

Distribution des grenouilles vertes du système *perezi-grafi* et des autres espèces du genre *Pelophylax* (Amphibia : Ranidae) dans leur aire méditerranéenne française à l'ouest du Rhône

Distribution of the water frogs of the *perezi-grafi* system and other species of *Pelophylax* (Amphibia: Ranidae) in their French Mediterranean range west of the Rhône river

Jérémy DEMAY⁽¹⁾, François CIAVATTI^(1,2,3), Angelica CUEVAS^(1,2,4), Paul DONIOL-VALCROZE^(1,2), Aimeric EBLE^(1,2,5), Elise LEBLANC^(1,2,6), Yoann MANSIER^(1,2,7), Ivain MARTINOSSI-ALLIBERT^(1,2,8), Jean NICOLAS⁽⁹⁾, Adrien PINEAU^(1,2,10), Blaise RAYMOND^(1,2), Philippe GENIEZ^(11,12), Thomas GENDRE⁽¹⁾, Mathieu BOSSAERT⁽¹⁾, Pierre-André CROCHET^(2,13)

⁽¹⁾ Conservatoire d'espaces naturels d'Occitanie, Bâtiment le Thèbes, 26 allée de Mycènes, 34000 Montpellier, jeremie.demay@cenlr.org, mathieu.bossaert@cenlr.org

⁽²⁾ CEFE, CNRS, Univ Montpellier, EPHE, IRD, Montpellier, France

⁽³⁾ adresse actuelle : 1 rue Victor Mollard, 38500 Voiron, France

⁽⁴⁾ adresse actuelle : Centre for Ecological and Evolutionary Synthesis, Department of Biosciences, University of Oslo, PO Box 1066, Blindern, 0316 Oslo, Norway

⁽⁵⁾ adresse actuelle : 15 rue de Barr, 67201 Eckbolsheim, France

⁽⁶⁾ adresse actuelle : 80 impasse Jasset 34070 Montpellier, France

⁽⁷⁾ adresse actuelle : 130 rue Claude Percier, 34080 Montpellier, France

⁽⁸⁾ adresse actuelle : Department of Biology, Norwegian University of Science and Technology, NO 7491 Trondheim, Norway

⁽⁹⁾ 7 rue du Labro, 34260 Camplong, France

⁽¹⁰⁾ adresse actuelle : 1 rue Elisée Reclus, 49100 Angers, France.

⁽¹¹⁾ CEFE, Univ Montpellier, CNRS, EPHE-Université PSL, IRD, Biogéographie et Ecologie des Vertébrés, Montpellier, France

⁽¹²⁾ Email : philippe.geniez@cefe.cnrs.fr

⁽¹³⁾ Email : pierre-andre.crochet@cefe.cnrs.fr

Résumé – Nous présentons ici l'ensemble des connaissances disponibles sur la distribution des grenouilles vertes (genre *Pelophylax*) dans leur aire méditerranéenne française à l'ouest du Rhône (départements des Pyrénées-Orientales, de l'Aude, de l'Hérault, du Gard). Pour le système *perezi-grafi* (PG), nous donnons aussi les informations disponibles pour le département de l'Ardèche afin de fournir une synthèse exhaustive sur la distribution de ce système entre le fleuve Rhône et l'ex-région Midi-Pyrénées. Nous n'avons retenu que des données basées sur la génétique ou la bioacoustique qui sont les seules techniques permettant actuellement une séparation fiable des Grenouilles rieuses et des grenouilles du système PG. Le système PG représente la quasi-totalité des populations de grenouilles vertes entre le fleuve Hérault, la frontière espagnole, la haute vallée de l'Aude à l'ouest des Corbières et le versant méditerranéen de la montagne Noire (Minervois), où la Grenouille rieuse n'est présente que de manière localisée. A l'opposé, à partir de la vallée de l'Hérault en allant vers l'est, la Grenouille rieuse domine et le système PG persiste uniquement dans les marais littoraux ou dans quelques isolats en garrigue dont certains ont disparu durant la période d'étude (depuis 1996). Nous discutons brièvement les implications de ces résultats pour la conservation du système PG.

Mots-clés : conservation, distribution, écologie, invasion biologique, compétition, amphibiens.

Summary – We present here the most up to date information on the distribution of green frogs (genus *Pelophylax*) in their French Mediterranean range west of the Rhône river (departments of Pyrénées-Orientales, Aude, Hérault, Gard). For the *perezi-grafi* (PG) system, we also report the record known for the department of Ardèche in order to provide an exhaustive synthesis on the distribution of this system between the Rhône river and the former Midi-Pyrénées region. We have only retained records based on genetic or bioacoustics data, which are currently the only techniques allowing a reliable distinction between the Marsh Frog *Pelophylax ridibundus* and the PG system. The PG system represents almost all green frog populations between the Hérault River, the Spanish border, the upper Aude valley west of the Corbières and the Mediterranean side of the Montagne Noire (Minervois), where the Marsh Frog is very scarce. In contrast, from the Hérault valley eastward, the Marsh Frog is almost ubiquitous and the PG system persists only in coastal marshes or in a few isolates in Mediterranean garrigue landscape, some of which have disappeared during the study period (since 1996). We briefly discuss the implications of these results for the conservation of the PG system.

Key-words: conservation, geographic distribution, ecology, biological invasion, competition, amphibians.

INTRODUCTION

Le genre *Pelophylax* est aujourd'hui représenté en France métropolitaine par cinq espèces natives (Miaud & Muratet 2018), dont trois espèces à reproduction sexuée biparentale classique, la Grenouille de Lessona *Pelophylax lessonae* (Camerano, 1882), la Grenouille de Pérez *P. perezi* (Seoane, 1885) et la Grenouille rieuse *P. ridibundus* (Pallas, 1771), et deux taxons d'origine hybride : la Grenouille verte *P. kl. esculentus* (Linnaeus, 1758) et la Grenouille de Graf *P. kl. grafi* (Crochet, Dubois, Ohler & Tunner, 1995). En outre, un sixième taxon exogène, une espèce originaire d'Afrique du Nord, la Grenouille saharienne *Pelophylax saharicus* (Boulenger, 1913), a été récemment découverte dans la région marseillaise où elle a établi des populations localement abondantes (Doniol-Valcroze *et al.* 2021). Parmi les trois espèces parentales natives, seules deux sont indigènes dans l'aire méditerranéenne française, la Grenouille rieuse étant considérée comme introduite sur la majeure partie du territoire métropolitain sauf le bassin du Rhin (Dubois 1983, 1985, 2002). Cette espèce a vu son aire de distribution européenne s'élargir vers l'ouest tout au long du 20^{ème} siècle à la suite d'importations massives d'individus depuis l'Europe centrale et le Moyen-Orient (Ljubisavljevic *et al.* 2003, Pagano *et al.* 2003, Neveu 2004, Holsbeek *et al.* 2008) pour la consommation des cuisses de grenouilles, l'utilisation dans les universités comme matériel de dissection et la vente aux particuliers pour le peuplement de pièces d'eau (Dubois 1983, 1985, 2002). Nous incluons ici sous le nom Grenouille rieuse l'ensemble des lignées évolutives du complexe *P. ridibundus* même s'il est probable que plusieurs espèces soient en fait incluses dans ce groupe au Moyen-Orient (voir Speybroeck *et al.*

