a la plus grande influence sur la présence de tritons crêtés dans les étangs? Nous supposons que les facteurs du paysage sont aussi importants que des facteurs plus locaux à l'échelle de l'étang.

Concernant le dernier point, nous désirons estimer la proportion d'étangs potentiellement favorables à l'occupation de tritons crêtés selon les meilleurs modèles des facteurs mesurés. La plupart des amphibiens sont des animaux cryptiques, donc difficile à recenser et cela peut amener à des sous-estimations d'espèces (MacKenzie and al., 2002; Moilanen, 2002). Est-ce que tous les sites potentiellement convenables correspondent à la présence de tritons crêtés observés sur le terrain? Ce résultat mesurera la validité du meilleur modèle et indiquera si le recensement est concluant.

Matériel et méthode

Echantillonnage : choix des étangs

L'aire de l'étude s'est concentrée en Suisse romande entre le canton de Genève et Vaud. Les étangs étudiés ont une limite altitudinale que nous avons fixée à un maximum de 700 mètres. Ce choix a été motivé par la supposition que le *Triturus carnifex* aurait de la peine à s'établir dans un étang à haute altitude dans ces régions de plus hautes latitudes. Nous avons choisi une limite longitudinale vers l'est qui prévoyait de ne pas prendre d'étangs à l'est de Lausanne. Mais, lorsque nous avons remarqué qu'il existait une présence de tritons crêtés à Saint-Légier (Vaud), nous avons sélectionné trois nouveaux étangs entre Saint-Légier et Lausanne. Une limite latitudinale nord a été fixée à la hauteur de Bavois.

Concernant l'échantillonnage des étangs, notre souhait était de couvrir un maximum de surface dans la zone étudiée. Pour cela, nous avons pensé qu'un échantillonnage le plus dilué possible serait idéal pour connaître au mieux la distribution des espèces. Nous avons choisi les objets de l'étude parmi les étangs de la base de données du KARCH et parmi les étangs visibles sur les cartes au 1:25000 (vecteur 25). En premier lieu, nous souhaitions sélectionner tous les étangs présents dans notre zone d'étude où une observation de l'une ou l'autre espèce étudiée avait été mentionnée. Nous avons trouvé ce type d'étangs, qui sera nommé étangs à présence, dans les données du KARCH. Pour le canton de Genève, beaucoup de sites ont fait état d'une présence de tritons crêtés ces dernières années. Cependant, tous les sites n'ont pas été retenus, car pour certain nombre d'entre eux il n'y a plus de points d'eau ou l'étang a été détruit. Nous avons tout de même retenu la majorité de la liste (16 étangs). Concernant le canton de Vaud, cette catégorie d'étangs contient très peu de sites et nous les avons tous sélectionnés (8 étangs).

Afin de compléter notre échantillonnage, nous avons sélectionné de manière aléatoire des étangs visibles sur les cartes au 1:25000. Nous nommerons cette catégorie d'objets, étangs à absence. Nous avons réalisé cette démarche par SIG, avec un programme dénommé Arcview. Nous avons décidé que les étangs à absence sélectionnés devaient être distants d'au moins 500 mètres des uns des autres. Si nous choissions trop d'étangs proches, nous risquions d'avoir de l'auto corrélation. De même, si un étang à absence sélectionné se trouvait à moins de 500 mètres d'un étang à présence, nous le retirions manuellement. Le programme a tiré aléatoirement 40 étangs sur l'ensemble des candidats potentiels. Nous avons ensuite équilibré le nombre d'étangs de chaque canton en fonction de leur superficie respective. Nous avons donc supprimé manuellement des étangs à absence dans le canton de Genève. Au final, nous nous sommes concentrés sur 52 étangs au total, dont 24 étangs à présence et 28 étangs à absence. Un certain nombre d'étangs à absence (sur les 40 présélectionnés) n'était pas utilisables. En effet, certains sites n'étaient pas accessibles, d'autres n'avaient pas de points d'eau, d'autres correspondaient à une rivière, d'autres étaient des étangs privés où nous n'avons pas obtenu l'autorisation de les inspecter.

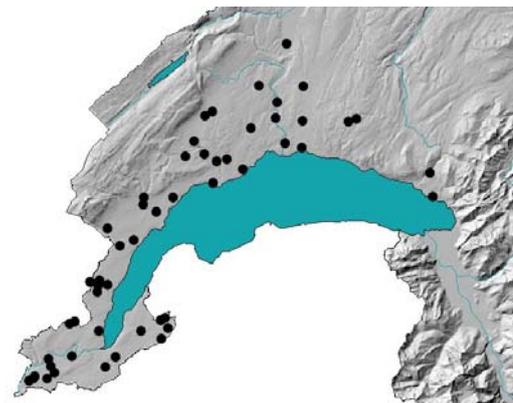


FIG.1 Etangs de la zone d'étude

Recensement des tritons crêtés

Le but était de trouver dans chaque étang à prospector un individu correspondant à du *Triturus cristatus*, à du *Triturus carnifex* ou à un hybride *cristatus-carnifex*. Lors de la récolte des données, nous avons été confrontés à un problème d'identification d'espèces. En effet, il nous a été difficile de donner de manière formelle le nom de l'espèce d'un individu uniquement sur la base de son observation morphologique sur le terrain. Ce problème provient de la proximité des deux espèces au niveau morphologique et également à l'apparition d'un certain nombre d'hybrides dans la zone étudiée. Ainsi, nous avons simplement noté lors de chaque visite d'étang la présence ou non d'un triton crêté (englobant le *Triturus cristatus*, le *Triturus carnifex* et l'hybride). Les individus capturés ont été décrits morphologiquement de manière très précise. De plus, nous prenions une photo dans une petite boîte avant de les relâcher. Nous avons construit une petite boîte en verre adaptée à la photo d'un adulte de triton crêté. Elle mesurait 14 cm de longueur, 4 cm de largeur et 2 cm de hauteur. Le *Triturus cristatus* se différencie morphologiquement du *Triturus carnifex* par quelques caractères importants (Brede et al., 1999). Ces différences morphologiques citées ci-dessous sont valables autant pour les mâles que pour les femelles. Le *T. cristatus* possède des points blancs le long des flancs et au toucher, il est granuleux à cet endroit du corps. Il possède des points noirs circulaires sur le dos ayant une taille de 2 mm de diamètre. La couleur du ventre est orange vif chez le *T. cristatus* tandis qu'elle est jaune-orange chez le *T. carnifex*. Le *T. carnifex* a la gorge noire ou de couleur foncée, tandis que celle du *T. cristatus* est orange (prolongement de la couleur du ventre jusque sous la gorge). A noter aussi que la gorge du *T. cristatus* est dépourvue de points blancs au contraire de celle du *T. carnifex*. Ce dernier n'a pas de points blancs sur les flancs, paraît lisse au toucher sur cette partie et possède des tâches noires circulaires sur le dos avec une taille de 5 mm de diamètre. L'hybride possède un mélange de ces critères morphologiques et/ou des traits intermédiaires pour des caractères donnés.

Nous avons travaillé de deux manières différentes afin d'augmenter nos chances de trouver des individus. Tout d'abord, il y a la méthode traditionnelle de l'herpétologiste où nous nous sommes munis d'une lampe torche et d'une époussette adaptée à la capture de triton. Nous avons utilisé des lampes puissantes à grands faisceaux afin de couvrir un maximum de surface au niveau du sol de l'étang. Les époussettes avaient un manche résistant en bambou et une tête plate pour mieux racler le fond. Cette technique de capture a été réalisée de nuit et dans des étangs adéquats. La recherche durait environ une heure en moyenne, mais pour des étangs dépassant les 5000 m² nous avons doublé le temps de recherche. Dans des étangs de grandes profondeurs ou ceux avec beaucoup de végétations ou encore ceux où l'on s'enfonçait trop, nous avons opté pour une autre méthode de recherche. Nous avons utilisé la pose de nasses dans différents endroits de l'étang. Nous essayions de les disposer dans des zones biologiquement différentes de l'étang. Nous respectons aussi la taille de l'étang et posons un nombre proportionnel de nasses. En général, nous les installions en fin d'après-midi et les relevions le lendemain matin. Ces nasses possèdent un trou aux deux extrémités de grandeur suffisantes (6 cm de diamètre). La nasse mesure environ 50 cm de longueur, 20 cm de largeur, 20 cm de hauteur et possède des mailles très fines (1-2 mm de diamètre). Nous les avons équipées d'une petite bouteille en PET (5 dl) afin que la nasse flotte. Ceci est très important pour que les amphibiens capturés puissent respirer. Nous avons également fixé une ficelle sur chaque nasse que nous attachions à de la végétation afin d'éviter que nos nasses dérivent pendant la nuit. Nous avons beaucoup utilisé cette méthode surtout par sa rapidité et son efficacité. En effet, nous pouvions inspecter un plus grand nombre d'étangs contrairement à la technique de l'époussette. Nous avons prospecté 20 étangs à l'époussette au moins une fois et pour les 32 autres étangs nous avons utilisé uniquement les nasses. Nous nous sommes rendus

trois fois sur chaque site et nous avons besoin de trois semaines pour inspecter les 52 étangs. Nous avons réalisé la première tournée en début mai, la seconde au mois de juin et la dernière au mois de juillet 2006.

Mesures des facteurs de l'étang et des facteurs du paysage

Nous nous sommes rendus sur les mêmes étangs que ceux du recensement des espèces et nous y avons mesuré quelques facteurs. Nous nous sommes inspirés de nombreuses études qui ont démontrés l'importance de certains facteurs dans l'occupation d'étangs par des amphibiens (par exemple Oertli and al., 2000; Van Buskirk, 2005; Skei and al., 2006). Le choix des facteurs écologiques de l'étang a également été conditionné par l'obtention de mesures pas trop compliquées. Il était important de pouvoir les faire directement sur le terrain afin d'inspecter un maximum d'étangs. Nous nous sommes rendus trois fois sur chaque étang pour effectuer les mesures. Nous les avons réalisées fin mai, fin juillet et mi-octobre 2006. Les mesures ont été réalisées la journée entre 10h00 et 18h00. Les facteurs du paysage se résument aux pourcentages de différents types environnementaux autour des étangs (500 mètres de rayon) mesurés par SIG.

Nous pouvons classer les facteurs mesurés en quatre grandes catégories (Annexe IV une fiche de terrain vierge):

1) Facteurs morphométriques de l'étang

-Surface du plan d'eau (en m²): six classes de surface. Nous estimions à l'œil et par des mesures de comptage de pas dans quelle classe se situait l'étang étudié.

-Profondeur de l'étang (en m): quatre classes de profondeur. Nous avons utilisé un double mètre pour mesurer la profondeur. Nous essayions de trouver le point le plus profond dans chaque étang. Dès lors que l'eau arrivait à hauteur du cou nous notions la profondeur maximale (> 150 cm).

-Coordonnées et altitude (en m) mesurées à l'aide d'un GPS. Nous nous efforcions de prendre les valeurs indiquées par le GPS au bord de l'étang.

-Rayonnement solaire atteignant la surface de l'eau. Approximativement en utilisant l'ombre portée sur l'étang (en %).

-Assèchement total de l'étang par oui ou non.

2) Facteurs faunistiques et végétales

-Présence de poissons: soit très probablement absents ou présents. Nous avons différents moyens pour déterminer la présence de poissons. L'utilisation des nasses pour le recensement des tritons et l'observation aux bords de l'étang.

-Indice de recouvrement du plan d'eau par la végétation émergente et feuilles flottantes (en %)

-Indice de recouvrement du plan d'eau par la végétation submergée (en %).

3) Facteurs physico-chimiques

Nous avons pu obtenir le prêt d'une multi-sonde (WTW multiLine P4) pour pouvoir réaliser des mesures physico-chimiques de l'eau des étangs. Nous avons deux bâteaux dans lesquels nous prélevons l'eau de l'étang à une profondeur de 0.5 à 1 mètre. Nous prenons l'eau à quelques mètres du bord en direction du centre de l'étang.

-pH: mesure du pH.

-Concentration en oxygène dissout: mesure absolue de la concentration en O₂.

-Saturation en oxygène (en %): mesure relative qui indique le taux d'oxygénation.

-Conductibilité (en $\mu\text{S}/\text{cm}$)

-Température (en °C)

4) Facteurs du paysage

Nous avons réalisé cette démarche par SIG en utilisant le programme Arcview GIS 3.3 pour déterminer les types d'environnements autour des étangs étudiés. Nous avons créé un cercle avec un rayon de 500 mètre autour de chaque étang. Le *Triturus cristatus* mâle peut réaliser une migration terrestre de 168 mètres dans les Alpes (Schabetsberger and al., 2004). Le programme informatique calcule le pourcentage de chaque type environnemental dans ces différents cercles. Nous avons créé huit grandes catégories environnementales : surface boisée ; surface agricole ; lac, cours d'eau et berges ; surface naturelle improductive ; aires de bâtiments et aires industrielles ; espace vert et lieux de détente ; surface de transports ; surface d'infrastructures spéciales.

