



HERP *me!*

Société Herpétologique de France

ISSN 2724-9468



NUMÉRO
03
Fév. 2021

Systematique, biologie, écologie, répartition et statut de conservation du **Calotriton des Pyrénées** *Calotriton asper* (Dugès, 1852) (Amphibia, Urodela, Salamandridae) en France : vers un Plan National d'Actions.

Gilles Pottier, Audrey Trochet, Manon Dalibard, Pascal Laffaille, Olivier Guillaume, Boris Baillat, Frédéric Barbe, Matthieu Berroneau, Romain Bertrand, Olivier Calvez, Frédéric Campredon, Claudine Delmas, Jean-Christophe de Massary, Kimberley Goudédranche, Vincent Lacaze, Damien Lapierre, Bruno Le Roux, Maria Martin, Jean Muratet, Sylvain Rollet & Laurent Barthe.



Pyrénées-Atlantiques, 2014, M. Berroneau,

Citation : Pottier G., Trochet A., Dalibard M., Laffaille P., Guillaume O., Baillat B., Barbe F., Berroneau M., Bertrand R., Calvez O., Campredon F., Delmas C., Massary J.-C de, Goudédranche K., Lacaze V., Lapierre D., Le Roux B., Martin, M. Muratet J., Rollet S. & Barthe L. (2021) Systematique, biologie, écologie, répartition et statut de conservation du Calotriton des Pyrénées *Calotriton asper* (Dugès, 1852) (Amphibia, Urodela, Salamandridae) en France : vers un Plan National d'Actions. *Herp me !*, **3** : 1- 124.



Date de publication : 16 février 2021.

Citation : Pottier G., Trochet A., Dalibard M., Laffaille P., Guillaume O., Baillat B., Barbe F., Berroneau M., Bertrand R., Calvez O., Campredon F., Delmas C., Massary J.-C. de, Goudédranche K., Lacaze V., Lapierre D., Le Roux B., Martin, M. Muratet J., Rollet S. & Barthe L. (2021) Systématique, biologie, écologie, répartition et statut de conservation du Calotriton des Pyrénées *Calotriton asper* (Dugès, 1852) (Amphibia, Urodela, Salamandridae) en France : vers un Plan National d'Actions. *Herp me !*, **3** : 1- 124.

<http://zoobank.org/urn:lsid:zoobank.org:pub:7B83E4AB-D938-42FA-B387-D6A9EC0B5A67>

RÉSUMÉ : Les connaissances relatives à la systématique, à la biologie, à l'écologie, à la répartition et au statut de conservation du Calotriton des Pyrénées sont synthétisées et actualisées pour le versant français des Pyrénées, accompagnées de préconisations conservatoires.

MOTS-CLÉS : Calotriton des Pyrénées, *Calotriton asper*, Pyrénées, Systématique, Biologie, Ecologie, Répartition, Statut, Conservation, France.

SUMMARY: This paper presents a general and updated knowledge relating to the geographical distribution and status of the Pyrenean brook salamander (*Calotriton asper*) in the French Pyrenees, with recommendations of protective measures.

KEY-WORDS: Pyrenean brook newt, *Calotriton asper*, Pyrenees, Systematic, Geographical distribution, Ecology, Biology, Status, Conservation, France.



Calotriton asper. Vallée d'Aspe (Pyrénées-Atlantiques), 22/06/2020. M. Berroneau.

RÉDACTION PRINCIPALE ET COORDINATION



AVEC LE SOUTIEN FINANCIER



Projet cofinancé par le Fonds Européen de Développement Régional

STRUCTURES ASSOCIÉES (PAR ORDRE ALPHABÉTIQUE)



Laboratoire écologie fonctionnelle et environnement



Systématique, biologie, écologie, répartition et statut de conservation du Calotriton des Pyrénées *Calotriton asper* (Dugès, 1852) (Amphibia, Urodela, Salamandridae) en France : vers un Plan National d'Actions.

Gilles POTTIER / Nature en Occitanie (NEO) 14 rue de Tivoli, 31000 Toulouse : g.pottier@natureo.org / Société Herpétologique de France (SHF) Muséum national d'Histoire naturelle, CP41, 57 rue Cuvier, 75005 Paris

Audrey TROCHET / Société Herpétologique de France (SHF) Muséum national d'Histoire naturelle, CP41, 57 rue Cuvier, 75005 Paris : audrey.trochet@ashf.org

Manon DALIBARD / Laboratoire Ecologie Fonctionnelle et Environnement (ECOLAB) Université Paul Sabatier de Toulouse, INP CNRS, 118 route de Narbonne, 31062 Toulouse : dalibardmanon@gmail.com

Pascal LAFFAILLE / Laboratoire Ecologie Fonctionnelle et Environnement (ECOLAB) Université Paul Sabatier de Toulouse, INP CNRS, 118 route de Narbonne, 31062 Toulouse : pascal.laffaille@ensat.fr

Olivier GUILLAUME / Station d'Ecologie Théorique et Expérimentale (SETE) CNRS UMR5321, 2 route du CNRS, 09200 Moulis : olivier.guillaume@sete.cnrs.fr

Boris BAILLAT / Chirop'Terra, 7bis rue du pont, 1er étage, 66690 Sorède : baillatboris@gmail.com / Association des Naturalistes de l'Ariège - Conservatoire d'espaces naturels Ariège (ANA-CEN) Vidallac, 09240 Alzen

Frédéric BARBE / Réserve Naturelle Régionale du Pibeste-Aoulhet, 2bis Avenue du Lavedan, 65400 Agos-Vidalos : frederic.barbe@nr-pibeste-aoulhet.com

Matthieu BERRONEAU / Cistude Nature, chemin du Moulinat, 33185 Le Haillan : matthieu.berroneau@cistude.org / Société Herpétologique de France (SHF) Muséum national d'Histoire naturelle, CP41, 57 rue Cuvier, 75005 Paris

Romain BERTRAND / Laboratoire Évolution & Diversité Biologique (EDB) Université Toulouse III Paul Sabatier UMR 5174, Bât. 4R1, 118 route de Narbonne, 31062 Toulouse : romain.bertrand2@univ-tlse3.fr

Olivier CALVEZ / Station d'Ecologie Théorique et Expérimentale (SETE) CNRS UMR5321, 2 route du CNRS, 09200 Moulis : olivier.calvez@sete.cnrs.fr / Société Herpétologique de France (SHF) Muséum national d'Histoire naturelle, CP41, 57 rue Cuvier, 75005 Paris

Frédéric CAMPREDON / Office National des Forêts (ONF) Résidence Le Khéops, 8 Rue des Variétés, 66026 Perpignan : frederic.campredon@onf.fr

Claudine DELMAS / Nature en Occitanie (NEO) 14 rue de Tivoli, 31000 Toulouse / Association des Naturalistes de l'Ariège - Conservatoire d'espaces naturels Ariège (ANA-CEN) Vidallac, 09240 Alzen : cl.del@hotmail.fr / Société Herpétologique de France (SHF) Muséum national d'Histoire naturelle, CP41, 57 rue Cuvier, 75005 Paris

Jean-Christophe de MASSARY / Unité mixte de Service PatriNat (UMS PatriNat) Muséum national d'Histoire naturelle, CP 41, 36 rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris : jean-christophe.de-massary@mnhn.fr / Société Herpétologique de France (SHF) Muséum national d'Histoire naturelle, CP41, 57 rue Cuvier, 75005 Paris

Kimberley GOUDÉDRANCHE / Fédération des Réserves Naturelles Catalanes (FRNC) 9 rue de Mahou, 66500 Prades : kimberley.goueddranche@espaces-naturels.fr

Vincent LACAZE / Association des Naturalistes de l'Ariège - Conservatoire d'espaces naturels Ariège (ANA-CEN) Vidallac, 09240 Alzen : vincent.l@ariegenature.fr

Damien LAPIERRE / Réserve Naturelle Régionale du Pibeste-Aoulhet, 2bis Avenue du Lavedan, 65400 Agos-Vidalos : damien.lapierre@nr-pibeste-aoulhet.com

Bruno LE ROUX / Fédération Aude Claire, 32 rue des Augustins, 11300 Limoux : calotriton@outlook.fr

Maria MARTIN / Fédération des Réserves Naturelles Catalanes (FRNC) 9 rue de Mahou, 66500 Prades : maria.martin@espaces-naturels.fr

Jean MURATET / ECODIV, 4 Avenue d'Occitanie, 31290 Avignonet-Lauragais : jean.muratet@orange.fr

Sylvain ROLLET / Parc National des Pyrénées (PNP) Villa Fould, 2 rue du IV septembre, BP736, 65007 Tarbes : sylvain.rollet@pyrenees-parcnational.fr

Laurent BARTHE / Nature en Occitanie (NEO) 14 rue de Tivoli, 31000 Toulouse : l.barthe@natureo.org / Société Herpétologique de France (SHF) Muséum national d'Histoire naturelle, CP41, 57 rue Cuvier, 75005 Paris : president@ashf.org

I - INTRODUCTION

Le Calotriton des Pyrénées *Calotriton asper* (Dugès, 1852) est un Urodèle de la famille des SALAMANDRIDAE endémique des Pyrénées (Fig. 1, 2 et 3), que l'on rencontre d'un bout à l'autre de cette chaîne (des reliefs du Pays Basque à ceux de la Catalogne) en France, en Andorre et en Espagne. Contrairement à la majorité des autres Urodèles d'Europe, il s'agit d'une espèce nettement aquatique au stade adulte et par ailleurs spécialisée, liée aux eaux fraîches et oxygénées des zones montagneuses (Martinez Rica 1997 ; Nöllert & Nöllert 2003).

Dans l'actuel contexte historique de changement climatique, où les taxons endémiques à caractère monticole tels que *C. asper* sont par nature particulièrement menacés (Carvalho et al. 2010 ; Pous et al. 2015), il importe de pouvoir optimiser les stratégies de conservation en les adossant à l'intégralité des informations disponibles dans les différents domaines naturalistes et scientifiques (systématique, taxinomie, répartition, biogéographie, écologie, biologie, phylogéographie et menaces identifiées). Or, les connaissances relatives à *C. asper* ont considérablement progressé

ces trente dernières années, en France notamment, permettant de cerner différemment le statut conservatoire de cette espèce longtemps considérée comme peu menacée. Ainsi par exemple, le récent exercice d'évaluation de l'état de conservation des espèces et habitats d'intérêt communautaire (INPN/MNHN/SHF) a été l'occasion d'identifier chez les populations de *C. asper* une tendance négative pour les trois domaines biogéographiques expertisés : atlantique, alpin et méditerranéen (Geniez 2018 ; Pottier 2018 ; comme on le verra au Chapitre IV "Distribution et Biogéographie" du présent article, la présence de *C. asper* en domaine bioclimatique méditerranéen *sensu stricto* s'avère toutefois discutable). Cette tendance s'accorde avec le passage de l'espèce en catégorie "VU" (= "Vulnérable") dans la dernière Liste Rouge de l'UICN France, catégorie signifiant qu'elle est aujourd'hui considérée comme étant menacée (UICN et al. 2015). Ce changement de catégorie s'explique par la présence d'un faisceau de menaces identifiées depuis des années sur le terrain par les experts de l'espèce, mais que l'on ne retrouve pas nécessairement mentionnées dans la littérature scientifique, même récente, consacrée à *C. asper* (Dalibard et al. 2020).



Figure 1 : *Calotriton asper*, mâle âgé évoluant sur le fond d'un ruisseau (haute vallée de l'Arbas, Haute-Garonne, alt. 600 m, 30/06/2015). La robe est uniforme, de teinte gris-brun, dépourvue de l'ornementation jaune contrastée qui caractérise les jeunes individus (© G. Pottier).

Figure 1 : *Calotriton asper*, old male walking in a stream (upper valley of Arbas, Haute-Garonne, 600 m a.s.l., 30/06/2015). A yellow mark is characteristic of juveniles, and disappears during growth. Adults are uniformly greyish-brown (© G. Pottier).



Figure 2 : Chez certains individus, la ligne dorsale jaune est très fragmentée et constituée d'un amas de petites taches grossièrement alignées sur l'axe vertébral (Étang bleu, Ariège, alt. 1718 m) (© O. Buisson).

Figure 2: In some individuals, the yellow dorsal line is very fragmented and consists in a cluster of small spots roughly aligned with the vertebral axis (Étang bleu, Ariège, 1718 m a.s.l.) (© O. Buisson).

Les auteurs souhaitent donc ici regrouper l'essentiel des connaissances relatives au Calotriton des Pyrénées en France, afin de fournir une base de réflexion pouvant asseoir une stratégie de gestion conservatoire adaptée aux caractéristiques de cet endémique. Il s'agit d'une espèce à valeur patrimoniale élevée, vis-à-vis de laquelle notre pays détient une très forte responsabilité, puisque plus de 50% de son aire de répartition se situe dans les Pyrénées françaises (Massary *et al.* 2019). Après un exposé précis de l'historique taxinomique de cet animal, dont les réels découvreurs et descripteurs ne sont pas aisés à identifier, nous détaillons la progression de la connaissance chorologique de l'espèce, ainsi que sa répartition actuelle en France, pour chacun des six départements pyrénéens. Nous proposons ensuite un aperçu de sa biogéographie et de sa phylogéographie moléculaire, avant d'exposer ses traits écologiques et biologiques les plus caractéristiques (ayant des implications significatives en termes de conservation). Puis, nous passons en revue les différentes menaces pesant sur *C. asper* et les outils conservatoires actuellement disponibles. Enfin,

nous discutons les possibilités d'une stratégie de gestion conservatoire unifiée pour l'ensemble des Pyrénées françaises, avant de conclure sur l'importance de sa protection.



Figure 3 : Juvénile de *Calotriton asper* en phase terrestre présentant une ligne vertébrale jaune continue. (© C. Delmas).

Figure 3: Juvenile of *Calotriton asper* in terrestrial phase with a yellow dorsal coloration. (© C. Delmas).

II. HISTORIQUE TAXONOMIQUE ET SYSTÉMATIQUE

II.1. Le XIX^{ème} siècle

D'après Despax (1923) et Nicol (1990), le naturaliste Louis-Ramond de Carbonnières (Strasbourg 1755 – Paris 1827) serait le découvreur de l'espèce, ayant épistolièrement signalé à Alexander Von Humboldt (Berlin 1769 – 1859) l'existence de ce qu'il nomme des "salamandres aquatiques" au lac d'Oncet (Hautes-Pyrénées) à "2314 m" (2254 m d'altitude en réalité, d'après l'Institut Géographique National). Cette lettre de L.-R. de Carbonnières à A. Von Humboldt, datée du 28/03/1821, a d'abord été simplement lue en séance de la société académique des Hautes-Pyrénées le 13/10/1856 (Dupouey 1857), puis publiée *in extenso* une première fois par Frossard (1866) (pp. 34-97) et une seconde fois par Jeanbernat (1874) (pp. 306-310). D'après les recoupements historiques opérés par Nicol (1990), l'observation aurait été faite

durant l'été 1799. Toutefois, le terme de "salamandres aquatiques" employé par cet auteur ne permet pas de lui attribuer formellement la découverte de *C. asper*. D'abord, parce que ce terme est excessivement vague et que n'importe quel non-naturaliste - encore aujourd'hui - est susceptible de l'employer au sujet de n'importe quelle espèce locale d'Urodèle aperçue dans l'eau (Calotriton des Pyrénées, Triton palmé ou Salamandre tachetée, tous trois présents sur le site du lac d'Oncet). Dans l'hypothèse, selon nous peu probable (voir plus loin), où L.-R. de Carbonnières aurait employé ce terme au sens courant, sa valeur diagnostique est nulle. Mais sa valeur diagnostique est tout aussi nulle dans l'hypothèse (bien plus probable, concernant pareil érudit) où il l'aurait employé au sens savant, zoologique. Ce, car Bernard-Germain de Lacépède (Agen 1756 – Épinay-sur-Seine 1825), dont L.-R. de Carbonnières était proche et qui était son référent scientifique en matière de batrachologie, emploie très précisément ce même terme pour désigner une des deux espèces françaises d'Urodèles qu'il identifie dans son "Histoire naturelle des qua-

drupèdes ovipares et des serpents" (p. 471) (Lacépède 1788). Cet auteur, en effet, ne cite que deux Urodèles pour la France : la "Salamandre terrestre" (la Salamandre tachetée *Salamandra salamandra*) et la "Salamandre aquatique" (syn. "Salamandre à queue plate", dont il opère une description plutôt confuse, mais qu'il donne comme synonyme du "Lézard des marais" de Linné et du "*Triton cristatus*" de Laurenti, entre autres). Même en admettant que L.-R. de Carbonnières ait employé le terme de "Salamandre aquatique" au sens zoologique où l'entendait son ami Lacépède (1788) (et non pas au sens courant), il aurait en fait signalé à A. Von Humboldt la présence du Triton crêté *Triturus cristatus* au lac d'Oncet (espèce absente des Pyrénées) ! En bref, le terme de "salamandres aquatiques" employé par L.-R. de Carbonnières n'a aucune valeur diagnostique et l'apport naturaliste de cet auteur est, pour l'espèce qui nous intéresse ici, tout à fait négligeable.

Surtout, il convient de faire remarquer que le naturaliste landais Jean-Marie "Léon" Dufour (Saint-Sever 1780 – 1865) (Fig. 4) est manifestement le premier à avoir publié une description littéraire certes brève, mais très détaillée et tout à fait diagnostique, de l'animal. Le tout en 1821 et 1847, soit bien avant le premier porté-à-connaissance de la lettre de L.-R. de Carbonnières à A. Von Humboldt :

"Je retrouvai dans les ruisseaux d'Aiguallut une salamandre que l'année précédente j'avais observée dans le gave de Broussette en allant au Pic d'Ossau. Tout le corps de cette salamandre, sans en excepter la queue et les pattes, est couvert de tubercules conoïdes que termine une pointe particulière noire. Elle est d'un brun terreux uniforme en-dessus, tandis que le ventre a une couleur orangée obscure. Elle a quatre doigts aux pieds de devant, et cinq à ceux de derrière. Elle diffère de la Salamandre palmipède, dont elle a la grandeur, et, je crois aussi, de la Salamandre de marais." (Dufour 1821).

Une vingtaine d'années plus tard (1847), il lui attribue même un binôme linnéen :

"Dans les eaux du torrent, je découvris pour la première fois une espèce de Salamandre que j'ai retrouvée depuis dans d'autres torrents de la région froide et dont j'ai donné le signalement diagnostique, dans ma relation du voyage aux Maladettes. Cette salamandre qui appartient au genre Triton de Laurenti a la forme générale du corps de la Salamandre palmipède, mais elle en diffère comme espèce et je l'appellerai *Salamandra tuberculata*. Tout le corps, sans en excepter la queue et les pattes est couvert de tubercules conoïdes que termine une pointe particulière noire. Sa couleur est en-dessus d'un brun-olive uniforme et en-dessous d'un fauve orangé. Les bouts des doigts sont obtus et noirs. Les pattes antérieures ont quatre doigts et les postérieures cinq. La longueur du corps des adultes est de cinq pouces." (Dufour 1847, faisant donc référence à Dufour 1821).

Ces écrits de Dufour (1821, 1847), bien que dépourvus de toute ambiguïté, semblent être passés totalement inaperçus auprès des batrachologistes : "*Salamandra tuberculata* Dufour, 1847" n'est manifestement jamais cité comme étant synonyme de "*Calotriton asper* (Dugès, 1852)" (Carranza & Amat 2005 ; Guala & Döring 2019), bien que cela soit indubitablement le cas. Quoiqu'il en soit, les mots de cet auteur ont une portée naturaliste supérieure à ceux de L.-R. de Carbonnières et en font un découvreur de l'espèce plus légitime.



Figure 4 : Le médecin et naturaliste landais Jean-Marie "Léon" Dufour (Saint-Sever 1780 – 1865) est manifestement le premier à avoir opéré une description diagnostique de *C. asper*, accompagnée d'une proposition de dénomination binominale linnéenne. Il semble cependant que ces écrits soient passés inaperçus auprès des batrachologistes. (Carte postale ancienne, visible aux archives départementales des Landes).

Figure 4: Jean-Marie "Léon" Dufour (Saint-Sever 1780 – 1865) which is presumably the first naturalist to have thoroughly described *C. asper*, as well as came up with a Linnean binomial name for the species. Nevertheless, its writings were overlooked by batrachologists.

Xavier Philippe Camus dit "Philippe" (Soissons 1802 – Bagnères-de-Bigorre 1866) (Fig. 5) est, lui, à l'origine de la seconde désignation binominale de l'espèce, dûment répertoriée celle-là, puisqu'elle inaugure chronologiquement la longue liste des synonymes officiels de "*Calotriton asper* (Dugès, 1852)" (Carranza & Amat 2005 ; Guala & Döring 2019). C'est son nom, en effet, qui est associé au "*Triton glacialis*" dont il est question dans les procès-verbaux des séances de l'académie des sciences et lettres de Montpellier (Gervais 1847) :

"Un exemplaire du *Triton glacialis*, Philippe, du lac Bleu (Pyrénées), exemplaire qui fait partie de la riche collection erpétologique de M. Westphal Castelnau, a été reconnu par MM. Westphal et Gervais pour appartenir au genre *Euproctus*. L'espèce à laquelle il appartient paraît fort semblable, sinon identique, à l'*Euproctus platycephalus*, découvert en Corse par Géné." (NB : confusion, puisque le travail de Géné - et non pas "Géné" - est consacré au taxon sarde, non pas au taxon corse, cf. Géné 1838).

Le même animal est également mentionné à deux reprises par Gervais dans le tome onzième du "Dictionnaire universel d'histoire naturelle" (Orbigny 1848) édité un an plus tard, où il fait l'objet du même type de comparaison :

- à "Reptiles" (pp. 1-65), dans l'énumération de la liste des espèces d'Europe sous le numéro 90, à la suite d'*Euproctus platycephalus* (p. 53) : "90. *Triton glacialis*, du lac Bleu, Hautes-Pyrénées, peut-être le même que le précédent ou du moins le même genre."

- à "Salamandre" (pp. 304-311), dans l'exposé consacré au genre *Euproctus* (p. 309) : "Il se pourrait que le genre *Euproctus* existât aussi dans les Pyrénées. Un exemplaire du *Triton glacialis*, Philippe, du lac Bleu, près Bagnères de Bigorre, nous a montré, ainsi qu'à M. Westphæll, dans la collection duquel il est déposé, la saillie anale qui caractérise les *Euproctus* ; mais nous ne lui avons pas reconnu tous les caractères de ces derniers. Depuis lors nous avons reçu de M. Philippe et sous le même nom deux exemplaires chez lesquels la saillie des organes génitaux n'existe pas. Ces deux derniers sont-ils bien de la même espèce que celui de la collection de M. Westphæll ? Nous n'osons l'affirmer ; c'est un sujet à étudier de nouveau."

Le "*Triton glacialis* Philippe, 1847" n'a, semble-t-il, jamais fait l'objet d'une description publiée par Philippe lui-même et les auteurs qui le citent se réfèrent toujours au court texte des procès-verbaux évoqués plus haut. Malgré le fait qu'il ait été mentionné dans une œuvre aussi incontournable que le "Dictionnaire universel d'histoire naturelle" (Orbigny 1848), ce binôme et le rôle de Philippe ont rapidement été passés sous silence ou minorés par les naturalistes qui se sont ensuite intéressés à l'Urodèle pyrénéen, ce qui est plutôt curieux. Il est par exemple intrigant de constater que le catalogue même de la collection d'Alexandre Westphal-Castelnau (Hamburg 1801 – Montpellier 1867), publié par son fils Alfred en 1869, ne mentionne aucun animal listé sous ce nom-là. Il est vrai que la collection en question a été revue et mise à jour selon "des avis que M. le professeur A. Duméril a bien voulu me donner avec une parfaite obligeance" et "est classée d'après l'Erpétologie générale de MM. Duméril et Bibron" (Westphal-Castelnau 1869) (voir plus loin).

Naturaliste autodidacte et peu lettré, d'extraction très modeste contrairement à ses "pairs", Philippe est surtout connu des ornithologues pour avoir réuni une importante collection d'oiseaux naturalisés par ses soins. Ses notes, en outre, sont à l'origine de l'"Ornithologie pyrénéenne" publiée par son ami A. Cazes en 1873 (Duchateau 2010). Il est également bien connu des botanistes, ayant publié une volumineuse "Flore des Pyrénées" en deux tomes (Philippe 1859a, b). D'après Soutras (1866), Philippe "ne fut d'abord qu'un simple explorateur, mais qui à force d'étude et de patience était devenu un vrai savant. (...) Suppléant par une volonté opiniâtre à ce qui lui manquait du côté de l'instruction classique, il parvint à se rendre familière la nomenclature scientifique (...)". Pée-Laby (1896) renchérit : "Il devait appartenir à une famille peu fortunée, car il ne reçut qu'une instruction fort rudimentaire, ce dont il se plaignait souvent. Cette lacune dans son éducation, non-seulement lui valut dans la vie de grandes difficultés, mais encore l'empêcha de devenir un botaniste de premier ordre". On imagine facilement la vulnérabilité du personnage dans l'environnement des sociétés savantes de l'époque, peuplées de gens autrement plus lettrés que lui et rodés à l'exercice du faire-savoir. Or, il était correspondant de la Société Linnéenne de Bordeaux, "Mais en raison des difficultés qu'il avait pour écrire, il s'abstenait autant que possible d'envoyer des notes à cette Société. Il préférerait discuter oralement." (Pée-Laby 1896). Dussaussois (2010) souligne les "railleries et les critiques" auxquelles donna lieu, parmi le gotha des botanistes, la publication de sa "Flore des Pyrénées" en 1859.

Philippe vivait du commerce de curiosités naturelles et tenait à Bagnères-de-Bigorre une boutique spécialisée, dont il fait d'ailleurs la publicité à la fin du tome premier de sa flore : "*M. Philippe, qui a recueilli lui-même les échantillons qu'il met en vente, peut donner aux savants et aux amateurs les renseignements les plus précis sur les diverses branches de l'Histoire Naturelle des Pyrénées (...). Les collections ou les échantillons rares qu'il offre aux amis des sciences seront livrés par lui aux prix les plus modérés.*" (Philippe 1859a, b). Il est donc très probable que Philippe ait simplement créé le nom de "*Triton glacialis Philippe*" (cf. Soutras 1866 et les rapports déniés de l'intéressé à la nomenclature scientifique) pour étiqueter les bocaux contenant les Urodèles en question, dont un (femelle) aurait été acquis par A. Westphal-Castelnau et deux autres (mâles) auraient été ultérieurement transmis à G. Bibron & A. Valenciennes, du Muséum.

S'il avait pu faire socialement jeu égal avec les savants de son époque et su rédiger une authentique description scientifique de l'Urodèle trouvé au lac Bleu, Philippe aurait certainement été reconnu comme le véritable découvreur et descripteur de *C. asper*, espèce alors nouvelle pour la faune de France. Remarquons cependant que L. Dufour, docteur en médecine de son état et savant reconnu à l'époque, a rencontré une reconnaissance batrachologique encore moindre malgré son talent littéraire (il bénéficie par contre d'une renommée certaine auprès des entomologistes, des arachnologues et des botanistes, disciplines naturalistes où son œuvre est conséquente).



Figure 5 : Xavier Philippe Camus, dit "Philippe" (Soissons 1802 – Bagnères-de-Bigorre 1866). Ce naturaliste autodidacte, d'extraction modeste et peu lettré, n'a semble-t-il jamais publié de description du "*Triton glacialis Philippe*, 1847", premier synonyme historique du "*Calotriton asper* (Dugès, 1852)". Photographie aimablement transmise par Guy Dussaussois.

Figure 5: Xavier Philippe Camus, also known as "Philippe" (Soissons 1802 – Bagnères-de-Bigorre 1866). This self-taught naturalist, from a modest origin and poorly literate, had never published a true description of '*Triton glacialis Philippe*, 1847', first historical synonym of '*Calotriton asper* (Dugès, 1852)'.

Au début des années 1850, en possession d'un manuscrit que lui avait confié André-Marie-Constant Duméril (Amiens 1774 – Paris 1860), Alfred Dugès (Montpellier 1826 – Guanajuato 1910) (Fig. 6) a examiné les collections d'Urodèles du Muséum et y a constaté l'existence de 5 taxons très voisins d'aspect, tous originaires des Pyrénées, qu'il a décrits "comme ils sont rangés dans les galeries du Muséum" et qu'il a assignés au genre *Hemitriton*, créé pour la circonstance :

"6. *Hemitriton cinereus* (Hémitriton cendré) [...] Synonymie.- Triton cendré, *T. cinereus* (Duméril). [...] Rapporté des Pyrénées par M. Bibron ; mœurs inconnues, de même que les n°s 7, 8, 9 et 10. (...)

7. *Hemitriton rugosus* (Hémitriton rugueux). [...] Synonymie.- T. rugueux, *T. rugosus* (Duméril). [...] Patrie inconnue, probablement des Pyrénées ; mœurs inconnues. [...]

8. *Hemitriton punctulatus* (Hémitriton ponctulé). [...] Synonymie.- T. ponctulé, *T. punctulatus* (Duméril). [...] Se trouve aux Eaux-Bonnes (Pyrénées) ; est aquatique et probablement ovipare. (...)

9. *Hemitriton Bibronii* (Hémitriton de Bibron). [...] Synonymie.- *T. Bibronii*, T. de Bibron (Duméril). [...] Vient des Pyrénées ; il est aquatique et probablement ovipare. [...]

10. *Hemitriton asper*, Nobis (Hémitriton rude). [...] Synonymie.- T. recourbé, *T. repandus* (Duméril et Valenciennes). [...] Trouvé aux Eaux-Bonnes ; aquatique et probablement ovipare. [...]" (Dugès 1852).

Dugès ajoute : "Les *Hémitritons* désignés sous les n°s 6, 7, 8, 9 et 10 sont tous nouveaux ; ils sont fort semblables entre eux. [...] ces espèces ne diffèrent essentiellement que par leurs couleurs : est-ce là un caractère suffisant pour empêcher de les fondre en une seule ? Malgré l'imposante autorité d'un auteur comme M. Duméril, je pense que non, et qu'il faudrait de toutes ces espèces n'en faire qu'une seule avec des variétés assez nombreuses. On donnerait à cette espèce le nom d'*Hemitriton asper*, H. rude, qui traduit l'un des caractères les plus tranchés, et on lui donnerait pour type celui qui fait le sujet de cet article."

En 1852, le nom d'espèce était donc trouvé, en référence à l'épiderme parsemé de micro-verrues coniques (d'*aspérités* coniques) qui caractérise largement ce taxon, détail qui avait frappé Dufour (1821, 1847) et qui est d'ailleurs bien figuré dans la planche livrée par Dugès (1852) en fin de tome (Fig. 7 et 8). À cette époque également, la variabilité intraspécifique de l'"*Hémitriton rude*" (taille, coloration et degré de rugosité) était soulignée et sa répartition à peu près identifiée, ce qui aurait dû inciter les naturalistes de l'époque à une certaine prudence, mais il n'en a rien été. La proximité phénotypique et écologique du taxon pyrénéen avec certains taxons corse et sarde a continué

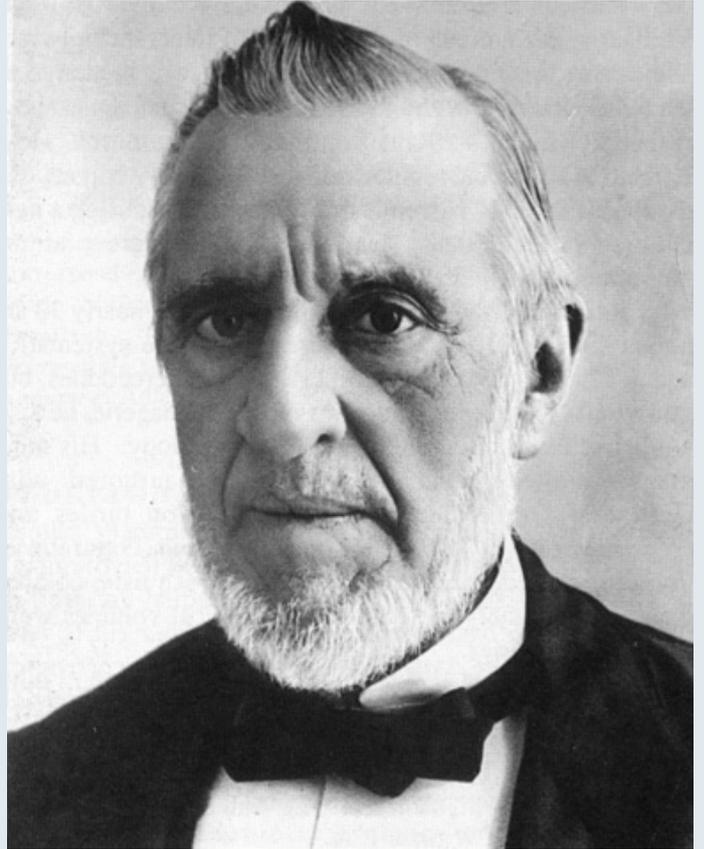


Figure 6 : Alfred Dugès (Montpellier 1826 – Guanajuato 1910), descripteur de l'espèce. Emigré au Mexique dans les années 1850 après avoir achevé ses études de médecine en France, il y devient obstétricien et, par ailleurs, y poursuit ses investigations herpétologiques, devenant le fondateur de l'herpétologie mexicaine (Lescure & Le Garff 2006). Le muséum d'histoire naturelle de Guanajuato, qu'il créa, porte son nom.

Figure 6: Alfred Dugès (Montpellier 1826 – Guanajuato 1910), who described the species. He emigrated to Mexico in the 1850s, after completing medical school in France. He became obstetrician and carried on his herpetological investigations. He was the founder of Mexican herpetology (Lescure & le Garff 2006). The natural history museum of Guanajuato, which he founded, bears his name.

d'embrouiller les systématiciens, d'autant que J. L. C. Gravenhorst n'avait pas précisé l'origine des bêtes qu'il avait décrites sous le nom de *Molge platycephalus* (Corse ? Sardaigne ? ; Gravenhorst 1829). Une telle ignorance de la provenance géographique des animaux étudiés, qui n'était pas rare, a évidemment fortement contribué à compliquer inutilement la nomenclature, les descriptions et diagnoses étant de surcroît souvent basées sur des spécimens conservés par des substances douteuses, dénaturant leur aspect ("*liqueur spiritueuse*", "*liqueur conservatrice*", "*alcool trop rectifié*" ; Duméril et al. 1854).