2010, 2020 pour une discussion de ces questions). La Grenouille rieuse est impliquée dans la formation de deux taxons d'origine hybride, *P. kl. esculentus* et *P. kl. grafi*, qui sont des hybrides fixés appelés kleptons (Dubois & Günther 1982), et qui se maintiennent dans les populations de l'espèce hôte (*P. lessonae* ou *P. perezi*) grâce à un mécanisme singulier de reproduction appelé hybridogénèse (Schultz 1969). Mise en évidence dans le genre *Pelophylax* dans la seconde moitié du 20^{ème} siècle (Berger 1973, Tunner 1979, Uzzell *et al.* 1980), l'hybridogénèse est un mécanisme de reproduction hémiclonale, où seul le matériel génétique d'une des deux espèces parentes (le plus souvent *P. ridibundus*) est transmis à la descendance de manière clonale. Les croisements qui produisent les individus *esculentus* ou *grafi* impliquent une des espèces parentes qui joue le rôle d'hôte (respectivement *lessonae* ou *perezi*), et des individus *esculentus* ou *grafi* qui transmettent le génome *ridibundus* sans recombinaison donc sans mélange avec le génome de l'autre espèce parente, suite à la destruction du génome de l'espèce hôte dans la lignée des cellules germinales. Dans le cas le plus fréquent, les descendants du croisement entre le klepton et l'espèce hôte ont un jeu de chromosomes de l'espèce hôte et un jeu de chromosome de *P. ridibundus*, ils présentent bien une morphologie d'hybride du point de vue phénotypique, mais ils ne transmettent que les gènes de la Grenouille rieuse dans leurs gamètes. Dans le cas des *Pelophylax* de la péninsule Ibérique et du sud de la France, le klepton qui parasite l'espèce native *P. perezi* est *P. kl. grafi* (Graf *et al.* 1977, Crochet *et al.* 1995). On parle du système PG (pour *perezi-grafi*) pour les populations dans lesquelles la Grenouille de Graf et la Grenouille de Pérez coexistent. De la même manière, on parle de système LE pour l'autre système hybridogénétique

impliquant *P. lessonae* et *P. kl. esculentus*.

Il est important de noter que, bien que le système PG résulte du « parasitisme » de *P. perezi* par des génomes de Grenouille rieuse pour leur transmission à la génération suivante, la Grenouille rieuse est en général absente de ce système (Arano & Llorente 1995, Hotz *et al.* 1995). En effet, les génomes de Grenouille rieuse qui sont présents dans le système PG sont transmis de manière clonale et on suppose qu'ils accumulent en conséquence de nombreuses mutations délétères, comme ceci est bien démontré pour les génomes de Grenouille rieuse présents chez *esculentus* (Muller 1964, Berger 1967, 1973, mais voir par ex. Guex *et al.* 2002 pour des exceptions). Les croisements entre Grenouilles de Graf produisent donc en général des embryons qui ont deux jeux de chromosomes de Grenouille rieuse mais dont les génomes sont trop abimés pour produire des individus fertiles (même s'il existe des exceptions, comme le montrent les résultats génétiques de Schmeller 2004 et Schmeller *et al.* 2005). Le système PG est donc composé essentiellement de *P. perezi* (dont les individus portent deux jeux de chromosomes *perezi* et transmettent le génome *perezi*) et de *P. kl. grafi* (dont les individus portent des chromosomes *perezi* et des chromosomes *ridibundus* et transmettent le génome *ridibundus*), mais les individus *ridibundus* (deux jeux de chromosomes *ridibundus*) y sont naturellement très rares. Bien sûr, cette situation naturelle est actuellement perturbée par l'arrivée de la Grenouille rieuse dans l'aire de distribution du système PG et on trouve maintenant dans la nature des populations qui peuvent contenir en proportions variables *P. perezi*, *P. kl. grafi* et *P. ridibundus*.

C'est (entre autres) la dégénérescence du génome *ridibundus* présent dans le système PG qui nous indique que les accouplements interspécifiques qui sont à l'origine des kleptons sont anciens ; sinon les génomes de Grenouille rieuse n'auraient pas eu le temps d'accumuler des mutations. On pense que les croisements Grenouille rieuse x Grenouille de Lessona à l'origine du système LE (*lessonae* – *esculentus*) ont eu lieu dans la zone de sympatrie naturelle entre ces deux espèces en Europe centrale. Quant aux croisements anciens qui sont à l'origine du klepton *P. kl. grafi* et du système PG, ils s'agit plus probablement de croisements *P. kl. esculentus* x *P. perezi*, qui présentent une zone de sympatrie dans l'ouest de la France (Pagano *et al.* 2001a, Daf *et al.* 2006), que de croisements *P. ridibundus* x *P. perezi* car ces deux espèces ne présentent pas de zone de sympatrie naturelle connue (Dufresnes & Mazepa 2020). Dans la mesure où *P. kl. esculentus* transmet

en général le génome *ridibundus*, des éventuels croisements *esculentus* x *perezi* donneraient en effet des Grenouilles de Graf (pour une revue plus complète de l'origine et du fonctionnement des différents systèmes impliquant de l'hybridogenèse dans le genre *Pelophylax* en Europe, voir Dufresnes et Mazepa 2020).

Bien que les grandes lignes de la présence des différents taxons de *Pelophylax* en France soient maintenant publiées (voir ci-dessous), les limites précises de leur distribution, ainsi que la composition des peuplements à l'intérieur de ces limites, demeurent encore très imparfaitement connues. Ceci est particulièrement vrai pour le système PG et la Grenouille rieuse ; en effet, la proximité morphologique de ces trois taxons rend la détermination sur le terrain extrêmement problématique. Si la description de la Grenouille de Graf proposait des critères morphométriques pour les distinguer (Crochet *et al.* 1995), cette méthode sophistiquée s'avère complexe à mettre en œuvre sur le terrain et des recouvrements inter-taxons ainsi qu'une grande variabilité géographique ont depuis remis en question la possibilité de déterminer ces trois taxons sur la base de critères morphométriques (Pagano & Joly 1999, données personnelles non publiées).

Un certain nombre de travaux antérieurs ont déjà examiné la distribution des différentes espèces de *Pelophylax* en France et dans les départements de l'ex-région Languedoc-Roussillon (ex-LR). Avant notre étude, les espèces du système PG étaient ainsi réputées présentes dans l'ensemble des départements de l'ex-LR à l'exception de la Lozère. Au sein de cette aire de distribution, la Grenouille rieuse n'était connue jusque dans les années 2000, avec identification taxonomique par des méthodes génétiques, que de quelques localités du pourtour des lagunes littorales est-héraultaises, ainsi qu'autour de Montpellier et de Saint-Mathieu-de-Trévières (Pagano *et al.* 2001b, Schmeller *et al.* 2007). L'Atlas régional des Amphibiens et Reptiles du Languedoc-Roussillon (Geniez & Cheylan 2012) mentionne une répartition plus importante de la Grenouille rieuse, présente selon ces auteurs sur presque tous les versants méridionaux du sud du Massif central et, plus bas dans le domaine méditerranéen, sur l'ensemble du cours de l'Orb, de la basse vallée de l'Hérault, des garrigues est-héraultaises, dans le Gardon, dans les garrigues de Méjannes-le-Clap, ainsi que sur les abords des lagunes de l'est-Hérault et du Gard. Notons toutefois que l'Atlas présente quelques données identifiées par des méthodes génétiques basées