Traitement des données et analyses statistiques

Distribution des tritons crêtés et leurs morphologies

Un des buts de cette analyse est de situer sur une carte la distribution des tritons crêtés capturés dans la zone d'étude. D'autre part, nous désirons connaître le type morphologique des tritons crêtés capturés dans les étangs à présence et d'ajouter cette information à la carte de distribution. Pour ce faire, nous avons constitué un tableau relatant le nombre de traits *cristatus*, *carnifex* et intermédiaires selon l'individu capturé. Nous avons additionné les types de traits morphologiques de tous les individus capturés pour chaque étang relevant d'au moins une présence. Ensuite, nous avons réalisé une moyenne par étang qui nous a indiqué une tendance morphologique générale allant soit en direction du *Triturus cristatus*, du *Triturus carnifex* ou de l'hybride. Nous avons fait les mêmes analyses morphologiques sur des espèces pures (*Triturus carnifex* provenant du Tessin et *Triturus cristatus* provenant de Rottenschwil et de St-Triphon). Ceci nous a permis de comparer les résultats des espèces pures avec ceux des individus de la zone d'étude et de les associer plus facilement à une espèce ou à un hybride. Nous avons décidé de considérer une espèce en tant que telle, dans la mesure où son pourcentage de critères morphologiques la concernant doit être d'au moins 50 % au sein des individus capturés dans un étang. Si cette condition n'est pas remplie, nous considérons ces

individus comme hybride. Nous avons mis sur carte tous les étangs avec soit la présence d'une espèce ou soit l'absence d'espèces.

Dans le but de différencier les facteurs qui déterminent la distribution du *Triturus cristatus* et du *Triturus carnifex*, nous avons utilisé les pourcentages de critères morphologiques dans des régressions linéaires. Nous avons réalisé une régression linéaire (McCullagh and Nelder, 1989) pour chaque espèce avec comme variable dépendante l'arcsin $\sqrt{(\% \text{critères morphologiques } cristatus \text{ ou } carnifex)}$. La taille de l'échantillon (n=8) est si faible que le pouvoir de l'analyse statistique est bas. De plus, à chaque fois que l'on teste un modèle avec les mêmes variables explicatives, nous devons diminuer la probabilité d'erreur avec le "Bonferroni correction" (Rice, 1989). C'est pourquoi, nous avons fait une régression linéaire par composante principale en utilisant le programme statistique S-plus. Nous avons donc fait dix régressions linéaires (dix axes principaux pour les ACP) par type de réponse. En faisant deux tests (un pour *cristatus* et un pour *carnifex*), la probabilité d'erreur est fixée à 2.5% (5%/nombre de tests). Nous nous sommes concentrés sur l'analyse de la table de variance pour déterminer les composantes principales significatives. Dans le cas où une composante principale serait significative, nous ferons de nouvelles régressions linéaires en utilisant ses 6 variables originales comme variables indépendantes selon le même principe que les autres régressions linéaires.

Facteurs influençant l'occupation des étangs par les tritons crêtés

Par l'analyse des présences/absences de tritons crêtés dans les étangs de la zone d'étude, nous souhaitons déterminer parmi les facteurs mesurés lesquels influencent cette distribution. En premier lieu, nous avons traité les valeurs des différents facteurs mesurés. Nous avons mesuré trois valeurs pour chaque facteur de l'étang lors des trois prises de mesures. Nous avons réalisé une moyenne de chaque facteur pour tous les étangs de l'étude. En ce qui concerne la profondeur et la surface, nous avons dû transformer leurs valeurs de classe en valeurs continues pour pouvoir les utiliser dans certaines analyses statistiques. Il y a au total douze variables concernant les facteurs écologiques des étangs, dont dix sont des valeurs continues et deux des valeurs catégorielles. Il s'agit de la présence de poissons "fish" et de l'assèchement total de l'étang "drying". Il y a également huit variables du paysage décrivant les types environnementaux autour des étangs.

Avec autant de variables, nous risquons d'être confrontés à des problèmes de redondance en les utilisant toutes dans les différentes analyses statistiques. C'est pourquoi, nous avons réalisé des ACP (Rao, 1964), afin de réduire le nombre de variables originales. Nous avons fait une ACP avec uniquement les facteurs écologiques de l'étang et une autre avec les facteurs du paysage. Nous avons créé un tableau avec les 52 étangs en colonne et avec les variables adéquates selon l'ACP en ligne. Nous n'avons pas intégré les deux variables catégorielles pour l'ACP facteurs écologiques de l'étang. Nous avons utilisé le programme S-plus 6.2 version professionnelle pour accomplir cette technique statistique. Les résultats des ACP nous ont permis de réunir quelques variables dans des axes principaux expliquant le mieux la dispersion des points disponibles. En ne mélangeant pas les variables paysages aux variables de l'étang lors des ACP, nous pouvions par la suite connaître quel type de facteurs influencent le mieux la présence ou l'absence de tritons crêtés dans les étangs.

Pour connaître les variables influençant la présence ou l'absence des espèces étudiées, nous avons réalisé des régressions logistiques de type logit car la réponse est d'ordre binaire (1 ou 0) (McCullagh and Nelder, 1989). Nous avons utilisé la présence/absence des tritons crêtés (*T. cristatus*, *T. carnifex* et hybride ensemble) comme réponse. Toutes les variables prédictives étaient linéaires et ni des interactions, ni des termes quadratiques n'ont été utilisés. Les variables explicatives choisies pour la première régression logistique sont les valeurs des 5 axes principaux de chaque ACP. Nous avons encore ajouté une variable qui n'avait pas pu être intégrée à l'ACP des facteurs écologiques de l'étang. Il s'agit de l'assèchement total de l'étang (drying) qui est une variable catégorielle binaire. Pour la seconde régression logistique, nous avons sélectionné les six variables originales de la composante qui serait significative lors de la précédente régression logistique. Un résultat est significatif à une probabilité d'erreur (Pr) inférieur à 5%. Nous avons utilisé le programme statistique SAS pour exécuter ce type d'analyses. D'autre part, nous avons créé des graphiques décrivant le psi (la probabilité de présence) en fonction des variables originales significatives ou des composantes principales significatives dans les régressions logistiques. Nous avons utilisé l'équation suivante $y = (\exp(a*x+b))/(1+\exp(a*x+b))$ pour retransformer les valeurs de l'échelle logit: $(\log(p/(1-p)) = a*x+b$ où a est la pente, b l'interception de la droite, x la valeur de la variable, p la probabilité et y le psi.

Estimation de la proportion de sites potentiellement favorables par la sélection de modèles

Nous souhaitons également connaître la proportion d'étangs ayant le potentiel d'être occupé par des tritons crêtés selon les meilleurs modèles. Nous avons utilisé le programme presence (MacKenzie et al. 2002) qui calcule pour chaque modèle composé d'une ou de plusieurs variables explicatives, une valeur appelée "overall proportion of sites occupied (PSO)". Elle correspond à l'estimation de la proportion de sites potentiellement occupables selon le modèle. Nous pouvons comparer cette valeur au "naïve estimate (NE)" qui est le nombre de sites où les espèces ont été trouvées divisé par le total de sites examinés. Cette comparaison est importante car elle permet de mesurer la validité du modèle et de savoir si le travail de recensement a été concluant. D'autre part, le programme presence cherche le meilleur modèle expliquant au mieux les données présence/absence des tritons crêtés dans les étangs de la zone d'étude selon les facteurs mesurés. Cette méthode permet d'ajouter une dimension nouvelle à l'analyse du jeu de données. En effet, nous pouvons inclure dans l'analyse les résultats de toutes les visites dans chaque étang lors du recensement des espèces. Le programme presence fait aussi des régressions logistiques pour déterminer les facteurs des meilleurs modèles. Nous pouvons comparer les résultats de cette analyse statistique à ceux des précédentes régressions logistiques afin de mesurer l'importance de tenir compte du résultat lors de chaque visite. Afin de trouver le meilleur modèle, le programme presence calcule pour chaque combinaison possible de facteurs l'Akaike's Information Criterion (AIC) (Burnham and Anderson, 2002), qui est basé sur le principe de parcimonie.

L'AIC se définit par :

$$AIC = -2(\ln L) + 2K$$

où $(\ln L)$ est le logarithme naturel de la fonction likelihood, K est le nombre estimé de paramètres à partir du modèle et n correspond à la taille de l'échantillon (Burnham and Anderson, 2002).

Comme nous avons un petit échantillon (si $n/K < 40$), alors nous devons corriger l'AIC en AIC_c en tenant compte des valeurs de n et de K (Burnham and Anderson, 2002). L' AIC_c se définit par :

$$AIC_c = -2(\ln L) + 2K + \frac{2K(K+1)}{n-K-1}$$

Le modèle avec le plus petit AIC_c est le meilleur modèle par rapport aux données. La valeur absolue de l' AIC_c ne donne pas d'explications concernant la qualité du modèle. C'est les différences de valeurs AIC_c entre le meilleur modèle et les autres qui donneront des informations si un modèle est bon ou mauvais (Burnham and Anderson, 2002). Afin de mettre cela en évidence, nous calculons l'Akaike weights (w_i) qui se définit par :

$$W_i = \exp(-\Delta AIC_c/2) / \sum \exp(-\Delta AIC_c/2)$$

Nous pouvons calculer des ratios (W_i/W_j) pour déterminer dans quelle mesure un modèle est meilleur qu'un autre. Afin de réaliser ces analyses avec le programme presence, nous avons enregistré dans un tableau les présences/absences de tritons crêtés lors des trois ou quatre visites dans les 52 étangs. Dans un autre tableau, nous avons inscrit les variables explicatives utiles à l'analyse. Nous avons fait deux analyses séparées pour la recherche du meilleur modèle selon les axes des ACP, une pour les facteurs écologiques de l'étang et l'autre pour les facteurs du paysage. Il deviendrait trop compliqué d'interpréter une combinaison d'axes d'ACP de ces deux types de facteurs. Par contre, nous avons mélangé toutes les variables originales dans une troisième analyse pour déterminer le meilleur modèle avec les facteurs originaux.

Résultats

Distribution des tritons crêtés et leurs morphologies

Cartes de distribution

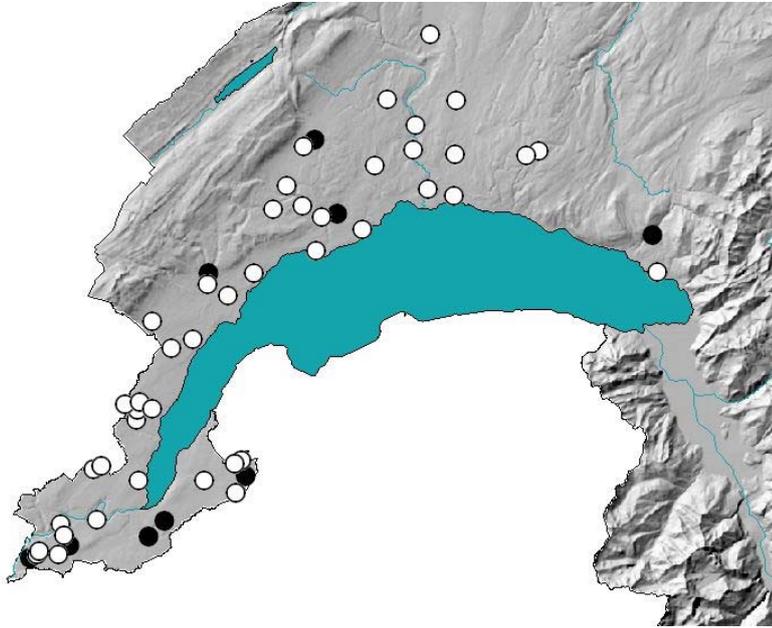


FIG.2. Carte de distribution des 52 étangs inspectés dans la zone d'étude. Les cercles blancs sont les étangs où il n'y a pas eu d'observations de tritons crêtés. Les cercles noirs sont les étangs où il y a eu captures de tritons crêtés.