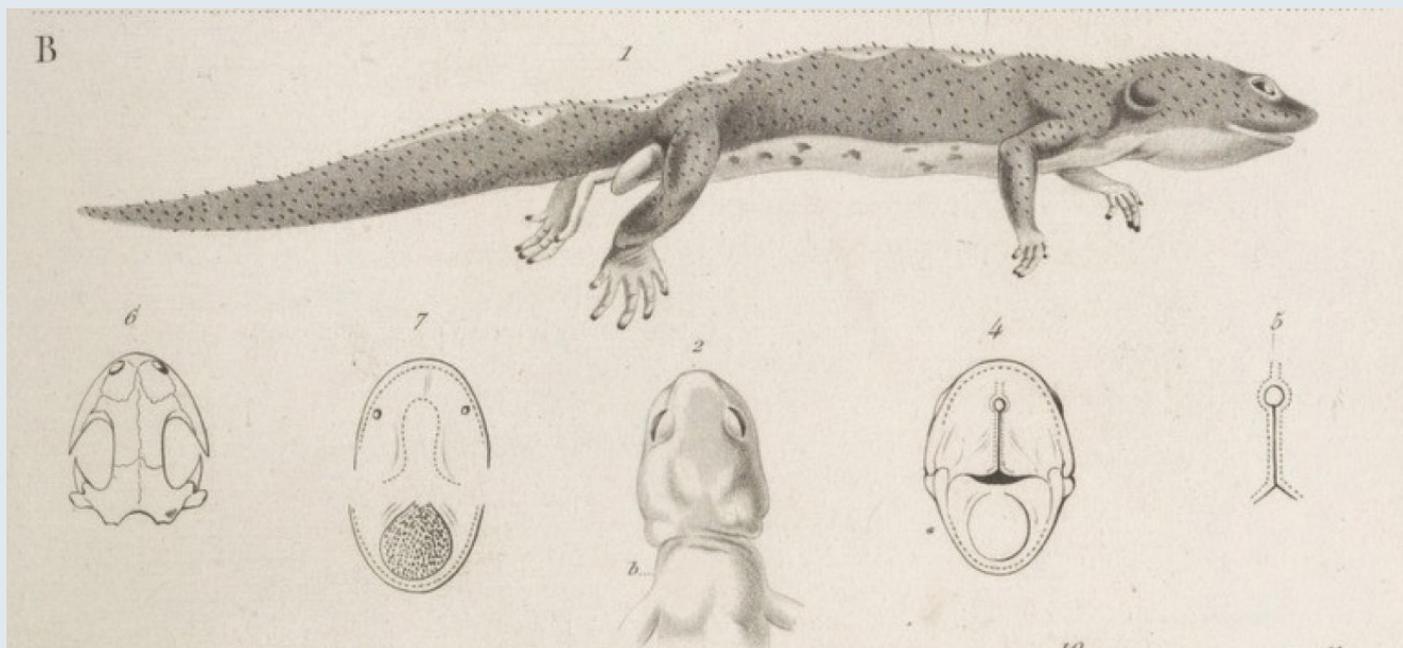


Figure 7: *Hemitriton punctulatus* (Dugès, 1852) tel que dessiné par l'auteur dans sa publication. Localité d'origine : Eaux-Bonnes (Pyrénées-Atlantiques). Notez le soin apporté à la représentation des aspérités cutanées largement caractéristiques de ce taxon que Dugès, avec quatre autres, propose d'assimiler à l'*Hemitriton asper*.

Figure 7: *Hemitriton punctulatus* (Dugès, 1852) as drawn by the author in his publication. Locality: Eaux-Bonnes (Pyrénées-Atlantiques). Note how the cutaneous asperities were carefully represented, a characteristic of this taxon that Dugès "with four others taxa" propose to name as *Hemitriton asper*.



Figure 8 : (Pour comparaison) *Calotriton asper* (Dugès, 1852), adulte (mâle). Haut bassin versant de la Gailleste, Bagnères-de-Bigorre (Hautes-Pyrénées), alt. 940 m le 28/07/2016 (© G. Pottier). Il s'agit de la forme "castelmouliensis" décrite par Wolterstorff (1925), invalidée depuis.

Figure 8: (For comparison) *Calotriton asper* (Dugès, 1852), adult male. High catchment of the Gailleste, Bagnères-de-Bigorre (Hautes-Pyrénées), 940 m. a.s.l. on 28 July 2016 (© G. Pottier). It corresponds to the morphotype 'castelmouliensis' proposed by Wolterstorff (1925) but invalidated since.

Deux années à peine après la salutaire et éclaircissante proposition de Dugès (1852), le tome neuvième de l'"Erpétologie générale" publié par Duméril *et al.* (1854) a opéré un effacement de sa publication et un retour en arrière : description d'un nouveau taxon (encore) originaire des Pyrénées (Triton des Pyrénées. *Triton Pyrenaeus*. Nobis) qui, de toute évidence à en juger par la description fournie, est un parfait synonyme d'*Hemitriton asper* Dugès (1852) ; re-description de l'*Hemitriton rugosus* Dugès (1852) sous le nom de "Triton rugueux. *Triton rugosus*. Nobis." (origine inconnue) ; re-description de l'*Hemitriton cinereus* Dugès (1852) sous le nom de "Triton cendré. *Triton cinereus*. Nobis." (Pyrénées, probablement des Eaux-Bonnes) ; re-description de l'*Hemitriton asper* Dugès (1852) sous le nom de "Triton recourbé. *Triton repandus*. Nobis." (Pyrénées) ; re-description de l'*Hemitriton punctulatus* Dugès (1852) sous le nom de "Triton ponctulé. *Triton punctulatus*. Nobis" (Pyrénées, Eaux-Bonnes) ; enfin, re-description de l'*Hemitriton Bibronii* Dugès (1852) sous le nom de "Triton de Bibron. *Triton Bibroni*. Nobis." (Pyrénées). Notons que, dans cet ouvrage, il n'est fait qu'une allusion fugace (p. 159) au taxon "*glacialis*" (au genre "*Euproctus*", puisque considéré comme synonyme d'"*Euproctus Rusconii*") et ce, sans que le nom de "Philippe" ne lui soit associé. Une bizarrerie, puisque le texte des procès-verbaux cité en référence mentionne bien, lui : "*Triton glacialis*, Philippe" (Gervais 1847) et qu'il est également question à deux reprises de ce taxon dans le tome onzième du "Dictionnaire universel d'histoire naturelle" paru quatre ans plus tôt (Orbigny 1848) (cf. plus haut). Bizarrerie qui fait mentir le contenu de l'"Avertissement" placé en tête d'ouvrage : "Quant à la synonymie, nous avons pris un soin très particulier, surtout dans les derniers volumes et pour chaque espèce, de disposer les noms des Auteurs cités, d'après leur série chronologique" (Duméril *et al.* 1854).

En résumé, Duméril *et al.* (1854) voient six espèces (après en avoir vu cinq, cf. Dugès 1852) là où Dugès a exposé qu'il n'y en avait très probablement qu'une, et donnent par ailleurs les taxons décrits par Dugès comme étant synonymes de l'"*Euproctus* de Rusconi. *Euproctus Rusconii*. Géné.", de Sardaigne, s'en référant à l'avis de Paul Gervais (du Muséum), *deus ex machina* du rebondissement.

Quatre ans plus tard seulement, Gray (1858) a encore compliqué la situation en créant un genre "*Calotriton*" dans lequel il a inclus l'*Hemitriton punctulatus* de Dugès, et le *Triton punctulatus* de Duméril & Bibron, taxons synonymes devenant le *Calotriton punctulatus*, unique espèce du genre nouveau. Il a par ailleurs conservé le genre "*Euproctus*" de Géné auquel il n'assigne qu'une seule espèce : l'"*Euproctus Rusconii* Géné, 1838, dont il fait synonymes l'*Hemitriton asper*, l'*H. cinereus*, l'*H. rugosus* et l'*H. bitronii* de Dugès (NB : la faute d'orthographe t/b à "*bibronii*" est dans la publication). À ce moment-là, donc, l'animal qui nous intéresse ici (matériellement parlant) appartient à deux genres distincts et se rencontre à la fois dans les Pyrénées et en Sardaigne (conceptuellement parlant).

Lataste (1878), dans son "tableau dichotomique des espèces de batraciens de France", ne traite que les taxons de Corse et des Pyrénées, qu'il assigne tous les deux au genre *Euproctus* et qui deviennent donc respectivement l'"*Euproctus platycephalus*, Grav." (la confusion avec le taxon de Sardaigne étant alors à son paroxysme) et l'"*Euproctus Pyrenaeus*, D.B.". Boulenger (1882) assigne ensuite au seul genre *Molge* Merrem, 1820 l'ensemble des "Tritons" d'Europe (et au-delà) (actuels genres *Triturus*, *Lissotriton*, *Ichtyosaura*, *Paramesotriton*, *Notophthalmus*, *Taricha*, *Pleurodeles*, *Euproctus* et *Calotriton* !) en précisant leur biogéographie. Les taxons de Corse, de Sardaigne et des Pyrénées deviennent respectivement *Molge montana*, *Molge rusconii* et *Molge aspera*. De son côté, Bedriaga (1883) clarifie également les choses en distinguant explicitement, tableau comparatif de divers traits anatomiques à l'appui, ce qu'il nomme "*Der pyrenäische Molch*" ("*Fundorte: die Pyrenäen, Spanien und Portugal (?)*") de l'"*Euproctus Rusconii*" ("*Fundort: Sardinien*").

Suite à l'"affaire sensible" Dugès versus Duméril *et al.*, le président de la Société Zoologique de France a jugé utile d'enquêter dans les collections du Muséum pour tenter d'y voir plus clair; les descriptions successives de ces auteurs posant selon lui "de sérieuses difficultés" qui "ne feront sans doute qu'augmenter avec le temps" (Vaillant 1895). Il a fini par mettre la main sur le catalogue systématique de l'établissement sus-cité, où les animaux des Pyrénées impliqués dans les deux publications étaient tous listés sous l'unique désignation d'"*Euproctus Rusconii* Géné", préconisée par l'"Erpétologie générale" (tome 9) de Duméril *et al.* (1854) (la faute d'orthographe à "Géné" est dans la publication). On note que quelques spécimens (également listés sous cette même désignation) ne sont pas impliqués dans ces descriptions, pour des motifs inconnus. L'un d'eux, probablement originaire du lac Bleu, a été fourni par Philippe (Fig. 9). À son sujet, L. Vaillant écrit : "Le premier se rapporte à un donateur qui n'est mentionné ni dans le mémoire de M. Alfred Dugès, ni dans l'*Erpétologie générale* ; sans qu'il soit possible de préciser l'année dans laquelle cet exemplaire est entré dans les collections, cela paraît toutefois devoir être plutôt ancien". Au sujet des trois autres spécimens non-impliqués, fournis par Arthur de l'Isle de Dréneuf, Vaillant écrit que l'envoi est postérieur à 1854. Dans la mesure où le nom de Philippe était explicitement associé dès 1847 au "*Triton glacialis*" (Gervais 1847) et que cette association figurait également dans la fameuse publication de C. d'Orbigny (1848), il semble bien que le rôle historique de Philippe (= son antériorité) ait été sciemment minoré. Les faits bibliographiques invitent à considérer A.-M.-C. Duméril comme étant le principal acteur de cette minoration, dans la mesure où ses écrits tendent clairement à ignorer ce taxon alors que, précisément, il lui était impossible de l'ignorer; puisque les publications le mentionnant et mentionnant sa probable appartenance au genre *Euproctus* ont pour auteurs ses proches collaborateurs au Muséum (cf. Gervais 1847, Gervais *in* Orbigny 1848 et l'avis de Gervais *in* Duméril *et al.* 1854). De surcroît donc, d'après Vaillant (1895), un spécimen

au moins transmis par Philippe était conservé depuis longtemps au Muséum, ce qui est cohérent avec ce qu'écrit Gervais p. 309 du tome onzième du dictionnaire de Orbigny (1848).

Quoiqu'il en soit, Vaillant (1895) est plutôt catégorique : "*tous ces exemplaires se rapportent incontestablement à une seule et même espèce, à laquelle on peut conserver le nom de Triton asper, proposé pour les réunir par M. Alfred Dugès dans le travail où précisément il faisait connaître les observations de Bibron.*". Cet auteur, qui commet une erreur (Dugès a proposé le genre "*Hemitriton*", non pas le genre "*Triton*"), en rectifie par ailleurs une autre, perpétuée jusque-là par tous les auteurs tellement ce trait anatomique est contre-intuitif : "*on considérait comme mâles les individus ayant l'orifice cloacal prolongé, tubuliforme, comme femelles ceux chez lesquels cet orifice, en fente longitudinale, est limité par deux lèvres latérales plus ou moins saillantes, ce qui, d'après les recherches des auteurs modernes, est juste le contraire de la réalité.*" (Vaillant 1895).

On ne s'étonnera donc pas que, à cette époque déjà, la liste des synonymies fournie par diverses publications soit aussi pléthorique que confuse. Certains s'irritent de cette situation et Bedriaga (1895) par exemple, qui a opté pour la désignation "*Molge aspera* Dugès." précédemment préconisée par Boulenger (1882), va jusqu'à noter fort peu diplomatiquement que : "*the descriptions given by the French authors are so superficial and unsatisfactory that they lead merely to confusion.*" Pour autant, il ne contribuera pas lui-même à épurer la nomenclature en identifiant une variété "*rugosa*" de *M. aspera* au lac de Gaube (Hautes-Pyrénées) (Bedriaga 1895).

845	<i>Euproctus Rusconii</i> Géné	1	Pyrénées : Philippe	4737
846	id.	4	Pyrénées : Bibron	1082
847	id.	1	Pyrénées : Laurillard	5337
848	id.	3	Pyrénées : Bibron	4739
849	id.	2	Pyrénées : Bibron	4738
850	id.	2	Pyrénées : Bibron	4740
851	id.	3	Pyrénées : Bibron	4741
852	id.	3	Pyrénées : L'Isle	473

Spécimen non impliqué	4737
<i>Hemitriton bibroni</i> Dugès, 1852 = <i>Triton bibroni</i> Duméril & Bibron, 1854	1082
<i>Triton pyrenaicus</i> Duméril & Bibron, 1854	5337
<i>Hemitriton punctulatus</i> Dugès, 1852 = <i>Triton punctulatus</i> Duméril & Bibron, 1854	4739
<i>Hemitriton asper</i> Dugès = <i>Triton repandus</i> Duméril & Bibron	4738
<i>Hemitriton rugosus</i> Dugès, 1852 = <i>Triton rugosus</i> Duméril & Bibron, 1854	4740
<i>Hemitriton cinereus</i> Dugès = <i>Triton cinereus</i> Duméril & Bibron	4741
Spécimens non impliqués	473

Figure 9 : Extrait du catalogue systématique du Muséum reproduit par Vaillant (1895), montrant le regroupement des taxons pyrénéens sous l'unique désignation d'"*Euproctus Rusconii* Géné". (la bonne orthographe est "Gené"). Le tableau résume la correspondance donnée par Vaillant entre les numéros et les spécimens impliqués dans les descriptions de Dugès (1852) et de Duméril et al. (1854)

Figure 9: Extract from the systematic catalog replicated by Vaillant (1895), showing the group of Pyrenean taxa under the single designation '*Euproctus rusconii* Géné' (the correct spelling is 'Gené'). The table summarizes the correspondance provided by Vaillant between the numbers and the specimens used in the descriptions of Dugès (1852) and Duméril et al. (1854).

II.2. Le XX^{ème} siècle

Au tout début du XX^{ème} siècle, Wolterstorff (1900, 1901) publie deux articles consacrés à la "Révision des espèces de Tritons du genre *Euproctus* Gené" dans lesquels il distingue "trois formes d'Euprocti ou groupe du *Triton Rusconii*" : "*Triton (Euproctus) Rusconii* Gené" de Sardaigne, "*Triton (Euproctus) montandoni* Savi" de Corse et "*Triton (Euproctus) asper* Dug." des Pyrénées. Combien même cet auteur, à la suite de Boulenger (1882), contribue-t-il à clarifier la chorologie et opte-t-il pour le rang sub-générique, il apparente ce faisant clairement le taxon pyrénéen aux taxons sarde et corse, en reprenant le nom de genre *Euproctus* créé originellement par l'italien Josepho Gené pour le seul taxon sarde (Gené 1838). Rappelons que le taxon corse avait été originellement décrit la même année sous le nom de *Megapterna montana* par un autre naturaliste italien, Paolo Savi (Savi 1838), et que le taxon décrit une dizaine d'années plus tôt sous le nom de *Molge platycephalus* a, lui, une origine inconnue (Corse ? Sardaigne ? ; Gravenhorst 1829).

Dix ans plus tard, dans un ouvrage synthétique de grande qualité qui a représenté une étape importante pour la batrachologie européenne ("Les Batraciens et principalement ceux d'Europe"), Boulenger (1910) distingue explicitement les "*Tritons proprement dits*" (*Triton* marbré, *T. crêté*, *T. palmé*, *T. ponctué*, etc.) et les "*Euproctes*" (*Euprocte* de Corse, E. de Sardaigne et E. des Pyrénées) mais il persiste à regrouper tous ces animaux dans le genre *Molge* et s'en tient donc toujours à la désignation binominale "*Molge aspera* Dugès." pour l' "*Euprocte*" des Pyrénées, tout en faisant remarquer que ces trois espèces sont "*si différentes des vrais Tritons qu'on les a réunies en un genre sous le nom de Euproctus, par allusion à la forme bizarre du mamelon anal chez l'un des deux sexes tout au moins*".

Treize ans après la parution de cet ouvrage de Boulenger (1910), le toulousain Raymond Despax (Toulouse 1886 – 1950) consacre une thèse très complète à l' "*Euprocte des Pyrénées Triton (Euproctus) asper Dugès*", en disant adopter l'avis du "*Maître de l'Herpétologie moderne*" au sujet duquel il écrit : "*en 1910, dans son ouvrage sur les Batraciens d'Europe (...) il réunit ces trois espèces dans le groupe Euproctus, simple sous-genre de Molge*." (Despax 1923). Ce qui rend un peu étrange, on en conviendra, le fait qu'il ait opté pour le genre *Triton* et non pas *Molge*, d'autant que dans l'extrait du discours de Boulenger (1920) qu'il place lui-même en avant-propos de son travail, celui-ci écrit noir sur blanc : "*Molge (Euproctus) aspera*". Cette thèse de R. Despax constituera longtemps la référence la plus riche et la plus détaillée au sujet de l'espèce, et c'est encore aujourd'hui un document d'une utilité certaine, notamment pour le biogéographe puisqu'il compile les localités citées par différents auteurs du XIX^{ème} et début du XX^{ème} siècles.

Peu de temps après, Wolterstorff (1925) a cru utile de distinguer quatre formes locales, sur la base de critères externes reposant essentiellement sur la coloration et la texture de l'épiderme. Il s'agit dans tous les cas de localités déjà citées par différents auteurs : "1. Die Form des Lac d'Oncet bei Bagnères de Bigorre (...) 2. Die Form des Torrent de Castelmouly. *Euproctus asper f. castelmouliensis nov. f.* (...) 3. Die Form des Lac de Peyrelade (...) 4. Die Form des Plan des Étangs". Les trois premières concernent le massif du pic du Midi de Bigorre et ses lointains contreforts (Hautes-Pyrénées), la quatrième se rapporte au versant nord du massif de la Maladetta (Espagne, province de Huesca). On le voit, il n'attribue de caractère explicitement nouveau qu'à la seconde, qui correspond à une localité de basse altitude (la plus basse, à l'époque) découverte et signalée par Despax (1923). Régulièrement citée jusqu'à nos jours (plutôt à titre de curiosité taxonomique), cette forme du torrent de Castelmouly n'est cependant pas soutenue par les récentes données moléculaires (voir Chapitre IV "Distribution et Biogéographie").

La terminologie "*Euproctus asper* Dugès" a finalement été consacrée par l'usage et l'espèce est toujours ainsi désignée par Angel (1945) au milieu du XX^{ème} siècle dans le volume n° 45 de la "Faune de France", consacré aux reptiles et amphibiens. À peu de choses près, les auteurs de la seconde moitié du XX^{ème} siècle ont continué à utiliser ce binôme-là, et c'est en tout cas celui qui a été utilisé par celle qui, durant toute cette période, a probablement le plus abondamment contribué à améliorer les connaissances relatives à cet amphibien (dans de multiples domaines) : le Dr. Monique Clergue-Gazeau (1931 – 2000), de l'Université Paul Sabatier (Toulouse). Ce sont d'ailleurs les résultats de ses travaux, et de ceux de R. Despax avant elle, qui constituent la matière même de "*la première étude d'ensemble jamais réalisée sur l'euprocte des Pyrénées*", publiée par Nicol (1990) à la fin du XX^{ème} siècle.

II.3. Le XXI^{ème} siècle

Le changement de paradigme systématique et taxonomique ayant conduit à l'abandon du nom de genre *Euproctus* et à la désignation binominale actuelle de "*Calotriton asper* (Dugès, 1852)" n'est survenu qu'en 2005, avec une importante publication des chercheurs espagnols Salvador Carranza et Félix Amat, de l'Université de Barcelone (Fig. 10). Ces auteurs, sur la base d'investigations morphologiques et (surtout) moléculaires, ont clairement mis en évidence le caractère polyphylétique du genre *Euproctus* : les animaux peuplant les Pyrénées se sont avérés être plus proches des grands tritons du genre *Triturus* que des *Euproctes sensu stricto* de Corse et de Sardaigne, soit un classique phénomène de convergence évolutive dû à la similitude des niches écologiques. Ils ont donc proposé d'affilier les premiers au genre distinct *Calotriton* (Gray 1858) (ressuscité pour des motifs liés aux préconisations du Code International de Nomenclature Zoologique) et de conserver les seconds dans le genre *Euproctus* initialement créé pour eux (en tout cas pour le taxon sarde) par Gené (1838). Ils ont aussi révélé l'existence, à cette occasion, d'une deuxième espèce pyrénéenne jusque-là passée inaperçue : le Calotriton d'Arnold *Calotriton arnoldi*, endémique du massif de Montseny (Catalogne, Espagne) (Carranza & Amat 2005).

Le constat opéré par ces auteurs contemporains sur la base de données moléculaires aurait probablement ravi Boulenger, qui écrivait il y a près d'un siècle :

"Voilà longtemps que je me méfie du bien-fondé du genre *Euproctus*, basé exclusivement sur des caractères en rapport avec le mode d'existence et de reproduction de ces Tritons (...) les *Euproctes* ne sont pas aussi voisins les uns des autres qu'on se l'est souvent figuré (...) on a suggéré l'idée d'une grande ancienneté des *Euproctes* comparés aux Tritons. Il ne manque pas d'arguments, morphologiques et zoogéographiques, pour démontrer le contraire, mais il serait trop long de les développer ici. La théorie que je viens d'esquisser explique les rapports phylogéniques des *Euproctes* de Corse et de Sardaigne et l'absence de toute relation directe entre eux et ceux des Pyrénées" (Boulenger 1917a, b).

Despax (1923) était du même avis, qui écrivait :

"L'étude comparée de la région cloacale montre tout d'abord que le prétendu caractère commun qu'on en voulait tirer pour justifier la réunion des trois formes dans un même sous-genre, est purement superficiel, il n'a d'autre valeur que celle d'une ressemblance morphologique extérieure, masquant de profondes dissemblances de structure ; cette constatation démontre l'hétérogénéité du sous-genre *Euproctus* et la nature artificielle de ce groupement ; ainsi se trouvent confirmées les vues de Bedriaga, auxquelles Boulenger (1917) a donné tout récemment encore une actualité nouvelle. (...) *Euproctus asper*, en raison de la constitution du cloaque du mâle, doit être étroitement rapproché des Tritons vrais ; il s'en distingue néanmoins par le caractère biologique essentiel du mode de fécondation, par l'absence de caractères sexuels secondaires chez le mâle en rut, par les quelques particularités notables du cloaque de la femelle. Ces caractères sont suffisants pour justifier le maintien de cette espèce dans un sous-genre particulier (...) Je suis ainsi conduit à repousser l'idée d'une affinité étroite unissant entre elles les trois formes pyrénéenne, corse et sarde."

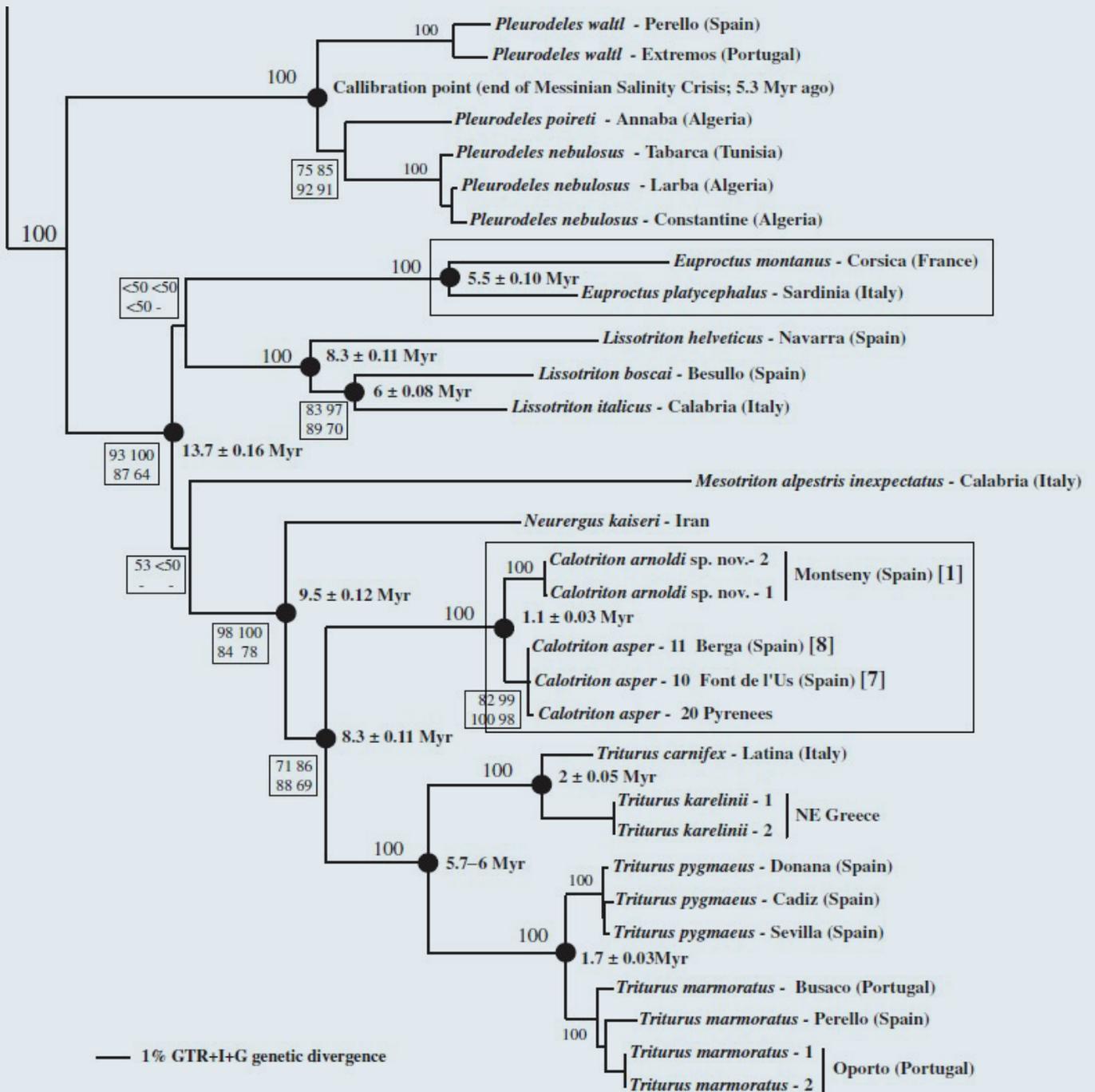


Figure 10 : Arbre phylogénétique publié par Carranza & Amat (2005), exposant le caractère polyphylétique du genre *Euproctus sensu lato*. Les genres *Calotriton* et *Triturus*, relativement proches, sont issus d'un ancêtre commun non partagé par les *Euproctus sensu stricto* de Corse et de Sardaigne.

Figure 10: Phylogenetic tree published by Carranza & Amat (2005) exposing the polyphyletic character of the genus *Euproctus sensu lato*. The sister genera *Calotriton* and *Triturus*, relatively close, came from a common ancestor not shared by *Euproctus sensu stricto* from Corsica and Sardinia.

III. MORPHOLOGIE ET IDENTIFICATION

Plusieurs ouvrages récents, souvent richement illustrés, traitent des différences morphologiques observées chez les individus de *C. asper* (Nöllert & Nöllert 2003 ; Duguet & Melki 2003 ; Miaud & Muratet 2004 ; Muratet 2008 ; Raffaëlli 2013). Nous n'insisterons donc ici que sur les caractères permettant d'éviter une confusion avec les deux autres Urodèles présents sur l'ensemble des Pyrénées : la Salamandre tachetée (*Salamandra salamandra*) et le Triton palmé (*Lissotriton helveticus*). Le Calotriton d'Arnold (*Calotriton arnoldi*) est évidemment bien plus ressemblant, mais son aire de répartition parfaitement distincte de celle de *C. asper* évite de facto tout risque de confusion. Ce n'est pas le cas de la Salamandre tachetée et du Triton palmé, espèces souvent syntopiques et fréquemment confondues avec *C. asper* (plutôt au stade larvaire pour la première et plutôt au stade adulte pour le second).

III.1. Description de *Calotriton asper*

Le nom scientifique de l'espèce résume assez bien, à lui seul, les deux principales caractéristiques morphologiques de cet animal :

- un épiderme singulier, parsemé de micro-verrues coniques à pointe noirâtre. Cette particularité est à l'origine du qualificatif de l'espèce ("*asper*", qui signifie "râpeux" ou "rugueux" en latin, a par exemple donné le mot "aspérité" en français).

- des pseudo-griffes noirâtres aux doigts des pattes postérieures (qui comportent 5 doigts) et antérieures (qui ne comportent, elles, que 4 doigts). Il s'agit d'une modification évolutive de la dernière phalange, dont l'extrémité est à la fois effilée, très dure et sensiblement plus foncée que le reste du doigt. Le nom de genre Calotriton provient du latin "*callus*", qui désigne un durcissement localisé de l'épiderme ("durillon") et qui a notamment donné "cal-leux" et "cal" en français.

La longueur de l'animal à l'âge adulte (queue comprise) peut approcher les 15 cm chez certains sujets âgés, mais la plupart des individus que l'on peut observer sont de taille inférieure. Il s'agit donc d'un Urodèle de grande taille, comparable en cela aux grands tritons du genre *Triturus* (Triton marbré et Triton crêté). Les jeunes individus fraîchement métamorphosés sont bien plus petits, la larve n'atteignant à son stade le plus avancé que 5 cm environ.

La coloration du Calotriton des Pyrénées varie beaucoup en fonction de l'âge :

- les jeunes individus post-métamorphiques présentent une robe noire ou gris anthracite ornée de taches jaune vif. Dans la plupart des cas, ces taches sont concentrées sur une ligne vertébrale plus ou moins irrégulière, mais il peut également exister des taches jaunes éparses sur les flancs et les côtés de la queue. Le ventre et le dessous de la queue présentent, eux, une coloration rouge vif assez spectaculaire, très souvent ponctuée de petites taches noires (Fig. 11, 12 et 13).

- les individus d'âge intermédiaire perdent progressivement leurs taches jaunes dorsales, et la coloration rouge vif du ventre et du dessous de la queue peut s'atténuer vers l'orange délavé, voire le jaunâtre pâle. Des taches noires sont bien marquées (Fig. 13).

- les vieux individus ont une robe uniformément grisâtre ou brunâtre (parfois noirâtre), sans trace de jaune (Fig. 1). En outre, le ventre et le dessous de la queue ne sont plus teintés de rouge (Duguet & Melki 2003 ; Nöllert & Nöllert 2003) et les taches noires tendent à disparaître. Ce phénomène est particulièrement marqué chez les vieux mâles.



Figure 11 : Faces ventrales de Calotritons des Pyrénées, exhibant une coloration allant du rouge vif ponctué de petites taches noires pour les individus les plus jeunes, à une coloration nettement atténuée pour les individus les plus âgés. Les individus d'âge intermédiaire présentent des taches noires bien marquées et une coloration ventrale rouge-orangée.

Figure 11: Ventral faces of *C. asper* exhibiting a ranging coloration from bright red punctuated with small black spots for younger individuals, to a markedly attenuated coloration in older individuals. Older individuals show conspicuous black spots and a red-orange ventral coloration.



Figure 12 : Face ventrale d'un jeune Calotriton des Pyrénées exhibant une coloration rouge vif (Donezan, Ariège) (© C. Delmas).

Figure 12: Ventral face of a young *C. asper* exhibiting a bright red coloration (Donezan, Ariège) (© C. Delmas).



Figure 13 : Adulte de Calotriton des Pyrénées montrant une face ventrale de couleur rouge-orangée ponctuée de taches noires relativement bien marquées (Aulus-les-Bains, Ariège) (© O. Buisson).

Figure 13: Adult of *C. asper* showing a red-orange ventral face with conspicuous black spots (Aulus-les-Bains, Ariège) (© O. Buisson).