sur les allozymes mais surtout des données issues d'observation ou d'écoute du chant sans analyse acoustique, en partie par des naturalistes sans compétence particulière sur les grenouilles vertes. Un certain nombre de ces données ne peuvent donc pas être attribuées à la Grenouille rieuse de manière certaine et pourraient concerner au contraire des grenouilles du système PG. Dans le but de mieux connaître le statut des différents taxons en zone méditerranéenne française, le CEN Occitanie et le CEFE-CNRS ont mené plusieurs projets en collaboration afin de mettre au point des méthodes d'identification génétiques et acoustiques des différents taxons. Le CEFE a tout d'abord mis au point une méthode génétique basée sur l'ADN (et donc plus facile à mettre en œuvre que les allozymes) qui permet de séparer la Grenouille rieuse, la Grenouille de Pérez et la Grenouille de Graf en utilisant des gènes nucléaires (Cuevas *et al.* 2022). En utilisant des individus enregistrés puis identifiés génétiquement selon la méthode de Cuevas *et al.* (2022), le CEFE a produit une méthode bioacoustique basée sur l'analyse d'oscillogrammes d'enregistrement de mâles chanteurs qui permet de distinguer la Grenouille rieuse des deux taxons du système PG (Ciavatti & Crochet 2012).

Sur la base de ces éléments, nous proposons ici un état des lieux de la connaissance sur la distribution du système PG dans son aire méditerranéenne française à l'ouest du fleuve Rhône. Les départements concernés sont les Pyrénées-Orientales, l'Aude, l'Hérault, le Gard et l'Ardèche. Notons que le système PG n'est pas connu de la Lozère et que nous proposons donc une synthèse complète de la distribution connue des Grenouilles de Pérez et de Graf dans leur aire française à l'ouest du Rhône et à l'est du bassin versant de la Garonne. Nous faisons aussi le point sur la distribution connue de la Grenouille rieuse sur cette même aire d'étude. Puisque *P. perezi* et *P. kl. grafi* sont toujours présentes ensemble en France (voir plus haut) nous ne proposons pas de distribution séparée pour les grenouilles de Pérez et de Graf. Enfin, nous discutons brièvement la situation du système *lessonae-esculentus*, dont la présence dans l'aire d'étude a été signalée dans la littérature sur la base d'informations erronées.

MÉTHODES

I Aire d'étude et acquisition des données

La région d'étude considérée ici est l'aire méditerranéenne française à l'ouest du delta du Rhône, c'est-à-dire les départements littoraux de l'ex-région Languedoc-Roussillon (Pyrénées-Orientales, Aude, Hérault, Gard) ainsi que l'extrême sud du département de l'Ardèche. Les données considérées couvrent la période 1996-2020. Ces données ont été rassemblées à partir de plusieurs études menées par des organismes de recherche, des gestionnaires d'espaces naturels ou encore des bénévoles notamment à travers le programme participatif « Allo Grenouilles » ou directement en envoyant enregistrements ou frottis buccaux. L'ensemble des enregistrements et prélèvements de tissu ont été envoyés au CEFE-CNRS de Montpellier pour analyse. Cet article se base uniquement sur des données validées par des analyses génétiques ou acoustiques, qui constituent les seules méthodes réellement fiables à l'heure actuelle, selon les méthodes décrites ci-après. Les résultats présentés intègrent également les données issues de la littérature pour lesquelles les espèces ont été identifiées par des méthodes génétiques. Parmi elles, trois données sont antérieures à notre période d'étude et datent de 1976 (n=2) et 1991 (n=1). L'ensemble des données brutes ainsi que la liste des contributeurs est disponible en annexe 1.

II Identification des taxons

II A Analyses génétiques

Plusieurs sources ont été utilisées pour les prélèvements d'ADN. Une petite partie des échantillons est issue de prélèvements de muscle sur des spécimens entiers conservés en éthanol dans la collection BEV (Biogéographie et Ecologie des Vertébrés, CEFE, EPHE et CNRS, Montpellier, France) ou prélevés dans la cadre d'autres études. L'essentiel des échantillons est cependant constitué par des prélèvements in situ sur les individus vivants par frottis des muqueuses buccales ou (rarement et pour les prélèvements les moins récents) par amputation d'une phalange terminale de l'orteil postérieur le plus interne, suivis du relâché des individus capturés sur leur site de capture immédiatement après manipulation. Les frottis ont été le plus souvent réalisés à l'aide de coton-tige du commerce, parfois à l'aide d'écouvillons dédiés au prélèvement biologique, et stockés dans un tube étanche de 2 ml rempli d'éthanol à 96° ou,

rarement, à sec en enveloppe papier, ce mode de stockage donnant de moins bons résultats. Chaque prélèvement porte un identifiant unique et est le plus souvent associé à une série de photos. Tous les échantillons ont été catalogués et stockés dans la collection de tissus BEV.

La méthode d'identification génétique (Cuevas et al. 2022) ne sera pas détaillée ici. Son principe repose sur l'amplification par PCR de deux locus nucléaires et digestion des produits d'amplification par des enzymes de restriction qui ciblent des sites portant des mutations diagnostiques des différentes espèces. L'identité des échantillons est révélée par migration des produits de digestion sur gel d'agarose et lecture du nombre de bandes d'ADN. Pour qu'une identification soit validée, il faut que les deux marqueurs nucléaires produisent la même identification, afin de limiter les risques d'erreurs.

II B Analyses acoustiques

La méthode d'identification acoustique a été mise au point au CEFE lors du stage de François Ciavatti ;

des individus chanteurs ont été enregistrés puis capturés pour être identifiés par génétique. Les enregistrements de terrain attribués au genre *Pelophylax* et centralisés au CEFE de Montpellier sont analysés sur sonogramme à l'aide du logiciel Audacity. Un protocole d'analyse décompose le chant en phrases, notes, groupes d'oscillations et oscillations. Le signal subit au préalable un traitement de filtration du bruit lorsque nécessaire. Le protocole, les variables et critères retenus pour discriminer la Grenouille rieuse des grenouilles P-G ont été décrits par Ciavatti et Crochet (2012), sur la base d'individus enregistrés et par ailleurs identifiés à l'espèce par analyses génétiques.

RÉSULTATS ET DISCUSSION

I Distribution actuelle des taxons

Le jeu de données rassemble 439 données réparties sur 333 localités distinctes (Fig. 1), dont 237 ont été validées par analyse génétique et 202 par