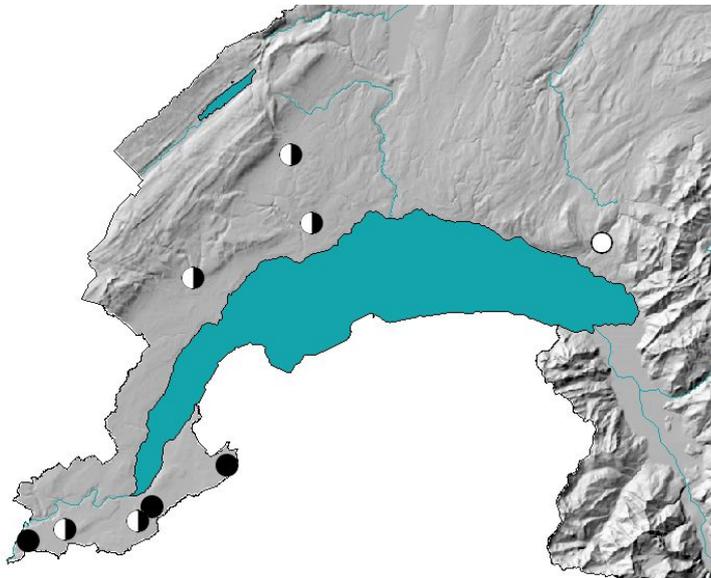


FIG.3. Carte de distribution des neuf étangs correspondant à une présence de tritons crêtés. Les cercles blancs signifient une moyenne de traits morphologiques *cristatus* > 50%, les cercles noirs signifient une moyenne de traits morphologiques *carnifex* > 50 % et les cercles noirs et blancs signifient une moyenne de traits morphologiques *cristatus* < 50 % et une moyenne de traits morphologiques *carnifex* < 50%.

Nous constatons qu'il n'existe peu d'étangs abritant des populations de tritons crêtés dans la région étudiée (9/52 sites visités). D'autre part, les étangs à présence sont très dispersés dans la zone. Le canton de Genève possède cinq étangs à présence et le canton de Vaud quatre. Nous remarquons que le canton de Genève ne possède pas de sites contenant des individus avec une morphologie *cristatus*. La situation dans le canton de Vaud présente trois sites avec la présence d'individus mixtes et un site avec une morphologie *cristatus*.

Morphologie des tritons crêtés capturés

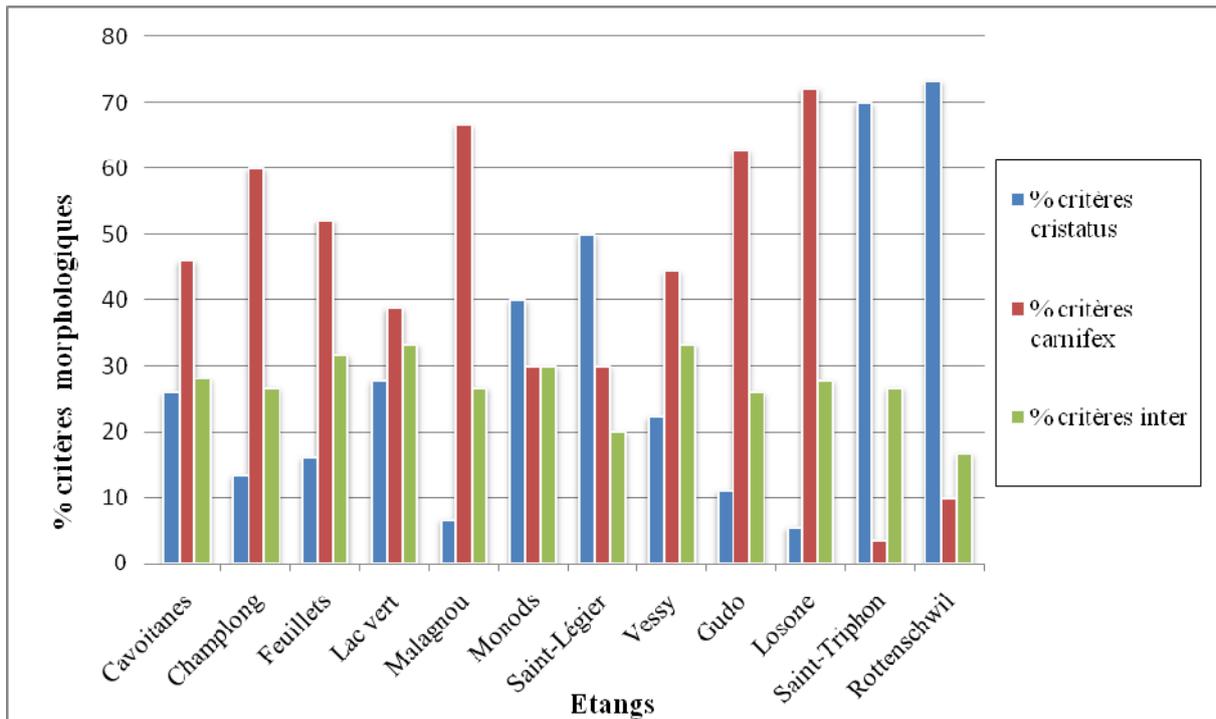


FIG.4. Pourcentage de critères morphologiques des individus capturés dans les étangs à présence.

Neuf étangs de l'étude ont montré une présence de tritons crêtés. Malheureusement, le site de Lavigny (Vaud) qui correspond à une présence ne figure pas dans cet histogramme ni dans la régression linéaire qui suit. En effet, nous avons trouvé qu'un seul triton crêté et c'était lors de notre première visite (02.05.06). Nous n'avions pas encore mis en place la technique de la description précise de l'individu capturé. Cependant, sur la base de cette unique observation, nous l'avons associé à un hybride. Les huit premiers étangs de l'histogramme sont des étangs de la zone d'étude et les quatre derniers sont des sites hors de cette zone. Gudo et Losone sont des étangs se trouvant dans le canton du Tessin où nous avons capturé du *Triturus carnifex*. Nous avons aussi prospecté un complexe d'étangs dans le canton d'Argovie à Rottenschwil et un étang près de la commune de St-Triphon (Vaud) pour attraper des individus de *Triturus cristatus* purs.

Ensemble des variables et leurs abréviations utilisées dans les analyses

Numéro	Abréviation	Nom de la variable en anglais	Nom de la variable en français
1	Depth	Depth	Profondeur
2	Area	Area	Surface
3	Drying	Drying	Assèchement total
4	pH	pH	pH
5	DisO	Concentration in dissolved oxygen	Concentration en oxygène dissout
6	SatO	Saturation in oxygen	Saturation en oxygène
7	Cond	Conductibility	Conductibilité
8	Temp	Temperature	Température
9	EmerVeg	Emergent vegetation	Végétation émergente
10	SubmVeg	Submerged vegetation	Végétation submergée
11	Shadow	Shadow	Ombre
12	Fish	Presence of fish	Présence de poissons
13	AreaFo	Woody surface	Surface boisée
14	AreaAgr	Agricultural surface	Surface agricole
15	Water	Lake, streams and banks	Lac, cours d'eau et berges
16	AreaNatUn	Unproductive natural surface	Surface naturelle improductive
17	Areabui	Areas of buildings and industrial areas	Aires de bâtiments et aires industrielles
18	AreaRelax	Green space and places of relaxations	Espace vert et lieux de détente
19	AreaTran	Area of transport	Surface de transports
20	AreaSubstSpe	Special areas of infrastructure	Surface d'infrastructures spéciales
21	comp1et	Components 1 of the PCA ecological factors of the pond	Composante 1 de l'ACP facteurs écologiques de l'étang
22	comp2et	Components 2 of the PCA ecological factors of the pond	Composante 2 de l'ACP facteurs écologiques de l'étang
23	comp3et	Components 3 of the PCA ecological factors of the pond	Composante 3 de l'ACP facteurs écologiques de l'étang
24	comp4et	Components 4 of the PCA ecological factors of the pond	Composante 4 de l'ACP facteurs écologiques de l'étang
25	comp5et	Components 5 of the PCA ecological factors of the pond	Composante 5 de l'ACP facteurs écologiques de l'étang
26	comp1pay	Components 1 of the PCA landscape factors	Composante 1 de l'ACP facteurs paysages
27	comp2pay	Components 2 of the PCA landscape factors	Composante 2 de l'ACP facteurs paysages
28	comp3pay	Components 3 of the PCA landscape factors	Composante 3 de l'ACP facteurs paysages
29	comp4pay	Components 4 of the PCA landscape factors	Composante 4 de l'ACP facteurs paysages
30	comp5pay	Components 5 of the PCA landscape factors	Composante 5 de l'ACP facteurs paysages

Régression linéaire

Dans le but de différencier les facteurs qui déterminent la distribution du *Triturus cristatus* et du *Triturus carnifex*, nous avons utilisé les pourcentages de critères morphologiques comme réponse dans des régressions linéaires.

TAB.2. Réponse: $\arcsin\sqrt{(\%carnifex)}$; Variables explicatives: les valeurs des composantes principales des deux ACP. Nous n'avons pas ajouté la variable « drying » parce qu'aucun étang avec une présence ne s'assèche totalement.

TABLEAU 2.					
	Df	Sum of Sq	Mean Sq	F Value	Pr(F)
Comp1et	1	14.1604	14.16039	0.1682016	0.6959571
Comp2et	1	38.5584	38.55836	0.4812535	0.5138017
Comp3et	1	236.5096	236.5096	5.018365	0.0663315
Comp4et	1	15.6888	15.68879	0.186922	0.6805975
Comp5et	1	328.4635	328.4635	10.32801	0.0182811
Comp1pay	1	175.6949	175.6949	3.068125	0.1304005
Comp2pay	1	99.8900	99.88999	1.429067	0.2770169
Comp3pay	1	168.7631	168.7631	2.888795	0.1401082
Comp4pay	1	147.8917	147.8917	2.389262	0.1731281
Comp5pay	1	264.7353	264.7353	6.240147	0.0466525

TAB.3. Réponse: $\arcsin\sqrt{(\%cristatus)}$; Variables explicatives : les valeurs des composantes principales des deux ACP. Nous n'avons pas ajouté la variable « drying » parce qu'aucun étang avec une présence ne s'assèche totalement.

TABLEAU 3.					
	Df	Sum of Sq	Mean Sq	F Value	Pr(F)
Comp1et	1	15.1472	15.1472	0.1146727	0.746422
Comp2et	1	10.2415	10.2415	0.07705697	0.790642
Comp3et	1	263.0587	263.0587	2.898011	0.139585
Comp4et	1	56.2612	56.2612	0.4492327	0.527639
Comp5et	1	338.5759	338.5759	4.330393	0.082625
Comp1pay	1	290.0477	290.0477	3.361937	0.116412
Comp2pay	1	68.3673	68.3673	0.5548365	0.484491
Comp3pay	1	221.6977	221.6977	2.269966	0.182620
Comp4pay	1	128.6728	128.6728	1.136989	0.327304
Comp5pay	1	372.6225	372.6225	5.138804	0.063940

Nous avons utilisé le « bonferonni correction », ce qui implique que si une valeur de Pr est inférieure à 0,025, on écrira alors qu'elle est significative au risque de 0,05. Ainsi, seule la composante 5 de l'étang est significative pour la morphologie *carnifex*. Avec la réponse morphologie *cristatus*, aucune composante n'est significative. La figure 5 montre la relation linéaire entre la réponse morphologie *carnifex* et la composante 5 de l'étang.

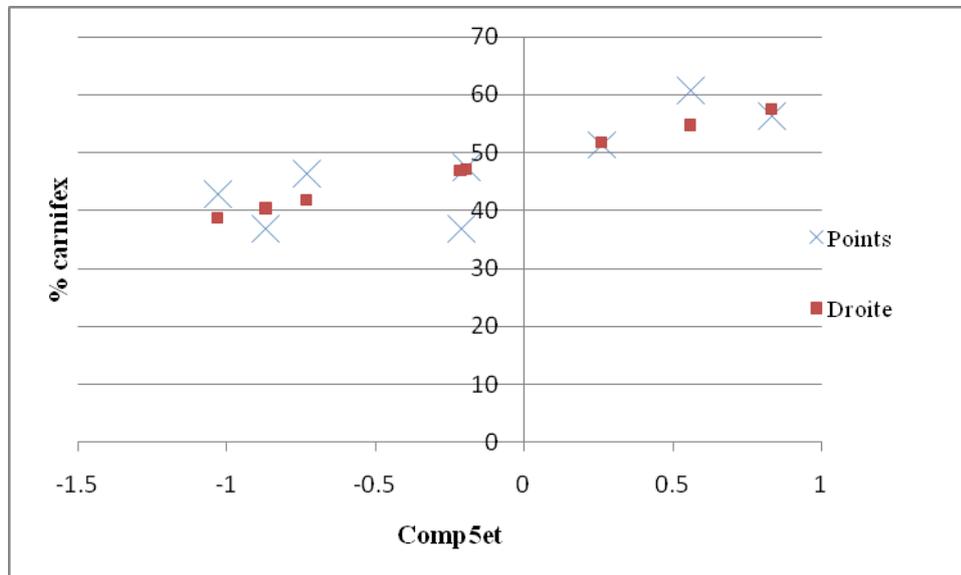


FIG.5. Graphique représentant l'arcsin√(%*carnifex*) en fonction de la composante 5 de l'étang.