III.2. Versus *Salamandra salamandra*

La Salamandre tachetée présente, à l'âge adulte, un aspect bien différent :

- l'épiderme est lisse et plus ou moins luisant, d'aspect "caoutchouteux" et localement bosselé de glandes. Il ne présente jamais d'aspect "râpeux" et finement verruqueux, comme celui de *C. asper* (Fig. 14, 15 et 16). La teinte de fond est invariablement noire et les taches jaunes du dos (très rarement orangées ou rougeâtres) sont, dans les Pyrénées (où vivent les sous-espèces *S. s. terrestris* et *S. s. fastuosa*), typiquement alignées sur deux axes distincts, parallèles à l'axe vertébral (et non pas alignées sur le seul axe vertébral lui-même). Le ventre n'est jamais rouge-orangé. Il n'existe pas de pseudo-griffes aux doigts.

Au stade larvaire, le risque de confusion est bien plus élevé. Localement, les deux espèces se partagent les mêmes ruisseaux et leurs larves cohabitent. Les principales différences sont les suivantes, qui sont d'autant plus marquées que la larve est âgée (Miaud & Muratet 2004 ; Muratet 2008) :

- la larve de *C. asper* est d'aspect plus allongé et son crâne (Fig. 14, 15 et 16), notamment, est proportionnellement bien plus long (environ deux fois plus long que large), alors qu'il est à peu près aussi long que large chez *S. salamandra*.
- la queue de la larve de *C. asper* est étroite et sa voile natatoire, aux bords parallèles, est dans le prolongement du corps. Chez *S. salamandra*, la queue est plus large, de silhouette elliptique. Les bords de la voile natatoire, qui ne se situe pas dans le prolongement du corps, ne sont pas parallèles.

- la larve de *S. salamandra* présente très généralement des zones claires distinctes (qui évolueront en taches jaunes après métamorphose) à hauteur des fémurs et des humérus ("membres pelviens" et "membres thoraciques"). Ce n'est pas le cas des larves de *C. asper*.

- la larve de *C. asper* possède une robe grisâtre ou brunâtre finement mouchetée, d'aspect uniforme *de visu* (Fig. 14, 15 et 16). La larve de *S. salamandra* tend au contraire à présenter une robe grossièrement tachetée, surtout au niveau de la queue.

L'habitat aquatique seul constitue souvent un indice de poids (non pas un élément diagnostique déterminant) en faveur de l'une ou l'autre espèce. En effet, *S. salamandra* utilise pour la reproduction une très large gamme de milieux, dont une bonne proportion de milieux lenticules qui ne sont jamais utilisés par *C. asper* : mares, ornières en eau, fossés stagnants, puits et grandes flaques par exemple. La cohabitation des deux espèces est surtout fréquente dans les cours d'eau forestiers des étages collinéen et montagnard, de même que dans quelques lacs de l'étage subalpin (bien plus rarement alpin).



Figure 14 : Comparaison entre une jeune larve de Calotriton des Pyrénées (à gauche) photographiée à Aulus-les-Bains (Ariège) et une larve de Salamandre tachetée (ici, *S. salamandra fastuosa*, à droite) photographiée à Bagnères-de-Bigorre (© C. Delmas et G. Pottier). On remarque la présence de tache blanchâtre à jaune clair à la base de chaque membre de la larve de salamandre.

Figure 14 : Comparison between a young larva of *C. asper* (on the left) from Aulus-les-Bains (Ariège) and a larva of the Spotted Salamander (here, *S. salamandra fastuosa*, on the right) from Bagnères-de-Bigorre (© C. Delmas and G. Pottier). We note the presence of a light yellow spot at the base of each limb of the salamander larva.



Figure 15 : Jeune larve de Calotriton des Pyrénées (Cascade d'Ars, Ariège) avec une légère ligne dorsale crème (© O. Buisson).

Figure 15: Larva of *C. asper* (Cascade d'Ars, Ariège) with a light cream dorsal line (© O. Buisson).



Figure 16 : Larve de Calotriton des Pyrénées bientôt métamorphosée, commençant à exhiber la ligne dorsale jaune caractéristique des juvéniles chez cette espèce (Aulus-les-Bains, Ariège) (© C. Delmas).

Figure 16: Larva of *C. asper* soon metamorphosed, showing a yellow dorsal line characteristic of juveniles in this species (Aulus-les-Bains, Ariège) (© C. Delmas).

II.3. Versus *Lissotriton helveticus*

Le Triton palmé présente une distribution altitudinale extrêmement ample qui, dans les Pyrénées françaises, s'étend du niveau de la mer à près de 2400 m (Lescure & Massary 2012). Les populations d'altitude n'ont rien d'exceptionnel et il s'agit d'une espèce commune jusqu'à la base de l'étage alpin, d'un bout à l'autre de la chaîne (Berroneau 2014 ; Pottier *et al.* 2008 ; Geniez & Cheylan 2012). Le Triton palmé est donc très présent dans l'aire de répartition de *C. asper*, ce qui entraîne fréquemment des confusions (nombreux cas constatés par les auteurs), pour diverses raisons :

- les ouvrages d'identification insistent essentiellement, voire exclusivement, sur les risques de confusion avec les larves de la Salamandre tachetée. Ils passent sous silence le risque de confusion avec *L. helveticus* à l'âge adulte.
- trop de personnes ignorent le caractère commun du Triton palmé dans les Pyrénées et pensent à tort que « urodèle autre que *S. salamandra* + haute altitude + Pyrénées = Calotriton des Pyrénées ».

- surtout, l'aspect du Triton palmé en phase terrestre - assez particulier - semble ignoré de beaucoup de naturalistes, qui ne connaissent que son aspect en phase aquatique. Ils ont alors tendance à orienter leur diagnostic vers une autre espèce. Le contexte pyrénéen, l'altitude, le ventre rouge-orangé et l'aspect vaguement grenu de l'épiderme les dirigent vers *C. asper*, à tort (Fig. 17).

Les confusions entre le Triton palmé et le Calotriton des Pyrénées ne peuvent guère intéresser que des adultes de la première espèce, les larves de *L. helveticus* étant très différentes de celles de *C. asper* et généralement liées à des habitats lenticules non utilisés par *C. asper* (points d'eau stagnants à température souvent élevée et peu oxygénés). Du fait même de la faible taille du Triton palmé à l'âge adulte (9 cm max. queue comprise, généralement 6-7 cm), la confusion semble peu probable, le Calotriton des Pyrénées présentant un aspect extrêmement différent lorsqu'il fait cette taille-là (stade immature) : robe noire ou noirâtre et taches jaune vif (sans compter la rugosité de l'épiderme et la coloration ventrale, sensiblement distinctes). Un examen plus attentif et l'usage d'une certaine logique devraient donc pouvoir éviter cette confusion encore trop répandue.

Figure 17 : Exemple de confusion entre *C. asper* et *L. helveticus*. Le site internet de l'IUCN a longtemps illustré la fiche du Calotriton des Pyrénées avec un Triton palmé. Ce, jusqu'à ce que plusieurs membres de la SHF réussissent, à force d'insistance, à faire corriger cette erreur (passée inaperçue auprès de bien des naturalistes).

Figure 17: Example of confusion between *C. asper* and *L. helveticus*. The IUCN website has illustrated the *Calotriton asper* webpage with a picture of a palmate newt in terrestrial phase for a long time. This mistake has long gone unnoticed, until several members of the SHF succeed to correct this error.

IV. DISTRIBUTION ET BIOGÉOGRAPHIE

IV.1. Distribution

Le Calotriton des Pyrénées est une espèce véritablement endémique de la chaîne pyrénéenne, qu'il occupe depuis le Pays Basque (à l'ouest) jusqu'à la Catalogne (à l'est), soit de l'océan Atlantique à la mer Méditerranée. Son aire de répartition, grossièrement incluse dans un ovale de 400 km x 160 km, s'étend sur trois pays : l'Espagne, la France et la principauté d'Andorre (par "véritablement endémique", nous entendons : absent de la Cordillère Cantabrique et d'autres massifs ibériques, contrairement à certains animaux réputés à tort "endémiques" des Pyrénées comme le Desman des Pyrénées, par exemple).

- en Espagne, d'ouest en est, l'espèce est connue de 4 communautés autonomes et de 6 provinces : Pais Vasco (très faible présence dans la province orientale de Guipuzcoa, où il n'a été que tardivement découvert) (Bergerandi & Arzoiz 1991 ; Olano *et al.* 2007), Navarre (quart nord), Aragon (provinces de Zaragoza et, surtout, de Huesca) et Catalogne (provinces de Lérida et de Gérone) (Montori *et al.* 2002 ; Montori & Llorente 2014).

- en Andorre, *C. asper* est assez largement distribué compte tenu du caractère intra-pyrénéen de la Principauté (Amat Orriols & Roig Fernández 2003).

- en France, d'ouest en est, l'espèce est connue de 2 régions et de 6 départements : la Nouvelle-Aquitaine (sud du département des Pyrénées-Atlantiques) et l'Occitanie (sud des départements des Hautes-Pyrénées, de la Haute-Garonne, de l'Ariège, de l'Aude et des Pyrénées-Orientales) (Berroneau 2014 ; Pottier *et al.* 2008 ; Geniez & Cheylan 2012 ; Duguet & Melki 2003 ; Lescure & Massary 2012).

Les populations situées aux altitudes les moins élevées se trouvent aux environs de 100 m, et les populations les plus élevées se situent vers 2400 m d'altitude. L'espèce, tributaire d'eaux fraîches et oxygénées quel que soit le contexte (qu'il s'agisse de milieux lenticules ou lotiques) (cf. Chapitre VI "Écologie, Biologie"), est cependant connue pour avoir son maximum d'occurrence de l'étage montagnard supérieur à l'étage alpin inférieur (soit grossièrement entre 1500 m et 2200 m), tant sur le versant nord que sur le versant sud (Pleguezuelos *et al.* 2002 ; Lescure & Massary 2012 ; Montori & Llorente 2014).

La valeur maximum de "2900 m" voire "3000 m" rencontrée ici et là dans la littérature est fantaisiste et ne devrait plus être citée, l'habitat de l'espèce étant absent à pareille altitude. Elle provient d'une citation imprécise de Beck (1942a) au "*Pic de Cambalès (2,965 m.)*" (Hautes-Pyrénées, haute vallée du Gave de Cauterets) où n'existe évidemment aucun milieu aquatique et correspond donc très probablement aux lacs de Cambalès, situés juste en-dessous entre 2300 m et 2500 m.

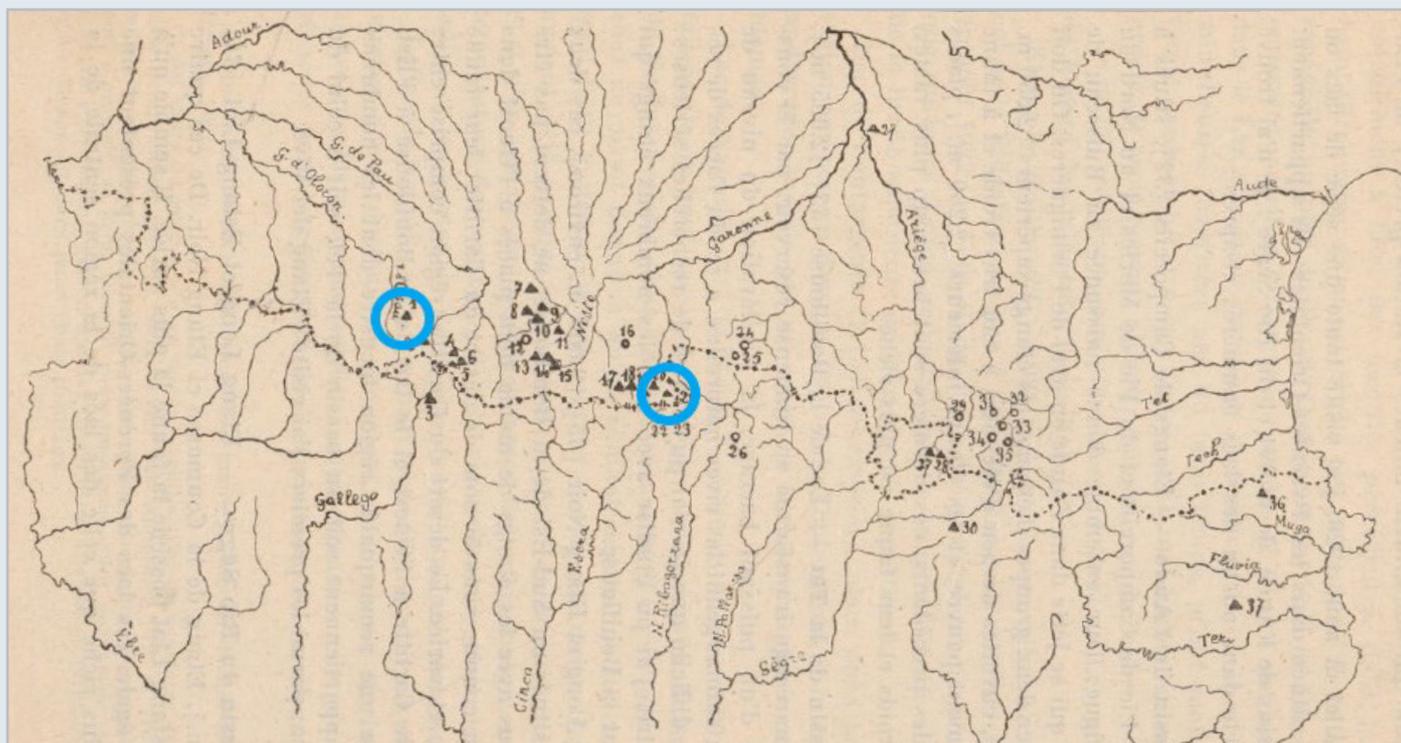
En France, la localité la plus élevée citée dans la littérature semble bien être le "*déversoir du lac supérieur d'Estibère (Néouvielle, Hautes-Pyrénées)*", donné comme situé à 2500 m d'altitude par Clergue-Gazeau & Bonnet (1979) mais qui se situe en réalité à 2328 m comme l'a fort justement exposé Angelier (1961) (confirmé par l'IGN). Cette valeur est d'ailleurs identique, à un ou deux mètres près selon les sources consultées, aux 2328 m d'altitude des lacs d'Estibe Aute (vallon du Gave de Lutour, Hautes-Pyrénées) où Belloc (1895b) mentionne une observation de G. Regelsperger. Aujourd'hui, la localité la plus élevée connue en France est toujours située dans les Hautes-Pyrénées et dépasse de peu celles citées plus haut : il s'agit du ruisseau alimentant le lac du Chabarrou (vallon du Gave des Oulettes), à 2340 m. (obs. Michel Moreau - PNP, le 15/08/1999). Sur le versant espagnol, il s'agit des "*Llanos de Millaris : 1 km au Sud de la frontière, près de la Brèche de Roland, 2250 m-2500 m*" (province de Huesca, Aragon) (Martinez Rica & Clergue-Gazeau 1977), localité également citée par Nicol (1990) qui précise y avoir lui-même observé l'espèce à 2460 m en juillet 1982.

En limite basse, la valeur de "175 m" souvent citée est, elle, illégitimement extrapolée d'une publication de Maluquer (1917) qui cite simplement en langue catalane "*Loc. Banyoles (Girona)*." [= "*Loc. Bañoles (Girona)*", en Castillan], sans autre forme de précision, pour un individu juvénile conservé dans les collections du muséum d'histoire naturelle de Barcelone (aucune mention du lac ni de l'altitude ne figure dans cette publication). Martinez Rica & Clergue-Gazeau (1977), par exemple, ont transformé cette citation en "*Lac de Bañolas (Girona), 175 m, localité la plus basse*" en se référant abusivement à "*Maluquer (1917)*" et de nombreux auteurs leur ont emboîté le pas. Mais la région de Banyoles comporte des reliefs et ruisseaux bien plus élevés que le lac lui-même et rien ne permet d'affirmer que l'animal en collection provenait du lac de Banyoles, effectivement situé à 175 m. À la fin du XX^{ème} siècle, Llorente *et al.* (1995) écrivaient que cette mention n'avait toujours pas été confirmée et l'altitude minimum donnée pour l'Espagne par différents auteurs est aujourd'hui supérieure, si l'on exclut cette citation illégitime (Montori *et al.* 2002 ; 2014). Pour le versant français, Guillaume & Miaud (2012) écrivent que "*L'espèce a été observée à Mauléon-Licharre (moins de 100 m) en basse Soule*" mais la commune en question est intégralement située au-dessus de 130 m et, par ailleurs, l'observation concernée est en réalité située plus haut dans la vallée, à une altitude bien plus élevée que 100 m (obs. D. Heuclin, M. Berroneau comm. pers., voir également plus loin). Le record se situe tout de même au Pays Basque, dans les Pyrénées-Atlantiques, puisque Berroneau (2014) mentionne une observation de J.-C. Vignes à 110 m d'altitude sur la commune d'Ainhoa, effectuée en 1993, qui est manifestement le point le plus bas de l'aire de répartition (tous versants confondus).

En résumé, en France, *C. asper* est connu de 110 m à 2340 m d'altitude, au sein de trois bassins fluviaux atlantiques (Nivelle, Adour et Garonne) et cinq bassins fluviaux méditerranéens (Ebre, Aude, Agly, Tech et Têt).

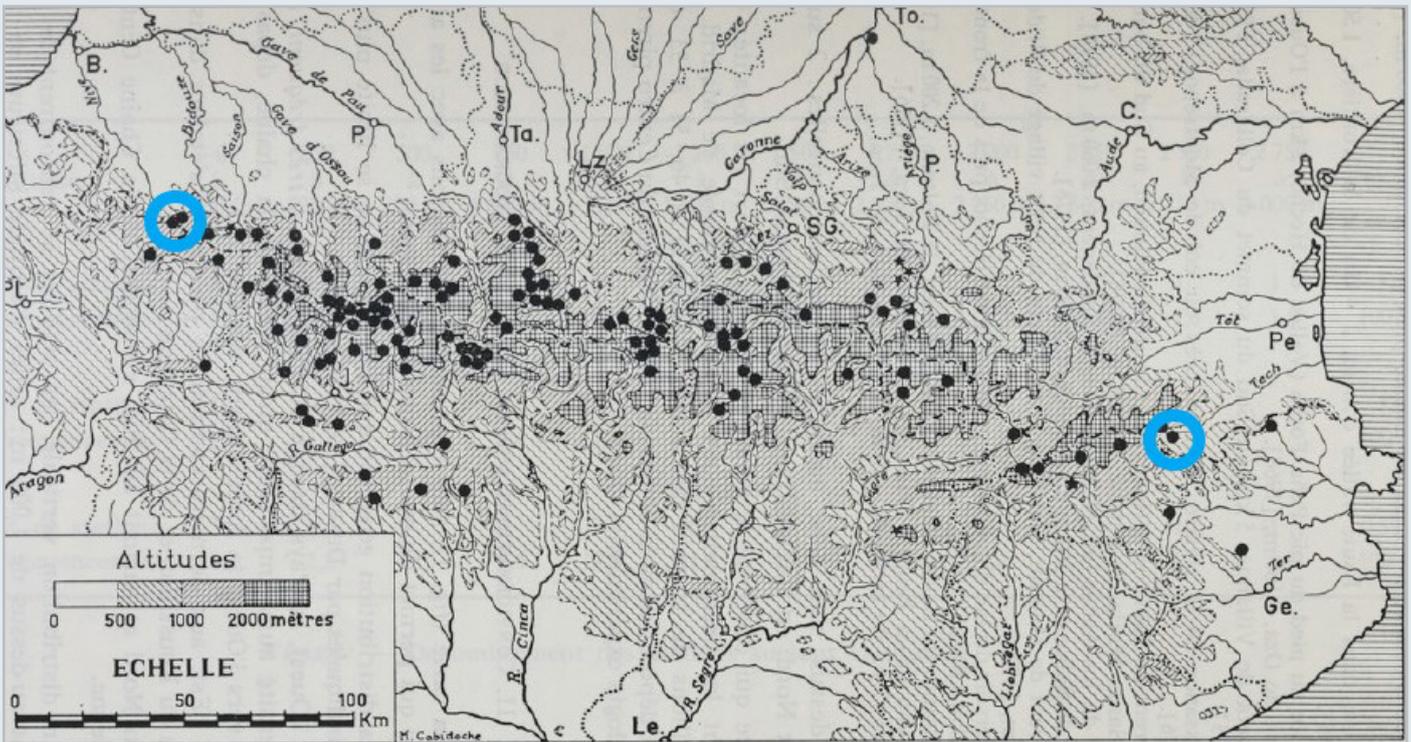
Jusqu'au début du XX^{ème} siècle, les localités connues étaient significativement concentrées dans la section centrale de la chaîne, la plupart situées "aux environs des principaux centres balnéaires ou touristiques" comme l'a fait remarquer Despax (1923) (Les Eaux-Bonnes, Cauterets, Bagnères-de-Bigorre, Bagnères-de-Luchon, etc.). Par ailleurs, il est notable que les auteurs anciens (XIX^{ème} et début XX^{ème} siècles) signalaient presque exclusivement *C. asper* de localités lacustres subalpines ou alpines, l'habitat lentique de haute altitude étant alors considéré comme emblématique de l'espèce. Les écrits de Bedriaga (1895) ("We only know that this species occurs in lakes in the high mountains"), Belloc (1895b) ("*Euproctus asper*, qui vit dans un grand nombre de lacs élevés des Pyrénées") ou Despax (1923) ("*l'un des animaux les plus caractéristiques de la faune lacustre pyrénéenne*") sont clairement révélateurs de cette perception. Ce dernier auteur, suite à ses investigations bibliographiques et à de multiples recherches sur le terrain, a découvert l'espèce dans plusieurs localités nouvelles, mais toujours groupées au centre de la chaîne. Il conclut donc à une aire de répartition française plutôt réduite, s'étendant de l'est des Pyrénées-Atlantiques (vallée d'Ossau) à la Haute-Garonne (vallée de

la Pique) (il ne fournit aucune donnée pour les départements de l'Ariège, de l'Aude et des Pyrénées-Orientales ; Despax 1923, voir Carte 1). Dans le courant du XX^{ème} siècle cependant, de nouvelles campagnes de recherches ont permis d'élargir considérablement l'aire de répartition connue, en l'étendant à la fois en longitude (Pays Basque et Catalogne) et en latitude (divers chaînons pré-pyrénéens, tant au nord qu'au sud, voir Carte 2). L'espèce s'est avérée fréquenter aussi bien les eaux courantes que stagnantes, voire être en réalité bien plus fréquente dans les premières que dans les secondes. En outre, de nombreuses populations situées à des altitudes très basses (< 1000 m, voire < 500 m, étages bioclimatiques montagnard inférieur et collinéen) ont été inventoriées, en France notamment, prouvant que la localité du ruisseau de Castelmouly (alt. 700 m) (Despax 1923) n'était pas une exception (Astre 1950 ; Combes & Knoepffler 1963 ; 1964 ; Clergue-Gazeau 1968 ; Martinez Rica & Clergue-Gazeau 1977 ; Clergue-Gazeau & Martinez Rica 1978 ; SHF 1978 ; Martinez Rica 1983 ; Clergue-Gazeau 1987 ; Geniez & Cheylan 1987 ; Castanet & Guyétant 1989 ; Bertrand & Crochet 1992). Ces populations de basse altitude sont très majoritairement épigées mais quelques-unes d'entre-elles sont hypogées, liées au réseau hydrographique souterrain de divers massifs karstiques (Coiffait 1958 ; Clergue-Gazeau 1965, 1971 ; Martinez-Rica & Clergue-Gazeau 1977 ; Clergue-Gazeau & Martinez Rica 1978 ; Guillaume & Cavagnara 1998 ; Miaud & Guillaume 2005 ; Milà *et al.* 2010).



Carte 1 : Première carte de la répartition de *C. asper*, publiée par Despax (1923). Cet auteur propose, pour le versant français, une zone de présence très réduite qui ne s'étend que de la vallée du gave d'Ossau à celle de la Garonne (cercles : localités extrêmes). Sur le versant espagnol, par contre, des localités étaient déjà connues jusqu'en Catalogne.

Map 1 : First distribution map of *C. asper* from Despax (1923). For the French slope, the author proposed a very restricted area, from the Ossau valley to the Garonne one (circles: extreme locations). However, on the Spanish slope, many locations were already known as far as Catalogne.



Carte 2 : Carte de la répartition de *C. asper*, publiée par Martinez Rica & Clergue-Gazeau (1977). Un demi-siècle après celle de Despax (1923), cette carte élargit considérablement l'aire de répartition connue en France, qui s'étend à présent du Pays Basque à la Catalogne (cercles : localités extrêmes).

Map 2: Distribution map of *C. asper*, published by Martinez Rica & Clergue-Gazeau (1977). Half a century after those from Despax (1923), this map highly increases the known distribution area in France, from the Basque country in the west to the French Catalonia in the east.

À ce sujet, il est amusant de constater que de nombreuses personnes (naturalistes y compris) associent de façon pratiquement réflexe ces populations de basse altitude au seul milieu hypogé. Cette perception biaisée a probablement son origine dans le fait que les aquariums de la fameuse grotte de la SETE de Moulis (ex "Laboratoire souterrain de Moulis") (Ariège), où travailla longtemps Monique Clergue-Gazeau, hébergent à la fois des Protées anguillards (*Proteus anguinus* Laurenti, 1968 ; Urodèle strictement cavernicole originaire des Balkans) et des "Euproctes" des Pyrénées. De surcroît, plusieurs publications scientifiques de ce même laboratoire concernent l'adaptation de *C. asper* au milieu cavernicole (travaux de Monique Clergue-Gazeau et d'Olivier Guillaume). Une confusion s'est donc instaurée, qui a progressivement conduit la rumeur populaire à créer en quelque sorte l'"Euproctée des Pyrénées", chimère endémique des grottes ariégeoises.

stimuler les recherches de terrain et à permettre la remontée de données de qualité (Pottier 2003b ; Berroneau 2010, 2015). En Ariège, un atlas départemental, pionnier du genre, a même été édité au tout début des années 1990 (Bertrand & Crochet 1992). Des groupes de naturalistes bénévoles "reptiles & amphibiens" ont été créés et animés par diverses structures, qui ont régulièrement produit des documents de travail (cartographies commentées) permettant d'optimiser les prospections, aux échelles régionale et départementale (Cistude Nature, Nature Midi-Pyrénées, ANA-CEN, Fédération Aude Claire, etc.). En outre, la parution de plusieurs ouvrages de portée nationale, auxquels ont contribué les membres de la SHF, a fortement contribué à améliorer le nombre et le niveau général des batrachologistes amateurs en France, qui ne disposaient pas précédemment de tels outils (Le Garff 1991 ; Nöllert & Nöllert 2003 ; Duguet & Melki 2003 ; Miaud & Muratet 2004 ; Muratet 2008, voir Carte 3).

Dès les années 1990, et durant les décennies 2000 et 2010, une importante dynamique batrachologique s'est mise en place à l'initiative de la Société Herpétologique de France (Fig. 18) : plusieurs responsables régionaux de sa commission de répartition ont conçu des ouvrages d'identification adaptés à leur territoire (exposé précis des espèces, sous-espèces et diverses variations phénotypiques, en lien avec la biogéographie locale), visant à

Un volume de données conséquent, très supérieur à celui du passé, a donc pu être recueilli, qui a considérablement augmenté le nombre de localités connues de *C. asper* et sensiblement amélioré la carte de répartition disponible, notamment à basse altitude sur les massifs du front nord-pyrénéen (Enjalbal 2006 ; Le Roux 2007 ; Pottier *et al.* 2008 ; Pottier 2009 ; Geniez & Cheylan 2012 ; Berroneau 2014 ; Delmas & Delmas 2016, voir Carte 3).

En se référant à la compilation des localités connues réalisée par Nicol (1990) (essentiellement basée, donc, sur les compilations déjà opérées avant lui par R. Despax et M. Clergue-Gazeau), on constate que le nombre de communes avec présence avérée est alors passé, en moins de trente ans, de 14 à 43 dans les Pyrénées-Atlantiques, de 12 à 24 dans les Hautes-Pyrénées, de 4 à 13 en Haute-Garonne, de 12 à 51 en Ariège, de 0 à 24 dans l'Aude (Le Roux 2007) et de 8 à 28 dans les Pyrénées-Orientales [pour ce dernier département, Nicol a oublié 4 communes publiées par Clergue-Gazeau (1987)]. Bien évidemment, la progression est encore plus spectaculaire si on l'exprime en nombre de mailles 1 km x 1 km, plusieurs localités (= plusieurs ruisseaux distincts) ayant généralement été inventoriées sur une commune donnée. Ce, sur la base d'observations de terrain originales, ayant toutes fait l'objet d'un processus d'homologation rigoureux par les experts régionaux de la Société Herpétologique de France (Aquitaine, Midi-Pyrénées et Languedoc-Roussillon, devenues Nouvelle-Aquitaine et Occitanie).

Pour des motifs méthodologiques et logistiques (validation des cartes et rédaction des monographies en 2006-2007, long délai de publication, etc.), le second "Atlas des amphibiens et reptiles de France" (Lescure & Massary 2012) ne figure pas certains de ces acquis et comporte par ailleurs quelques inexactitudes, que nous rectifions département par département dans les pages suivantes. Nous fournissons par ailleurs en annexe la liste comparative complète des mentions de *C. asper* à l'échelle nationale, de 1978 à 2012 (atlas de la SHF).

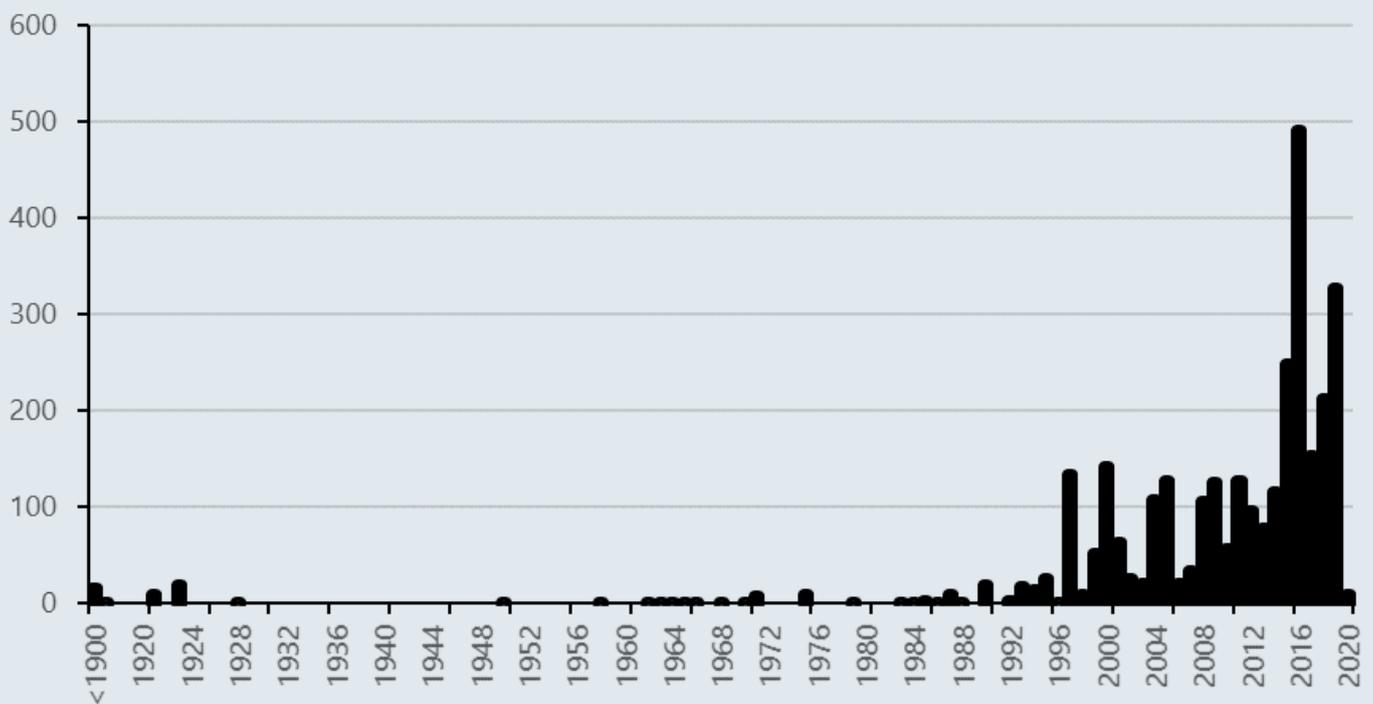
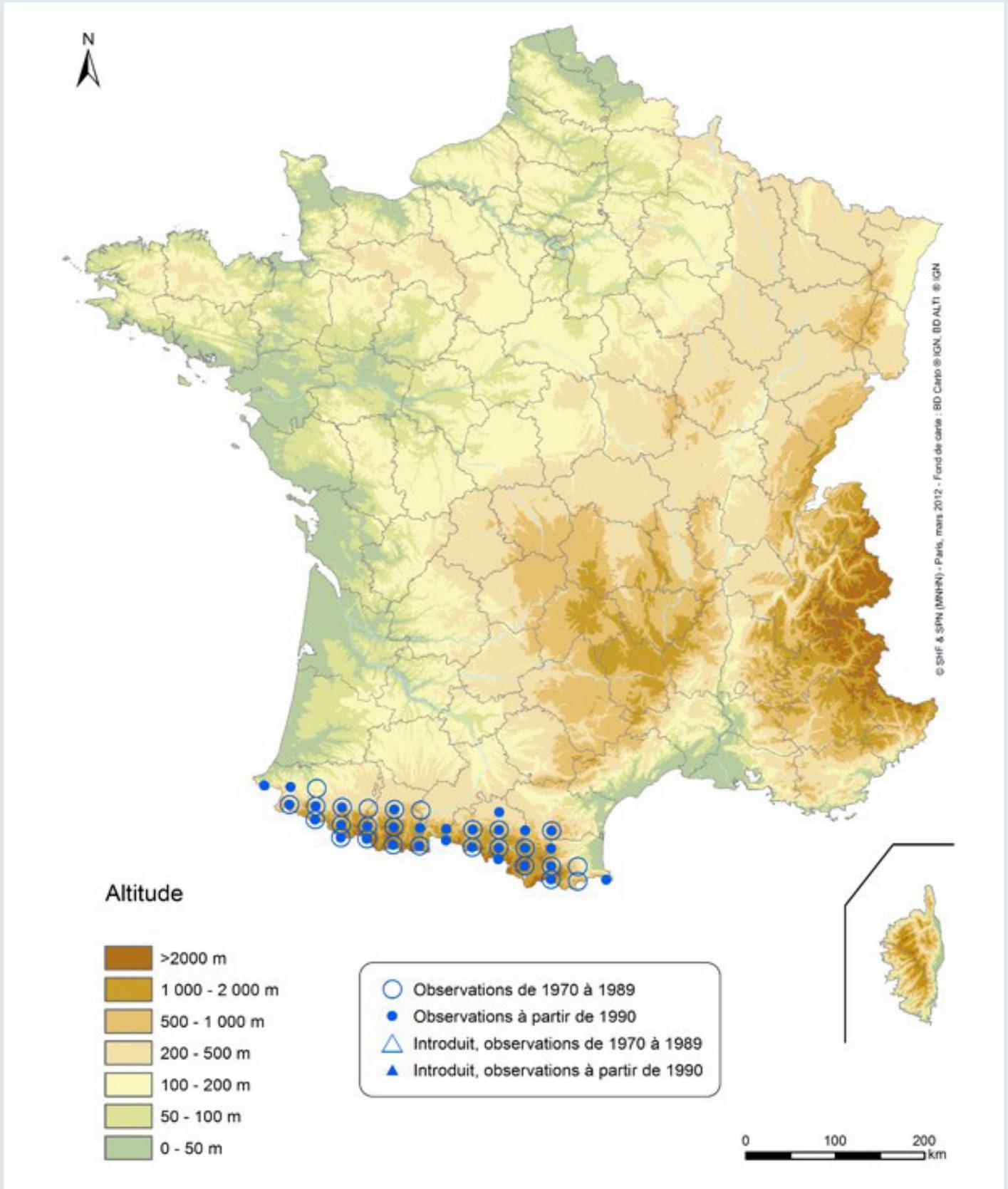


Figure 18 : Évolution du volume de données concernant le Calotriton des Pyrénées recueillies annuellement pour les Pyrénées françaises, période 1799-2020.