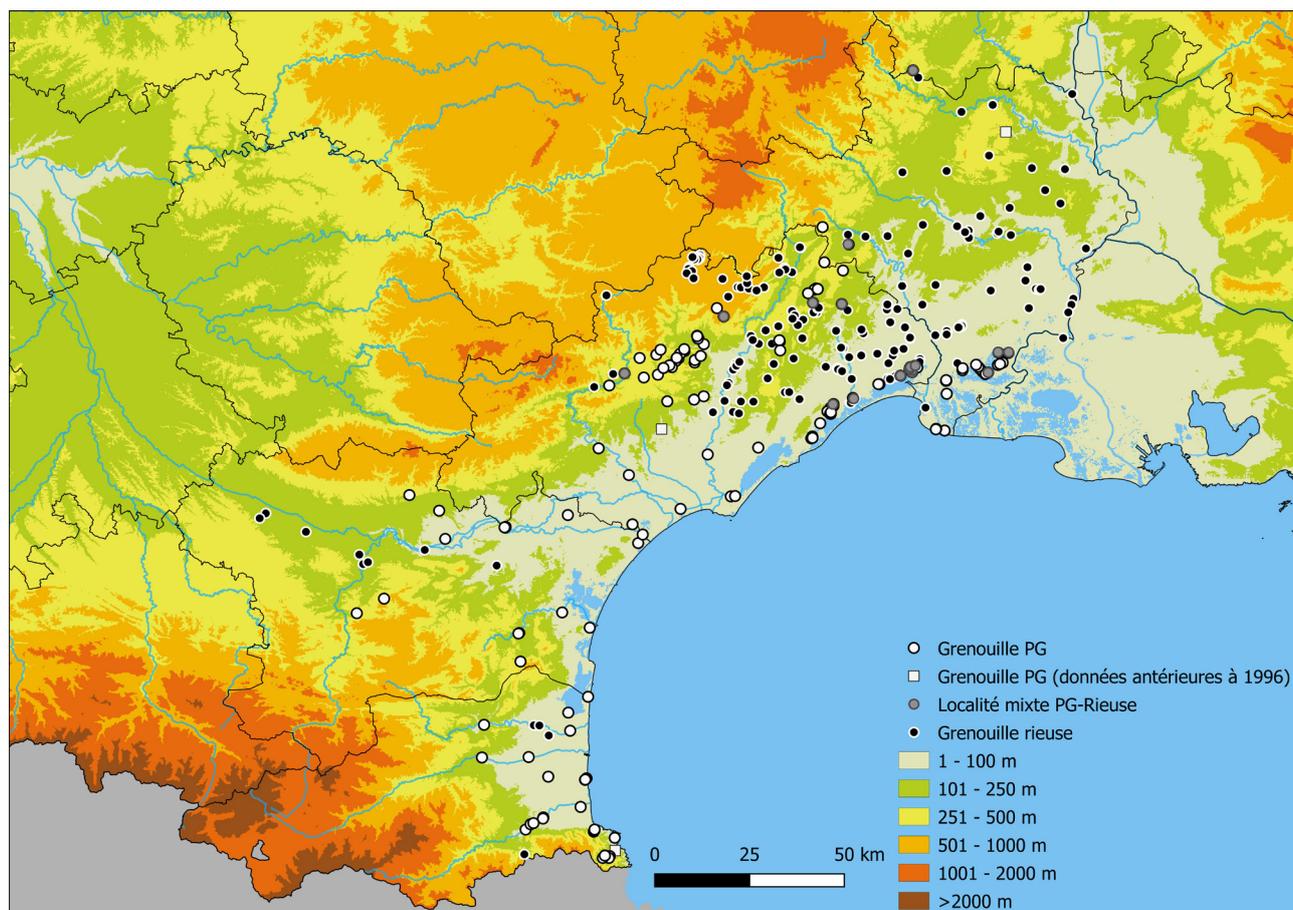


Figure 1 - Carte de distribution actualisée des grenouilles du système P-G et de la Grenouille rieuse dans l'aire d'étude. La coloration du fond de carte indique l'altitude (comme indiqué sur la légende de la carte).

Figure 1 - Updated distribution of water frogs of the PG system and of the Marsh Frog in the study area. Background coloration indicates elevation (as explained in the map legend).

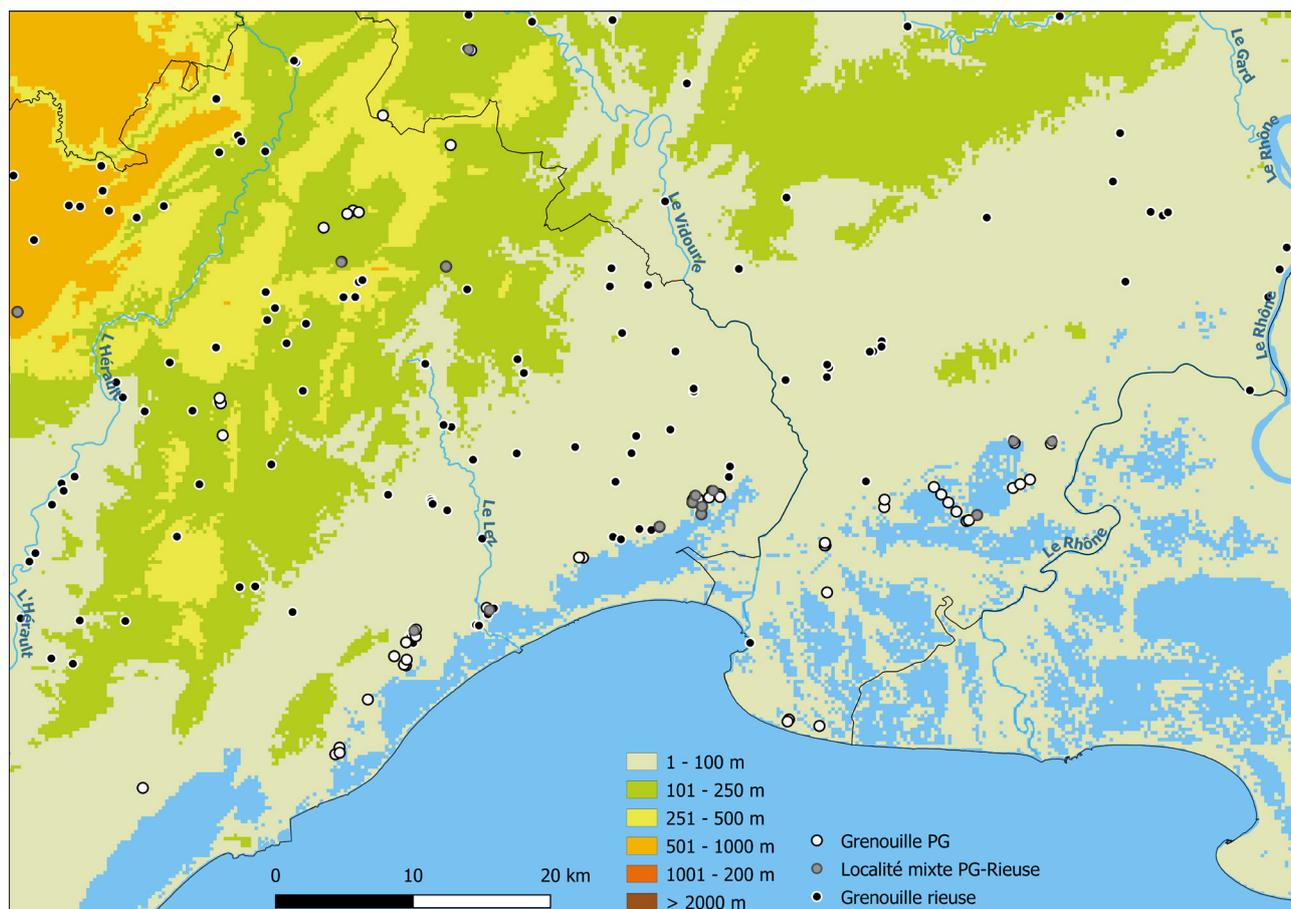


Figure 2 – Carte de distribution actualisée des grenouilles du système P-G et de la Grenouille rieuse dans le sud du Gard et l'est de l'Hérault. Voir la Figure 1 pour la légende.