Nous faisons une régression linéaire supplémentaire en raison de la composante 5 de l'étang qui est significative dans l'analyse précédente (TAB.2). Ceci dans le but de découvrir si une variable originale de cette composante est significative.

TAB.4. Réponse: arcsin√(%*carnifex*); Variables explicatives : les variables originales de la composante 5 de l'étang.

TABLEAU 4.					
	Df	Sum of Sq	Mean Sq	F Value	Pr(F)
SubmVeg	1	29.4336	29.43356	0.3605221	0.5701848
Area	1	98.3075	98.30752	1.401141	0.2812989
Depth	1	219.365	219.3645	1.306407	0.2965936
EmerVeg	1	14.5172	14.51719	0.1725617	0.6922916
pH	1	19.0771	19.07705	0.2288306	0.6493238
Cond	1	16.5708	16.57082	0.1977773	0.6721139

Nous remarquons que les variables originales analysées de manière isolées dans les six régressions linéaires ne sont pas significatives. Les deux meilleurs variables sont la surface et la profondeur.

Facteurs influençant l'occupation des étangs par les tritons crêtés

ACP

Nous réalisons deux ACP, une avec les facteurs écologiques de l'étang et une autre avec les facteurs du paysage, dans le but de réduire le nombre de variables.

TAB 5. Valeurs des variables originales dans les dix axes principaux de l'ACP. Plus la valeur est grande (soit en positif ou en négatif), plus cette variable a de l'influence dans la composante. Les cases vides correspondent aux variables originales qui ne font pas partie de la composante.

	Comp.1	Comp.2	Comp.3	Comp.4	Comp.5	Comp.6	Comp.7	Comp.8	Comp.9	Comp.10
Depth	-0.111	-0.514		-0.130	-0.445	0.190	0.446	-0.206	-0.472	
Area		-0.489		0.237	-0.512	-0.264	-0.443		0.406	
pH	-0.414		0.208		0.236	-0.625	-0.223	-0.182	-0.502	
DisO	-0.512		0.282	-0.109		0.219		-0.195	0.294	-0.680
SatO	-0.531	0.121	0.179			0.170	0.131	-0.163	0.249	0.725
Cond	0.195	0.105		-0.899	-0.217	-0.259	-0.106			
Temp	-0.250	0.196	-0.584		-0.176	-0.500	0.428	0.136	0.250	
EmerVeg	0.295	0.434		0.238	-0.311			-0.750		
SubmVeg	-0.124	0.478	0.218	0.130	-0.551		-0.110	0.505	-0.337	
Shadow	0.262		0.655	0.142		-0.309	0.573	0.151	0.170	

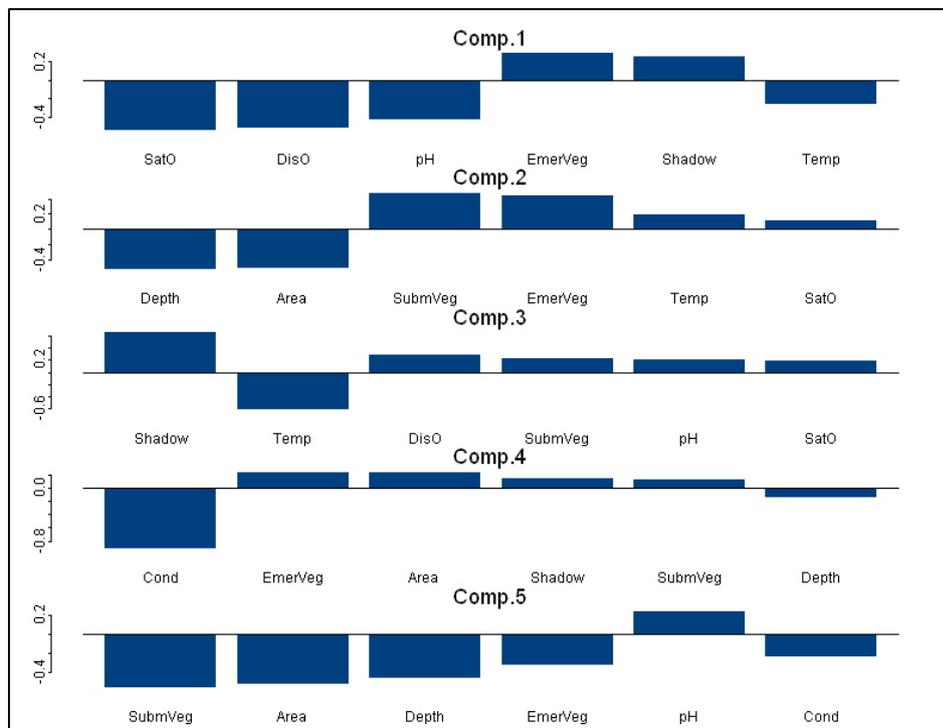


FIG.6. Les cinq axes principaux de l'ACP facteurs écologiques de l'étang composés des six variables originales les plus importantes.

TAB 6. Valeurs des variables originales dans les dix axes principaux de l'ACP. Plus la valeur est grande (soit en positif ou en négatif), plus cette variable a de l'influence dans la composante. Les cases vides correspondent aux variables originales qui ne font pas partie de telle composante.

	Comp.1	Comp.2	Comp.3	Comp.4	Comp.5	Comp.6	Comp.7	Comp.8
AreaFo	-0.116	-0.720	-0.250				-0.168	0.613
AreaAgr	-0.440	0.573			0.104	-0.239		0.635
Water	0.415		0.608			-0.314	-0.581	0.137
AreaNatUn	-0.231	-0.119	0.568	-0.428	0.322	0.554	0.112	
AreaBui	0.470	0.225			-0.579	0.440	0.211	0.387
AreaRelax	0.483			-0.270	0.432	-0.395	0.557	0.192
AreaTran	0.279	0.285	-0.476	-0.288	0.437	0.287	-0.506	
AreaSubstSpe	0.191		0.114	0.808	0.413	0.323	0.104	0.105

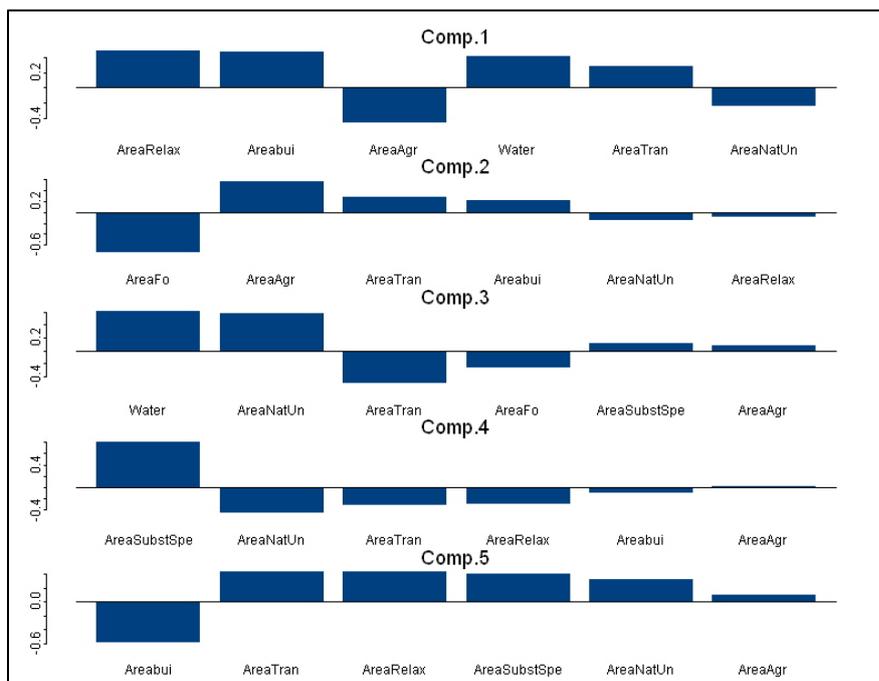


FIG.7. Les cinq axes principaux de l'ACP facteurs écologiques de l'étang composés des six variables originales les plus importantes.

L'ACP des facteurs du paysage avaient initialement moins de variables que l'ACP des facteurs de l'étang (respectivement huit et dix). Dans les deux ACP, il faut au minimum cinq axes principaux pour expliquer le 75% de la distribution des points (Annexe VI). L'ACP facteurs écologiques de l'étang montre deux premiers axes importants qui expliquent plus de 50 % de la dispersion des points, tandis que l'ACP facteurs SIG a une valeur un peu plus faible avec 45 %.

Nous constatons que le premier axe de l'ACP facteurs écologiques est un axe qui représente principalement les variables de la chimie de l'eau. Le pH, des mesures d'oxygène et la température sont des valeurs chimiques de l'eau et agissent dans le même sens. La composante 2 montre des variables d'ordre morphométrique associées à d'autres variables. L'effet d'une grande ou d'une petite surface aura un impact sur la densité de colonisation de végétations. Un étang d'une grande surface est souvent dépourvu d'une grande végétation aquatique. D'autre part, la surface et la profondeur sont autocorrélées et agissent dans le même sens. L'axe 3 concerne la corrélation entre l'ombre portée sur un étang et la température de l'eau. Cette relation est logique car si l'ombre d'un étang augmente, la température de l'eau diminue. La composante 4 correspond à une variable que nous n'avons pas encore discutée. Il s'agit de la conductibilité, une variable chimique de l'eau. L'axe 5 exprime les relations entre la taille de l'étang et ses proportions de végétations, mais cette fois-ci toutes ces variables influencent dans le même sens, contrairement à l'axe 2. Un étang avec une grande surface aura une grande densité de végétations aquatiques. Nous pouvons comprendre qu'il existe deux types d'étangs en examinant cet axe et la composante 2.

Concernant la seconde ACP, le premier axe principal correspond à des variables qui opposent les constructions urbaines à des zones naturelles. En effet, les surfaces de construction, de lieux de détente et de transports s'opposent aux surfaces agricoles et aux surfaces naturelles improductives. Le deuxième axe met en évidence les surfaces agricoles et forestières. Elles sont en contradiction et nous lisons que là où il y a de la forêt, il n'y a pas de surfaces agricoles et vis versa. Pour la composante 3, nous voyons une corrélation entre les surfaces naturelles improductives et les surfaces d'eau et s'opposent notamment aux aires de transports. Cet axe semble logique puisque les surfaces de lacs ou de cours d'eau sont très rarement associées à des routes. De plus, les abords de lacs ou de cours d'eau correspondent souvent à des surfaces naturelles improductives. L'axe 4 est représenté principalement par une catégorie environnementale qui n'a pas encore été mentionnée dans les autres composantes principales. Il s'agit des surfaces d'infrastructures spéciales comme notamment les gravières. Pour terminer, l'axe 5 oppose les surfaces construites aux aires de transports, aux surfaces de détente et aux surfaces d'infrastructures spéciales. Cet axe est plus difficile à interpréter, mais il n'explique que le 11 % de la répartition de tous ces points.

Régressions logistiques

Nous réalisons des régressions logistiques dans le but de déterminer les facteurs influençant de manière significative les présences/absences des tritons crêtés.

TAB.7. Réponse : la présence/absence (1 ou 0) de tritons crété dans chaque étang ; Variables explicatives: les valeurs des composantes principales des deux ACP et l'assèchement total de l'étang (drying). Drying 0 correspond aux étangs qui ne s'assèchent pas et drying 1 aux étangs qui s'assèchent. SAS calcule automatiquement une pente de 0 pour drying 1, afin de connaître la différence entre « drying » versus « no drying ».