Figure 18: Evolution of *C. asper* datas collected per year in the French Pyrenees, from 1799 to 2020.



Carte 3 : Distribution française de l'espèce telle que proposée en 2012 par le second "Atlas des amphibiens et reptiles de France" (Lescure & Massary 2012). Maillage : cartes IGN 1:50000.

Map 3: French distribution map of the species as proposed by the 2nd edition of the "Atlas des amphibiens et reptiles de France" (Lescure & Massary 2012).

IV.1.1. Région Nouvelle-Aquitaine : département des Pyrénées-Atlantiques

C'est dans le gave de Broussette (vallée d'Ossau) que L. Dufour a rencontré "*Salamandra tuberculata*" (Dufour 1821, 1847) et c'est aux Eaux-Bonnes (vallée d'Ossau également) que G. Bibron a recueilli les exemplaires sur lesquels repose essentiellement la description de Dugès (1852). Ce département revêt donc une valeur historique particulière.

Les premiers travaux sur la répartition de *C. asper* menés par Despax (1923) situaient la limite occidentale de l'espèce dans la vallée d'Ossau. Cette répartition sera par la suite étendue par Clergue-Gazeau (1968) qui cite l'espèce sur la majeure partie de la vallée d'Aspe, de même que plus à l'ouest dans la vallée de Lourdios et de Sainte-Engrâce jusqu'aux gorges d'Holtzarté (aux portes de la forêt d'Iraty). En revanche, elle le signale étonnamment absent des sources de la Nive et du ruisseau d'Iraty où elle indique n'avoir trouvé "*que des tritons en abondance, particulièrement Triturus marmoratus*". Remarque très étrange, puisque le Triton marbré s'avère - aujourd'hui - totalement absent des secteurs susnommés (où son habitat est pour ainsi dire inexistant), tandis que le Calotriton des Pyrénées y est commun. Erreur de détermination, ou plus vraisemblablement de retranscription de notes de terrain ? Un peu plus tard, la répartition occidentale de *C. asper* est étendue à la vallée des Aldudes par Castanet & Guyétant (1989).

Suite aux enquêtes de terrain ultérieures, en partie stimulées par la publication du premier "Guide des Amphibiens et Reptiles d'Aquitaine" (Berroneau 2010), de très nombreuses données nouvelles ont été recueillies et l'"Atlas des amphibiens et reptiles d'Aquitaine" montre que la majeure partie du massif et du piémont ouest-pyrénéen est occupée par l'espèce, mais que son abondance diffère largement d'un secteur à l'autre (Berroneau 2014). *C. asper* apparaît comme une espèce de basse et de moyenne montagne (le pic d'observations se situe entre 1000 m et 1200 m), colonisant de préférence des ruisseaux à débit faible ou intermittent. Cette configuration est fréquente en basse vallée d'Aspe et en forêt d'Iraty, où l'espèce atteint les densités les plus élevées du département. *C. asper* devient moins abondant avec l'altitude. Il a toutefois été observé à près de 2200 mètres en vallée d'Ossau : 2162 m au Vallon de Carnau, Laruns (obs. Y. Bernard, août 2011), 2135 m dans le ruisseau d'Arrious, Laruns (obs. P. Legay, juin 2012) et encore très récemment à 2065 m en aval du Lac Bersau, Laruns (obs. V. Lasserre, juin 2019). L'espèce est absente des lacs d'altitude, tous systématiquement empoisonnés, mais quelques observations ont parfois eu lieu à proximité, dans des laquets ou ruisseaux annexes (ex. : aval du Lac Bersau, 2060 m, avril 2017, obs. V. Lasserre ; aval du Lac d'Aule, 2030 m, juin 2012, obs. C. Pichon).

Comme nous l'avons vu en introduction de ce chapitre consacré à la répartition, c'est dans le département des Pyrénées-Atlantiques que *C. asper* atteint l'altitude la plus basse connue. Guillaume & Miaud (2012) le signalent à moins de 100 m sur la commune de Mauléon-Licharre, mais l'altitude précise n'est pas mentionnée et semble douteuse puisque la commune de Mauléon-Licharre atteint, à son plus bas, 130 m d'altitude. Une enquête approfondie a permis de retrouver l'auteur de la donnée, qui a confirmé l'erreur : l'observation a été réalisée non pas sur Mauléon-Licharre, mais sur la proche commune de Larrau, à une altitude bien supérieure (D. Heuclin comm. pers. à M. Berroneau, mars 2020). Cette donnée est probablement à l'origine de la validation de la carte IGN n° 1445 "Mauléon Licharre" (Castanet & Guyétant 1989), mention reprise en donnée "ancienne" dans Lescure & Massary (2012) puis Berroneau (2014). En réalité, le record "officiel" de basse altitude est à attribuer au Lapitxuriko Erreka, un torrent de la commune d'Ainhoa, où l'espèce a été observée à 110 m (obs. pers. de J.-C. Vignes, 1993). Par la suite, les prospections sur ce site se sont révélées infructueuses. Ce n'est qu'en 2006 que l'espèce y sera une nouvelle fois contactée (obs. pers. d'un seul individu par V. Lacaze en 2006, altitude de 136 m). Notons cependant que l'observation d'un seul individu n'atteste pas la présence d'une population viable en cet endroit. Plus récemment, *C. asper* a été observé à proximité, sur la commune d'Espelette, au lieu-dit Belazkabieta, à 145 m (obs. E. Legay avril 2013). Il a également été observé sur la commune de Sare, Urioko Erreka, à 199 m (obs. M. Eraso, mai 2019). Plus à l'est, il est cité à 250 m d'altitude sur Licq-Atherey (D. Cunchinabe & P. Arlot in Pottier 2003a) et a été découvert à 269 m à l'entrée de la vallée d'Aspe (Asasp-Arros, obs. M. Berroneau, mai 2011). Cette dernière station pourrait être liée à l'existence d'une population hypogée, puisque les animaux semblent ici cantonnés à l'exutoire d'une résurgence souterraine. De nombreuses stations souterraines, difficiles d'accès, restent d'ailleurs probablement à découvrir à basse altitude.

En une trentaine d'années, la progression des connaissances a été très importante dans le département des Pyrénées-Atlantiques, où Nicol (1990) ne listait que 14 communes (maximum) avec présence connue pour une période s'étendant sur deux siècles (XIX^{ème} et XX^{ème} siècles). Notons que cette valeur est approximative car deux mentions très imprécises, correspondant aux cartes de l'atlas SHF (Castanet & Guyétant 1989), ne sont pas attribuables à une commune en particulier. Il en va de même pour la localité "Vallée d'Aspe (...) (alt. 500 m) jusqu'au cours supérieur (1700 m)." (Clergue-Gazeau 1968) qui concerne potentiellement 4 communes. Aujourd'hui, 43 communes avec présence y sont connues, soit grosso modo le triple. Cet afflux de données nouvelles est, pour partie, imputable à la forte pression d'observation dont l'espèce a bénéficié dans le cadre de prospections dédiées à la Grenouille des Pyrénées *Rana pyrenaica* Serra-Cobo, 1993, qui

fréquente le même type d'habitat (Berroneau 2014), mais également dans le cadre d'un programme d'inventaire des reptiles et amphibiens de la partie béarnaise du Parc National des Pyrénées (Thirion *et al.* 2012). *C. asper* occupe dans ce département deux bassins fluviaux atlantiques et un bassin fluvial méditerranéen : Nivelle, Adour (Nive, Bidouze, gaves d'Oloron et de Pau) et Ebre (ruisseaux d'Artxilondo et d'Iraty). La situation peut se résumer ainsi, d'ouest en est (Tableau 1, Cartes 4 et 5, Annexes 1 et 2) :

- le versant sud-est du massif de la Rhune (bassin fluvial de la Nivelle) matérialise la limite occidentale de *C. asper* (haut vallon du Lizuniagako Erreka). Sur ce même bassin versant, on le retrouve un peu plus à l'est sur un site de basse altitude proche des grottes de Sare, puis sur les contreforts sud-occidentaux du Mondarrain (Larreko Erreka).

- on passe ensuite sur le bassin fluvial de l'Adour avec la haute vallée de la Nive, que l'espèce occupe dès le versant oriental de l'Artzamendi (haute vallée du Baztan). Plus à l'est, sur la Nive des Aldudes, *C. asper* est présent sur trois vallons au moins (Urdoz près de Saint-Etienne de Baïgorry et deux vallons distincts de la haute vallée des Aldudes). On le retrouve après en haute vallée de la Nive de Béhérobie, jusqu'à la frontière espagnole.

- en vallée de la Bidouze, l'espèce est connue sur la commune d'Ibarolle vers 200 m d'altitude. C'est pour le moment la seule mention disponible sur le bassin versant de cet affluent-là de l'Adour (obs. D. Renoult le 15/08/2010).

- *C. asper* est très présent dans les vallons d'Artxilondo et d'Iraty, situés pour partie en France mais qui appartiennent au bassin versant de l'Ebre.

- retour sur le réseau hydrographique de l'Adour avec les gaves de Larrau et de Sainte-Engrâce (bassin versant du Saison, affluent du gave d'Oloron), où plusieurs hauts vallons sont occupés dans les gorges d'Holzarté, de Kakouetta et d'Ehujarré, de même qu'à l'amont de Ste-Engrâce vers le col de Suscousse.

- c'est ensuite le Béarn et la vallée du Barétous. *C. asper* occupe ici les têtes de bassin versant du Vert de Barlanès et du Vert d'Arette où, pour le moment, un faible nombre de populations est connu (versant nord du pic d'Izarbe, contreforts du pic Soulaing).

- l'espèce est localement abondante et largement distribuée en vallée d'Aspe, où de très nombreuses observations ont été effectuées dans une multitude de ruisseaux affluents des gaves de Lourdios, de Lescun et d'Aspe. On l'observe également dans divers cours d'eau qui affluent vers la plaine de Bedous-Accous, par exemple le Malugar à l'ouest et le Gabarret à l'est. Plus bas dans la vallée, il est encore commun dans les vallons qui enserrant les communes de Sarrance et d'Escot, puis s'observe jusqu'à Asasp-Arros et Oloron-Sainte-Marie (bois du Bager) où il se situe ici à des altitudes inférieures à 300 m. Signalons l'existence d'une remarquable population isolée dans le bourg même d'Oloron Sainte-Marie (alt. 210 m env.), liée à l'existence d'une source-fontaine (obs. Xavier Léal, années 2010). En l'absence de données

génétiques signant un isolement ancien, il est impossible d'exclure totalement une introduction volontaire. Quoiqu'il en soit, il s'agit d'une population viable, avec reproduction régulière avérée (adultes des deux sexes, subadultes et larves le 24/06/2015, obs. G. Pottier).

- en vallée d'Ossau, *C. asper* est largement réparti mais semble moins abondant qu'en vallée d'Aspe : il a été observé ponctuellement dans différents ruisseaux autour du pic d'Arrious, du pic du Midi d'Ossau, du pic de Larry et dans les ruisseaux des lacs d'Ayous, au sud du pic Gaziès. Plus au nord, il a été observé dans les gorges du Bitet et dans les ruisseaux à proximité des Eaux-Chaudes. En remontant à l'est vers Gourette, il a été observé dans le bourg des Eaux-Bonnes, puis sur le versant est du col d'Aubisque. Plus bas dans la vallée, il s'observe depuis Laruns jusqu'aux environs de Bielle (vallon du Lalau et plateau de la Técoûère).

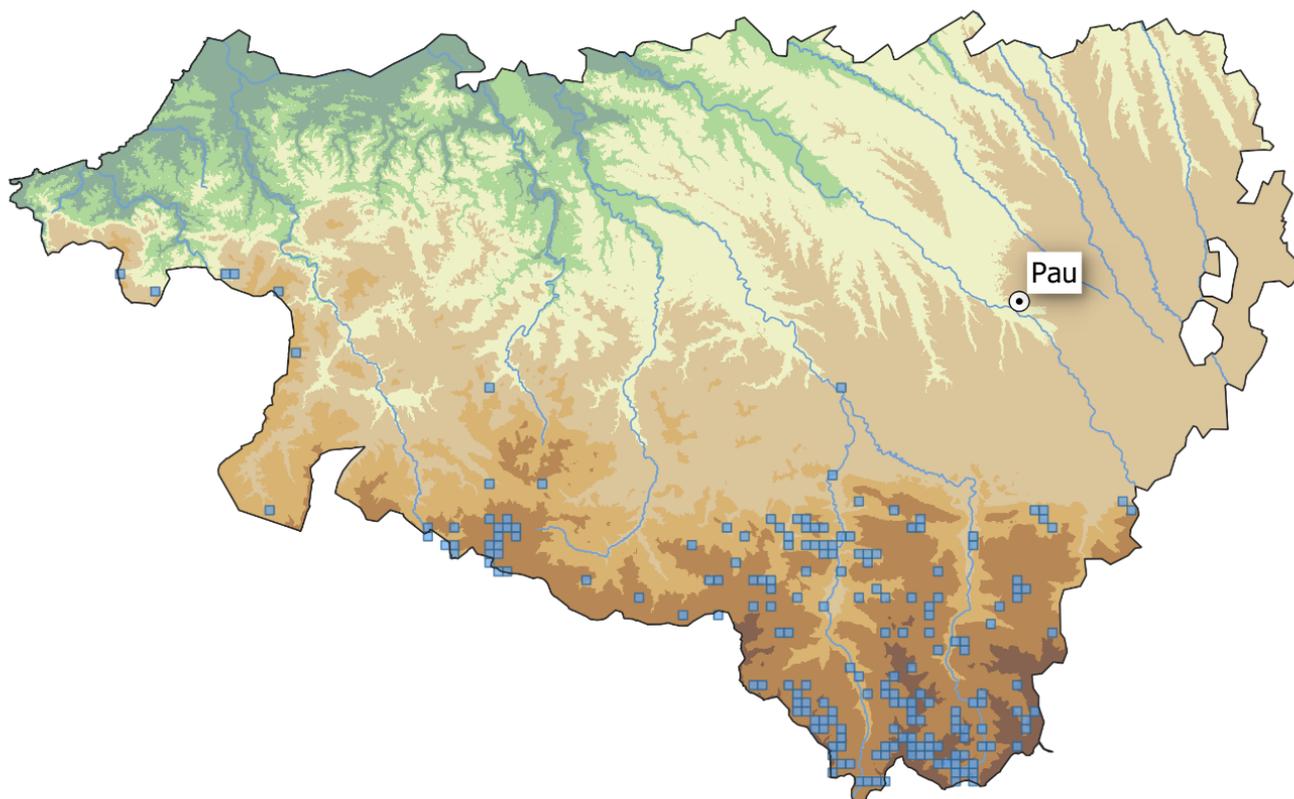
- en limite nord-est pour le département, l'espèce occupe la haute vallée du Bézé (affluent du Gave de Pau) à l'amont de Pédéhourat (Estèbe 2012) et des populations hypogées sont connues du "réseau Bétharram" (Gave de Pau toujours), en limite avec les Hautes-Pyrénées.

Il va sans dire que *C. asper* reste largement sous-prospecté sur le piémont ouest pyrénéen, que ce soit sur sa partie basque (Labourd, Basse-Navarre et Soule où de très nombreuses stations restent probablement à découvrir), mais aussi dans le Béarn, autour du bois d'Arudy ou de la montagne du Rey par exemple.

Atlas préliminaire (SHF 1978) (IGN 1:50000)	1 ^{er} Atlas national (Castanet & Guyétant 1989) (IGN 1:50000)	2 nd Atlas national (Lescure & Massary 2012) (IGN 1:50000)	Atlas d'Aquitaine (Berroneau 2014)
		I 245 "Espelette"	I 245 "Espelette"
	I 345 "Iholdy"	I 345 "Iholdy"	I 345 "Iholdy"
I 346 "Saint-Jean-Pied de Port"	I 346 "Saint-Jean-Pied de Port"	I 346 "Saint-Jean-Pied de Port"	I 346 "Saint-Jean-Pied de Port"
	I 445 "Mauléon-Licharre"	"observations de 1970 à 1989" seulement – probablement en lien avec la donnée douteuse citée ci-dessus	"comprises entre 1950 et 1990" seulement – en lien avec la donnée douteuse citée ci-dessus
I 446 "Tardets-Sorholus"	I 446 "Tardets"	I 446 "Tardets"	I 446 "Tardets"
I 447 "Larrau"	I 447 "Larrau"	I 447 "Larrau"	I 447 "Larrau"
I 546 "Oloron Ste Marie"	I 546 "Oloron Ste Marie"	I 546 "Oloron Ste Marie"	I 546 "Oloron Ste Marie"
I 547 " Laruns"	I 547 " Laruns"	I 547 " Laruns"	I 547 " Laruns"
I 548 " Somport"	I 548 " Somport"	I 548 " Somport"	I 548 " Somport"

Tableau I : Evolution des mentions de *C. asper* aux échelles nationale et régionale de 1978 à 2014, cartes IGN 1:50000 intéressant tout ou partie le département des Pyrénées-Atlantiques.

Tableau I : Evolution of *C. asper* sightings at both national and regional scales from 1978 to 2014, IGN maps 1:50000 partially or entirely situated in the Pyrénées-Atlantiques county.



0 10 20 km



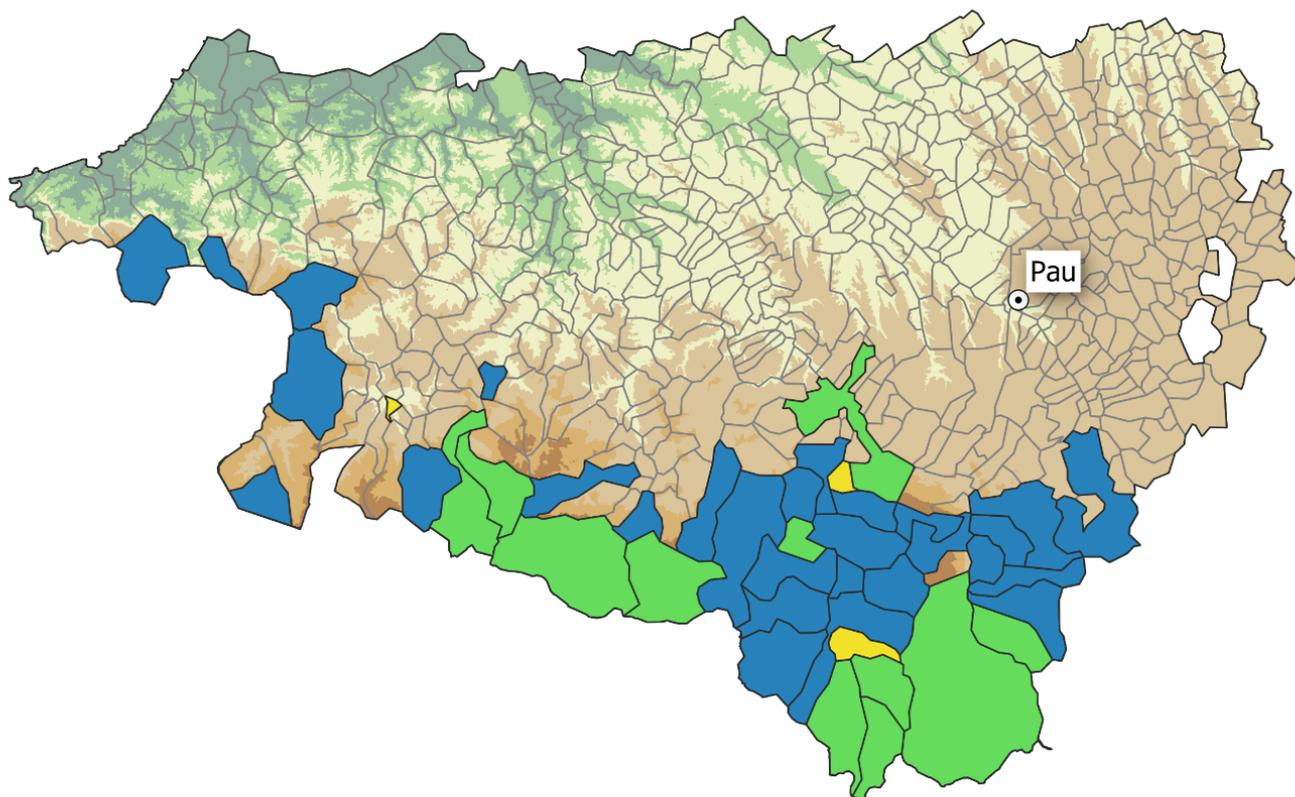
Légende

Altitude (en mètres)	— Principaux cours d'eau
≤ 50	Présence de Calotriton asper (maille 1 km x 1 km)
50 - 100	
100 - 200	Sources des données : CN, SETE, Ecolab, ONF, FAC,
200 - 500	ANA-CEN, RNR-PA, FRNC, NEO, PNP, EcoDiv
500 - 1000	
1000 - 2000	
> 2000	

Sources SIG : BD Alti © IGN
Conception : Société Herpétologique de France
Version 2020

Carte 4 : Distribution actuellement connue de *C. asper* dans le département des Pyrénées-Atlantiques (maillage 1 km x 1 km).

Map 4: Current distribution map of *C. asper* in the Pyrénées-Atlantiques county (1 km x 1 km squares).



0 10 20 km

Légende

Altitude (en mètres)	Communes avec présence connue de <i>C. asper</i> en 1990 (d'après Nicol 1990) sans nouvelles observations depuis
<= 50	Communes avec présence connue de <i>C. asper</i> en 1990 (d'après Nicol 1990) avec nouvelles observations depuis
50 - 100	Communes avec présence connue de <i>C. asper</i> depuis 1990 (jusqu'en 2020)
100 - 200	
200 - 500	Sources des données : CN, SETE, Ecolab, ONF, FAC, ANA-CEN, RNR-PA, FRNC, NEO, PNP, EcoDiv
500 - 1000	
1000 - 2000	Sources SIG : BD Alti © IGN
> 2000	Conception : Société Herpétologique de France - Version 2020

Carte 5 : Évolution de la distribution connue de *C. asper* dans le département des Pyrénées-Atlantiques. Communes avec présence connue à la fin du XX^{ème} siècle (Nicol 1990) VS 2020 (BDD SHF 64)

Map 5: Evolution of the known distribution area of *C. asper* in the Pyrénées-Atlantiques county. Cities territory with known presence from the end of the 20th century (Nicol 1990) VS nowadays.

IV.1.2. Région Occitanie : départements des Hautes-Pyrénées, de la Haute- Garonne, de l'Ariège, de l'Aude et des Pyrénées- Orientales

IV.1.2.a Département des Hautes-Pyrénées

Comme vu au Chapitre II "Historique taxinomique et systématique", *C. asper* (sous l'expéditive désignation de "salamandres aquatiques", donc) aurait d'abord été signalé du lac d'Oncet (massif du pic du Midi de Bigorre) par L.-R. de Carbonnières (in Frossard 1866, Jeanbernat 1874). Par la suite, 10 autres localités des Hautes-Pyrénées (dont 8 sont lacustres), ont été signalées par quelques auteurs de la fin du XIX^{ème} et début du XX^{ème} siècles, en partie compilées par Despax (1923), dont le lac Bleu de Bigorre (vallée de Lesponne) où Philippe captura son "Triton glacialis" (Gervais 1847). "En partie", car cet auteur a oublié deux localités mentionnées par Belloc (1895a), bien qu'il fasse référence à cette publication : le lac d'Estom et le lac d'Ilhéou, tous deux situés en vallée du gave de Cauterets. R. Despax a lui-même découvert l'espèce dans 6 localités nouvelles de ce département dont le ruisseau de Castelmouly, station la plus basse connue à l'époque sur le versant français (alt. 700 m env.). Les "Notes de zoologie" du naturaliste bigourdan Jean-Louis Bonnal (non datées, obs. réalisées autour de 1920 *a priori*) mentionnent 2 localités supplémentaires : "Cirque de Troumouse 2200 m dans les ruisseaux" et "Vallée du Marcadou 1500-2000 m d'altitude". Lantz (1927) n'a cité ensuite que des données déjà publiées et Beck (1942a) n'a apporté qu'une seule localité nouvelle, très imprécise et source d'erreur : "Pic de Cambalès (2,965 m.)" (cf. Partie IV.1. "Distribution"). Il se contente par ailleurs de citer les données de J.-L. Bonnal figurant plus haut et ne traite pas l'espèce dans un autre article publié la même année sur la batrachofaune de ce département (Beck 1942b). Au début des années 1960, Lanza (1963) n'a fait que ré-observer l'espèce au lac Bleu (vallée de Lesponne) (où, manifestement, il n'a plus été observé depuis) et, dans les années 1970, Thireau (1973) n'a rien apporté de neuf non plus, se bornant à récolter 4 exemplaires au torrent de Castelmouly (déposés au MNHN). Durant cette même décennie, Clergue-Gazeau & Bonnet (1978) ont par contre fourni une localité nouvelle : le lac supérieur d'Estibère, dans le Néouvielle. Nota bene à ce sujet : bien que Martinez Rica & Clergue-Gazeau (1977) attribuent à Despax (1923) cette dernière localité, on n'en trouve pas trace dans la liste fournie par cet auteur (pp. 201-207).

Les publications ultérieurement consacrées à la répartition géographique de l'espèce, à son écologie ou à sa biologie évolutive (travaux de M. Clergue-Gazeau en particulier, à l'exception de celui cité précédemment) ne comportent pas de localité nouvelle pour les Hautes-Pyrénées et, à la fin du XX^{ème} siècle, Nicol (1990) ne liste que 23 localités pour l'ensemble de ce département (dont 2 très imprécises, à savoir deux cartes IGN 1:50000) réparties sur 11 communes seulement. Il faut cependant ajouter à cette liste le

"Lac de Caillaouas" (Belloc 1895a), que Nicol a placé par erreur en Haute-Garonne, ce qui porte le total à 24 localités réparties sur 12 communes.

Comme il a été dit plus haut, les années 2000 ont vu la mise en place de réseaux herpétologiques régionaux coordonnés par les responsables de la commission de répartition de la SHF qui en ont assuré l'animation naturaliste, en produisant périodiquement des états d'avancement cartographiques permettant de réorienter régulièrement les prospections vers les zones et taxons délaissés. Plus ponctuellement, des articles ont pu être publiés dans des revues naturalistes locales, pour stimuler les recherches. Cela a été le cas dans les Hautes-Pyrénées (Pottier 2003a). En outre, la présence dans ce département du Parc National des Pyrénées a permis de recueillir, par le biais de ses agents de terrain et de son service scientifique, un certain volume de données batrachologiques nouvelles sur ce territoire, qui ont intégré la base de données régionale de la SHF (Arthur 2002). L'"Atlas de répartition des reptiles et amphibiens de Midi-Pyrénées" (Pottier et al. 2008), compte-tenu de son échelle régionale (maille 1/8^{ème} de carte IGN 1:50000, trop grossière), ne rend évidemment pas bien compte de la progression obtenue à l'échelle départementale, mais il a par contre l'avantage d'être huit fois plus précis que les atlas nationaux et de permettre des comparaisons à cette échelle-là (Castanet & Guyétant 1989 ; Lescure & Massary 2012). On note que certaines mailles nationales n'y ont pas été revalidées entre 1989 et 2008 (cartes IGN "Montréjeau" et "Arreau") et que l'atlas de 2012 (Lescure & Massary 2012) comporte en outre une erreur : la carte IGN "Lourdes", pour laquelle la légende correspond à l'absence d'observations ultérieurement à 1989, ce qui n'est pas le cas (Pottier et al. 2008). À l'heure actuelle, nous n'avons toujours connaissance d'aucune observation effectuée sur la carte IGN "Montréjeau" (malgré plusieurs recherches, à la fois bibliographiques et de terrain, tant dans les Hautes-Pyrénées qu'en Haute-Garonne) et nous ignorons l'origine de cette mention (Castanet & Guyétant 1989 ; Lescure & Massary 2012). Le Tableau 2 résume cette évolution des signalements dans les Hautes-Pyrénées, aux échelles nationale et régionale.

Aujourd'hui, dans les Hautes-Pyrénées, *C. asper* est connu de nombreuses localités, distribuées sur 24 communes (contre 12 à la fin du XX^{ème} siècle, cf. Nicol 1990), de 400 m (Génie Longue, massif du Pibeste-Aoulhet) (Charpin 2016) à 2340 m d'altitude (ruisseau alimentant le lac du Chabarrou, vallon du Gave des Oulettes ; obs. M. Moreau - PNP, le 15/08/1999), avec une occurrence maximale entre 1000 m et 2000 m. Il occupe deux bassins versants fluviaux atlantiques, subdivisés en trois vallées principales : celui de l'Adour (vallée des Gaves et vallée de l'Adour) et celui de la Garonne (vallée des Nestes). Dans ce département, l'espèce est principalement présente dans les massifs élevés de la haute chaîne frontalière et leurs apophyses septentrionales (Gabizos, Ardiden, Moun Né-Cabaliros, Néouvielle, pic du Midi de Bigorre-Montaigu). La plupart des têtes hautes de bassin versant y héber-

gent plusieurs populations, réparties sur différents vallons au sein desquels elles sont disséminées dans des ruisseaux distincts. Parfois, l'espèce n'est connue que d'un seul ruisseau pour un vallon donné. D'ouest en est (Tableau 2, Cartes 6 et 7, Annexes 1 et 2) :

- en vallée des Gaves, *C. asper* est connu de plusieurs ruisseaux affluents du gave d'Arrens (vallons de Labat, de la Lie, d'Arriougrand), du gave d'Estaing (vallon de Labat de Bun), du gave de Cauterets (vallons de Catarrabès, du Cambasque, du Marcadau, de Pouey-Trénous, de Gaube, de Lutour), du gave de Gavarnie (vallons de Cestrède, d'Aspé, d'Ossoue, de Gavarnie, d'Estaubé, de Héas, du Barrada), du Bastan (vallons de l'Yse, de la Glère, d'Aygues-Cluses, d'Oncet, du Bastan de Sers), du gave de Luz (vallon d'Isaby) et du Gave de Pau (vallon du Neez ; vallons de la Génie Longue et du Rieulhès).

- en vallée de l'Adour, *C. asper* a été observé dans plusieurs ruisseaux des bassins versants de l'Oussouet (vallons de Passalade, d'Embès, de l'Oussouet) et de la Gaillette (vallons de la Gaillette, de Sarraméa et de Castelmouly syn. "d'Elysée Cottin" ou syn. "de la Tapère") ; dans divers ruisseaux (vallons d'Ardazen et du Cérétou) et deux lacs de la vallée de Lesponne, à savoir le lac Bleu et le lac de Peyrelade. La dernière observation concernant le premier lac remonte au 10/08/2009 (obs. A. Ros en contrebas du lac vers 1780 m, dans le vallon du Lhécou) et, concernant le second, elle remonte au 04/08/1990 vers 1740 m, en contrebas du lac également (Nicol 1991) ; vallon d'Arrimoula sur l'Adour de Campan ; vallons d'Arizes et du Garet sur l'Adour de Gripp. Un signalement sur l'Adour de Payolle (obs. T. Fretey, années 1990) n'a jamais pu être confirmé malgré plusieurs recherches.

- en vallée des Nestes, sur la Neste d'Aure, de nombreux cours d'eau affluents de la Neste de Couplan hébergent l'espèce en tête de bassin versant (vallons de Port-Bielh, d'Estibère, d'Aumar, d'Aubert, d'Orédon), mais aussi divers affluents de la Neste de Badet, de la Neste de la Géla, de la Neste de Saux, de la Neste du Moudang et de la Neste du Rioumajou (entre ces deux derniers vallons, celui du ruisseau de Lassas est également occupé). Les données sont rares dans la partie basse de la vallée d'Aure : quelques vallons de la RNR d'Aulon seulement y semblent occupés. Sur la Neste du Louron, les vallons de la Pez, de Caillaouas et d'Aygues-Tortes comportent chacun un ou plusieurs ruisseaux avec présence connue.