Figure 2 – Updated distribution of water frogs of the PG system and of the Marsh Frog in southern Gard and eastern Hérault. See Figure 1 for legend.

analyse bio-acoustique. Les données concernent des observations datées entre 1976 et 2021, dont 91% sont postérieures à 2009. La distribution des données toutes espèces confondues montre un biais d'échantillonnage géographique avec une forte pression d'observation dans la moitié est de l'Hérault, une pression légèrement plus disparate dans le Gard et un net déficit en observations de l'ouest de l'Hérault jusqu'aux Pyrénées. Ce biais s'explique notamment par le nombre important de naturalistes actifs dans la région de Montpellier lié à la concentration d'organismes de recherches, universités et associations naturalistes autour de l'ex-capitale de région et par l'existence de plusieurs projets de prospection dédiés aux *Pelophylax* et dont les zones d'études étaient l'est de l'Hérault et l'ouest du Gard.

Deux grands ensembles se démarquent au sein de l'aire d'étude :

(i) Un premier ensemble correspond à une présence continue du système P-G dans la partie sud-ouest de l'aire d'étude qui semble, à quelques exceptions près, exempt de Grenouille rieuse. Il s'étend sur

l'ensemble du littoral et des plaines arrière-littorales depuis la frontière espagnole jusqu'à la basse vallée de l'Hérault et les pourtours de l'étang de Thau. Il semble inclure le massif des Corbières, l'ensemble de la basse vallée de l'Aude et le flanc sud de la Montagne Noire. Cette zone de présence du système PG en (quasi) absence de Grenouille rieuse semble s'étendre à l'est jusqu'au bassin du Salagou et aux contreforts sud-ouest du Larzac (commune de Le Bosc). Cette zone est bordée par des secteurs largement occupés par la Grenouille rieuse : dans la vallée de l'Aude, on retrouve la Grenouille rieuse dès la rivière Orbieu à Ferrals-les-Corbières et le fleuve Aude sur la commune de Trèbes (plus à l'ouest dans ce département la Grenouille rieuse est largement représentée et le système PG absent) ; au nord, le système PG trouve sa limite sur la bordure sud du Causse du Larzac, où une zone de contact avec la Grenouille rieuse (y compris la sous-espèce *P. r. kurtmuelleri*) est avérée (Dufresne et al. 2017), et en Montagne Noire où la Grenouille rieuse atteint le secteur de Bédarieux (localement syntopique avec le système PG) ; à l'est, ce secteur de présence quasi-

exclusive du système PG est limité par la moyenne vallée de l'Hérault (du secteur de Paulhan vers l'amont) et par le Montpelliérain et les garrigues d'Aumelas, où la Grenouille rieuse est omniprésente. Seuls quelques points indiquent la présence de la Grenouille rieuse dans cette distribution continue du système PG. Tout d'abord, en contexte de plaine dans les Pyrénées-Orientales à Rivesaltes et à Pia, un ensemble de populations en basse vallée de l'Agly et certains de ses affluents attestent d'une installation réelle de l'espèce, qui pourrait être issue d'une introduction directement dans la plaine du Roussillon car ces populations semblent totalement isolées des autres noyaux de population de l'espèce (on peut noter la proximité de ces populations avec le centre hospitalier de Perpignan). Toujours dans les Pyrénées-Orientales, un individu a été génétiquement identifié dans un point d'eau des Albères (commune de Maureillas-Las-Illas). Il s'agit du seul individu échantillonné dans ce site où aucun enregistrement n'a été effectué : nous ne savons donc pas s'il s'agit d'une population de Grenouille rieuse ou d'un individu néoformé issu d'un croisement Grenouille de Graf x Grenouille de Graf.

(ii) Dans la moitié est de la zone d'étude, on observe une situation différente, avec une large domination de la Grenouille rieuse en termes d'espace occupé. Dans cet ensemble, les espèces du système PG sont cantonnées à la bande littorale et au pourtour des lagunes de l'Hérault et du Gard d'une part, et à quelques secteurs de garrigues à l'intérieur des terres d'autre part. Sur le littoral, l'ensemble des milieux de marais de la plaine littorale du Gard et de l'est de l'Hérault semblent largement occupés par les espèces du système PG, souvent cependant en syntopie avec la Grenouille rieuse ; cette dernière devient d'ailleurs la seule espèce dans les plaines agricoles de l'intérieur de ces départements, en lien avec les populations de *P. ridibundus* des plaines littorales. Dans l'arrière-pays à l'est du fleuve Hérault, il existe une zone de présence continue du système PG en l'absence de Grenouille rieuse dans la plaine de Londres et celle de Pompignan, deux plaines intérieures au contexte pédologique et climatiques comparables, constituées d'alluvions marneuses et bordées de plateaux calcaires. Pour la plaine de Pompignan, des investigations complémentaires devront être réalisées puisque seuls quelques contacts de PG ont pu être validés à ce jour. Plus au nord, la présence du système PG en mare temporaire sur plateau calcaire, aux abords de Saint-Hippolyte-du-Fort, constitue une donnée inédite de cette étude. Les autres données de PG de l'intérieur des terres à l'est du fleuve Hérault

concernent la plaine et les garrigues de la commune de La Boissière (Hérault), mais se rapportent à des observations datant des années 1990 et 2000 où les PG n'ont pas été retrouvées depuis malgré des recherches ciblées et où on ne trouve maintenant que des Grenouilles rieuses. Mentionnons enfin le secteur de Lussan et de Goudargues (Gard), où la Grenouille de Graf a été mise en évidence pour la première fois par électrophorèse des protéines (Graf *et al.* 1977) et où se situe sa localité type (Crochet *et al.* 1995). Le système PG n'y a pas été noté depuis les années 1970 mais à notre connaissance il n'y a pas eu de prospections ciblées.

Pour le contexte littoral comme pour l'arrière-pays, il semble que les secteurs abritant des populations de PG soient relativement vierges de Grenouilles rieuses, mais que cette dernière se retrouve toujours en bordure des populations de PG. Cette distribution en mosaïque, en opposition à un modèle clinal, des populations de Grenouilles du système PG, est en accord avec les conclusions de Pagano *et al.* (2001a) pour des investigations sur les *Pelophylax* à l'échelle du territoire national. Pour le littoral, il semble que la nature de l'habitat soit en cause, dans la mesure où les milieux aquatiques peu profonds, fortement végétalisés et légèrement salés semblent défavorables à la présence de la rieuse (Cuevas 2013).

Enfin, dans le sud de l'Ardèche sur la commune de Banne, un seul individu du système PG a été enregistré en 2013 au milieu d'un grand nombre de Grenouilles rieuses dans le bois des Bartres. L'enregistrement présente toutes les caractéristiques du système PG (et plus particulièrement de la Grenouille de Graf) et l'identification semble incontestable. Aucun autre individu n'a été contacté depuis malgré quelques recherches ciblées mais le système PG reste à rechercher dans ce secteur mais aussi entre le sud de l'Ardèche et le nord du Gard où se situe la localité type de la Grenouille de Graf.