TABLEAU 7.							
Parameter	DF	Estimate	St.Error	W.95%C.Limits		Chi-Square	Pr > ChiSq
Intercept	1	-3.9509	2.0176	-7.9053	0.0036	3.83	0.0502
Drying 0	1	0.4628	1.8605	-3.1837	4.1092	0.06	0.8036
Drying 1	0	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	.	.
Comp1et	1	0.9847	0.4868	0.0306	1.9387	4.09	0.0431
Comp2et	1	0.3042	0.4540	-0.5856	1.1940	0.45	0.5028
Comp3et	1	-0.2188	0.4976	-1.1941	0.7566	0.19	0.6602
Comp4et	1	0.2023	0.6761	-1.1229	1.5274	0.09	0.7648
Comp5et	1	-1.4033	0.8044	-2.9799	0.1734	3.04	0.0811
Comp1pay	1	-0.9316	0.8035	-2.5064	0.6432	1.34	0.2463
Comp2pay	1	-0.6863	0.7314	-2.1198	0.7472	0.88	0.3480
Comp3pay	1	0.8725	0.9456	-0.9808	2.7258	0.85	0.3562
Comp4pay	1	-0.1505	1.2143	-2.5305	2.2294	0.02	0.9013
Comp5pay	1	-2.1784	1.3019	-4.7301	0.3733	2.80	0.0943

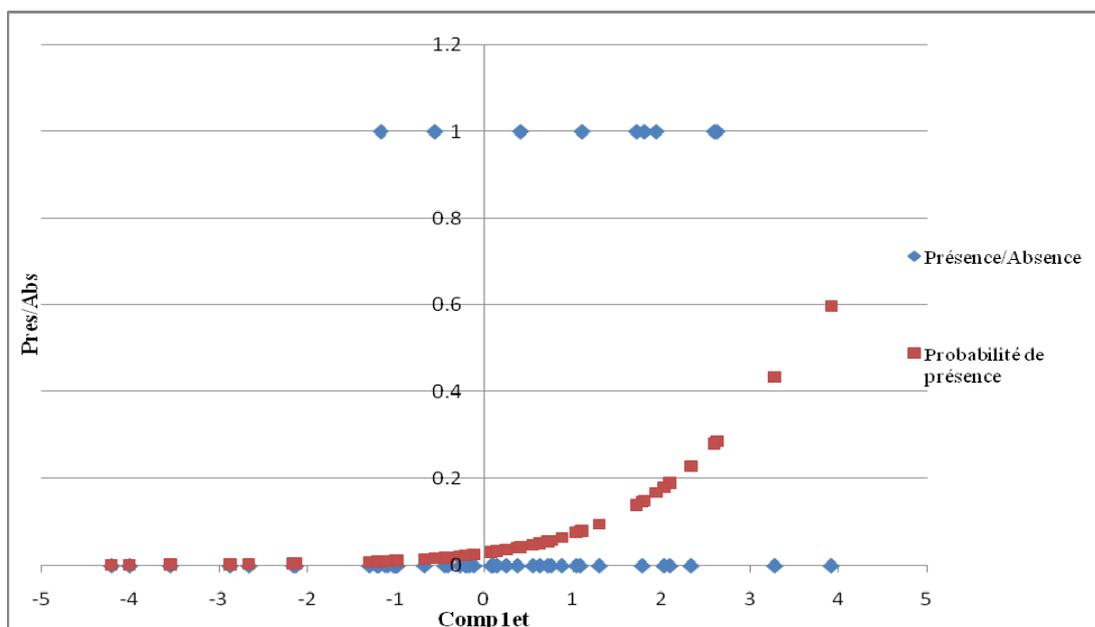


FIG.8. Graphique représentant les présences/absences et le psi (la probabilité de présence) des tritons crêtés en fonction de la composante 1 de l'étang.

Nous constatons que la composante 1 facteurs écologiques de l'étang est significative ($Pr < 0.05$). La composante 5 éco de l'étang n'est pas loin d'être significative avec une valeur Pr de 0.0811. Le meilleur axe principal pour les facteurs du paysage est décrit par la composante 5. Le graphique (FIG.8) montre que si des valeurs sont négatives pour la composante 1, nous avons très peu de chance de trouver un triton crêté. La majorité des étangs avec des présences ont des valeurs positives. Cependant, il y a une probabilité de 0.5 de trouver un étang à absence avec une valeur positive.

Nous faisons une régression linéaire supplémentaire en raison de la composante 1 de l'étang qui est significative dans l'analyse précédente (TAB.7). Ceci dans le but de découvrir si une variable originale de cette composante est significative.

TAB.8. Réponse: la présence/absence (1 ou 0) de tritons crêté dans chaque étang ; Variables explicatives : les variables originales de la composante 1 facteurs écologiques de l'étang.

TABLEAU 8.							
Parameter	DF	Estimate	St.Error	W.95%C.Limits		Chi-Square	Pr > ChiSq
Intercept	1	88.1713	36.7158	16.2097	160.1329	5.77	0.0163
Sato	1	0.2868	0.2600	-0.2228	0.7964	1.22	0.2700
Diso	1	-3.1094	2.9760	-8.9421	2.7234	1.09	0.2961
pH	1	-10.2118	4.4122	-18.8596	-1.5639	5.36	0.0206
Emveg	1	0.0050	0.0198	-0.0338	0.0438	0.06	0.7998
Shadow	1	-0.0190	0.0178	-0.0540	0.0159	1.14	0.2863
Temp	1	-0.7499	0.4553	-1.6422	0.1424	2.71	0.0995

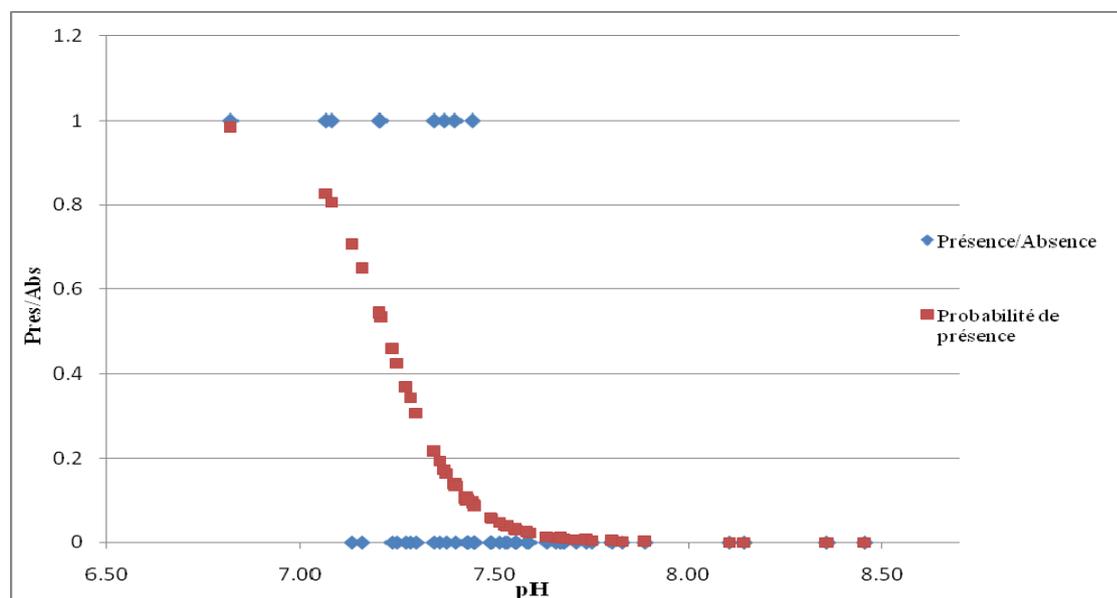


FIG.9. Graphique représentant les présences/absences et le psi (la probabilité de présence) des tritons crêtés en fonction du pH.

Le pH est la variable de la composante 1 qui influence de manière significative la présence ou l'absence de tritons crêtés. Sa pente est extrêmement forte, ce qui correspond à un très grand effet sur les présences/absences. Les autres variables ne sont pas significatives. Le graphique (FIG.9) montre que les faibles valeurs de pH augmentent la probabilité de présence de tritons crêtés et qu'un pH dépassant les 7.7 voit la probabilité de présence devenir très faible.

Estimation de la proportion de sites potentiellement favorables par la sélection de modèles

Nous souhaitons par cette analyse estimer la proportion de sites potentiellement convenables pour les tritons crêtés dans la zone d'étude. Cette valeur se nomme « overall proportion of sites occupied » (PSO). Nous la comparons au « naïve estimate » qui correspond à la proportion de sites étant occupés lors du recensement (NE).

Le nombre de paramètres (K) dans tous les modèles calculés dans ces analyses comprend toujours les 2 interceptes.

TAB.9. Réponse : la présence/absence (1 ou 0) de tritons crêtés dans les étangs lors de chaque visite ; Variables : Axes principaux des deux ACP. Nous présentons les deux meilleurs modèles pour chaque ACP.

TABLEAU 9.						
Modèle	K	AIC _c	ΔAIC_c	w _i	PSO	NE
Comp1eco, Comp5eco	4	80.830	0.000	0.543	17.8	17.3
Comp1eco, Comp4eco, Comp5eco	5	81.837	1.007	0.328	17.8	17.3
Comp5sig	3	84.741	3.911	0.077	17.8	17.3
Comp4sig, Comp5sig	4	85.502	4.672	0.052	17.8	17.3

FIG.10a

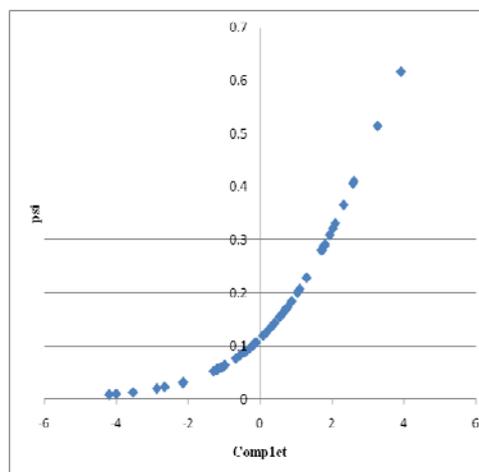


FIG.10b

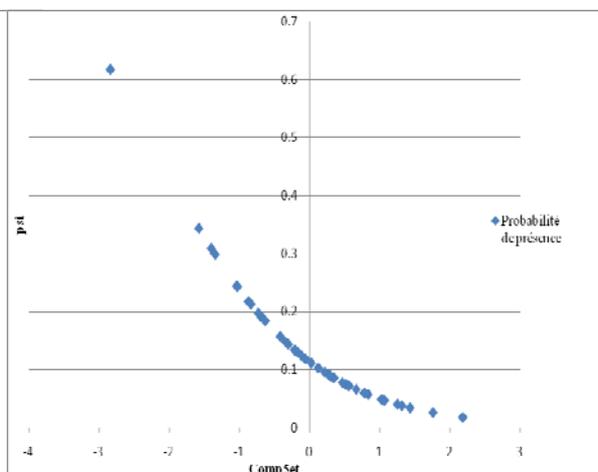


FIG.10. Probabilité de présence en fonction de la composante 1 éco (FIG.10a) et de la composante 5 éco (FIG.10b) selon le meilleur modèle déterminé par AIC_c.

Les meilleurs modèles en fonction des axes principaux indiquent des proportions de sites potentiellement occupables pratiquement égales aux proportions de sites occupés observés sur le terrain. Les deux premiers modèles correspondent aux meilleurs modèles dans l'analyse des axes uniques de l'ACP facteurs écologiques de l'étang. Les deux suivants sont les meilleurs de l'analyse des axes principaux facteurs SIG. Nous constatons que les meilleurs modèles expliquant la répartition des tritons crêtés sont définis par des variables de l'étang plutôt que par ceux des types environnementaux autour des étangs. Nous remarquons que le meilleur modèle est presque deux fois plus plausible (0.543/0.328) que le suivant et environ dix fois plus plausible que les modèles du paysage. Le modèle composé des composantes 1 et 5 de

l'étang est représenté dans deux graphes séparés pour des raisons d'interprétations plus aisées. La lecture de la composante 1 de l'étang est identique à celle sur le graphique ci-dessus (FIG.8 et 10a). Concernant la composante 5 de l'étang, c'est presque une courbe de probabilité inverse à celle de la composante 1 où les valeurs positives ont très peu de chance d'avoir une présence. Par contre, si la composante 5 est négative, le psi augmente significativement.

L'analyse suivante comprend l'ensemble des variables originales des composantes des ACP.

TAB.10. Réponse : la présence/absence (1 ou 0) de tritons crêtés dans les étangs lors de chaque visite ; Variables : ensemble des variables originales.