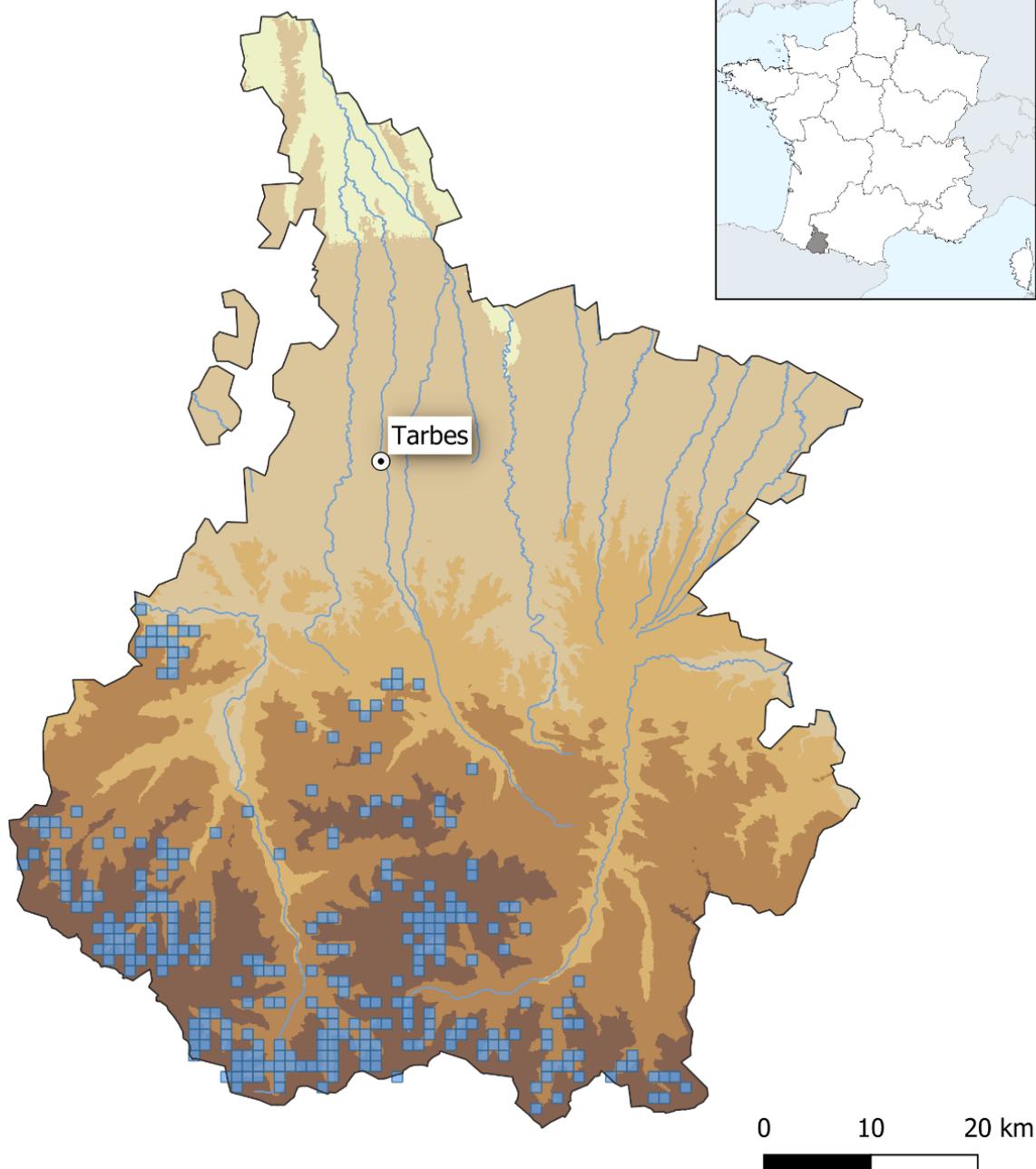
Faisons remarquer que des populations relictuelles, en position très avancée au nord, se maintiennent à basse altitude (< 1000 m, ponctuellement < 500 m) dans les massifs calcaires du Granquet-Pibeste (bassins versants de la Génie Longue et du Rieulhès en épigé, du "réseau Bétharram" en hypogé) et du Monné de Bagnères (bassins versants de l'Oussouet, de la Gaillette et de l'Adour de Lesponne, populations toutes épigées). On peut également noter la présence de l'espèce sur trois bassins versants distincts du massif du Montaigu (bassins versants de l'Adour de Lesponne, de l'Oussouet et du Neez).

Dans ce département, il semble exister de vastes zones sans présence puisque plusieurs vallées ont été jusqu'ici prospectées sans succès, comme la vallée de l'Arros (Baronnies) (bassin versant de l'Adour), du Nistos (bassin versant de la Garonne ; Pottier 2009) et de l'Ourse (Barousse) (bassin versant de la Garonne). Nous n'avons rencontré aucune mention bibliographique ni aucune observation contemporaine (sites internet, forums naturalistes en ligne et bases de données diverses) pour ces vallées-là, ce qui est assez remarquable et incite à privilégier l'hypothèse d'une réelle absence. Par ailleurs, comme vu plus haut, la partie basse de la vallée d'Aure (à l'aval de Saint-Lary Soulan) est également dépourvue de donnée digne de foi, à l'exception de quelques mentions non-documentées sur la RNR d'Aulon, appelant une actualisation (plusieurs recherches négatives y ont été récemment menées). Les seuls autres signalements dont nous avons connaissance sur la carte IGN "Arreau" concernent des larves et un "stade de vie inconnu" contactés rive droite de la Neste. Étant donné le risque de confusion à ce stade avec la Salamandre tachetée, ils méritent confirmation. Il en va de même pour la vallée du Louron, où toutes les observations disponibles sont concentrées au sud, dans les massifs élevés de la haute chaîne. Toutes ces zones appellent des recherches répétées et constituent par ailleurs de bons terrains d'expérimentation pour la technique de l'ADN environnemental. À noter que Despax (1923) dit avoir prospecté sans succès le lac de Bareilles (syn. "de Bordères", vallée d'Aure, massif du Montious), où nous-mêmes n'avons pas observé l'espèce dans le cadre récent d'un projet de Réserve Naturelle Régionale (ni dans le lac, ni dans aucun ruisseau de ce vallon). De nombreux vallons et de nombreux ruisseaux restent à prospecter dans ce département au potentiel encore élevé.

Atlas préliminaire (SHF 1978) (IGN 1:50000)	1er Atlas national (Castanet & Guyétant 1989) (IGN 1:50000)	Atlas de Midi-Pyrénées (Pottier et al. 2008) (1/8ème IGN 1:50000)	2 nd Atlas national (Lescure & Massary 2012) (IGN 1:50000)
	1646 " Lourdes "	1646 " Lourdes " 6 et 7	1646 " Lourdes " " Observations de 1970 à 1989 " seulement = erreur
1647 " Argelès-G. "	1647 " Argelès-G. "	1647 " Argelès-G. " 2, 5, 6, 7 et 8	1647 " Argelès-G. "
1648 " Gavarnie "	1648 " Gavarnie "	1648 " Gavarnie " 1, 2, 3, 4, 7 et 8	1648 " Gavarnie "
1746 " Bagnères-de-B. "	1746 " Bagnères-de-B. "	1746 " Bagnères-de-B. " 6	1746 " Bagnères-de-B. "
1747 " Campan "	1747 " Campan "	1747 " Campan " 2, 3, 4, 6, 7 et 8	1747 " Campan "
1748 " Vielle-Aure "	1748 " Vielle-Aure "	1748 " Vielle-Aure " 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7 et 8	1748 " Vielle-Aure "
	1846 " Montréjeau " Donnée(s) non retrouvée(s)		1846 " Montréjeau " " Pas de donnée après 1989 "
	1847 " Arreau " Donnée(s) non retrouvée(s)		1847 " Arreau " Données douteuses, à confirmer
1848 " Bagnères-de-L. "	1848 " Bagnères-de-L. "	1848 " Bagnères-de-L. " 5, 6, 7 et 8	1848 " Bagnères-de-L. "

Tableau 2 : Évolution des mentions de *C. asper* aux échelles nationale et régionale de 1978 à 2012, cartes IGN 1:50000 intéressant tout ou partie le département des Hautes-Pyrénées.

Tableau 2: Evolution of *C. asper* sightings at both national and regional scales from 1978 to 2012, IGN maps 1:50000 partially or entirely situated in the Hautes-Pyrénées county.



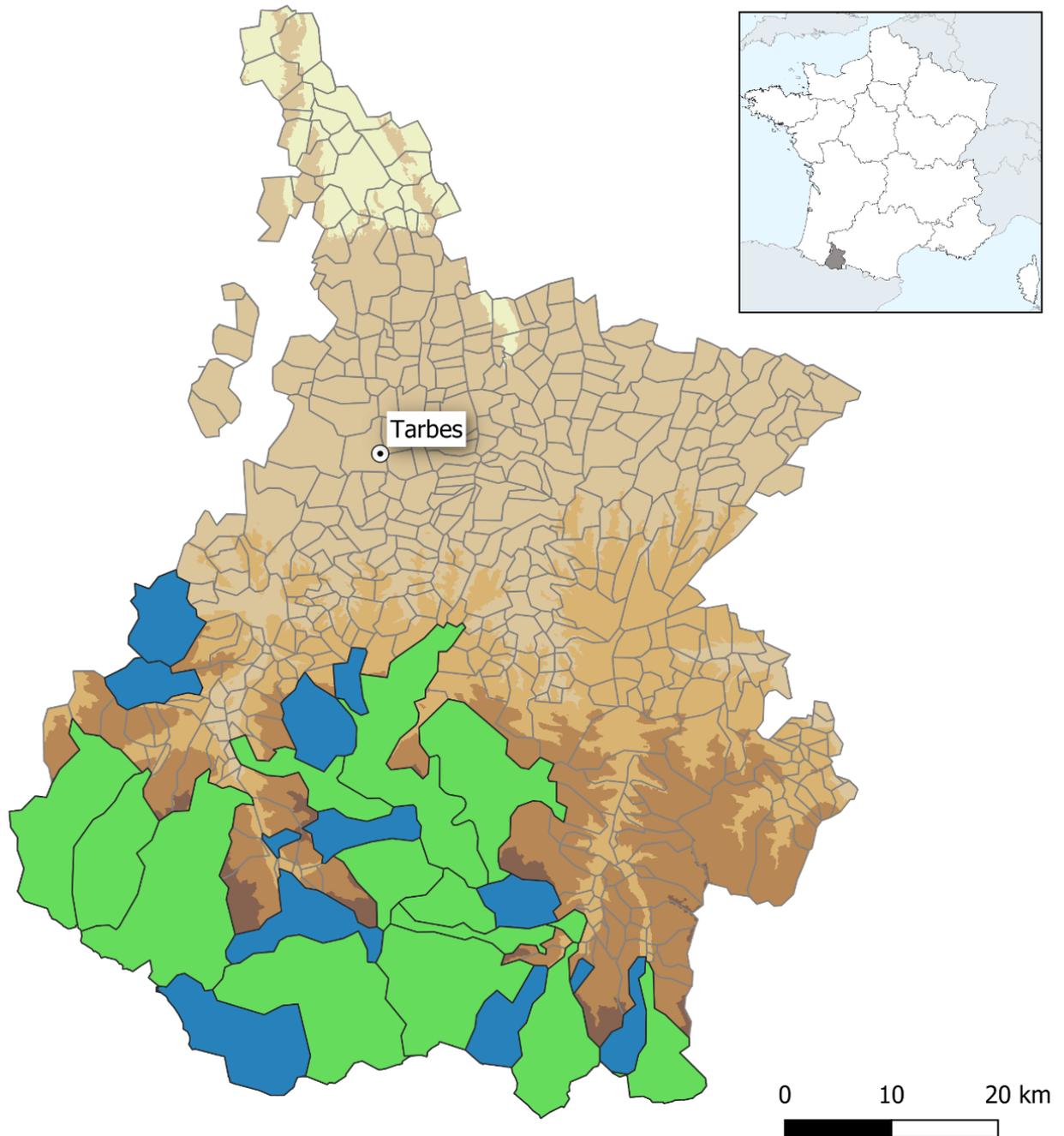
Légende

Altitude (en mètres)	— Principaux cours d'eau
<= 50	Présence de Calotriton asper (maille 1 km x 1 km)
50 - 100	
100 - 200	Sources des données : CN, SETE, Ecolab, ONF, FAC, ANA-CEN, RNR-PA, FRNC, NEO, PNP, EcoDiv
200 - 500	
500 - 1000	
1000 - 2000	
> 2000	

Sources SIG : BD Alti © IGN
Conception : Société Herpétologique de France
Version 2020

Carte 6 : Distribution actuellement connue de *C. asper* dans le département des Hautes-Pyrénées (maillage 1 km x 1 km).

Map 6: Current distribution map of *C. asper* in the Hautes-Pyrénées county (1 km x 1 km squares).



Légende

Altitude (en mètres)		Communes avec présence connue de <i>C. asper</i> en 1990 (d'après Nicol 1990) avec nouvelles observations depuis
		Communes avec présence connue de <i>C. asper</i> depuis 1990 (jusqu'en 2020)
 50 - 100		
 100 - 200		
 200 - 500		Sources des données : CN, SETE, Ecolab, ONF, FAC, ANA-CEN, RNR-PA, FRNC, NEO, PNP, EcoDiv
 500 - 1000		
 1000 - 2000		Sources SIG : BD Alti © IGN
 > 2000		Conception : Société Herpétologique de France - Version 2020

Carte 7 : Évolution de la distribution connue de *C. asper* dans le département des Hautes-Pyrénées. Communes avec présence connue à la fin du XX^{ème} siècle (Nicol 1990) VS 2020 (BDD SHF 65)

Map 7: Evolution of the known distribution area of *C. asper* in the Hautes-Pyrénées county. Cities territory with known presence from the end of the 20th century (Nicol 1990) VS nowadays.

IV.1.2.b Département de la Haute-Garonne

Dans ce département, Despax (1923) n'a pu découvrir que 2 stations nouvelles, très proches l'une de l'autre (même linéaire de la vallée du Lys) et il ne cite par ailleurs que 3 localités bibliographiques dont la célèbre localité du "ramier de Pinsaguel" (Lahille 1888), située à la confluence de la Garonne et de l'Ariège aux portes de Toulouse (alt. 150 m.). Localité évidemment très curieuse, qui pose toujours question : animal transporté jusque-là par une crue ou confusion avec un Triton marbré ? Quelques années plus tard, Gadeau de Kerville (1928) a ajouté à cette très brève liste un ruisseau situé à l'est du lac d'Espingo (vallée d'Oô) et Astre (1950) un ruisseau de basse altitude (650 m) de la vallée de la Pique. Toutes ces données sont concentrées sur la carte IGN n° 1848 "Bagnères-de-Luchon". Comme pour les Hautes-Pyrénées, ça sera ensuite "la traversée du désert", M. Clergue-Gazeau ayant délaissé les Pyrénées centrales pour s'intéresser aux limites occidentale et orientale de *C. asper*. Nicol (1990) n'ajoute rien de plus à la fin du XX^{ème} siècle, si ce n'est le "Lac de Caillaouas" (Belloc 1895), situé comme on l'a vu dans les Hautes-Pyrénées, de même qu'une mention très imprécise ("Luchon", réf.: "Soc. Herp. de France"), très probablement liée au signalement de l'espèce sur la carte IGN 1:50000 n° 1848 "Bagnères-de-Luchon" par la SHF (Castanet & Guyétant 1989).

À la fin du XX^{ème} siècle, l'espèce n'est donc signalée que dans 4 communes en Haute-Garonne, n'intéressant qu'une seule carte IGN 1:50000 : "Bagnères-de-Luchon". En effet, les mentions portées sur les cartes IGN plus orientales d'"Aspet" et du "Pic de Maubermé" correspondent à des observations effectuées en Ariège et signalées par M. Clergue-Gazeau (cf. plus loin). Quant à la mention portée sur la carte IGN "Montréal", nous ignorons son origine et il s'agit probablement d'une erreur de géolocalisation (J.-C. De Massary SHF/MNHN, comm. pers.) (celle de la carte IGN "Arreau" relève des Hautes-Pyrénées, voir plus haut).

Là aussi, une dynamique herpétologique a été mise en place dès la fin des années 1990 et des documents cartographiques ont été produits par le correspondant local de la SHF pour stimuler les recherches et les orienter vers les taxons et zones délaissées (Vacher 1999, 2000, documents de travail inédits). L'espèce a ensuite été trouvée dans de multiples localités nouvelles de la haute chaîne mais aussi et surtout dans plusieurs vallons du massif calcaire du pic de Paloumère, à très basse altitude (limite inf. : 500 m), où un botaniste l'avait initialement signalée d'un ruisseau sur la commune d'Urau (Enjalbal 2006). Le nombre de communes avec présence connue en Haute-Garonne est passé, en trente ans, de 4 à 13 (en incluant Pinsaguel !), contre 4 durant plus de deux siècles, donc. Dans ce département, *C. asper* est connu de 500 m d'altitude (sur l'Arbas, massif du pic de Paloumère, obs. G. Pottier) à 2250 m d'altitude (Boums de Bénasque, massif du pic de Sauvegarde) (Belloc 1895a). Les observations concernent 3 zones

distinctes, relevant toutes du bassin fluvial de la Garonne (Tableau 3, Cartes 8 et 9, Annexes 1 et 2) :

- rive gauche de la Garonne, pratiquement tous les hauts vallons glaciaires comportent des ruisseaux ou laquets occupés : Espingo pour la Neste d'Oô ; Enfer et Houradade pour le Lys ; Glère, Vénasque et Frèche pour la Pique.

- rive droite, *C. asper* est connu de divers ruisseaux des vallons de Mouras et de Maoudan.

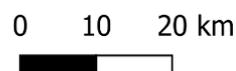
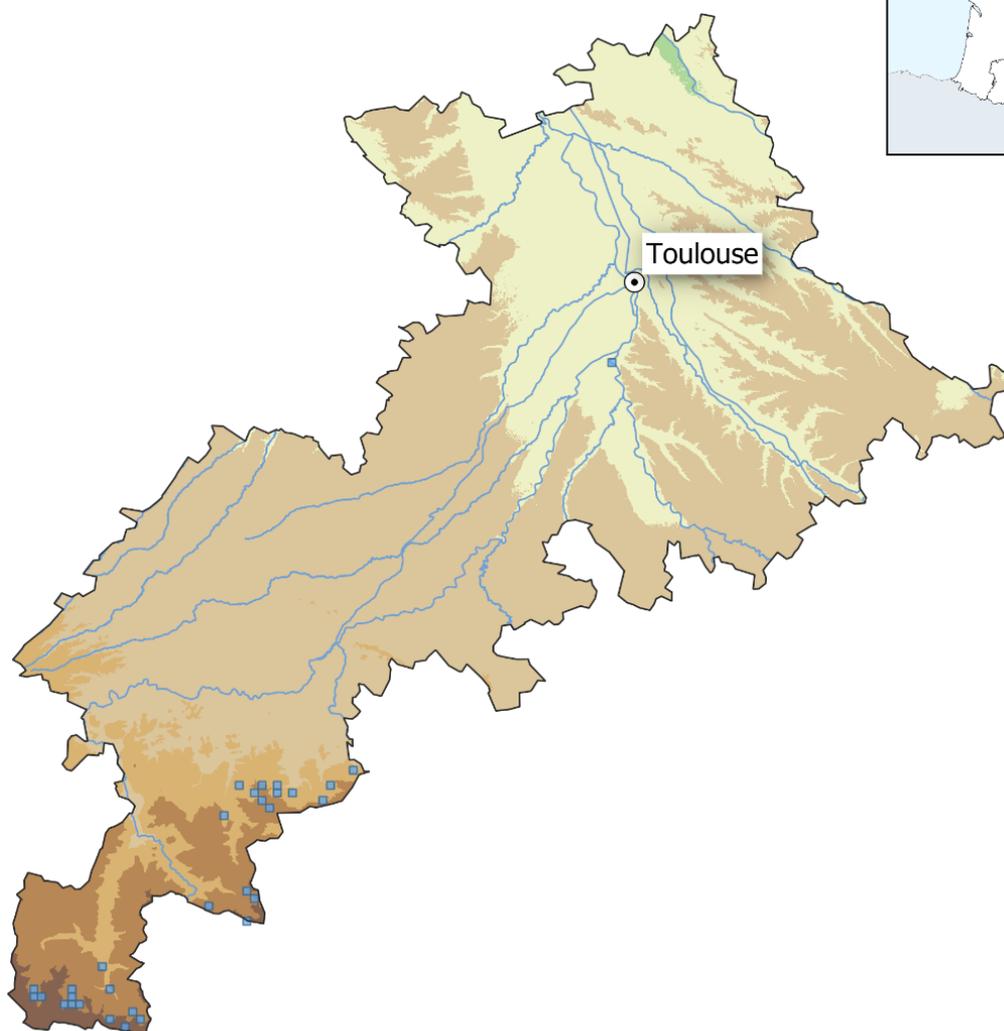
- plus au nord, en limite d'aire et en limite altitudinale inférieure, l'espèce a été inventoriée sur divers ruisseaux affluents du Ger (Garonne) et de l'Arbas (Salat/Garonne), issus du massif calcaire du pic de Paloumère (alt. 1608 m.). Ces populations, toutes épi-gées, relèvent du même massif que la population hypogée de la grotte du Pas du Loup (commune de Francazal) (Milà et al. 2010). Une petite population a par ailleurs été inventoriée sur la commune de Sengouagnet (ruisseau des Mourarilles), en rive gauche du Ger (massif du Gar-Cagire) (Pottier 2009).

Nous ignorons toujours, comme exposé plus haut, quelles données sont à l'origine des mentions de l'espèce sur la carte IGN "Montréal", que ce soit en Haute-Garonne ou dans les Hautes-Pyrénées. Quant à la mention portée sur la carte IGN "Arreau", elle provient comme nous l'avons vu de signalements situés dans les Hautes-Pyrénées, qui restent à confirmer. De très nombreuses zones ont déjà été prospectées sans succès en Haute-Garonne, où nous n'avons connaissance d'aucune observation pour les massifs du Montious – Mont Né et reliefs proches (tant en Haute-Garonne que dans les Hautes-Pyrénées), du pic de Bacanère et du Gar-Cagire (à l'exception notable d'un seul ruisseau sur la commune de Sengouagnet, cf. plus haut). De nombreux ruisseaux *a priori* propices ont également été prospectés sans succès dans les hautes collines pré-pyrénéennes du Comminges, bassin versant du Job entre autres (sud des cartes IGN "Montréal" et "Saint-Gaudens", nord des cartes IGN "Arreau" et "Aspet" ; Pottier 2009). Compte tenu de la détectabilité parfois très faible de l'espèce en contexte collinéen relictuel (souvent 1 seul individu trouvé), les recherches doivent être poursuivies, l'ADN environnemental pouvant ici fournir des indications intéressantes.

Atlas préliminaire (SHF 1978) (IGN 1:50000)	1er Atlas national (Castanet & Guyétant 1989) (IGN 1:50000)	Atlas de Midi-Pyrénées (Pottier <i>et al.</i> 2008) (1/8ème IGN 1:50000)	2 nd Atlas national (Lescure & Massary 2012) (IGN 1:50000)
	1846 "Montréjeau" Donnée(s) non retrouvée(s), probable erreur de géolocalisation		1846 "Montréjeau" "Pas de donnée après 1989"
	1847 "Arreau" Donnée(s) non retrouvée(s)		1847 "Arreau" Données à confirmer sur la partie Hautes-Pyrénées
1848 "Bagnères-de-L."	1848 "Bagnères-de-L."	1848 "Bagnères-de-L." 5, 6, 7 et 8	1848 "Bagnères-de-L."
1947 "Aspet" Données sur la partie ariégeoise	1947 "Aspet" Données sur la partie ariégeoise	1947 "Aspet" 1, 2, 3, 4, 6, 7 et 8	1947 "Aspet"
1948 "Pic de Maubermé" Données sur la partie ariégeoise	1948 "Pic de Maubermé" Données sur la partie ariégeoise	1948 "Pic de Maubermé" 2, 3 et 4	1948 "Pic de Maubermé"

Tableau 3 : Évolution des mentions de *C. asper* aux échelles nationale et régionale de 1978 à 2012, cartes IGN 1:50000 intéressant tout ou partie le département de la Haute-Garonne.

Tableau 3: Evolution of *C. asper* sightings at both national and regional scales from 1978 to 2012, IGN maps 1:50000 partially or entirely situated in the Haute-Garonne county.



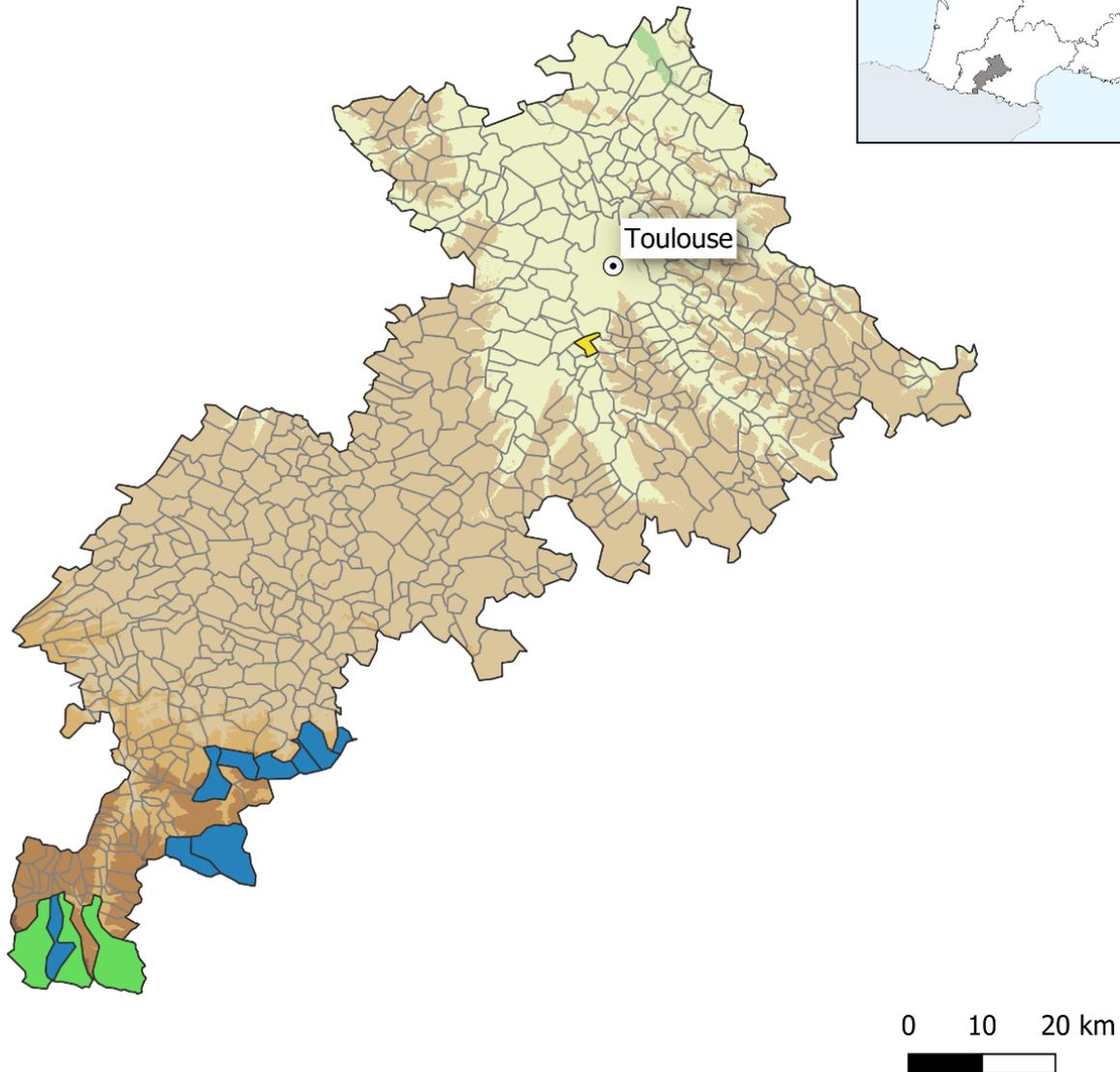
Légende

Altitude (en mètres)	— Principaux cours d'eau
<= 50	Présence de Calotriton asper (maille 1 km x 1 km)
50 - 100	
100 - 200	Sources des données : CN, SETE, Ecolab, ONF, FAC, ANA-CEN, RNR-PA, FRNC, NEO, PNP, EcoDiv
200 - 500	
500 - 1000	
1000 - 2000	
> 2000	

Sources SIG : BD Alti © IGN
Conception : Société Herpétologique de France
Version 2020

Carte 8 : Distribution actuellement connue de *C. asper* dans le département de la Haute-Garonne (maillage 1 km x 1 km).
Nota Bene : la surprenante mention isolée vers Toulouse, discutée dans le texte, provient de Lahille (1888).

Map 8: Current distribution map of *C. asper* in the Haute-Garonne county (1 km x 1 km squares). The isolated point near Toulouse corresponds to the quote from Lahille (1888) discussed in the text.



Légende

Altitude (en mètres)	Communes avec présence connue de <i>C. asper</i> en 1990 (d'après Nicol 1990) sans nouvelles observations depuis
≤ 50	Communes avec présence connue de <i>C. asper</i> en 1990 (d'après Nicol 1990) avec nouvelles observations depuis
50 - 100	Communes avec présence connue de <i>C. asper</i> depuis 1990 (jusqu'en 2020)
100 - 200	
200 - 500	Sources des données : CN, SETE, Ecolab, ONF, FAC, ANA-CEN, RNR-PA, FRNC, NEO, PNP, EcoDiv
500 - 1000	
1000 - 2000	Sources SIG : BD Alti © IGN
> 2000	Conception : Société Herpétologique de France - Version 2020

Carte 9 : Évolution de la distribution connue de *C. asper* dans le département de la Haute-Garonne. Communes avec présence connue de la fin du XX^{ème} siècle (Nicol 1990) VS 2020 (BDD SHF 31). *Nota Bene* : la surprenante mention isolée vers Toulouse, discutée dans le texte, provient de Lahille (1888).

Map 9: Evolution of the known distribution area of *C. asper* in the Haute-Garonne county. Cities territory with known presence from the end of the 20th century (Nicol 1990) VS nowadays. The isolated point near Toulouse corresponds to the quote from Lahille (1888) discussed in the text.

IV.1.2.c Département de l'Ariège

Despax (1923) n'a pu recueillir aucune mention bibliographique de *C. asper* pour l'Ariège, et lui-même n'y a pas trouvé l'espèce, malgré des recherches au "Lac de l'Araing" (= Étang d'Araing), dans le Lez "en amont du Bocard des mines de Bentaillou" (Biros, bassin versant du Salat), à l'"Étang de Ruille", au "Lac de Fontargente" (haute vallée de l'Aston, bassin versant de l'Ariège) et au "lac de Naguille" (haute vallée de l'Oriège, bassin versant de l'Ariège). Il semble que ce département soit curieusement resté vierge de signalement jusqu'à ce que Coiffait (1958) y cite une première localité (population hypogée de la grotte de Siech). Par la suite, 12 nouvelles localités (dont 2 autres populations hypogées) ont été publiées (Clergue-Gazeau 1965, 1971 ; Clergue-Gazeau & Beetschen 1966 ; Gasser 1975). Ces 13 localités, réparties de l'extrême ouest du département (proche de la Haute-Garonne) à l'Aston (vallée de l'Ariège), sont cohérentes avec les mentions portées sur les cartes IGN 1:50000 correspondantes dans l'"Atlas préliminaire des reptiles et amphibiens de France" (SHF 1978), qui ne propose aucune mention attribuable à des découvertes ultérieures et géographiquement distinctes (la monographie de *C. asper* a d'ailleurs été rédigée par M. Clergue-Gazeau, chercheuse référente pour l'espèce à l'époque et donc bien informée). L'atlas de 1989 mentionne deux cartes supplémentaires à l'est (n°s 2248 "Ax-les-Thermes" et 2249 "Mont-Louis", qui s'étendent aussi au-delà de l'Ariège) (Castanet & Guyétant 1989) mais les données correspondantes ne relèvent pas du territoire ariégeois et la carte de répartition départementale (plutôt précise : 1/16ème d'IGN : 50000) proposée quelques années plus tard par Bertrand & Crochet (1992) ne valide que les mailles de l'atlas préliminaire de 1978. Cet ouvrage mentionne tout de même l'espèce dans plusieurs secteurs nouveaux et évoque une "répartition très probablement beaucoup plus importante que ne le fait apparaître la carte présentée". Bonne nouvelle puisque, un an plus tôt, la compilation opérée par Nicol (1990) ne mentionnait toujours que les 14 localités (réparties sur 12 communes) publiées entre 1958 et 1975 (cf. plus haut). L'atlas régional de 2008, lui, propose pour l'Ariège une carte de répartition très proche de celle de Bertrand & Crochet (1992) pour la partie occidentale du département, n'ajoutant que quelques 1/8ème à certaines cartes IGN 1:50000. Par contre, à l'est du département, diverses observations sur les bassins versants de la Lauze et de l'Oriège (affluents de l'Ariège rive droite) ont validé les cartes n° 2248 "Ax-les-Thermes" et n° 2249 "Mont-Louis", jusque-là vierges de donnée en Ariège (obs. J.-P. Vacher, obs. J. Muratet, Baraillé et al. 2006). En outre, diverses populations de basse altitude ont été découvertes sur l'Arize (Rimont et Alzen ; J. Muratet et Cl. Delmas in Pottier et al. 2008) et des observations près de Bélesta (obs. R. Culos, B. Le Roux et E. Nicolau-Guillaumet) ont validé la carte n° 2247 "Lavelanet". Un fort potentiel de présence a donc été suspecté dans les massifs peu élevés du nord du département et c'est là, essentiellement, qu'ont ensuite été effectuées les découvertes les plus significatives, qui ont considérablement augmenté le nombre de localités connues

: sur la seule période 2009-2019, une vingtaine de ruisseaux avec présence ont été inventoriés sur les bassins versants du Scios, du Touyre, du Douctouyre et de l'Hers (massif de Tabé et ses contreforts en particulier, cf. Delmas & Delmas 2016), ainsi que sur les bassins versants de l'Arize et de l'Arget (massif de l'Arize). En outre, les connaissances ont été complétées dans divers secteurs de la haute chaîne, ce qui fait que le nombre de communes avec présence connue est passé de 12 (Nicol 1990) à 51 pour ce département, soit le quadruple. Notons que le dernier atlas national (Lescure & Massary 2012) comporte plusieurs erreurs pour ce territoire : la carte IGN n° 2146 "Pamiers" est à ce jour dépourvue d'observation (la population la plus nordique d'Ariège, celle de la grotte de Labouiche, est située plus au sud sur la carte n° 2147 "Foix") et, par ailleurs, les cartes n° 1947 "Aspet", n° 1948 "Pic de Maubermé" et n° 2149 "Fontargente" étaient déjà validées dans l'atlas précédent (Castanet & Guyétant 1989) par des données de la période 1970-1989 (cf. plus haut), alors que la légende indique une absence d'observation sur cette période-là.