II Données précédemment publiées concernant le système LE dans l'aire d'étude

Deux sources bibliographiques mentionnent des individus du système LE dans la zone d'étude retenue ici. Pagano *et al.* (2001a) cartographient deux populations de *Pelophylax* kl. *esculentus* dans l'Aude (localités 40 et 41 sur leur figure 1 et dans leur Tableau 1). Cependant, les lieux-dits mentionnés pour ces localités (« Marcays » et « Les Peyrets ») sont introuvables dans l'Aude, et les coordonnées fournies dans l'article correspondent

à la région d'Arzens où la présence du système LE serait biogéographiquement difficile à expliquer. L'un de nous (PAC) a longtemps tenté en vain d'obtenir des informations plus précises sur l'origine de ces échantillons. Nous considérons que ces deux localités ont été localisées dans l'Aude par erreur et nous ne retenons donc pas ces données. Par ailleurs, Daf *et al.* (2006) rapportent l'existence de deux individus de *P. lessonae* de deux localités en Camargue, données issues de la thèse de Dirk Schmeller (1999, qui rapporte en outre un spécimen de *P. kl. esculentus* des mêmes localités). Ces individus ont été collectés le long des routes au sud du Sambuc (Schmeller 1999, D. Schmeller com. pers.). Leur identification, basée sur les allozymes, semble fiable mais la présence naturelle d'individus isolés du système LE en Camargue, jamais notée avant ou après malgré des échantillonnages importants, est hautement improbable alors que les populations naturelles les plus proches sont à plus de 100 km dans le Massif central. Si on admet que l'identification et l'origine de ces spécimens sont correctes, le plus probable est une introduction humaine. A l'époque, la pisciculture du Sambuc, quelques kilomètres au nord, était encore active et des poissons vivants étaient transportés régulièrement entre la Camargue et d'autres régions françaises de pisciculture telles que les Dombes et le Forez où le système LE est bien implanté, y compris dans les étangs utilisés pour la pisciculture (obs. pers.). Les piscicultures de Camargue sont considérées comme responsables de l'introduction en Camargue de plusieurs espèces de poissons d'eau douce (Rosecchi *et al.* 1997) et l'hypothèse d'un transport accidentel depuis le centre de la France nous semble donc la plus probable pour expliquer la présence de rares individus du système LE en Camargue dans les années 1990. Il n'y a aucune indication que ces individus aient donné naissance à des populations implantées et nous n'avons donc pas retenu ces données dans la distribution du genre *Pelophylax* dans l'ex-Languedoc-Roussillon. Nous considérons donc que le système LE est absent de notre zone d'étude.

III Evolution des connaissances et modifications temporelles de la distribution

La présence de la Grenouille rieuse dans l'aire d'étude n'a été mise en évidence que relativement récemment. Jusque dans les années 1980, il était classiquement admis que les Grenouilles de Pérez et de Graf (non encore décrite à l'époque mais mise en

évidence dès 1977, Graf *et al.* 1977) étaient les seules grenouilles vertes à petit tubercule métatarsien et sacs vocaux sombres (c'est-à-dire ni *Pelophylax lessonae* ni *P. kl. esculentus*) dans le sud de la France ; la Grenouille rieuse n'étaient alors pas supposée habiter le sud de la France (Geniez et Cheylan 1987, Neveu 1989). Lorsque l'un de nous (PAC) a rejoint la région de Montpellier en 1991, toutes les grenouilles vertes du secteur étaient encore réputées être des Grenouilles de Pérez ou de Graf à l'exception de quelques très gros individus trouvés hors contexte méditerranéen et attribués à *P. ridibundus* sur la base de ces seuls critères (P. Geniez obs. pers.). Il faudra attendre les travaux génétiques d'Alain Pagano (Pagano *et al.* 2001a, b), qui incluaient des grenouilles récoltées en Occitanie en 1996 et 1997 par PAC et Alain Pagano, pour réaliser que l'essentiel des grenouilles vertes de la région de Montpellier, de Toulouse ou du Tarn, et que les naturalistes identifiaient à l'époque comme Grenouille de Pérez, étaient en fait des Grenouilles rieuses !

Dans le même temps, l'examen de spécimens de la collection du Muséum National d'Histoire Naturelle identifiés par la génétique a permis de trouver quelques critères morphologiques pour tenter de séparer les Grenouilles rieuse, de Graf et de Pérez (Crochet *et al.* 1995). Ces résultats ont incité quelques-uns d'entre nous (PAC et P. Geniez notamment) à tenter de distinguer ces différents taxons sur le terrain et ont attiré notre attention sur les variations de chants des différentes populations de *Pelophylax* du Languedoc, notées dès 1992 par P. Geniez mais que nous avions négligé jusque-là. Ainsi, à partir de la fin des années 1990, nous (PAC et P. Geniez) étions déjà capables d'assigner à la Grenouille rieuse ou au système PG l'essentiel des populations rencontrées sur le terrain avec une marge d'erreur faible (comme l'ont confirmé la génétique et l'acoustique). Le corolaire est cependant que nous n'avons aucune information sur la distribution des différents taxons avant les échantillonnages réalisés au milieu des années 1990.

Il nous est dès lors impossible de discuter les changements de distribution des différentes espèces induits par l'arrivée de la Grenouille rieuse dans la région. Ce que nous savons, c'est que la Grenouille rieuse a colonisé les rivières des piémonts des Cévennes, qui étaient auparavant considérées comme dépourvues de grenouilles vertes, au cours des années 1970 (1974 près de Ganges, 1976 au Vigan, Geniez & Crochet 2012). On peut donc probablement dater aux années 1970 le début de son expansion dans la région. Il semble

certain que l'arrivée de la Grenouille rieuse dans l'aire d'étude a conduit à une forte réduction de la distribution des grenouilles autochtones du système PG, puisqu'entre le fleuve Hérault et le fleuve Rhône la distribution du système PG apparaît comme morcelée, avec de larges pans de territoires a priori favorables au système PG (toute la plaine littorale au moins et les collines entre le noyau des garrigues et le littoral) entièrement occupés par la Grenouille rieuse. On peut donc supposer, même si c'est pour le moment impossible à prouver, que la Grenouille rieuse a évincé le système PG d'une large partie de sa distribution historique lorsqu'elle a colonisé la région. Notons par ailleurs que la progression de la Grenouille rieuse dans l'aire d'étude se poursuit : elle a colonisé le plateau d'Aumelas (34) à partir de 2002 (P.-A. Crochet obs. pers.) et elle continue son expansion sur le Larzac (Dufresnes *et al.* 2017).

Les seuls secteurs où nous avons noté un remplacement du système PG par la Grenouille rieuse sont les environs d'Argelliers et la Boissière (département de l'Hérault), où deux populations de Grenouille de Graf présentes dans les années 1990 ont été depuis remplacées par des Grenouilles rieuses (mare 500 m après Argelliers direction La Boissière d'une part, mare de la Grande Taillade, 200 m au SO du Mas Neuf d'autre part, cf annexe 1) ; même si nous ne disposons pas de données acoustiques ou génétiques pour confirmer la présence actuelle de la rieuse, tous les chants entendus récemment y sont des chants de Grenouille rieuse. Partout ailleurs, les secteurs que nous connaissons depuis les années 1990 n'ont pas changé en termes de composition du peuplement, même si la Grenouille rieuse semble devenir plus abondante (sans pour autant supplanter le système PG) dans les marais du nord de l'étang de l'Or (Hérault). Un des enjeux pour l'avenir nous semble de mettre en place un suivi temporel de la distribution et de l'abondance relative de la Grenouille rieuse et du système PG dans l'aire d'étude.