TABLEAU 10.						
Modèle	K	AICc	ΔAIC_c	w_i	PSO	NE
pH	3	70.945	0.000	0.567	17.7	17.3
pH, AreaNatUn	4	71.501	0.556	0.463	17.7	17.3
EmerVeg	3	81.328	10.383	0.003	17.8	17.3
AreaSubstSpe	3	85.908	14.963	0.000	17.8	17.3

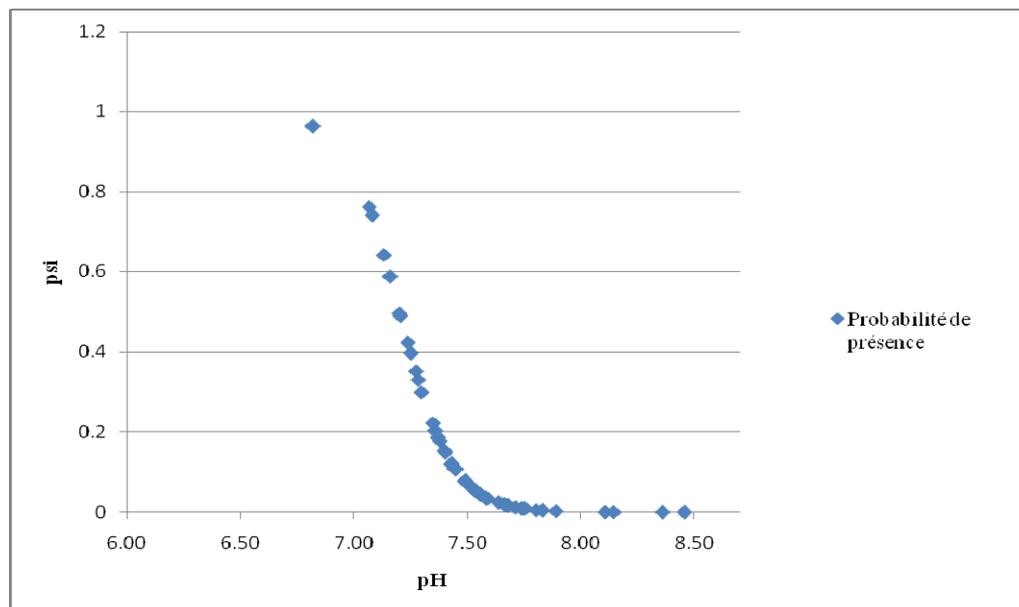


FIG.11. Probabilité de présence en fonction du pH selon le meilleur modèle déterminé par AICc.

Ces meilleurs modèles montrent également des proportions de sites potentiellement occupables pratiquement égales aux proportions de sites occupés observés sur le terrain. Le meilleur modèle est décrit par la variable pH. C'est donc une variable chimique de l'étang qui explique le mieux la répartition des tritons dans les étangs de la zone d'étude. Nous signalons aussi que le deuxième meilleur modèle est composé de l'association du pH à une variable SIG et qu'il n'est qu'1.22 fois moins plausible que le meilleur modèle. Cependant, nous remarquons que l'ensemble des meilleurs modèles contenaient tous le pH. D'ailleurs, le meilleur modèle sans la variable pH est exprimé par le troisième modèle du tableau. Ce modèle est 189 fois moins plausible que le modèle avec le pH. Enfin, le meilleur modèle composé par des facteurs du paysage est représenté la variable aires d'infrastructures spéciales.

Discussion des résultats

Distribution des tritons crêtés et leurs morphologies

Nous constatons qu'il existe peu de sites abritant des tritons crêtés dans la zone d'étude, seulement neuf étangs au total. Nous comptons actuellement en Suisse, 155 sites occupés par *Triturus cristatus* et 43 sites pour *Triturus carnifex* (Schmidt and Zumbach, 2005). Nous pouvons donc penser que la région étudiée est peu adaptée à la présence de tritons crêtés en comparaison de ces chiffres. Mais, il faut également noter que ces deux espèces sont en danger dans leurs aires naturelles respectives en Suisse et qu'elles ont connu une réduction massive de leurs effectifs ces 20 dernières années (Schmidt and Zumbach, 2005). D'autre part, les étangs à présence sont très dispersés dans la zone (FIG.3). Nous supposons donc qu'il n'y a pas de gradients latitudinales diminuant la présence de tritons crêtés dans la zone d'étude et que des facteurs locaux déterminent leurs présences. La distribution inégale d'étangs occupés indique que des facteurs plus locaux peuvent limiter la distribution et que tous les étangs n'offrent pas un habitat convenable pour le *Triturus cristatus* (Skei and al., 2006). Les supposés étangs à présence (16 pour le canton de Genève et 8 pour le canton de Vaud) choisis au début de l'étude, comparés à nos observations confirment le déclin de *Triturus cristatus* dans la zone d'étude. En effet, seulement le quart des étangs à présence (16/4) du canton de Genève ont montré une occupation par le triton crêté. Pour le canton de Vaud, le constat est moins important, mais seule la moitié des étangs à présence (4/8) ont montré une présence. Nous pouvons aborder ce résultat de deux manières. Soit, ces supposés étangs à présence ont évolué et les populations ont alors disparu depuis. Soit, nous avons raté des individus lors du recensement. La plupart des amphibiens sont des animaux cryptiques, donc difficile à recenser et cela peut amener à des sous-estimations d'espèces (MacKenzie and al., 2002; Moilanen, 2002; Gu and Swihart, 2004). Nous pouvons, cependant, rejeter plus facilement la dernière hypothèse. Les modèles calculés montrent qu'il n'y a pas d'autres étangs de la zone d'étude ayant la pertinence d'être occupé par des tritons crêtés que ceux qui ont été trouvés (TAB.10 et 11).

La distribution des tritons crêtés selon la description morphologique montre clairement que l'influence morphologique *carnifex* s'est largement répandue depuis le supposé site d'introduction du *Triturus carnifex*. Cet étang se trouve dans le jardin de la station biologique de Malagou à Genève (Arntzen and Thorpe, 1999) et abrite des individus ayant les plus grands pourcentages morphologiques *carnifex* de la zone d'étude (FIG.4). Nous constatons également que ces individus ont les mêmes proportions de critères morphologiques que les individus tessinois. Arntzen et Thorpe avaient déjà considéré cette population par une analyse morphologique, comme étant du *Triturus carnifex*, il y a dix ans (Arntzen and Thorpe, 1999). Nous faisons également le même constat que dans cette précédente étude concernant l'absence de sites avec du *Triturus cristatus* pur dans le canton de Genève. Nous remarquons que le seul site abritant des individus ayant un pourcentage de critères morphologiques *cristatus* supérieurs à 50 % est le site le plus éloigné du site d'introduction (St-Légier sur les FIG.3 et 4). D'autre part, nous constatons que la majorité des sites à présence contiennent des tritons crêtés avec des morphologies mixtes mélangeant la morphologie de l'espèce autochtone et celle de l'espèce introduite. Nous supposons qu'il s'agit d'individus hybrides. Arntzen et Thorpe ont apporté la preuve qu'il existe des individus hybrides dans le bassin de Genève par la présence de gènes de *T. cristatus* dans des *Triturus carnifex* (Arntzen and Thorpe, 1999). L'hybride serait donc actuellement la forme de tritons crêtés la plus nombreuse de la zone d'étude. Les trois étangs du canton de Vaud contenant des tritons crêtés de formes supposées hybrides se trouvent relativement éloignés du site d'introduction de

Triturus carnifex. En effet, il y a une distance d'environ 40 km entre les étangs à présence genevois et les étangs occupés vaudois. Une interprétation plausible concernant le fort pourcentage de critères morphologiques *carnifex* des étangs vaudois serait la conséquence d'une diffusion d'individus ou de gènes *carnifex* ou hybride depuis le bassin genevois. Cette hypothèse impliquerait qu'il y ait une densité d'étangs suffisante pour permettre une telle diffusion. Swan et Oldham recommande au moins un étang par km² dans la surface habitable pour le *Triturus cristatus* (Swan and Oldham, 1993). Le *Triturus cristatus* a diffusé chaque année de un km en remplaçant le *Triturus marmoratus* dans une zone de contact dans l'ouest de la France (Arntzen and Wallis, 1991). En s'appuyant sur une date d'introduction au début du 20ème siècle, une diffusion de 40 km serait tout à fait réalisable pour des individus *carnifex* et/ou hybrides. L'absence de tritons crêtés entre les étangs occupés genevois et ceux du canton de Vaud selon notre échantillonnage n'est peut-être pas le reflet de la réalité. Il y a peut-être d'autres étangs que nous n'avons pas visité qui sont occupés par des tritons crêtés. En revanche, nous n'avons pas trouvé de populations de type *carnifex* (> 50 % critères morphologiques *carnifex*) dans le canton de Vaud. En finalité, nous supposons que le *Triturus carnifex* et les hybrides se maintiennent dans le canton de Genève et ne laissent plus aucune chance dans une recolonisation éventuelle de *Triturus cristatus*. La diffusion de populations *carnifex* et/ou hybrides depuis le bassin genevois aurait atteint actuellement le canton de Vaud jusqu'à une certaine position géographique avec une limite nord à Mollens et une limite vers l'est à Aubonne (FIG.3).

D'une manière générale, nous avons donné par une approche morphologique une tendance chez les tritons crêtés observés allant soit en direction de l'une ou l'autre espèce ou soit de l'hybride. Nous ne pouvons pas assurer l'entière validité de ces résultats sur cette unique source d'information. Comme ces espèces sont très fortement liées (et jusqu'à récemment considérées comme des sous-espèces de *Triturus cristatus*), les hybrides sont très difficilement identifiable sur le terrain (Griffiths, 1996). De plus, il y a des divergences dans l'identification d'espèces entre une méthode d'analyse de caractères morphologiques externes et une méthode d'analyse génétique chez les tritons crêtés (Arntzen and Wallis, 1999). Afin de confirmer nos résultats, il faudrait donc procéder à une utilisation de techniques moléculaires permettant une investigation plus fine de l'hybridation. De plus, cela nous permettrait de confirmer les liens génétiques entre les populations genevoises et vaudoises.

Nous désirions également connaître la différence dans les facteurs influençant la distribution de *Triturus cristatus* et de *Triturus carnifex*. Le résultat des différentes régressions linéaires en fonction de la morphologie montre quelques différences selon la réponse. Cependant, les taux morphologiques *carnifex* et *cristatus* sont intimement liés et corrélés (un fort % *carnifex* correspond à un faible % *cristatus* et vice versa). Il n'est donc pas étonnant que les plus hautes valeurs statistiques significantes concernent à peu près les mêmes composantes dans les deux tests (TAB.2 et 3). Néanmoins, nous constatons qu'aucun axe principal n'est significatif selon le pourcentage morphologique *cristatus*, contrairement au pourcentage morphologique *carnifex*. Nous pouvons donc expliquer par des facteurs écologiques de l'étang, l'occupation de certains étangs par des individus variant dans leurs morphologies *carnifex*. Le paysage autour des étangs à présence (dans un rayon de 500 m) n'explique pas les variations morphologiques des tritons crêtés. Nous voyons que les traits morphologiques *carnifex* augmentent avec l'augmentation des valeurs de la composante 5 de l'étang (FIG.5). En d'autres termes, plus un étang est petit et faiblement couvert par de la végétation, plus la présence d'individus ressemblant fortement à des tritons *carnifex* augmentent. Nous remarquons que ce type d'étangs n'est pas l'habitat le plus adapté à la présence de *Triturus cristatus*. Il a été démontré que ce dernier est plus fréquent dans des étangs avec de la

végétation aquatique (Cooke, 1976; Braz and Joly, 1994). Les étangs de carrières avec peu ou pas de végétations constituent un habit dans lequel le *Triturus carnifex* peut prospérer mais qui sont marginaux pour le *Triturus cristatus*. Ce dernier préfère des secteurs plats avec des bassins contenant une abondance de végétations aquatiques (Arntzen and Thorpe, 1999). Des étangs dérangés ont été observés dans la zone d'étude comme par exemple celui de Champslong (étangs de carrière) où nous observons un des plus forts taux de morphologie *carnifex*. Ces résultats confirment les observations d'Arntzen et Thorpe concernant le fait que des changements dans l'habitat peuvent avoir rendu l'espèce indigène moins capable de lutter avec l'espèce introduite (Arntzen and Thorpe, 1999).

Nous avons montré par une approche géographique ainsi que par des facteurs de l'étang que le *Triturus carnifex* est plus communs dans le canton de Genève et dans des étangs dérangés. Ces deux constatations différentes peuvent être complémentaires. D'une part, le climat plus clément et plus méridional du bassin genevois par rapport à celui du canton de Vaud se rapprochent des conditions météorologiques des régions du sud des alpes, aire géographique naturelle du *Triturus carnifex*, et favoriserait son adaptation. D'autre part, les caractéristiques de l'étang influencent également la présence d'individus de type *carnifex* et l'absence d'individus *cristatus*. A cette échelle locale, les étangs du canton de Genève et Vaud sont très certainement semblables.