Dans le département de l'Ariège, *C. asper* est connu de deux bassins versants fluviaux intéressants : trois bassins versants secondaires : celui de la Garonne (Salat à l'ouest, Ariège à l'est) (océan Atlantique) et celui de l'Aude (mer Méditerranée). Les observations s'échelonnent de 450 m (site hypogé de Labouiche) (Clergue-Gazeau 1965) à 2330 m d'altitude (ruisseau alimentant l'étang de la Soucarrane, haut-Vicdessos, obs. Norbert Delmas 31/07/2010). D'ouest en est, la situation est la suivante (Tableau 4, Cartes 10 et 11, Annexes 1 et 2) :

- le vaste bassin versant du Salat, sous influence climatique atlantique, héberge une part très importante des populations ariégeoises de *C. asper*. En vallée du Lez (affluent du Salat rive droite), il n'existe sur la Bouigane (Bellongue) que quelques observations sur certains hauts affluents, en amont de Saint-Lary (vallons de Caudère et de Besset). Les données sont plus nombreuses en haute vallée du Lez *sensu stricto* (Biros) (vallons de l'Isard et d'Araing, sources du Lez au Bentaillou, vallons d'Urets et d'Orle) et l'espèce est encore plus présente en vallée du Ribérot (affluent rive droite du Lez), sur les contreforts du massif du Mont Valier (nombreuses observations dans les vallons de Peyralade, du Ribérot et du Muscadet). On la retrouve aussi au nord du massif (étangs d'Ayès et d'Eychelle, en commune de Bethmale). À l'est du Mont Valier, toujours sur le bassin versant du Salat, *C. asper* est bien présent et connu de divers ruisseaux du vallon d'Estours (Arros, Artigue, Bibet et Estours même) ainsi que de nombreux vallons de la haute vallée du Salat *sensu stricto* (des environs du hameau des Palots aux contreforts du Mont Rouch : Angouls, Bégé, Léziou, Maillet et Cougnets). Même situation dans la vallée suivante, celle de l'Alet, où l'espèce occupe divers ruisseaux des vallons de Bielle, d'Ossès et des Cors. Encore plus à l'est, dans la vallée du Garbet, *C. asper* est connu de tous les hauts vallons (Fouillet, Ars, Garbet *sensu stricto* et Lauze) ainsi que de quelques petits affluents du Garbet près du bourg d'Aulus-les-Bains. Les données sont par

contre peu nombreuses et éparses dans la vallée de l'Arac, où l'espèce n'est connue que de certains ruisseaux des vallons d'Ourtrigous, de la Terrière et de Liers (obs. V. Lacaze). À noter que l'on trouve dans cette vallée une population hypogée : celle de la grotte du Quer de Massat, près de Biert. Sur le Baup enfin, affluent nordique du Salat rive droite, *C. asper* a été observé dans les vallons de l'Estanque et de la Maille. Il s'agit de populations de basse altitude remarquables, situées en contexte collinéen (obs. J. Muratet).

- sur l'Arize, affluent direct de la Garonne rive droite, l'espèce est connue de divers ruisseaux des vallons de l'Artillac, du Ressec et du Cortalet, ainsi que du ruisseau de la cascade d'Alzen. Là aussi, il s'agit de populations collinéennes relictuelles méritant une attention particulière, notamment celle de la cascade d'Alzen (canyoning et baignade) (obs. C. Delmas et V. Lacaze.).

- en vallée de l'Ariège rive gauche, près de Foix, se trouvent les sites hypogés des environs du col del Bouich et de la rivière de Labouiche (Clergue-Gazeau 1965, 1971). Un peu plus au sud, la haute vallée de l'Arget héberge l'espèce dans les vallons des ruisseaux de Baillès et de Freychinet. Plus au sud encore, c'est en vallée de Saurat que se trouve la population hypogée de la grotte de Siech (Coiffait 1958). L'espèce s'observe également sur les contreforts nord-orientaux du massif des Trois Seigneurs dans le haut vallon de Courbière, de même que sur son versant sud dans les vallons des ruisseaux de Sentenac et d'Arbu.

- la vallée du Vicdessos héberge une population hypogée : celle du ruisseau de Montréal, près des bourgs de Vicdessos et d'Auzat (Clergue-Gazeau 1971). Plus haut dans cette même vallée, rive gauche, *C. asper* occupe le bassin lacustre de Bassiès. On le retrouve ensuite jusque dans les hauts vallons glaciaires des massifs frontaliers, autour du massif du Montcalm : Artigue, Soulcem (où il atteint son record d'altitude connu en Ariège : 2330 m, obs. N. Delmas) et Izourt (curieusement, aucune donnée n'a encore été recueillie plus à l'est, dans les vallons de Gnioure et de Peyregrand,

également affluents du Vicdessos).

- en vallée de l'Aston, l'espèce a été observée dans divers ruisseaux des vallons de Quioulès et de la Coume de Jas, de même que dans le haut vallon de l'Aston *sensu stricto*, en amont du barrage de Laparan.

- *C. asper* est ensuite connu de trois ruisseaux affluents directs de l'Ariège rive gauche : Lavail, Najar et Estagnols. En haute vallée de l'Ariège, près de la frontière andorrane, il a été observé dans les vallons du Siscar et d'Arques.

- rive droite de la vallée de l'Ariège, on retrouve l'espèce dans le vallon des Bésines et celui de Nabre puis, bien plus à l'aval, dans la haute vallée de l'Oriège, où deux vallons sont occupés (Naguille et Oriège *sensu stricto*). Plus à l'aval encore, diverses observations ont été effectuées sur des ruisseaux affluents de la Lauze (rivière se jetant dans l'Ariège à Ax-les-Thermes).

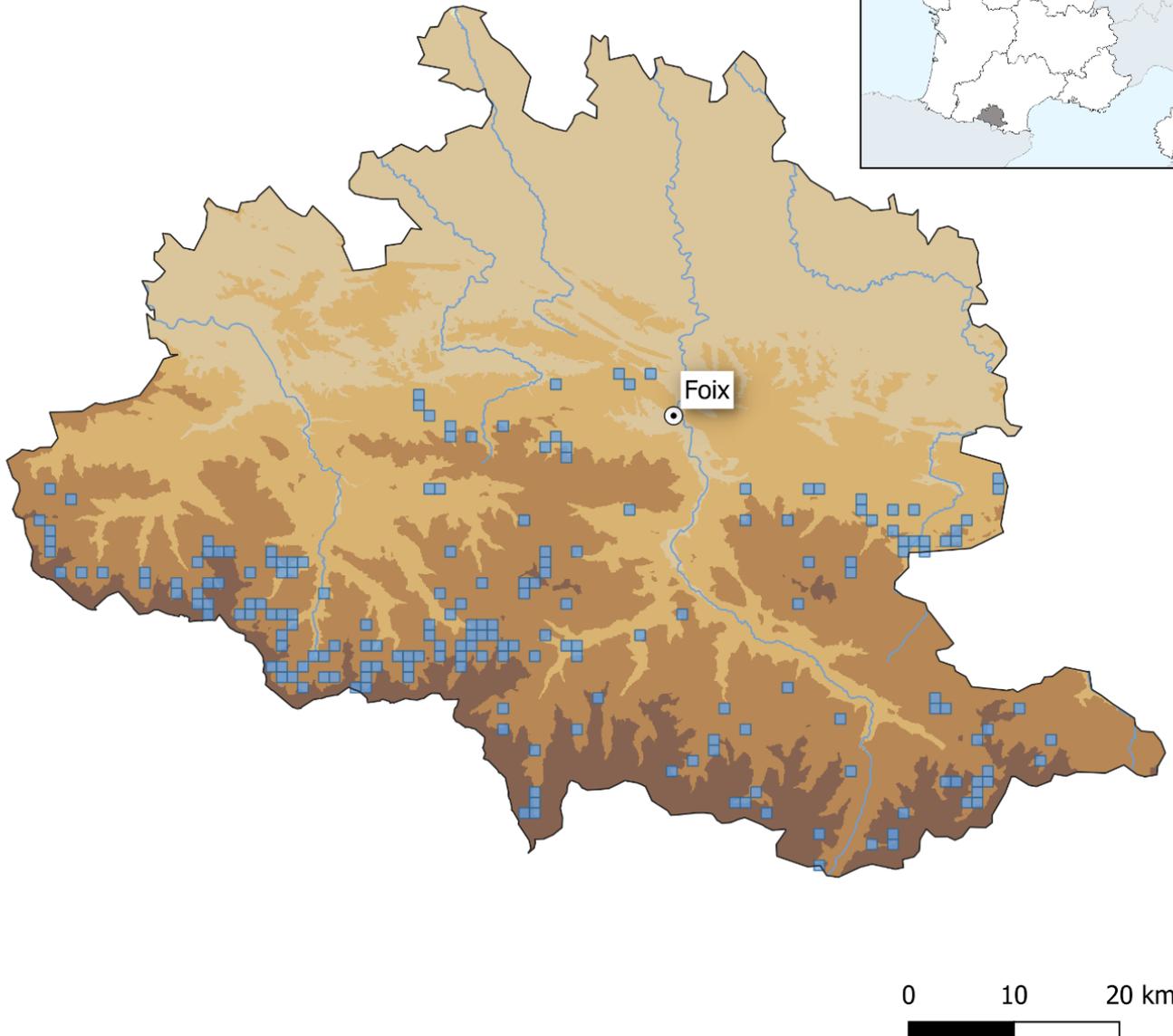
- le massif du pic de Soularac (= "Montagne de Tabé") et surtout ses contreforts nordiques concentrent une part importante des stations découvertes en rive droite de la vallée de l'Ariège. Sur le versant sud, une seule population y est connue (ruisseau de Girabal, obs. C. Delmas) mais le versant nord *sensu lato* héberge par contre un nombre très important de populations : deux vallons sont occupés en vallée du Sios (affluent direct de l'Ariège) et, sur le bassin versant de l'Hers, *C. asper* est présent au sein de quatre vallons en vallée du Douctouyre, deux en vallée du Touyre, cinq en vallée du Lasset et neuf en vallée de l'Hers *sensu stricto*. La majorité de ces populations occupe des ruisseaux forestiers circulant à basse altitude, à l'étage collinéen (600 m < alt. < 1000 m).

- en vallée de l'Aude, enfin (pays du Donezan), *C. asper* est connu du vallon de Paillères (à l'amont de la station de ski de Mijanès) et des bassins lacustres de Rabassoles et du Laurenti.

Atlas préliminaire (SHF 1978) (IGN 1:50000)	1er Atlas national (Castanet & Guyétant 1989) (IGN 1:50000)	Atlas d'Ariège (Bertrand & Crochet 1992) 1/16ème IGN 1:50000)	Atlas de Midi-Pyrénées (Pottier <i>et al.</i> 2008) (1/8ème IGN 1:50000)	2 nd Atlas national (Lescure & Massary 2012) (IGN 1:50000)
1947 "Aspet"	1947 "Aspet"	1947 "Aspet" 6d, 7c et 8d	1947 "Aspet" 1, 2, 3, 4, 6, 7 et 8	1947 "Aspet" "Observations à partir de 1990" seulement = erreur
1948 "Pic de Maubermé"	1948 "Pic de Maubermé"	1948 "Pic de Maubermé" 3a, 4a	1948 "Pic de Maubermé" 2, 3 et 4	1948 "Pic de Maubermé" "Observations à partir de 1990" seulement = erreur
2047 "Saint-Girons"	2047 "Saint-Girons"	2047 "Saint-Girons" 8b	2047 "Saint-Girons" 8	2047 "Saint-Girons"
2048 "Aulus-les-Bains"	2048 "Aulus-les-Bains"	2048 "Aulus-les-Bains" 1bcd, 3cd, 4abcd, 7a, 8a	2048 "Aulus-les-Bains" 1, 3, 4 7 et 8	2048 "Aulus-les-Bains"
				2146 "Pamiers" : erreur, à supprimer
2147 "Foix"	2147 "Foix"	2147 "Foix" 2ab, 6c	2147 "Foix" 2 et 6	2147 "Foix"
2148 "Vicdessos"	2148 "Vicdessos"	2148 "Vicdessos" 1a, 5d, 6cd, 7cd,	2148 "Vicdessos" 1, 5, 6 et 7	2148 "Vicdessos"
2149 "Fontargente"	2149 "Fontargente"	2149 "Fontargente" 2b, 3ab, 4a	2149 "Fontargente" 1, 2, 3, 4 et 8	2149 "Fontargente" "Observations à partir de 1990" seulement = erreur
			2247 "Lavelanet" 6, 7 et 8	2247 "Lavelanet"
	2248 "Ax-les-Thermes" Partie hors-Ariège		2248 "Ax-les-Thermes" 2, 3, 4, 6 et 7	2248 "Ax-les-Thermes"
	2249 "Mont-Louis" Partie hors-Ariège		2249 "Mont-Louis" 2, 3 et 5	2249 "Mont-Louis"

Tableau 4 : Évolution des mentions de *C. asper* aux échelles nationale et régionale de 1978 à 2012, cartes IGN 1:50000 intéressant tout ou partie le département de l'Ariège.

Tableau 4: Evolution of *C. asper* sightings at both national and regional scales from 1978 to 2012, IGN maps 1:50000 partially or entirely situated in the Ariège county.



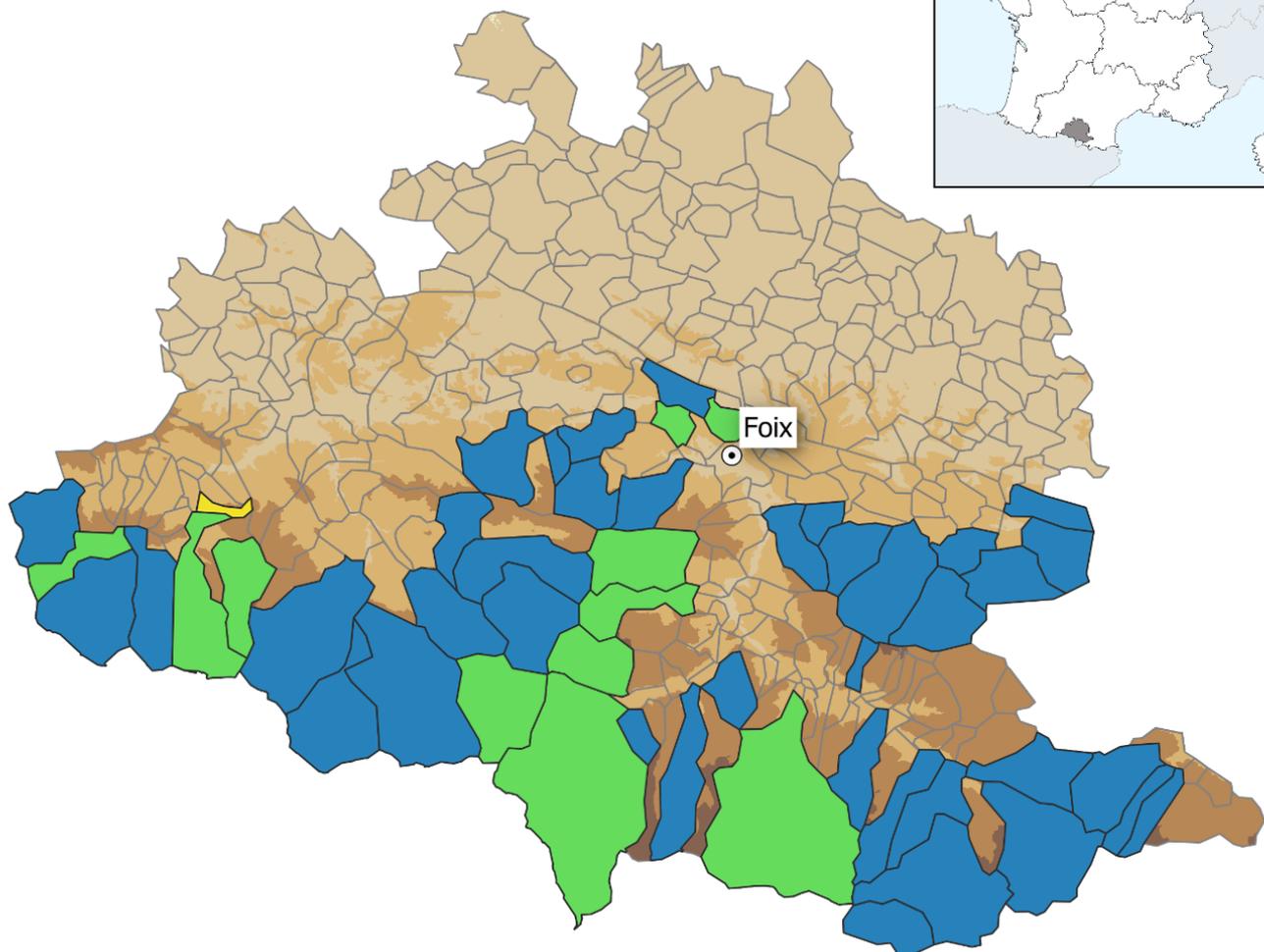
Légende

Altitude (en mètres)	— Principaux cours d'eau
<= 50	Présence de Calotriton asper (maille 1 km x 1 km)
50 - 100	Sources des données : CN, SETE, Ecolab, ONF, FAC, ANA-CEN, RNR-PA, FRNC, NEO, PNP, EcoDiv
100 - 200	
200 - 500	
500 - 1000	
1000 - 2000	
> 2000	

Sources SIG : BD Alti © IGN
 Conception : Société Herpétologique de France
 Version 2020

Carte 10 : Distribution actuellement connue de *C. asper* dans le département de l'Ariège (maillage 1 km x 1 km).

Map 10: Current distribution map of *C. asper* in the Ariège county (1 km x 1 km squares).



0 10 20 km



Légende

Altitude (en mètres)	Communes avec présence connue de <i>C. asper</i> en 1990 (d'après Nicol 1990) sans nouvelles observations depuis
≤ 50	Communes avec présence connue de <i>C. asper</i> en 1990 (d'après Nicol 1990) avec nouvelles observations depuis
50 - 100	Communes avec présence connue de <i>C. asper</i> depuis 1990 (jusqu'en 2020)
100 - 200	
200 - 500	Sources des données : CN, SETE, Ecolab, ONF, FAC, ANA-CEN, RNR-PA, FRNC, NEO, PNP, EcoDiv
500 - 1000	
1000 - 2000	Sources SIG : BD Alti © IGN
> 2000	Conception : Société Herpétologique de France - Version 2020

Carte II : Évolution de la distribution connue de *C. asper* dans le département de l'Ariège. Communes avec présence connue à la fin du XX^{ème} siècle (Nicol 1990) VS 2020 (BDD SHF 09)

Map II : Evolution of the known distribution area of *C. asper* in the Ariège county. Cities territory with known presence from the end of the 20th century (Nicol 1990) VS nowadays.

IV.1.2.d Département de l'Aude

Dans l'Aude, le Calotriton des Pyrénées a été découvert très tardivement puisque la première donnée connue date de 1987 (obs. M. Cambrony sur Counozouls, carte IGN n° 2348 "Saint-Paul de Fenouillet"). À la même période, une autre donnée a été ajoutée par le comité départemental de spéléologie de l'Aude aux cascades d'Auriac (IGN n° 2347 "Quillan"). C'est Monique Clergue-Gazeau elle-même, alors en séjour dans l'Aude, qui a confirmé l'espèce. Plusieurs sites ont ensuite été découverts par les mêmes spéléologues. Il s'agit notamment de la Font de Dotz à Bugarach, des cascades de Fourtou et du ruisseau de la Pause à Camps-sur-Agly (IGN n° 2347 "Quillan").

Du fait qu'elle a été découverte dans l'Aude en 1987, l'espèce n'est pas mentionnée dans l'atlas préliminaire de la SHF de 1978, ni même dans le premier atlas du Languedoc-Roussillon (Geniez & Cheylan 1987) (les premières données ayant été transmises trop tardivement aux auteurs). Il faudra attendre le début de la décennie 2010 et la parution du second atlas du Languedoc-Roussillon (Geniez & Cheylan 2012) pour que soit cartographiée la grande majorité des sites connus à ce jour (Le Roux 2012).

En 1992, des recherches ont été entreprises afin de mieux cerner la répartition sur l'ensemble du département. Pendant plusieurs années, de nombreux cours d'eau des Corbières, du plateau de Sault et du piémont pyrénéen vont être prospectés, à commencer par les sites de présence antérieurement connus, qui seront confirmés. Une analyse sommaire des habitats dans les Corbières, la présence de tuf notamment, va permettre d'étendre ensuite la recherche d'individus à d'autres sites potentiels. Ainsi, plusieurs nouvelles stations seront découvertes comme le ruisseau de Cass-rats (Saint-Just et Le Bézu) et, à proximité, le ruisseau de la Valdieu en 1993 (IGN n° 2347 "Quillan"). La même année, les recherches sont étendues au plateau de Sault et à sa périphérie. Plusieurs stations de présence seront alors identifiées dans de petits affluents du Rébenty comme les ruisseaux de Clote, de Fondavi et de Pailières, sur la commune de Marsa (IGN n° 2248 "Ax-les-Thermes").

En 1994 et en 1995, de nouvelles stations sont découvertes comme celle du ruisseau de Bailleurs à Sainte-Colombe sur Guette (IGN n° 2348 "Saint-Paul de Fenouillet") mais aussi plus à l'ouest sur le bassin versant atlantique, tel le Blau et ses affluents à Nébias et à Puivert (IGN n° 2247 "Lavelanet"). Quelques nouveaux sites sont aussi identifiés dans les Corbières (IGN n° 2347 "Quillan") comme celui des cascades de Fourtou. M. Cambrony découvre lui une station sur le bassin versant de l'Agly à Montfort sur Boulzane (IGN n° 2348 "Saint-Paul de Fenouillet"). Au cours des années qui vont suivre, une quinzaine de nouvelles stations vont être découvertes sur les mêmes bassins versants que précédemment avec quelques données à des altitudes plus élevées. Ainsi les sites de présence du Calotriton des Pyrénées dans l'Aude s'échelonnent

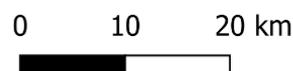
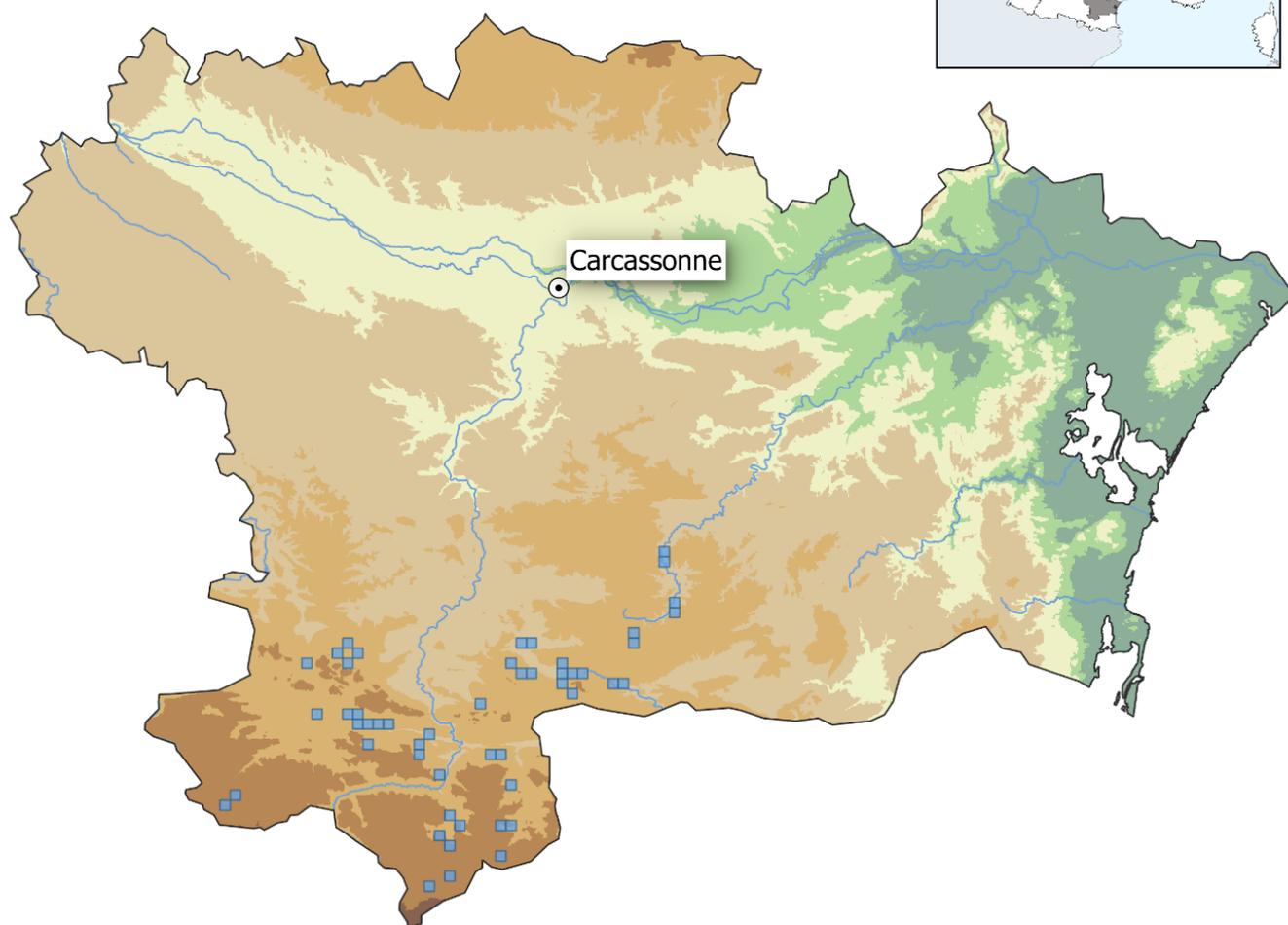
de 320 m à Rennes les Bains (IGN n° 2347 "Quillan") à 1467 m à La Fajolle (IGN n° 2248 "Ax-les-Thermes") (Le Roux 2007). En 2019, des recherches d'ADNe ont permis de découvrir deux nouveaux sites (J. Muratet, comm. pers.) et, en 2020, la Fédération Aude Claire a découvert également deux sites de présence sur des affluents de l'Orbieu (IGN n° 2347 "Quillan").

À ce jour, le département de l'Aude compte un peu plus de 40 sites de présences avec 89 % des sites qui se situent à une altitude inférieure à 1000 m. Il est utile de mentionner qu'un certain nombre de populations sont hypogées comme celle de la Font de Dotz (Bugarach), de l'exsurgence de Roque de Castille (Lanet) ou de la grotte du Majestier (Sainte-Colombe sur Guette). Pour d'autres sites comme celui de Cass-rats, la présence d'une partie souterraine est très probable au vu du nombre de pertes et de résurgences présentes. En 2020, l'espèce est connue sur 24 communes et sur 4 cartes IGN : 50000 (cf. Tableau 5, Cartes 12 et 13, Annexes 1 et 2).

Atlas préliminaire (SHF 1978) (IGN 1:50000)	1er Atlas du Languedoc-Roussillon (Geniez & Cheylan 1987) (1/8ème IGN 1:50000)	1er Atlas national (Castanet & Guyétant 1989) (IGN 1:50000)	2 nd Atlas du Languedoc-Roussillon (Geniez & Cheylan 2012) (1/8ème IGN 1:50000)	2 nd Atlas national (Lescure & Massary 2012) (IGN 1:50000)
			2247 "Lavelanet" 6, 7 et 8	2247 "Lavelanet"
		2248 "Ax-les-Thermes" = hors Aude	2248 "Ax-les-Thermes" 2, 3, 4, 6 et 7	2248 "Ax-les-Thermes"
			2347 "Quillan" 4, 6, 7 et 8	2347 "Quillan" "Observations de 1970 à 1989" = non-transmises à l'époque cf. Castanet & Guyétant (1989)
			2348 "Saint-Paul de Fenouillet" 1, 2, 5 et 6	2348 "Saint-Paul de Fenouillet"

Tableau 5 : Évolution des mentions de *C. asper* aux échelles nationale et régionale de 1978 à 2012, cartes IGN 1:50000 intéressant tout ou partie le département de l'Aude.

Tableau 5: Evolution of *C. asper* sightings at both national and regional scales from 1978 to 2012, IGN maps 1:50000 partially or entirely situated in the Aude county.



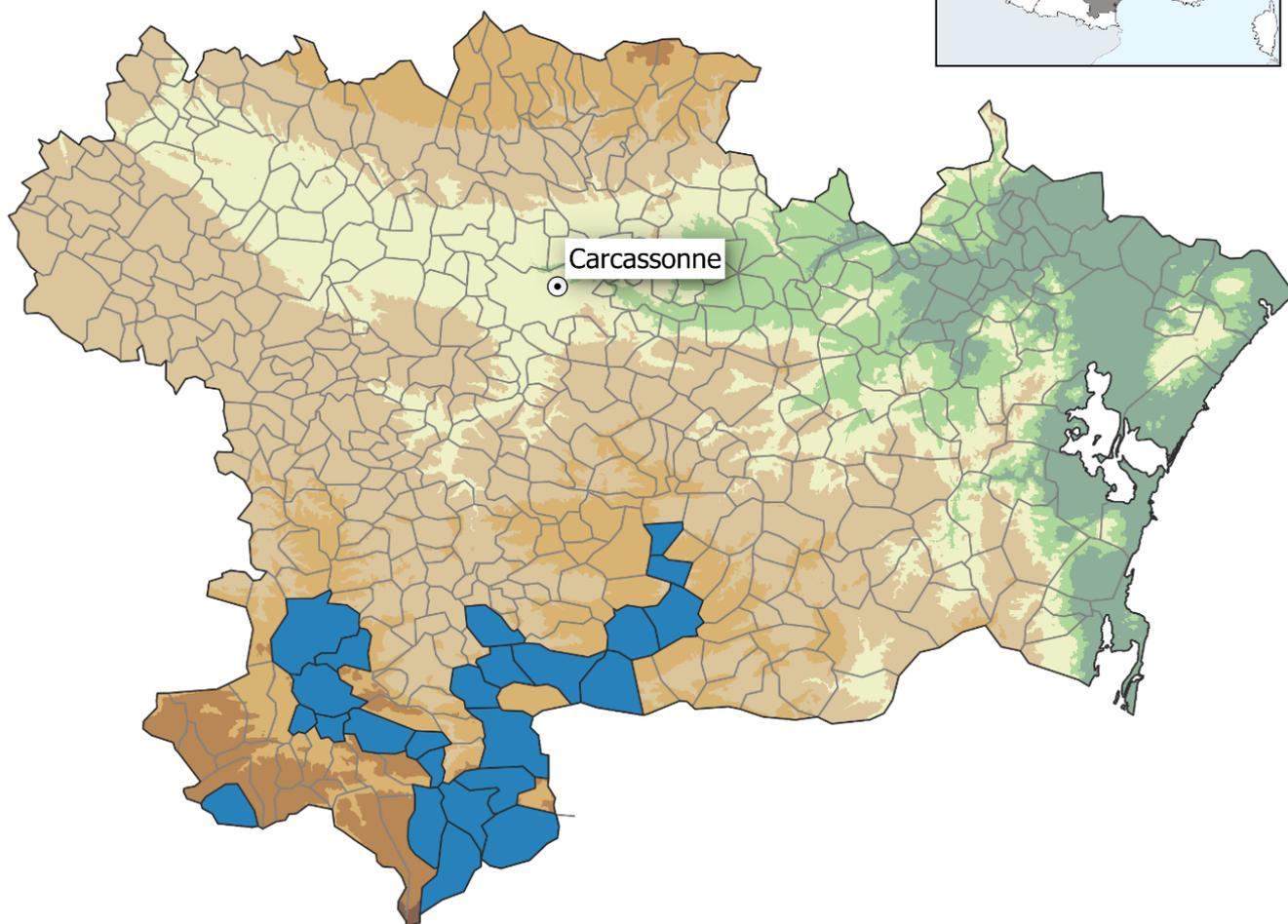
Légende

Altitude (en mètres)	— Principaux cours d'eau
<= 50	Présence de Calotriton asper (maille 1 km x 1 km)
50 - 100	
100 - 200	Sources des données : CN, SETE, Ecolab, ONF, FAC, ANA-CEN, RNR-PA, FRNC, NEO, PNP, EcoDiv
200 - 500	
500 - 1000	
1000 - 2000	
> 2000	

Sources SIG : BD Alti © IGN
Conception : Société Herpétologique de France
Version 2020

Carte 12 : Distribution actuellement connue de *C. asper* dans le département de l'Aude (maillage 1 km x 1 km).

Map 12: Current distribution map of *C. asper* in the Aude county (1 km x 1 km squares).