IV Enjeux de conservation

L'absence de modification forte des distributions des différents taxons depuis les années 1990 suggère que la situation est globalement stabilisée et que le système PG persiste dans des secteurs où la Grenouille rieuse ne parvient pas à s'implanter. Bien qu'elles utilisent des niches écologiques proches, une ségrégation écologique partielle a été mise en évidence entre les grenouilles du système PG et la Grenouille rieuse. Les grenouilles du système PG se retrouvent ainsi plus spécifiquement dans des

pièces d'eau temporaires et/ou saumâtres qui sont en revanche évitées par la Grenouille rieuse (Leblanc 2013). Cette capacité à utiliser des milieux plus contraints est une source de résilience du système PG à l'invasion par la Grenouille rieuse. Toutefois, les enjeux actuels de l'aménagement du territoire et certains modes de gestion des espaces naturels peuvent constituer une menace pour ces refuges, facilitant les colonisations de la Grenouille rieuse sur des territoires jusqu'ici occupés exclusivement par le système PG. Ainsi, de nombreuses données de Grenouille rieuse sont apparues récemment dans notre jeu de données sur des secteurs où l'espèce était précédemment supposée absente (Vallée de l'Agly, partie amont de la basse vallée de l'Hérault, pourtour des lagunes Héraultaises, marais de Scamandre dans le département du Gard). Dans certains cas, il semble que la Grenouille rieuse ait complètement supplanté les espèces du système PG (Argelliers et La Boissière dans l'Hérault). Sur le littoral, l'artificialisation du trait de côte engendre un drainage des eaux temporaires et favorise la création de plans d'eau douce permanents, offrant plus de latitude à la Grenouille rieuse pour s'implanter durablement. Dans les garrigues de l'arrière-pays, la création de retenues collinaires, de plans d'eaux permanentes de traitement des eaux, ou encore les pratiques cynégétiques de remise en eau systématique de mares temporaires en période estivale, favorisent probablement l'implantation durable de la Grenouille rieuse sur ces territoires.

V Perspectives d'investigations futures

Dans une perspective de suivi de la colonisation de la Grenouille rieuse, l'analyse à fine échelle géographique de l'évolution de sa distribution sur les différentes zones de contact avec le système PG serait particulièrement pertinente, à savoir : la bande littorale, les zones de l'arrière-pays actuellement vierges de Grenouille rieuse, les secteurs du Gard où les espèces du système PG étaient historiquement présentes (notamment la localité-type de *P. grafi*), l'ensemble de la basse vallée de l'Aude et la plaine du Roussillon. La station de Grenouille rieuse dans les Albères, un individu unique dans un secteur quasi exclusivement occupé par des individus attribués au système PG, serait également à revisiter.

Des lacunes subsistent dans notre connaissance de la répartition des grenouilles du système PG sur notre zone d'étude, et des investigations complémentaires seraient à mener pour y pallier. Dans le nord du Gard, les grenouilles du système PG sont mentionnées dans l'atlas de Geniez et Cheylan (2012) en dehors de la localité type de la Grenouille

de Graf (Graf *et al.* 1977) mais non confirmées par des données génétiques ou acoustiques. Les mares temporaires de garrigues autour de la donnée inédite de Saint-Hippolyte-du-Fort sont également largement sous-prospectées pour les *Pelophylax* et la situation des espèces du système PG est à préciser dans ce secteur.

Le statut de la Grenouille rieuse pourrait lui aussi faire l'objet d'une actualisation dans l'ensemble des plaines audoises et du Roussillon. Sur ce territoire, les données acoustiques et/ou génétiques sur le système PG restent parcellaires et des compléments d'informations seraient nécessaires pour affiner notre connaissance des sites occupés.

L'actualisation de la connaissance à partir de données validées par des méthodes génétiques et/ou acoustiques constitue une base remarquable à la connaissance de la ségrégation biogéographique et écologique entre des espèces à fort enjeux de conservation (Grenouilles du système PG), et une espèce présumée introduite à caractère invasif (la Grenouille rieuse). La production de telles données, que ce soit à travers le développement de programmes de science participative ou de programmes de recherche et de conservation sur les amphibiens et leurs habitats, constitue donc un préalable indispensable à la prise en compte de ces enjeux de conservation.

Remerciements - Soixante et un observateurs, dont les noms figurent dans l'annexe 1, ont contribué à la collecte des données rassemblées dans cet article ; nous les remercions chaleureusement pour leur participation indispensable à ce travail de synthèse. Les auteurs remercient le Ministère de la Recherche et de l'Enseignement Supérieur (programme REPERE) ainsi que la société Oc'Via, financeurs d'une partie des études ayant contribué à la collecte des données compilées.

Protection des espèces - Pour une grande partie des échantillons utilisés, les auteurs ont bénéficié de plusieurs dérogations pour la capture des trois espèces visées par cette étude, conformément à l'Arrêté du 19 février 2007 fixant les conditions de demande et d'instruction des dérogations définies au 4° de l'article L.411-2 du code de l'environnement portant sur les espèces de faune et de flore sauvages protégées.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Arano, B. & Llorente, G. (1995). Hybridogenetic processes involving *R. perezi*: distribution of the P-RP system in Catalonia. In: Llorente, G. A., Montori, A., Santos, X. & Carretero, M. A. (Eds.), *Scientia Herpetologica. Papers submitted from 7th O.G.M. of Societas Europaea Herpetologica*. Barcelona, September 15-19, 1993. Barcelona (Asociacion Herpetologica Espanola & Societas Europaea Herpetologica) : 41-44.

Arano B., Llorente, G., Garcia-Paris, M. & Herrero, P. (1995). Species translocation menaces Iberian waterfrogs. *Conservation Biology*, **9** : 196-198.

Berger L. (1967). Embryonal and larval development of F1 generation of green frogs of different combinations. *Acta Zool. Cracov.* **12**: 123-167.

Berger, L. (1973). Systematics and hybridization in European green frogs *Rana esculenta* complex. *Journal of Herpetology*, **7** : 1-10.

Ciavatti, F. & Crochet, P.A. (2012). Rapport intermédiaire du projet MEDINA, Conservation de la biodiversité en région méditerranéenne : une interface recherche-gestion pour identifier les enjeux et alimenter les processus de décision. Rapport non publié, Montpellier (CEFE et CEN L-R) : 1-17.

Crochet, P.A., Dubois, A., Ohler, A. & Tunner, H. (1995). *Rana (Pelophylax) ridibunda* Pallas, 1771, *Rana (Pelophylax) perezi* Seoane, 1885 and their associated klepton (Amphibia, Anura) : morphological diagnoses and description of a new taxon. *Bulletin du Museum National d'Histoire Naturelle de Paris*, **17** : 11-30.

Cuevas, A. (2013). Ecological factors modulating invasion by marsh frog (*Pelophylax ridibundus*) in native green frogs community in the south of France. Rapport non publié, Montpellier et Munich (Erasmus Mundus Master Programme in Evolutionary Biology, Ludwig Maximilians University & Université Montpellier 2) : 1-43.

Cuevas, A., Patrelle, C., Ciavatti, F., Gendre, T., Sourrouille P., Geniez, P., Doniol-Valcroze P. & Crochet P.-A. (2022). A new PCR-RFLP method for the identification of parental and hybridogenetic western European Water Frogs, including the *Pelophylax perezi-grafi* system. *Salamandra* **53** : 218-230.

Daf O.S., Pagano, A. & Lodé, T. (2006). Taxonomic diversity and sympatry among water frogs from Southern France: evidence for new assemblages. *Amphibia-Reptilia*, **27** : 295-299.