Les facteurs influençant l'occupation d'étangs par les tritons crêtés

Nous voulions connaître parmi l'ensemble des facteurs mesurés, lesquels étaient déterminants dans l'occupation d'étangs par les tritons crêtés. Nous supposons que des facteurs du paysage étaient aussi importants que ceux de l'étang. Les résultats de la régression logistique (TAB.7) désapprouvent cette hypothèse, puisqu'une seule composante de l'étang est significative parmi les neuf autres composantes. Nous n'expliquons donc pas l'occupation d'étangs par la composition du paysage autour des étangs. Cette constatation est confirmée par une autre analyse (TAB.9) où la non détection d'espèces est expliquée pour les deux meilleurs modèles par des composantes de l'étang. La composante 1 de l'étang qui est significative représente essentiellement des valeurs chimiques de l'eau dont les mesures d'oxygène et du pH. Une étude a démontré l'importance de la chimie de l'eau dans la présence du *Triturus cristatus* et du *Triturus vulgaris* dans les étangs du centre de la Norvège (Skei and al., 2006). Les différences de concentrations d'oxygène indiquent des différences dans la production primaire pour laquelle tant l'azote que le phosphore sont des substances nutritives clefs (Hecnar, 1995). Les meilleurs modèles qui expliquent l'abondance de larves de *Triturus cristatus* contiennent des interactions entre l'azote et le phosphore (Sztatecsny and al., 2004). La qualité de l'eau influence également d'autres espèces que les amphibiens, comme par exemple les poissons (de Zwart and al., 2006). Nous pouvons donc confirmer statistiquement de manière significative l'importance de la chimie de l'eau dans l'occupation d'étangs par les tritons crêtés.

Nous désirions également vérifier si les variables originales des éventuelles composantes principales significatives étaient capables d'expliquer l'occupation d'étangs. Les résultats de la seconde régression logistique démontrent clairement l'importance significative du pH (TAB.8). Un étang avec un pH légèrement basique aura une forte probabilité d'être occupé (FIG.9). En revanche, un étang avec un pH plus basique (>7.5) n'aura pratiquement plus aucune chance d'être occupé. L'importance du pH pour la présence de *Triturus cristatus* au centre de la Norvège est évidente (Skei and al., 2006). Bien que les valeurs moyennes de pH

en Norvège soient bien plus faibles que celles dans les étangs suisses, cette étude démontre l'importance de la sensibilité du *Triturus cristatus* aux valeurs de pH. Dans les zones naturelles nordiques avec des eaux plus acides, le *Triturus cristatus* préfère des valeurs de pH se rapprochant de la neutralité, avec un maximum de probabilité de présence (psi) à 6.5 (Skei and al., 2006). Dans des eaux plus basiques en Suisse, les tritons crêtés préfèrent aussi des eaux proches de la neutralité, avec pour notre étude une moyenne de 7.2. D'ailleurs, un seul étang de la zone de l'étude ayant montré un pH au dessous de sept contenait une présence. Il s'agit de l'étang de Saint-Légier abritant des tritons crêtés avec des critères morphologiques *cristatus* supérieurs à 50%.

Nous avons également ajouté la variable "assèchement total" aux composantes principales afin de réaliser la première régression logistique. Il est souvent cité que les amphibiens répondent fortement à l'assèchement de l'étang et qu'ils préfèrent des étangs avec des hydropériodes intermédiaires (Van Buskirk, 2003). Une étude sur des larves d'amphibiens montre que les espèces avec les plus courtes périodes larvaires évitent les étangs permanents. Par contre, d'autres espèces comme le *Triturus cristatus* fréquentent rarement des étangs trop éphémères, car ses larves ont une longue période dans l'eau (Van Buskirk, 2005). Nos résultats ne confirment pas de manière significative les résultats de cette dernière étude (TAB.7). Huit étangs à présence sont permanents comme beaucoup d'autres étangs à absence, ce qui implique que le résultat de la régression logistique pour cette variable explicative est loin d'être significative.

Nous avons également observé dans chaque étang la présence/absence de poissons qui est souvent décrit comme un facteur important pour les tritons (Knapp and al., 2002). En effet, les poissons ont de violents effets négatifs sur les amphibiens (Hecnar and M'Closkey 1997). Une étude confirme que les poissons prédateurs, comme la truite de rivière (*Salmo trutta* f. *fario*) ont un grand effet négatif sur le *Triturus cristatus* (Skei and al., 2006). Il est donc important de connaître les espèces de poissons prédateurs qui coexistent dans le même étang, car ils n'ont pas tous les mêmes effets sur les tritons. D'anciennes études ont ainsi montré que le *Triturus cristatus* coexiste rarement avec des poissons, spécialement avec les salmonidés (Dolmen, 1982; Denton, 1991). Cet exercice de détermination d'espèces de poisson n'a pas pu être réalisé dans le cadre de cette étude. Nous n'avons donc pas ajouté cette variable dans les analyses statistiques. Néanmoins, nous constatons que sur les neuf étangs à présence, un seul contient la présence de poissons.

Estimation de la proportion de sites potentiellement convenables par la sélection de modèles

Nous souhaitons connaître par le biais de cette analyse si la proportion de sites occupés par les tritons crêtés observés sur le terrain correspondait à la proportion de sites potentiellement habitables. Les meilleurs modèles, tant ceux avec les axes principaux des ACP que ceux avec les variables originales, ont montré une concordance quasi parfaite entre le recensement et le potentiel d'occupation (TAB.9 et 10). Une étude sur les larves de *Triturus cristatus* n'a pas montré un tel lien entre les étangs convenables et les étangs occupés. Beaucoup de sites avec de grandes probabilités de présence sont occupés, mais le *Triturus cristatus* n'est pas trouvé dans tous les sites potentiellement convenables (Van Buskirk, 2005).

La recherche des meilleurs modèles selon les composantes principales confirme les résultats de la précédente régression logistique. Nous observons qu'il s'agit d'un résultat valable car les deux analyses statistiques donnent essentiellement le même résultat. Les graphiques de la

composante 1 de l'étang en témoignent en proposant des courbes identiques (FIG.8 et 10a). Les facteurs de l'étang sont bien plus influents dans l'occupation d'étangs par les tritons crêtés que les facteurs du paysage. Le meilleur modèle contient l'association de la composante 5 de l'étang et la composante 1 de l'étang. Les graphiques montrent qu'il faut à la fois des valeurs positives élevées pour la composante 1 et des valeurs négatives pour la composante 5 afin d'augmenter la probabilité de présence (FIG.10a et 10b). En d'autres termes, une présence nécessite des valeurs chimiques faibles de l'eau (saturation en oxygène, concentration en oxygène et pH) et un étang de grande taille avec une forte proportion de végétations. Il a été montré que de larges habitats peuvent supporter de grandes populations (Flather, 2002) et que la mesure de la végétation aquatique est un bon indicateur dans la prédiction de sites occupés (Cooke, 1976). La composante 1 était significative dans la régression logistique, déjà évoquée ci-dessus (TAB.7). Par contre, la composante 5 de l'étang n'était pas significative mais présentait une forte pente, qui signifie qu'elle a tout de même un effet sur l'occupation des tritons crêtés (TAB.7).

Le meilleur modèle utilisant les variables originales confirme qu'il s'agit d'une variable mesurée dans l'étang qui compose la composante 1 de l'ACP du meilleur modèle (TAB.10). Il est intéressant et rassurant de trouver le pH par cette méthode, puisqu'il est significatif pour les présences/absences lors de la précédente régression logistique. Les deux courbes de probabilité de présence sont similaires dans les deux analyses (FIG.9 et 11). Le deuxième meilleur modèle présente une petite surprise avec l'apparition d'un facteur du paysage. Il s'agit de la surface naturelle improductive. C'est un type environnemental souvent rencontré aux bords des étangs (observations personnelles). Des études ont démontré que la présence de plusieurs espèces d'amphibiens était influencée par des variables environnementales mesurées sur des échelles locales et des échelles de paysage (Joly and al., 2001 ; Van Buskirk, 2005). D'autres études sur des amphibiens n'ont pas exactement abouti à la même conclusion. La richesse d'espèces et le succès reproductif de multiples espèces sont plus étroitement associés aux caractéristiques de l'étang (qualité d'eau, végétation et prédateurs) que les caractéristiques du paysage environnant, même si certaines espèces sont associées aux deux types de variables (Knutson and al., 2003). En retirant le pH de la recherche de modèles, le meilleur modèle est caractérisé par la végétation émergente. Une variable qui a déjà été soulevée et a été démontrée comme étant importante dans l'habitat des tritons. En dernier lieu, nous avons recherché le meilleur modèle contenant uniquement des variables du paysage. Bizarrement, ce n'est pas la surface naturelle improductive qui est la plus importante. En effet, il s'agit de la surface d'infrastructure spéciale, comme par exemple les carrières. Par l'analyse de ces modèles, nous concluons que le pH est la variable originale essentielle et nécessaire à l'explication des différentes présences/absences des tritons crêtés dans les étangs de l'aire de l'étude. En effet, les meilleurs modèles en fonction des variables originales contiennent tous le pH. Les modèles sans cette variable sont au moins 189 fois moins pertinents que le meilleur modèle avec le pH (w_i du modèle pH/ w_i du modèle EmergVeg) (TAB.10).

Applications générales

Nos résultats confirment qu'une espèce introduite peut avoir de forts effets sur une espèce taxonomiquement proche. La formation d'hybrides entre ces deux espèces et la modification d'habitat peut rendre l'espèce native incapable dans une compétition. Il y a de plus en plus de cas documentés évoquant la supériorité des hybrides par rapport à au moins une des espèces parentales (Arnold, 1997; Arnold and al., 1999). Une étude expérimentale a notamment démontré qu'il existe un meilleur potentiel chez des hybrides issus d'un croisement entre une espèce introduite et l'espèce natale, par rapport à l'espèce natale chez des mûres sauvages

(Burgess and Husband 2006). Des formes hybrides sont capables de diffuser très loin comme dans le cas d'anguilles hybrides en Islande qui se retrouvent à des kilomètres du lieu de croisement (Vicky, 2005). Notre étude s'inscrit dans la lignée des études où l'hybridation normale peut jouer un rôle significatif dans l'adaptation et l'évolution. De plus, nous constatons la disparition d'une espèce native d'une région et cela confirmerait les relations directes entre l'extinction d'espèces et l'invasion d'espèces étrangères (Clavero and Garcia-Berthou, 2005).

Nos résultats montrent que des facteurs environnementaux à l'échelle locale sont plus influents que ceux à l'échelle du paysage dans la distribution d'espèces comme les tritons crêtés. Selon des études précédentes, leurs résultats et leurs conclusions concernant ce sujet diffèrent. La richesse de certaines espèces et leurs succès reproductifs étaient plus étroitement associés aux caractéristiques de l'étang que les caractéristiques du paysages environnants (Knutson and al., 2003). Cette étude réalisée sur des amphibiens rejoint notre théorie. Par contre, d'autres études affirment que c'est plutôt la contribution jointe de facteurs locaux et de facteurs du paysage qui ont d'importantes implications dans la compréhension de la distribution d'habitat et dans la manière de gérer des populations d'amphibiens (Pope and al., 2000; Joly and al., 2001; Van Buskirk, 2005; Bosch and al., 2004). Des exemples sur d'autres espèces que les amphibiens ont aussi montré ce même constat (Mazerolle and Villard, 1999). Une autre étude sur des oiseaux au USA a découvert que l'importance des facteurs locaux ou du paysage dans l'abondance d'individus variait selon l'espèce. Des oiseaux étaient influencés par certains facteurs du paysage, tandis que d'autres répondaient uniquement à des facteurs locaux (Rohila and Marzluff, 2002). Nous concluons en proposant que l'importance relative des facteurs locaux et du paysage dépendent largement de l'espèce étudiée et de son mode de vie.

La qualité des modèles présentés dans notre étude permet d'évaluer de nouveaux étangs pour connaître leur potentialité d'occupation par des tritons crêtés. Nous pouvons nous appuyer sur les probabilités prédictives de présence pour déterminer la distribution d'habitats favorables. Ces derniers peuvent être ensuite utilisés dans la conservation ou la réintroduction d'espèces. Les modèles d'habitat peuvent être utilisés pour formuler des recommandations dans la gestion d'espèces rares, comme dans le cas du lynx d'Eurasie (*Lynx lynx*) (Schadt and al., 2002).

La caractérisation des objets de la surface de notre étude avec les mesures des facteurs environnementaux peut servir comme une base pour un futur monitoring quantitatif sur d'autres espèces que les tritons crêtés. Certains sites de qualité de notre zone d'étude pourraient être contrôlés régulièrement par la mesure des facteurs importants découverts dans notre étude. N'importe quel déclin serait alors remarqué rapidement et pourrait être exploré dans les détails avec bons espoirs de révéler ses causes. En même temps, ces sites peuvent servir de surface standard ou de référence pour des études futures d'amphibiens ou sur le déclin d'amphibiens dans d'autres régions.