0 10 20 km

Légende

Altitude (en mètres)  Communes avec présence connue de *C. asper* depuis 1990 (jusqu'en 2020)

 <= 50

 50 - 100

 100 - 200

 200 - 500

 500 - 1000

 1000 - 2000

 > 2000

Sources des données : CN, SETE, Ecolab, ONF, FAC, ANA-CEN, RNR-PA, FRNC, NEO, PNP, EcoDiv

Sources SIG : BD Alti © IGN

Conception : Société Herpétologique de France - Version 2020

Carte 13 : Évolution de la distribution connue de *C. asper* dans le département de l'Aude. Communes avec présence connue à la fin du XX^{ème} siècle (Nicol 1990) VS 2020 (BDD SHF I I)

Map 13: Evolution of the known distribution area of *C. asper* in the Aude county. Cities territory with known presence from the end of the 20th century (Nicol 1990) VS nowadays.

IV.1.2.f Département des Pyrénées-Orientales

Despax (1923), comme nous l'avons vu précédemment, ne mentionne aucune donnée bibliographique pour ce département et lui-même n'a pas su y trouver l'espèce malgré plusieurs recherches dans le bassin versant de l'Aude ("*Étangs de Camporeils*"), le bassin versant du Têt ("*lacs de la Bouillouse*", "*Étang long et Étang Noir*", "*Étang del Vive*") et le bassin versant du Sègre ("*Étang long et Estang Llat*", "*Étang de la Coumasse et Étang Noir*", "*lac de Pradeille*"). À la même époque pourtant, sur le versant espagnol de la chaîne, *C. asper* était déjà connu jusqu'en Catalogne ("*Banyolas*" : Maluquer 1917, "*la Junquera*" : Boscà 1877, 1881), ce qui laissait supposer une présence dans les Pyrénées-Orientales (raison pour laquelle Despax l'y avait cherché). Le premier signalement de l'espèce sur ce territoire est étonnamment tardif, puisqu'il a été effectué au début des années 1960 par Combes & Knoepffler (1963) qui, à très basse altitude ("*inférieure à 250 m*" selon eux, plus probablement proche de 400 m selon l'IGN et leurs indications), ont découvert une population dans la petite vallée du Mondony (affluent rive droite du Tech), au sud d'Amélie-les-Bains : "*La colonie découverte est située au carrefour de la route de Mas Pagris et Montalba dans la vallée du Mondony, affluent torrentiel du Tech, à quelques kilomètres en amont d'Amélie-les-Bains. Il s'agit d'un minuscule ruisseau dans lequel les Truites du Mondony ne peuvent remonter*" (carte IGN n° 2450 "Arles-sur-Tech"). Peu de temps après, les mêmes auteurs ont recensé une seconde localité, qui leur avait été signalée par le botaniste et phytogéographe André Baudière : "*Cette dernière se situe dans le ruisseau de Velmanya à 18 km au sud de Vinça, à l'intersection de ce ruisseau avec la route de Velmanya à La Bastide (950 m d'altitude environ)*" (carte IGN n° 2449 "Céret"). Cette localité, située sur les contreforts du Canigou à une quinzaine de kilomètres au nord-ouest de la précédente, relève d'un bassin versant distinct, celui du Têt (Combes & Knoepffler 1964). D'après la littérature consultée, aucune nouvelle population de *C. asper* n'a ensuite été inventoriée dans les Pyrénées-Orientales et, à la fin des années 1970, l'"Atlas préliminaire des reptiles et amphibiens de France" ne le mentionne que sur les cartes IGN 1:50000 n° 2449 "Céret" et n° 2450 "Arles-sur-Tech", ce qui correspond aux deux signalements distincts de Combes & Knoepffler (1963, 1964) (SHF 1978). Deux ans plus tard, Fèlix & Grabulosa (1980) ont signalé l'espèce "*en el versant francès del massis de Les Salines*" (sans autre forme de précision), situé lui aussi sur la carte IGN "Arles-sur-Tech". Puis, dans la 1ère édition de l'"Atlas de distribution des Reptiles et Amphibiens du Languedoc-Roussillon", Geniez & Cheylan (1987) indiquent que cet amphibien "*a bien été retrouvé sur la carte d'Arles sur Tech (mais pas celle de Céret), et découvert sur celle de Prats de Mollo*". Ces auteurs proposent pour le Languedoc-Roussillon trois mentions régionales seulement : les cadrans n°s 2 et 5 de la carte n° 2450 "Arles-sur-Tech" et le cadran n°8 de la carte n° 2350 "Prats-de-Mollo – La Preste". En 1989, les cartes IGN n°s 2248 "Ax-les-Thermes" (infime partie dans les P.-O.), 2249 "Mont Louis", 2349 "Prades", 2449 "Céret" et 2549 "Argelès-sur-Mer"

sont ajoutées à l'échelle nationale, ce qui laisse entendre que de multiples découvertes (ou re-découvertes) ont eut lieu en deux ans : il s'agit en effet, dans tous les cas, de données postérieures à 1970 (Castanet & Guyétant 1989). Clergue-Gazeau (1987) est à l'origine de plusieurs de ces découvertes, omises par Nicol (1990) : "*Rivière de la Fou, affluent rive gauche du Tech, 780 m ; Affluent rive gauche du Tech, traversant les gorges de "la Fou", 770 m ; Ruisseau de Lamanère, en remontant vers la frontière, affluent rive droite du Tech ; Ruisseau de la Boudiane, affluent rive gauche du Tech, en amont de Prat de Mollo, descendant du Canigou ; [...] Ruisseau de Clots, en moyenne Cerdagne, au-dessus de la centrale de Targasonne, près de Saillagouse, 1750 m.*" (le "ruisseau de la Boudiane", s'est avéré introuvable sur les cartes actuelles et les naturalistes locaux consultés ignorent ce toponyme). Par la suite, l'espèce a fait l'objet d'une pression d'observation très supérieure à celle du passé et, une vingtaine d'années plus tard, Geniez & Cheylan (2012) ont livré une carte de répartition largement complétée pour les Pyrénées-Orientales, correspondant à la découverte de plusieurs localités nouvelles. À l'échelle nationale cependant (carte IGN 1:50000), on ne note pas d'évolution significative par rapport à l'atlas de 1989, contrairement au département voisin de l'Aude (cf. plus haut). Notons que le second atlas national (Lescure & Massary 2012) mentionne *C. asper* sur la carte n° 2550 "Cerbère" bien qu'il n'y existe aucune donnée de l'espèce (les données sont en Espagne, cf. Geniez & Cheylan 2012). En outre, la mention portée en 1989 sur la carte n° 2549 "Argelès-sur-Mer" reste une énigme, son origine étant toujours inconnue à ce jour (J.-C. De Massary SHF/MNHN, comm. pers.).

Dans les Pyrénées-Orientales, Nicol (1990) listait 4 communes avec présence connue à la fin du XX^{ème} siècle, mais cet auteur a omis 4 autres communes publiées par Clergue-Gazeau (1987), si bien que *C. asper* était en réalité connu de 8 communes (publiées) à cette période. Les décennies 1990 et 2000 ont ensuite apporté leur lot de localités nouvelles (découverte de l'espèce sur la Réserve Naturelle de Prats-de-Mollo), mais c'est surtout sur la période 2011-2017 qu'ont été enregistrés les progrès les plus spectaculaires. Un partenariat a été instauré entre la Fédération des Réserves Naturelles Catalanes et l'Office National des Forêts autour d'un projet associant également diverses structures du territoire (PNR-PC, CERCA Nature, Association Charles Flahault, GOR, Syndicat du Tech et Conature). On est alors passé de 35 stations connues à 60 stations en seulement 8 ans. Ce réseau a également rendu possible la vérification des données historiques dans le département. Aujourd'hui, l'espèce est connue de 28 communes dans les Pyrénées-Orientales, soit trois fois plus qu'en 1990 (zéro mention de l'espèce jusqu'en 1963, rappelons-le). Les populations concernent une soixantaine de stations distribuées de 390 m d'altitude (vallée du Mondony) (Combes & Knoepffler 1963) à "*2000 m d'altitude [...] sur le massif du Carlit (étang du Vive 2000, Ph. Pone).*" (Le Roux 2012) (l'étang du Vive se situant

à 2140 m, l'observation en question n'a pas été effectuée dans l'étang même). Ces stations de présence sont réparties dans cinq principales vallées, liées à cinq bassins fluviaux distincts (Tech, Têt, Èbre, Aude et Garonne), dont seul le dernier est atlantique (Tableau 6, Cartes 14 et 15, Annexes 1 et 2) :

- la haute vallée du Tech, à l'amont de Céret, héberge une proportion élevée des populations connues. Parmi les quelques stations inventoriées avant 2003, on peut noter que la Réserve Naturelle de Prats-de-Mollo-la-Preste a recensé l'espèce en 2000, ce qui en fait la première Réserve Naturelle du département où l'on ait découvert *C. asper*. Le milieu de ces stations au substrat schisteux à siliceux avec présence de blocs et d'arènes granitiques facilite la recherche d'individus ce qui explique en partie pourquoi elle fut la première réserve du département au sein de laquelle l'espèce a été trouvée, mais aussi le fait que les effectifs observés sont importants. *C. asper* est aussi connu de plusieurs affluents de la rivière de Lamanère, en versant nord ; du vallon de Pas d'Avet, au sud de Corsavy ; du ruisseau de Seignoural, au sud d'Arles-sur-Tech ; du Riuferret et de la vallée du Mondony où la première observation de l'espèce dans les Pyrénées-Orientales fut réalisée en 1963 (Combes & Kneppfler).

- l'espèce est relativement bien représentée dans la vallée de la Têt, qui offre un potentiel plus important (fleuve plus long que le précédent, drainant de nombreux massifs élevés avec d'importants bassins lacustres d'altitude, autour du Carlit notamment). Sans doute de par sa nature karstique, le massif du mont Coronat s'est révélé particulièrement propice à *C. asper*. En effet, il n'abrite pas moins de 10 stations, soit 1/6 des stations actuellement connues dans le département. Ce qu'il faut pondérer avec le fait que le mont Coronat fait partie du périmètre de trois réserves naturelles et a donc fait l'objet d'une pression de prospection plus importante. En ce qui concerne la vallée du Caillan, l'espèce a été découverte dans la Réserve Naturelle de Nohèdes en 2003 (obs. F. Poitevin & R. Letscher). En 2009, deux nouvelles stations ont ensuite été découvertes (Chabanier & Martin) et, en 2012, une quatrième (L. Sannier). Dans cette même vallée, d'autres stations ont été découvertes en 2017 et 2018 à proximité de la Réserve Naturelle de Conat (Espeut). Les ravins du versant sud du mont Coronat abritent également l'espèce. Malgré des prospections effectuées en 2007 et 2008 par le bureau d'étude Biotope (Rufay 2009), puis régulièrement entre 2011 et 2017 par les agents des réserves, le Calotriton des Pyrénées n'a jamais été observé dans la Réserve Naturelle de Jujols. La présence d'un individu trouvé mort dans la retenue collinaire de Jujols (alimentée par les eaux provenant de la Réserve Naturelle) indique cependant une présence plus que probable de l'espèce dans cette réserve, entourée de stations connues en versant sud (plusieurs confirmées dans la commune de Serdinyà) et dont les habitats apparaissent largement propices à *C. asper*, comme en versant nord du mont Coronat. Concernant la vallée voisine de la Rotjà, deux ravins s'y jetant abritent *C. asper* (obs. K. Goudédranche) tout comme un captage

proche de l'Abbaye Saint Martin du Canigou. Là encore, malgré de nombreuses prospections effectuées ces quinze dernières années par les agents des Réserves Naturelles Catalanes, l'espèce n'a jamais été trouvée dans les Réserves Naturelles de Py, ni de Mantet. L'espèce est également présente dans quelques affluents de la Têt comme le ruisseau du Crozes, le Lliscou, le Boulès et surtout la Lentilla. Une suspicion de présence dans la vallée de la Castellane reste à vérifier.

- le bassin versant du Sègre (affluent de l'Èbre) est – proportionnellement – peu représenté sur le territoire et peu de populations y ont été répertoriées. Il n'y a pour l'instant qu'une station connue de *C. asper* sur la rivière d'Err à proximité du Puigmal (qui n'a pas pu être confirmée lors d'une récente prospection, en 2017), une station sur l'Angoustrine près du lac des Bouillouses et une autre station dans la vallée du Campcardos (également non confirmée par Drouet en 2015). La Réserve naturelle de la vallée d'Eyne, traversée par l'Eyne, un des affluents du Sègre, n'a pas encore révélé la présence du Calotriton des Pyrénées, malgré plusieurs prospections. C'est aussi le cas de cinq cours d'eau autour de Porté-Puymorens. Le lac du Passet par contre est une station de référence qui a été confirmée à de nombreuses reprises et c'est aussi l'une des rares stations où la syntopie du Calotriton des Pyrénées et de la Truite fario est avérée. Les ravins aux alentours du lac abritent également l'espèce. Curieusement, *C. asper* n'a pas été retrouvé en 2015 dans le proche Estany de Font Vive, où il avait pourtant été observé en 1987.

- le bassin versant de l'Aude compte quant à lui une seule et unique station dans les Pyrénées-Orientales qui se situe dans la vallée du Galbe, en forêt domaniale des Camporells.

- le bassin versant de l'Ariège (atlantique, lui : affluent de la Garonne), est encore moins représenté dans les P.-O. mais l'espèce y est tout de même connue de divers ruisseaux affluents de la rive droite, près de la principauté d'Andorre et du département de l'Ariège (massifs des pics de Font Negra et du pic de Querforc).

Enfin, le bassin versant de l'Agly (qui prend sa source dans les Corbières) n'a pas fait l'objet de signalements, bien qu'une station y soit connue dans l'Aude (cf. chap. précédent).

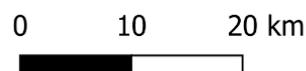
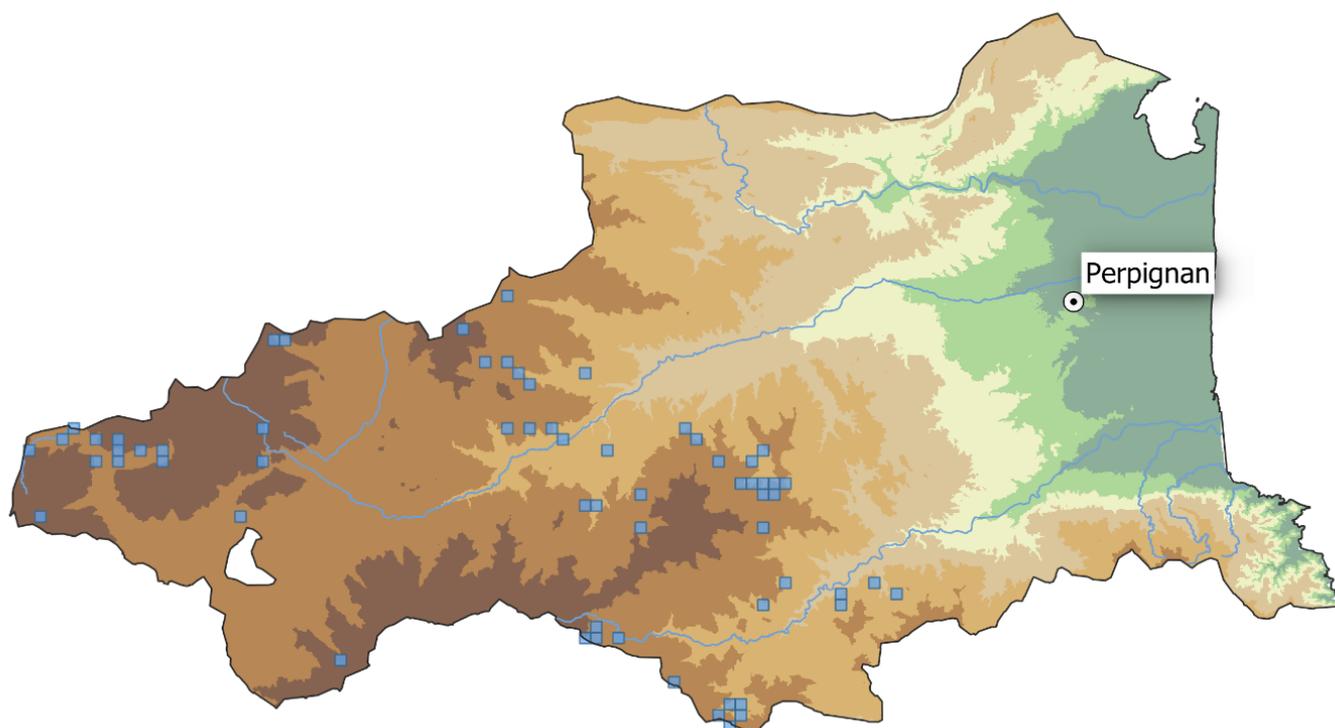
Les recherches se poursuivent dans ce département qui présente de nombreux habitats favorables, en particulier au sein des Réserves Naturelles Catalanes où l'espèce est donc connue sur Nohèdes (4 stations) et Prats-de-Mollo (3 stations). Elle a par ailleurs été découverte en limite des RN de Jujols et de Conat. Dans les réserves naturelles de Jujols, Py, Mantet et Eyne les prospections n'ont, à ce jour, donné aucun résultat. À noter que de multiples journées de prospections ont été réalisées dans la Réserve de Jujols (en 2011, 2012, 2013, 2015, 2016, 2017 et 2018), dans la Réserve de Py (en 2013 et 2018), dans la Réserve de Mantet (en 2002, 2003 et 2013) et dans la Réserve de la vallée d'Eyne (en 2008, 2009 et 2013). Par ailleurs, malgré de multiples recherches, *C. asper* n'a pas été retrouvé dans la Réserve Biologique du Canigou,

où il existait pourtant un signalement isolé (Baudran *et al.* 2014). Le travail d'inventaire doit se poursuivre dans le cadre d'un projet 2020-2021 de l'Agence de l'eau Rhône Méditerranée-Corse. Des prospections complémentaires vont donc être organisées dans les Pyrénées-Orientales, mais également dans l'Aude et en Ariège (Donezan), afin d'améliorer la connaissance sur des zones non-prospectées ou sous-prospectées, mais aussi vérifier d'anciennes stations.

Atlas préliminaire (SHF 1978) (IGN 1:50000)	1er Atlas du Languedoc-Roussillon (Geniez & Cheylan 1987) (1/8ème IGN 1:50000)	1er Atlas national (Castanet & Guyétant 1989) (IGN 1:50000)	2 nd Atlas du Languedoc-Roussillon (Geniez & Cheylan 2012) (1/8ème IGN 1:50000)	2 nd Atlas national (Lescure & Massary 2012) (IGN 1:50000)
2149 "Fontargente" (Partie hors P.-O.)		2149 "Fontargente" (Partie hors P.-O.)	2149 "Fontargente" 8	2149 "Fontargente"
		2249 "Mont-Louis"	2249 "Mont-Louis" 2 3 5 et 6	2249 "Mont-Louis"
			2250 "Saillagouse" 1 2 6 et 7 (Espagne, cf. p. 73)	
			2348 "St Paul de Fenouillet" 1 2 5 et 6 (Aude)	2348 "St Paul de Fenouillet"
		2349 "Prades"	2349 "Prades" 1 2 4 et 8	2349 "Prades"
	2350 "Prats-de-Mollo" 8	2350 "Prats-de-Mollo"	2350 "Prats-de-Mollo" 1 2 3 7 et 8	2350 "Prats-de-Mollo"
2449 "Céret"		2449 "Céret"	2449 "Céret" 5	2449 "Céret" "Observations de 1970 à 1989" seulement
2450 "Arles-sur-Tech"	2450 "Arles-sur-Tech" 2 et 5	2450 "Arles-sur-Tech"	2450 "Arles-sur-Tech" 2 3 4 5 et 6	2450 "Arles-sur-Tech" "Observations de 1970 à 1989" seulement
		2549 "Argelès-sur-Mer"		
			2550 "Cerbère" 2 (Espagne, cf. p. 73)	2550 "Cerbère" (Espagne: cf. Geniez & Cheylan 2012)

Tableau 6 : Évolution des mentions de *C. asper* aux échelles nationale et régionale de 1978 à 2012, cartes IGN 1:50000 intéressant tout ou partie le département des Pyrénées-Orientales.

Tableau 6: Evolution of *C. asper* sightings at both national and regional scales from 1978 to 2012, IGN maps 1:50000 partially or entirely situated in the Pyrénées-Orientales county.



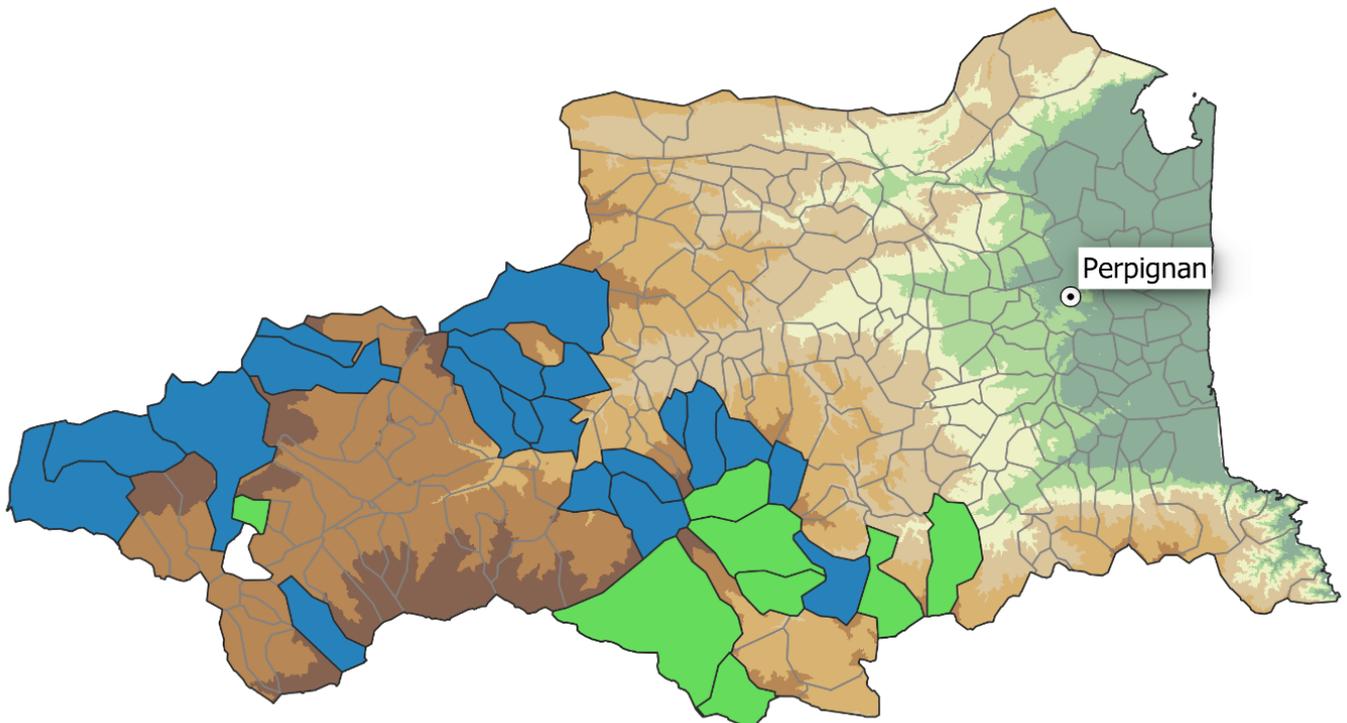
Légende

Altitude (en mètres)	— Principaux cours d'eau
<= 50	Présence de Calotriton asper (maille 1 km x 1 km)
50 - 100	
100 - 200	Sources des données : CN, SETE, Ecolab, ONF, FAC,
200 - 500	ANA-CEN, RNR-PA, FRNC, NEO, PNP, EcoDiv
500 - 1000	
1000 - 2000	
> 2000	

Sources SIG : BD Alti © IGN
Conception : Société Herpétologique de France
Version 2020

Carte 14 : Distribution actuellement connue de *C. asper* dans le département des Pyrénées-Orientales (maillage 1 km x 1 km).

Map 14: Current distribution map of *C. asper* in the Pyrénées-Orientales county (1 km x 1 km squares).



Légende

Altitude (en mètres)		Communes avec présence connue de <i>C. asper</i> en 1990 (d'après Nicol 1990) avec nouvelles observations depuis	
	<= 50		Communes avec présence connue de <i>C. asper</i> depuis 1990 (jusqu'en 2020)
	50 - 100		
	100 - 200		
	200 - 500		
	500 - 1000		
	1000 - 2000		
	> 2000		

Sources des données : CN, SETE, Ecolab, ONF, FAC, ANA-CEN, RNR-PA, FRNC, NEO, PNP, EcoDiv

Sources SIG : BD Alti © IGN

Conception : Société Herpétologique de France - Version 2020

Carte 15 : Évolution de la distribution connue de *C. asper* dans le département des Pyrénées-Orientales. Communes avec présence connue à la fin du XX^{ème} siècle (Nicol 1990) VS 2020 (BDD SHF 66)

Map 15: Evolution of the known distribution area of *C. asper* in the Pyrénées-Orientales county. Cities territory with known presence from the end of the 20th century (Nicol 1990) VS nowadays.

IV.1.3. CONSIDÉRATIONS CARTOGRAPHIQUES

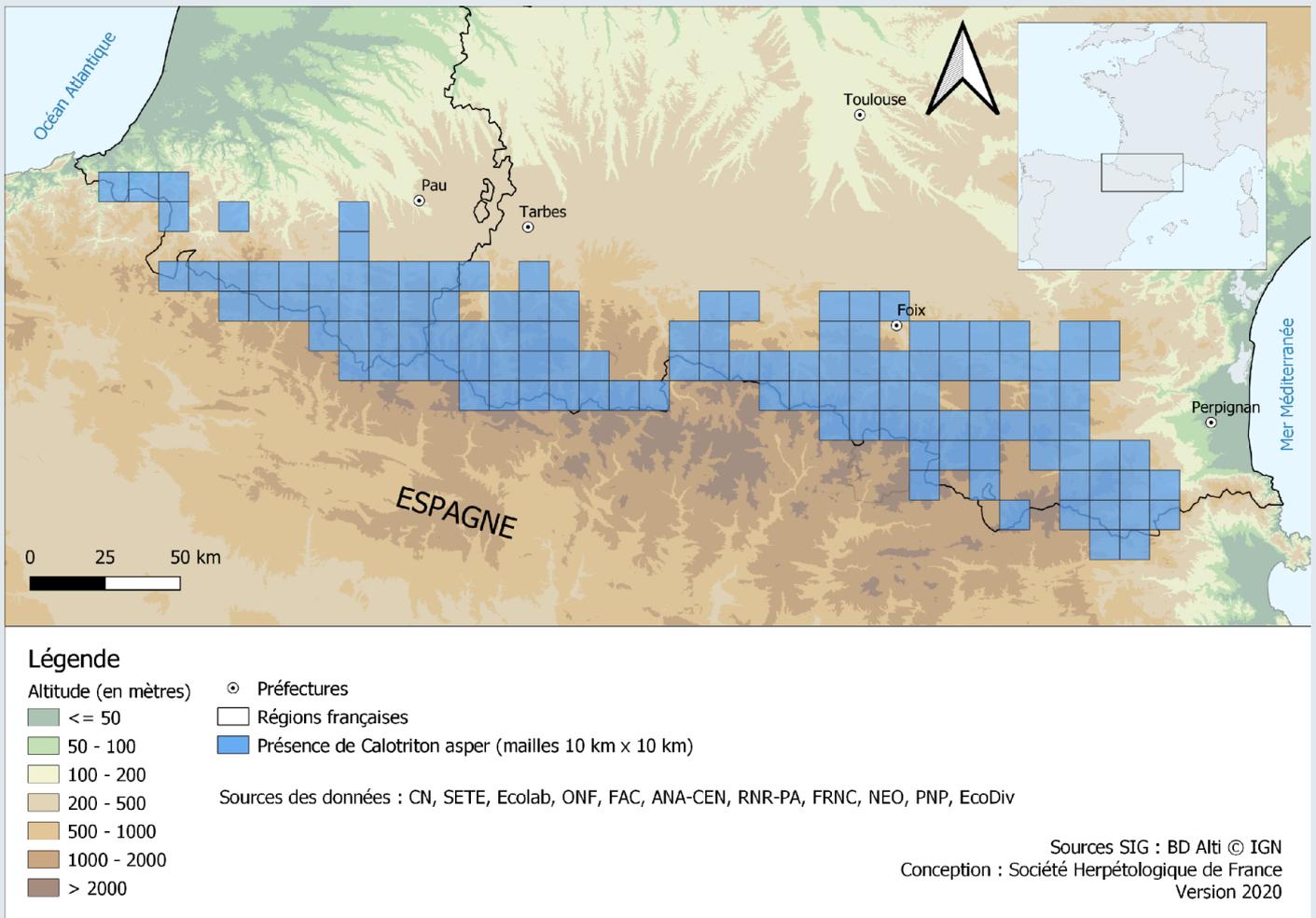
Les cartographies de *C. asper* habituellement proposées par les atlas de répartition et diverses publications scientifiques (maille IGN 1:50000, maille 10 km x 10 km ou *a fortiori* simple enveloppe approximative comme celle de l'UICN cf. Bosch *et al.* 2009) donnent la trompeuse impression d'une répartition pyrénéenne compacte et continue, ce qui est loin d'être le cas en réalité. En effet, les observations disponibles sont concentrées sur les têtes hautes de bassin versant (types 1 et 2 de la classification de Strahler), sur 2 ou 3 kilomètres de ruisseau, rarement plus et souvent moins (surtout à basse altitude). Les populations inventoriées à ce jour sont donc toutes plus ou moins distantes les unes des autres et déconnectées entre elles, ce qui est d'ailleurs bien révélé par la phylogéographie moléculaire de l'espèce (voir Chapitre V "Phylogéographie moléculaire") (Milà 2010 ; Valbuena-Ureña *et al.* 2013 ; Oromi 2018 ; Valbuena-Ureña 2018 ; Lucati *et al.* 2020). En optant pour des représentations cartographiques plus conformes à cette réalité matérielle (maille 1 km x 1 km, points d'observation ou linéaires de cours d'eau), on mesure mieux le degré de fragmentation de l'aire et l'isolement relatif des différentes populations qui, dans la grande majorité des cas, constituent chacune des unités de conservation (voire probablement évolutives) autonomes. L'effort de prospection étant aujourd'hui plutôt correct (tout en restant bien sûr perfectible), les cartographies actuelles plus précises que la maille 10 km x 10 km (linéaires de cours d'eau, dans l'idéal) peuvent être considérées comme assez réalistes. Nous invitons donc les structures susceptibles de valoriser ces informations cartographiques (INPN, UICN, etc.) à privilégier cette approche-là.

Dans les Pyrénées françaises, le récent exercice d'évaluation de l'état de conservation des espèces et habitats d'intérêt communautaire (INPN/MNHN), mentionné en introduction, a été l'occasion d'estimer la surface de l'aire d'occurrence de *C. asper* en France. Ce travail, mené en collaboration avec les experts locaux (coordinateurs départementaux et régionaux) de la SHF, a pour la première fois été réalisé sur la base des mailles 1 km x 1 km avec présence connue, qui était de 679 très exactement fin 2018, soit 679 km². Si cette surface avait été estimée au moyen du nombre de mailles 10 km x 10 km avec présence, la valeur obtenue aurait été très supérieure et très irréaliste (16700 km², soit plus de 20 fois supérieure) (Pottier 2018).

À titre informatif et comparatif, sur le versant sud des Pyrénées, le nombre de mailles 10 km x 10 km avec présence avérée était de 190 en 2002 (Montori *et al.* 2002) et proche de 207 en 2018 si l'on se réfère à la cartographie en ligne proposée à cette date par le SIARE de l'Asociacion Herpetologica Española (AHE) (une certaine prudence s'impose ici, car il n'est pas certain que les données à l'origine de ces mailles 10 km x 10 km supplémentaires aient toutes été homologuées début 2020). En considérant prudemment une valeur de 200 mailles 10 km x 10 km avec présence en Espagne et en Andorre, on aboutit à une aire d'occurrence de 20 000 km² (Carte 16) pour le versant sud qui, donc, doit certainement être fortement revue à la baisse si l'on souhaite disposer d'une estimation plus réaliste, conforme à l'écologie très spécialisée de l'espèce (têtes hautes de bassins versants) et à sa répartition très morcelée (Cartes 17 et 18). Il serait donc intéressant, comme pour le versant français, de pouvoir disposer du nombre de mailles 1 km x 1 km avec présence avérée sur le versant espagnol et andorran (probablement plus proche de 2 000 km² que de 20 000 km²).