Doniol-Valcroze, P., Mazepa, G., Grimal, F., Sourrouille, P., Perrin, N., Litvinchuk, S. N. & Crochet P.-A. (2021). Discovery of a *Pelophylax saharicus* (Anura, Ranidae) population in southern France: a new potentially invasive species of water frogs in Europe. *Amphibia Reptilia*, **42** : 427-442.

Dubois, A. (1983). A propos des cuisses de grenouilles. Protection des amphibiens, arrêtés ministériels, projets d'élevage, gestion des populations naturelles, enquêtes de répartition, production, importations et consommation : une équation difficile à résoudre. *Alytes*, **2** : 69-111.

Dubois, A. (1985). A nouveau des cuisses de Grenouilles. *Circalytes*, **1** : 1-21.

Dubois, A. (2002). Les amphibiens et les introductions d'espèces allogènes dans les milieux. In: *Gestion et protection des amphibiens : de la connaissance à la prise en compte dans les aménagements*. Paris (AFIE) : 49-69.

Dubois, A & Günther, R. (1982). Klepton and synklepton: two new evolutionary systematics categories in zoology. *Zoologische Jahrbücher/Abteilung für Systematik, Ökologie und Geographie der Tiere*, **109** : 290-305.

Dufresnes, C., Denoël, M., di Santo, L. & Dubey S. (2017). Multiple uprising invasions of *Pelophylax* water frogs,

- potentially inducing a new hybridogenetic complex. *Scientific Report*, **7** : 6506.
- Dufresnes, C. & Mazepa, G. (2020). Hybridogenesis in Water Frogs. *eLS*, **1** : 718-726.
- Geniez, P. & Cheylan, M. (1987). *Atlas de répartition des reptiles et amphibiens du Languedoc-Roussillon*, 1^{ère} édition. Montpellier (EPHE & GRIVE) : 1-114.
- Geniez, P. & Cheylan, M. (2012). *Les amphibiens et les reptiles du Languedoc-Roussillon et régions limitrophes. Atlas biogéographique*. Mèze et Paris (Biotope éditions et Muséum National d'Histoire Naturelle, Collection Inventaires et Biodiversité) : 1-448.
- Geniez, P. & Crochet, P.-A. (2012). La Grenouille rieuse *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771). In : Geniez, P., Cheylan, M. (Eds), *Les amphibiens et les reptiles du Languedoc-Roussillon et régions limitrophes. Atlas biogéographique*. Mèze et Paris (Biotope éditions et Muséum National d'Histoire Naturelle, Collection Inventaires et Biodiversité) : 173-177.
- Graf, J.-D., Karch, F. & Moreillon, M. C. (1977). Biochemical variation in the *Rana esculenta* complex: a new hybrid form related to *Rana perezi* and *Rana ridibunda*. *Experientia*, **33** : 1582-1584.
- Guex, J.-D., Hotz, H. & Semlitsch, R. D. (2002). Deleterious alleles and differential viability in progeny of natural hemiclinal frogs. *Evolution*, **56** : 1036-1044.
- Holsbeek, G., Mergeay, J., Hotz, H., Plötnner, J., Volckaert F. A. M. & Meester L. (2008). A cryptic invasion within an invasion and widespread introgression in the European water frog complex: consequences of uncontrolled commercial trade and weak international legislation. *Molecular Ecology*, **17** : 5023-5035.
- Hotz, H., Uzzell, T. & Berger, L. (1995 [1994]). Hemiclinal hybrid water frogs associated with the sexual host species *Rana perezi*. *Zoologica Poloniae*, **39** : 243-266.
- Leblanc E. (2013). Invasion des communautés de grenouilles vertes indigènes du Languedoc-Roussillon par la grenouille rieuse (*Pelophylax ridibundus*) : évaluation de la situation actuelle et recherche de variables environnementales modulant cette invasion. Rapport de stage non publié, Montpellier (Université de Montpellier & CEN L-R) : 1-25.
- Ljubisavljevic, K., Dzukic, G. & Kalezic, M. (2003). Green frogs are greatly endangered in Serbia and Montenegro. *Froglog*, **58**: 2-3.
- Miaud, C. & Muratet, J. (2018). *Les amphibiens de France, guide d'identification des œufs et des larves*. Versailles (Editions QUAE) : 1-226.
- Muller H. J. (1964). The relation of recombination to mutational advance. *Mutation Research/Fundamental and Molecular Mechanisms of Mutagenesis*. **1**: 2-9.
- Neveu, A. (1989) *Rana ridibunda* (Pallas, 1771). Grenouille rieuse. In Castanet, J. & Guyétant, R. (Eds.), *Atlas de répartition des Amphibiens et Reptiles de France*. Paris (Société Herpétologique de France) : 90-91.
- Neveu, A. (2004). La raniculture est-elle une alternative à la récolte ? Etat actuel en France. *INRA Production Animale*, **17** : 167-175.
- Pagano, A. & Joly, P. (1999). Limits of the morphometric method for field identification of water frogs. *Alytes*, **16** : 15-23.
- Pagano, A., Crochet, P.-A., Graf, J.-D. & Joly, P. & Lodé, T. (2001a). Distribution and habitat use of water frog hybrid complexes in France. *Global Ecology & Biogeography*, **10** : 433-441.
- Pagano, A., Lodé, T. & Crochet, P.-A. (2001b). New contact zones and assemblages among water frogs of Southern France. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, **39** : 63-67.
- Rosecchi, E., Poizat, G. & Crivelli, A. J. (1997). Introductions de poissons d'eau douce et d'écrevisses en Camargue : historique, origines et modifications des peuplements. *Bulletin français de la pêche et de la pisciculture*, **344/345** : 221-232.
- Schmeller, D. (1999). *Hemiklonale Vererbung im Hybridogenetischen Rana grafi-Komplex (Anura: Ranidae)*. Thèse de doctorat non publiée, Mainz (Johannes Gutenberg Universität Mainz) : 1-105.
- Schmeller, D. S. (2004). Tying ecology and genetics of hemiclonally reproducing waterfrogs (*Rana*, *Anura*). *Annales Zoologici Fennici*, **41** : 681-687.
- Schmeller, D. S., Seitz, A., Crivelli, A. & Veith, M. (2005). Crossing species' range borders: interspecies gene exchange mediated by hybridogenesis. *Proceedings of the Royal Society B*, **272** : 1625-1631.
- Schmeller, D. S., Pagano, A., Plénet, S. & Veith, M. (2007). Introducing water frogs – Is there a risk for indigenous species in France? *Comptes Rendus Biologies*, **330** : 684-690.
- Schultz, R. J. (1969). Hybridization, unisexuality, and polyploidy in the Teleost *Poeliopsis* (*Poeciliidae*) and other vertebrates. *The American Naturalist*, **103** : 605-619.
- Tunner, H. G. (1979). The inheritance of morphology and electrophoretic markers from homotypic crosses of the hybridogenetic *Rana esculenta*. *Mitteilungen aus dem Museum für Naturkunde in Berlin*, **55** : 89-109.
- Uzzell, T., Hotz, H. & Berger, L. (1980). Genome exclusion in gametogenesis by an interspecific *Rana* hybrid: evidence for electrophoresis of individual oocytes. *Journal of experimental Zoology*, **214** : 251-259.

Date de soumission : lundi 8 août 2022

Date d'acceptation : vendredi 25 novembre 2022

Date de publication : vendredi 10 mars 2023