Conclusion

Cette étude confirme le peu de sites abritant des tritons crêtés en Suisse et d'une manière générale de leurs déclin en Suisse et pour le *Triturus cristatus* en Europe du nord. Nous constatons également la dominance de forme morphologique hybride dans les régions du canton de Genève et Vaud. Nous observons la rareté de la forme morphologique *cristatus* et de sa disparition du canton de Genève. Les deux espèces à proprement parler n'occupent pas non plus les mêmes types d'étangs. En effet, les individus de type *carnifex* sont significativement associés à des étangs dérangés.

Les tritons crêtés sont influencés dans leurs occupations de sites par des facteurs de l'étang. La chimie de l'eau et notamment le pH sont les variables les plus influentes dans l'occupation d'étangs par les tritons crêtés. Par contre, le paysage environnant n'est pas statistiquement responsable de la répartition de ces espèces.

Nous garantissons les résultats des présences/absences lors du recensement par l'estimation de la proportion de sites de la zone d'étude étant potentiellement favorables aux tritons crêtés selon les meilleurs modèles. Les meilleurs modèles sont définis selon toutes les visites effectuées dans chaque étang et présentent les mêmes résultats basés sur les présences/absences générales dans les différents sites de l'étude par les tritons crêtés.

Remerciements

Nous tenons à remercier chaleureusement nos responsables de projet, Benedikt Schmidt (collaborateur du secteur amphibien au KARCH) et Peter Neuhaus (maître assistant du laboratoire d'éco-éthologie à l'université de Neuchâtel), qui nous ont entourés, conseillés et indiqués la bonne marche à suivre durant tout le travail.

Nous remercions vivement Anthony Lehmann, professeur à l'université de Genève, qui nous a aidés lors de l'échantillonnage des étangs par SIG. Nous le remercions également de ses précieux conseils en matière de statistiques et de son aide pour la détermination par SIG des types environnementaux autour des étangs de l'étude.

Nous adressons également nos remerciements à l'école d'ingénieur HES de Lullier, particulièrement à Nicola Indermuehle, pour le prêt d'une valise de terrain multi-sonde.

Nous remercions aussi Jacques Thiébaud, collaborateur du KARCH à Genève, pour ses nombreux conseils concernant le travail de terrain et les espèces étudiées. Il nous a également accompagnés, au début de l'étude, sur quelques sites afin de nous les faire découvrir.

Nous exprimons nos remerciements aux différents services cantonaux, dont le Domaine nature et paysage du canton de Genève et le Service des forêts, de la faune et de la nature du canton de Vaud qui nous ont délivrés les autorisations nécessaires au bon déroulement de cette étude.

Nous exprimons notre reconnaissance à Elodie Rosset et Céline Sommer, toutes deux enseignantes à l'école primaire de Genève, de nous avoir accueillis dans leur appartement situé à Carouge (Ge) durant tout le temps nécessaire à ce travail de master.

Bibliographie

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

Arnold M. L., Bulger M. R., Burke J. M., Hempel A. L. and Williams J. H. 1999. Natural hybridization: How low can you go and still be important? *Ecology* 80: 371-381.

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

Arntzen J. W. 2003. *T. cristatus* Artenkreis (Laurenti, 1768). In: *Handbuch der Amphibien und Reptilien Europas*: 421–514.

Arntzen J. W. and Borkin L. 1997. *Triturus* superspecies *cristatus* (Laurenti, 1768). In: *Atlas of Amphibians and Reptiles in Europe: 76-77*. Editions Paris, Societas Europaea Herpetologica and Muséum National d'Histoire Naturelle.

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

Arntzen J. W. and Wallis G. P. 1991. Restricted gene flow in a moving hybrid zone of the newts *Triturus cristatus* and *T. marmoratus* in western France. *Evolution* 45: 805-826.

Arntzen J. W. and Wallis G. P. 1999. Geographic variation and taxonomy of crested newts (*Triturus cristatus* superspecies): morphological and mitochondrial DNA data. *Contributions to Zoology* 68.

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

Bosch J., Boyero L. and Martinez-Solano I. 2004. Spatial scales for the management of amphibian populations. *Biodiversity and Conservation* 13: 409–420.

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

Braz E. and Joly P. 1994. Micro-habitat use, resource partitioning and ecological success in a size-structured guild of newt larvae (g. *Triturus*, Caudata, Amphibia). *Archiv für Hydrobiologie* 131: 130-139.

Burgess K. S. and 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.

Burnham K. P. and Anderson D. R. 2002. *Model Selection and Multi-Model Inference. A Practical Information- Theoretic Approach*, 2nd edn. Springer, New York.

- Clavero M. and Garcia-Berthou E. 2005. Invasive species are a leading cause of animal extinctions. *TRENDS in Ecology and Evolution* 20: 110.
- Cooke A. S. and Frazer J. F. D. 1976. Characteristics of newt breeding sites. *Journal of Zoology* 178: 223-236.
- Denton J. S. 1991. The distribution and breeding site characteristics of newts in Cumbria, England. *Herpetological Journal* 1: 549–554.
- Didham R. K., Tylianakis J. M., Hutchison M. A., Ewers R. M. and Gemmill N. J. 2005. Are invasive species the drivers of ecological change? *Trends in Ecology and Evolution* 20: 470-474.
- Dolmen D. 1982. Zoogeography of *Triturus vulgaris* (L.) and *T. cristatus* (Laurenti) (Amphibia) in Norway, with notes on their vulnerability. *Fauna norv. Ser. A.* 3: 12-25.
- Dowling T. E. and Secor C. L. 1997. The role of hybridization and introgression in the diversification of animals. *Annual Review of Ecology and Systematics* 28: 593-619.
- Easteal S. 1981. The history of introductions of *Bufo marinus* (Amphibia ; Anura) : a natural experiment in evolution. *Biological Journal of the Linnean Society* 16: 93-113.
- Edgar P. and Bird D. R. 2006. Action Plan for the Conservation of the Crested Newt *Triturus cristatus* Species Complex in Europe. Convention on the conservation of european wildlife and natural habitats (Strasbourg, France): 33 p.
- Edmands S. 1999. Heterosis and outbreeding depression in interpopulation crosses spanning a wide range of divergence. *Evolution* 53: 1757-1768.
- Flather C. H. and Bevers M. 2002. Patchy reaction-diffusion and population abundance: the relative importance of habitat amount and arrangement. *American Naturalist* 159: 40-56.
- Gharrett A. J., Smoker W. W., Reisenbichler R. R. and Taylor S. G. 1999. Outbreeding depression in hybrids between odd- and even-broodyear pink salmon. *Aquaculture* 173: 117-129.
- 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.
- Gu W. and R. K. Swihart. 2004. Absent or undetected? Effects of non-detection of species occurrence on wildlife-habitat models. *Biological Conservation* 116: 195-203.
- Hecnar S. J. 1995. Acute and chronic toxicity of ammonium nitrate fertilizers to amphibians from southern Ontario. *Environmental Toxicology and Chemistry* 14: 2131-2137.
- Hecnar S. J. and M'Closkey R. T. 1997. The effects of predatory fish on amphibian species richness and distribution. *Biological Conservation* 79: 123–131.

- Hotz H., Semlitsch R. D., Gutmann E., Guex G-D. and 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.
- Joly P., Miaud C., Lehmann A. and Grolet O. 2001. Habitat matrix effects on pond occupancy in newts. *Conservation Biology* 15: 239-248.
- Knapp R. A., Matthews K. R., Preisler H. K. and Robert Jellison R. 2002. Developing probabilistic models to predict amphibian site occupancy in a patchy landscape. *Ecological Applications* 13: 1069–1082.
- Knutson M. G., Richardson W. B., Reineke D. M., Gray B. R., Parmelee J. R. and Weick S. E. 2003. Agricultural ponds support amphibian populations. *Ecological Applications* 14: 669–684.
- MacDougall A. S. and Turkington R. 2005. Are invasive species the drivers or passengers of change in degraded ecosystems? *Ecology* 86: 42–55.
- MacKenzie D. I., Nichols J. D., Lachman G. B., Droege S., Royle J. A. and Langtimm C. A. 2002. Estimating site occupancy rates when detection probabilities are less than one. *Ecology* 83: 2248-2255.
- Maslak S. 2001. Espèces invasives, un fléau d'ampleur nationale. *Sud-Ouest Nature, revue trimestrielle de la Sepanso* 112: 22-23.
- Mazerolle M. J. and Villard M. A. 1999. Patch characteristics and landscape context as predictors of species presence and abundance. *Ecoscience* 6: 117–124.
- McCullagh P. and Nelder J. A. 1989. *Generalized Linear Models*. Chapman & Hall, London.
- Moilanen A. 2002. Implications of empirical data quality to metapopulation model parameter estimation and application. *Oikos* 96: 516-530.
- Moore W. S. 1977. Evaluation of narrow hybrid zones in vertebrates. *Quarterly Review of Biology* 52: 263-277.
- Nöllert A. and Nöllert C. 2003. *Guide des amphibiens d'Europe*. Delachaux et Niestlé, Lonay (Switzerland) – Paris.
- Oertli B., Auderset Joye D., Castella E., Juge R. and Lachavanne J-B. 2000. Diversité biologique et typologie écologique des étangs et petits lacs de Suisse (PLOCH): 341 p.
- Pope S. E., Fahrig L. and Merriam N. G. 2000. Landscape complementation and metapopulation effects on leopard frog populations. *Ecology* 81: 2498–2508.
- Rao C. 1964. The use and interpretation of principal component analysis in applied research. *Sankhya A* 26: 329-358.
- Rice W. 1989, Analysis tables of statical tests. *Evolution* 43: 223-225.

- Riley S. P. D., Shaffer H. B., Voss S. R. and et al. 2003. Hybridization between a rare, native tiger salamander (*Ambystoma californiense*) and its introduced congener. *Ecological applications* 13: 1263-1275.
- Rohila C. M. and Marzluff J. M., 2002. Landscape and local effects on snags and cavity-nesting birds in an urbanizing area. MSc Thesis by Tina Rohila, University of Washington, Seattle.
- Schabetsberger R., Jehle R., Maletzky A., Pesta J. and Sztatecsny M. 2004: Delineation of terrestrial reserves for amphibians: post-breeding migrations of Italian crested newts (*Triturus c. carnifex*) at high altitude. *Biological Conservation* 117: 95-104.
- Schadt S., Revilla E., Wiegand T., Knauer F., Kaczensky P., Breitenmoser U., Bufka L., Cerveny J., Koubek P., Huber T., Stanisa C. and Trepl L. 2002. Assessing the suitability of central European landscapes for the reintroduction of Eurasian lynx. *Journal of Applied Ecology* 39: 189–203.
- Schmidt B. R. and Zumbach S. 2005. Liste rouge des amphibiens menacés en Suisse. Édit. 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.
- Semlitsch, R. D. 2000. Principles for management of aquaticbreeding amphibians. *Journal of Wildlife Management* 64: 615–631.
- Skei J. K., Dolmen D., Rønning L., Ringsby T. H. 2006. Habitat use during the aquatic phase of the newts *Triturus vulgaris* (L.) and *T. cristatus* (Laurenti) in central Norway: proposition for a conservation and monitoring area. *Amphibia-Reptilia* 27: 309-324.
- Stumpel AH. 1992. Successful reproduction of introduced bull frogs *Rana catesbeiana* in northwestern Europe : a potential threat to indigenous amphibians. *Biological Conservation* 60: 61-61.
- Swan, M.J.S. and Oldham, R.S. 1993. Herptile Sites. Volume 1: National Amphibian Survey Final. *English Nature Research Report* 38.
- Sztatecsny M., Jehle R., Schmidt B. R. and Arntzen J. W. 2004. The abundance of premetamorphic newts (*Triturus cristatus*, *T. marmoratus*) as a function of habitat determinants: an *a priori* model selection approach. *Herpetological journal* 14: 89-97.
- Vicky A. 2005. Hybridation naturelle entre les anguilles américaines et européennes : Ampleur, répartition et stades de vie. Mémoire présenté à la Faculté des études supérieures de l'Université Laval (Master of Science): 59 p.
- Van Buskirk J. 2003. Habitat partitioning in European and North American pond-breeding frogs and toads. *Diversity and Distributions* 9: 399–410.
- Van Buskirk J. 2005. Local and landscape influence on amphibian occurrence and abundance. *Ecology* 86: 1936-1947.

de Zwart D., Dyer S. D., Posthuma L. and Hawkins C. P. 2006. Predictive models attribute effects on fish assemblages to toxicity and habitat alteration. *Ecological Applications* 16: 1295–1310.