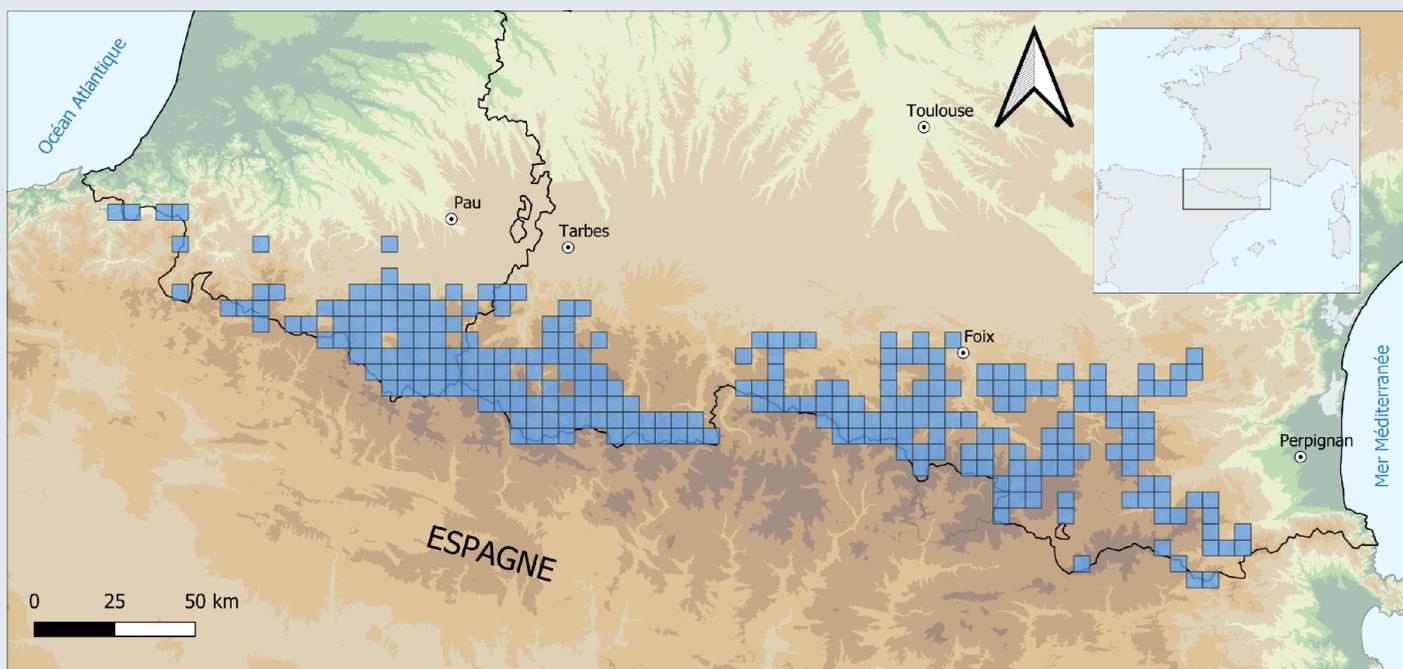
Une autre possibilité de représentation cartographique des zones de présence de l'espèce est une représentation des observations à l'échelle des sous-bassins versants (Carte 19). Cette représentation nous paraît ici également pertinente, du fait de la présence de l'espèce le long des cours d'eau, bien souvent de manière intermittente. Cette localisation par "zone" permet donc d'avoir un degré de représentativité global de l'espèce sur le long de la chaîne pyrénéenne.

Suite aux campagnes de prospections réalisées ces dernières années en particulier, nous estimons avoir une bonne représentation de l'aire de répartition actuelle du Calotriton des Pyrénées. Pour autant, la totalité des milieux *a priori* favorables du versant français n'a pas été prospectée et de nombreuses localités nouvelles peuvent encore être découvertes. En outre, si la répétition des recherches dans les zones jusque-là prospectées négativement venait à se révéler toujours infructueuse, cela permettra d'obtenir des probabilités d'absence significatives pour certains bassins versants et massifs.



Carte 16 : Répartition connue de *Calotriton asper* dans les Pyrénées françaises, maille 10 km x 10 km (Source : BDD SHF) : le choix de cette maille génère une impression de connexion des populations et d'unité de l'aire de répartition.

Map 16: Current distribution area of *Calotriton asper* in the French Pyrenees, 10 km x 10 km grid. This grid scale suggests a strong connexion between populations.



Légende

Altitude (en mètres)

<= 50

50 - 100

100 - 200

200 - 500

500 - 1000

1000 - 2000

> 2000

⊙ Préfectures

▭ Régions françaises

■ Présence de *Calotriton asper* (mailles 5 km x 5 km)

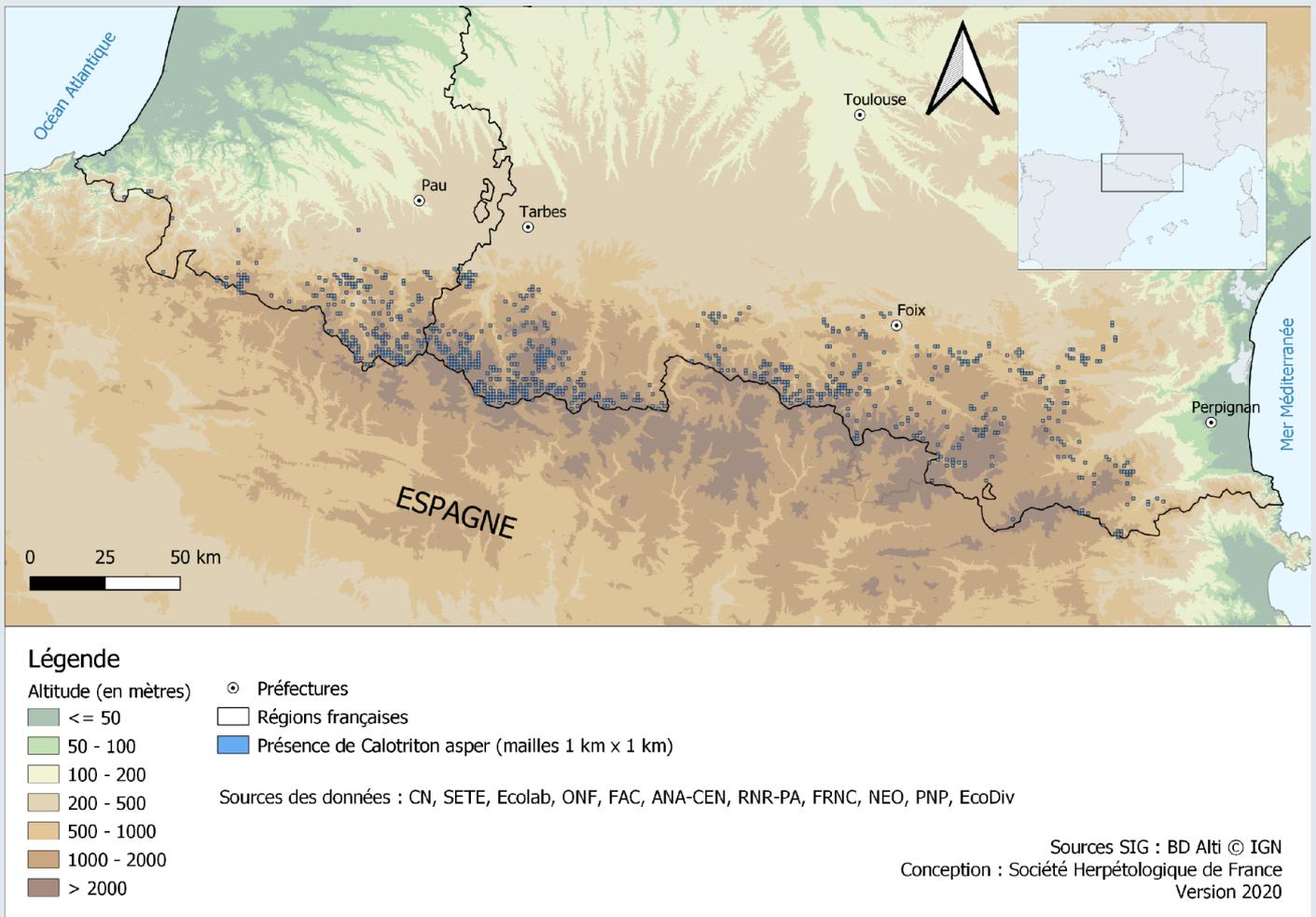
Sources des données : CN, SETE, Ecolab, ONF, FAC, ANA-CEN, RNR-PA, FRNC, NEO, PNP, EcoDiv

Sources SIG : BD Alti © IGN

Conception : Société Herpétologique de France
Version 2020

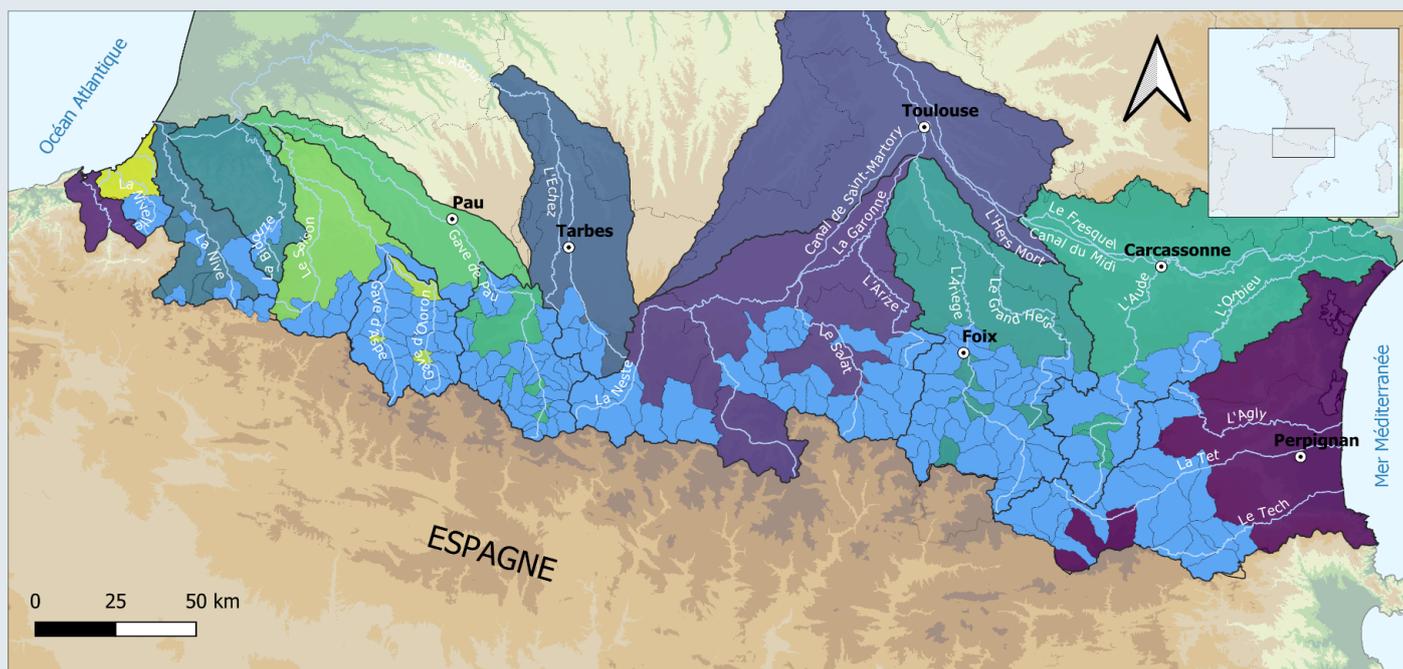
Carte 17 : Répartition connue de *Calotriton asper* dans les Pyrénées françaises, maille 5 km x 5 km (Source : BDD SHF) : l'impression de connexion et d'unité de l'aire est déjà moindre.

Map 17: Current distribution area of *Calotriton asper* in the French Pyrenees, 5 km x 5 km grid. The impression of range unity and interconnection between populations is lesser.



Carte 18 : Répartition connue de *Calotriton asper* dans les Pyrénées françaises, maille 1 km x 1 km (Source : BDD SHF) : la réalité matérielle d'une aire fragmentée, avec des populations déconnectées, est ici bien restituée.

Map 18: Current distribution area of *Calotriton asper* in the French Pyrenees, 1 km x 1 km. The grid scales reveals here the reality of disconnected populations.



Légende

- Zones hydrographiques (BD Carthage) avec observations de *C. asper*
- L'Adour du confluent des Gaves Réunis au confluent de la Nive
- L'Ariège
- Secteurs hydrographiques (BD Carthage)
- L'Aude de sa source à la Méditerranée
- Côtiers de la frontière espagnole - l'Aude et el Segre (bassin français)
- Le Gave de Pau de sa source au confluent du Bézaz
- La Bidasoa du confluent du Rio Latsa à l'océan
- Le Gave de Pau du confluent du Bézaz (inclus) au confluent de l'Adour
- La Garonne de sa source au confluent de l'Ariège
- Le Gave d'Oloron
- La Garonne du confluent de l'Ariège au confluent du Tarn
- Le Gave d'Ossau
- L'Adour de sa source au confluent du Larcis
- Les côtières de l'embouchure de l'Adour au confluent de l'Unbin (inclus)
- L'Adour du confluent de la Nive (incluse) à l'océan

Sources SIG : BD Alti © IGN Version 2020
 Conception : Société Herpétologique de France
 Sources des données : CN, SETE, Ecolab, ONF, FAC,
 ANA-CEN, RNR-PA, FRNC, NEO, PNP, EcoDiv

Carte 19 : Répartition connue de *Calotriton asper* dans les Pyrénées françaises par sous-bassin versant (Source : BDD SHF) : le choix de cette représentation paraît pertinent, du fait de la présence de l'espèce le long des cours d'eau, bien souvent de manière intermittente.

Map 19: Current distribution area of *Calotriton asper* in the French Pyrenees, at the sub-watershed scale. This representation seems relevant here, due to the presence of this species along intermittent watercourses.

IV.2. BIOGÉOGRAPHIE

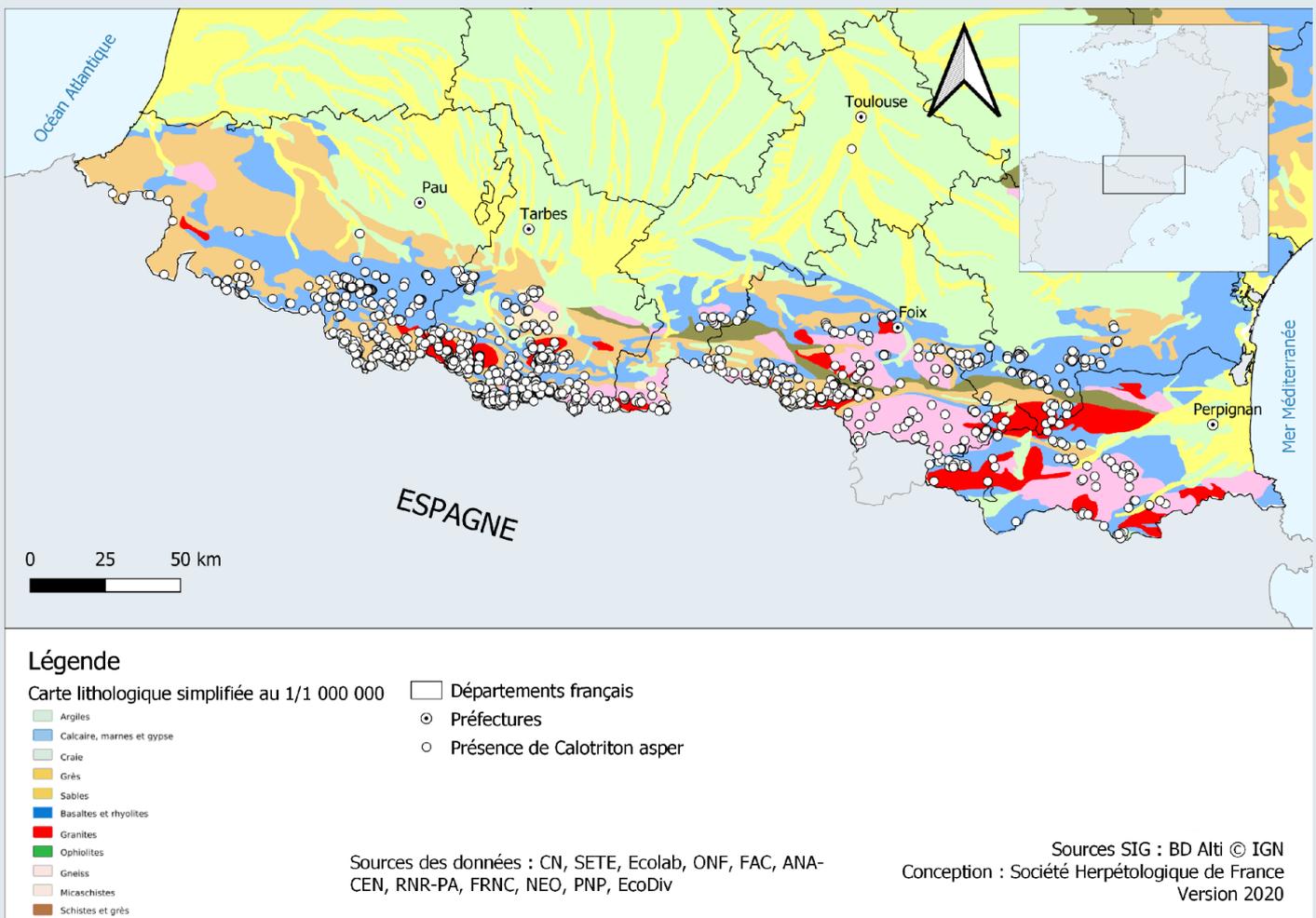
IV.2.1. Le socle géologique

L'aire de répartition de *C. asper* couvre l'intégralité des Pyrénées au sens géomorphologique du terme, c'est à dire les trois entités classiquement distinguées par les géologues (Canérot 2008) :

- zone nord-pyrénéenne
- haute chaîne primaire (ou "zone axiale")
- zone sud-pyrénéenne

À certains endroits (Plantaurel, Corbières...), la limite nord de l'espèce semble suivre assez précisément l'interface de la zone nord-pyrénéenne et de la zone sous-pyrénéenne.

Il n'existe manifestement pas de contre-sélection par la géologie à l'échelle de la chaîne, *C. asper* occupant aussi bien des entités sédimentaires (calcaires etc. des Corbières par ex.) que plutoniques (granodiorites etc. du Néouvielle par ex.) ou métamorphiques (gneiss etc. de l'Aston par ex. ; Carte 20). Les cours d'eau occupés circulent donc au sein de roches très variées (y compris parfois une matière organique fossile : la tourbe). Par contre, la structure du lit mineur semble jouer un rôle déterminant et sa stabilité semble beaucoup importer, pour d'évidents motifs mécaniques. Les cours d'eau à lit mineur non-stabilisé et mouvant (en cas de crue), ne permettent manifestement pas à l'espèce de se maintenir et elle y est généralement absente. Les cours d'eau à lit mineur stable ou très peu mouvant, offrant des refuges sûrs en cas de crue ou peu sujets aux crues, sont les plus favorables (roche mère massive fissurée et/ou gros blocs et/ou faibles variations de débit ; voir Chapitre VI "Écologie, Biologie").



Carte 20 : Superposition des points de présence de *C. asper* à la carte lithologique simplifiée des Pyrénées françaises, éditée par le BRGM. L'espèce se rencontre sur des roches très variées (plutoniques, sédimentaires, métamorphiques, etc.) et il n'existe manifestement pas de contre-sélection dans ce domaine-là, à l'échelle de la chaîne.

Map 20: Overlap between the occurrence of *C. asper* with the simplified lithological map of the French Pyrenees, published by the BRGM. The species is found on a variety of rocks (plutonic, sedimentary, metamorphic, etc.). It seems to be no conterselection regarding on this feature at the mountain scale.

IV.2.2. LE CONTEXTE CLIMATIQUE

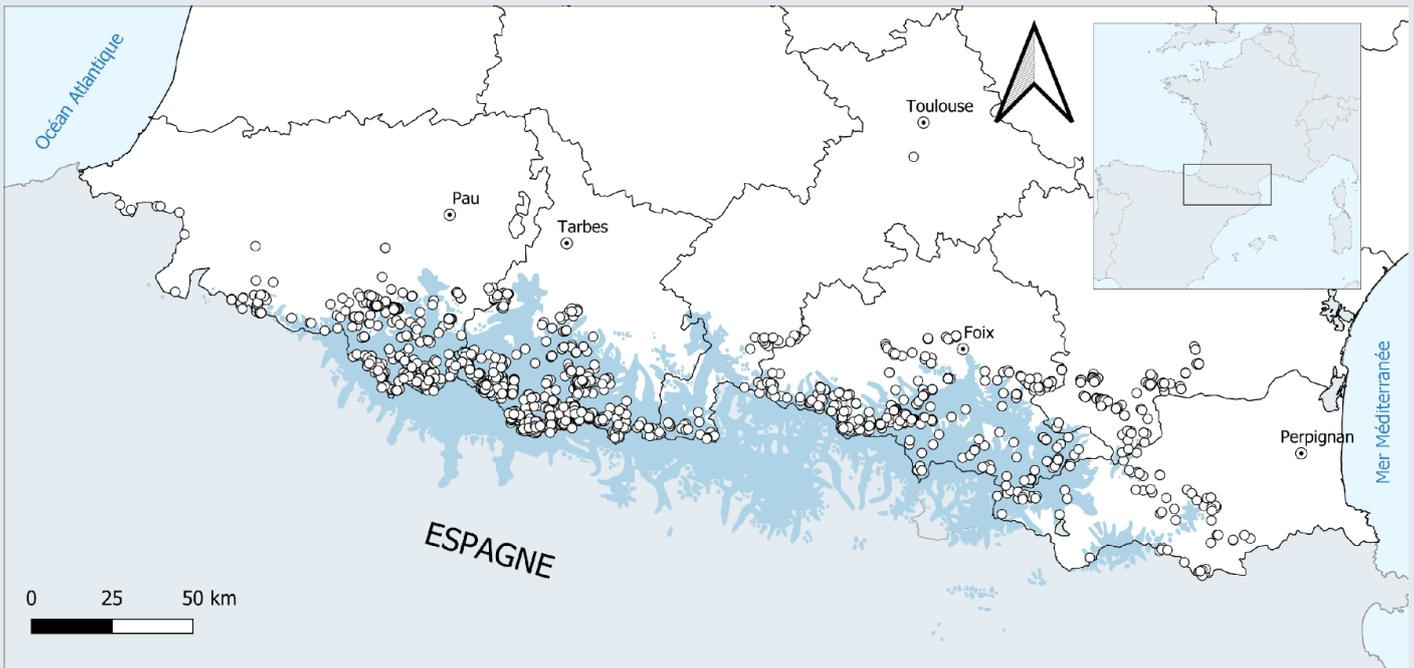
Rappelons préalablement que l'aire de répartition de *C. asper* a périodiquement connu de profonds remaniements, imposés par les oscillations climatiques du Pléistocène, qui ont fortement contribué à modeler la phylogéographie de l'espèce (voir Chapitre V "Phylogéographie moléculaire", voir Carte 21). Durant le dernier maximum glaciaire (-20 000 ans environ, Pléistocène supérieur), les massifs intra-pyrénéens étaient largement englacés (Calvet *et al.* 2011) et, en périphérie nord-ouest de la chaîne, aux environs de 300 m d'altitude, la température annuelle moyenne a été estimée à -4°C (pour rappel, l'isotherme annuel de 0°C se situe actuellement à l'étage alpin supérieur, aux environs de 2700 m). Les précipitations y étaient de surcroît très peu abondantes, de l'ordre de 30 cm/an seulement (Jalut & Turu i Michels 2006). Il est évident que, dans ce type de contexte climatique, *C. asper* ne pouvait pas occuper la plupart des zones qu'il occupe actuellement, à commencer par les massifs élevés de la zone axiale. Son aire de répartition devait être surtout circum-pyrénéenne, avec divers refuges glaciaires à basse altitude (extrémités ouest et est de la chaîne, reliefs pré-pyrénéens voire collines du piémont...).

Les populations de la haute chaîne - soit une part importante de l'aire de répartition, Carte 21 - sont donc issues d'une reconquête opérée postérieurement au dernier maximum glaciaire. Aujourd'hui, en rapport avec l'ampleur même de sa distribution au sein de la chaîne (400 km entre océan Atlantique et mer Méditerranée, de 110 m à 2330 m d'altitude), les contextes climatiques des localités occupées par *C. asper* sont variés (Carte 22). Ils relèvent de 6 types distincts sur les 8 identifiés par Joly *et al.* (2010) en France et, fait remarquable, les deux types les plus secs et les plus chauds, fortement apparentés d'après ces auteurs, ne sont pas représentés au sein de l'aire (type 7 : "Climat du bassin du Sud-Ouest" et type 8 : "Climat méditerranéen franc"). Compte tenu du profil écologique même de l'espèce (voir Chapitre VI "Écologie, Biologie"), tributaire d'eaux fraîches et oxygénées appelant un climat plutôt frais et pluvieux, cela n'est évidemment pas surprenant. Ainsi par exemple, bien que très proches de la zone méditerranéenne, les stations des Corbières décrites par Le Roux (2007) présentent clairement un micro-climat particulier, non-méditerranéen (pluviométrie d'environ 100 cm/an, plutôt bien répartie sur l'année ; Kessler & Chambraud 1990).



La variabilité phénotypique de *C. asper* est assez importante. Ici, deux individus d'une même population de la vallée d'Ossau (Pyrénées-Atlantiques), 13/07/2020. M. Berroneau

Phenotypic variability is quite important within *C. asper*. Here, two individuals from the valley of Ossau (Pyrénées-Atlantiques county), 13/07/2020. M. Berroneau.



Légende

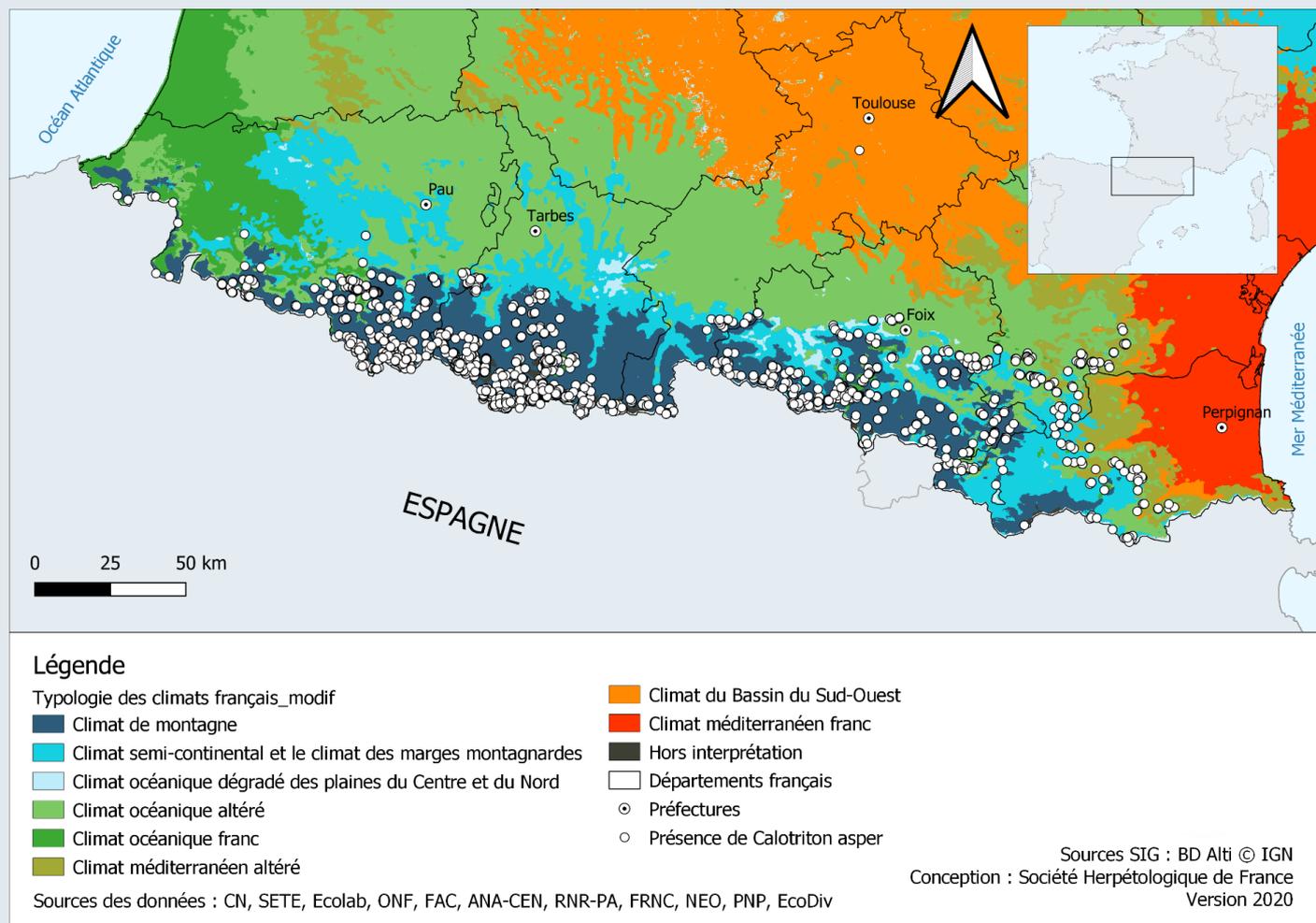
- Zones englacées lors du dernier maximum glaciaire (d'après Calvet et al. 2011)
- Départements français
- Préfectures
- Présence de *Calotriton asper*

Sources des données : CN, SETE, Ecolab, ONF, FAC, ANA-CEN, RNR-PA, FRNC, NEO, PNP, EcoDiv

Sources SIG : BD Alti © IGN
 Conception : Société Herpétologique de France
 Version 2020

Carte 21 : Superposition des points de présence de *C. asper* connus en 2020 avec les zones probablement englacées (ici sur fond bleu) dans les Pyrénées durant le dernier maximum glaciaire (Pléistocène supérieur). Vraisemblablement, *C. asper* ne pouvait qu'être absent d'une bonne partie de son aire de répartition actuelle, suggérant que les actuelles populations de la zone axiale pourraient être issues d'une reconquête postérieure à cette période-là (d'après Calvet et al. 2011).

Map 21 : Overlap of the current occurrence of *C. asper* with the potential frozen area (in blue) in the Pyrenees during the last glacial maximum (Late Pleistocene). Probably, *C. asper* could only be absent from a large part of its current range (here on blue background). As a result, current populations located at high elevation in the central axis could come from a "recent" recolonisation process (from Calvet et al. 2011).



Carte 22 : Répartition actuelle de *C. asper* superposée aux entités climatiques intéressant les Pyrénées et leur périphérie (d'après Joly et al. 2010). L'absence de données en domaine climatique méditerranéen (rouge) est frappante mais peu étonnante.

Map 22: Current distribution of *C. asper* overlaying the climate areas from the Pyrenees (Joly et al. 2010). Missing data of *C. asper* in the Mediterranean climate (in red) is striking but expected.

IV.2.3. LES IMPLICATIONS BIOGÉOGRAPHIQUES

L'aire de répartition de *C. asper* couvre dans les Pyrénées françaises 5 étages bioclimatiques : planitiaire, collinéen, montagnard, subalpin et alpin, avec de nombreuses variantes locales pour ce qui concerne les séries de végétation associées, en lien avec le climat et la géologie (Païs 1984 in Dupias 1985, voir Carte 23 et Fig. 19) :

- étage atlantique (seul étage planitiaire représenté dans l'aire de *C. asper*)
- étage collinéen subatlantique
- étage collinéen médio-européen
- étage collinéen supra-méditerranéen
- étage montagnard atlantique
- étage montagnard médio-européen
- étage montagnard méditerranéo-continental
- étage subalpin (faciès occidental, central et oriental)
- étage alpin (faciès occidental, central et oriental).

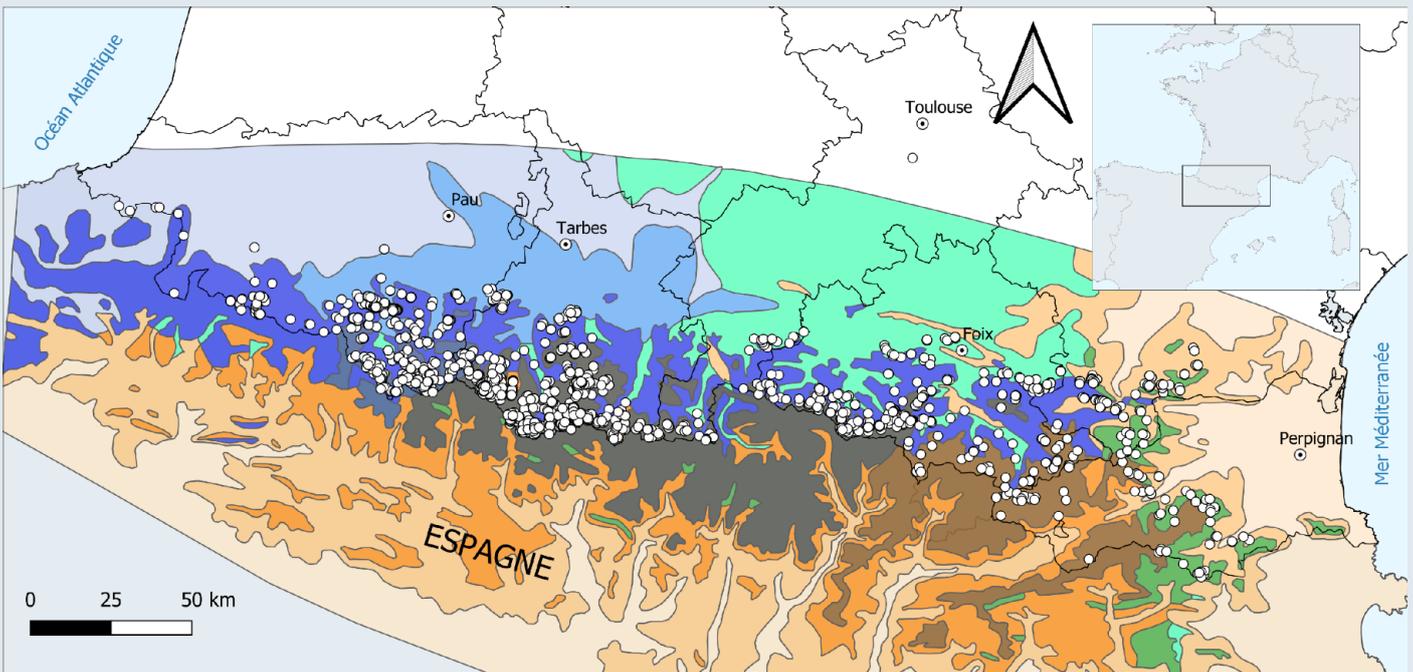
En contexte climatique à tendance contre-sélective pour cette espèce sténotherme d'eau froide ($< 15^{\circ}\text{C}$), comme c'est le cas en proche périphérie externe du type 8 ("Climat méditerranéen franc"), les populations s'avèrent liées à des séries de végétation indicatrices d'un micro-climat topographique frais et humide, celle du Hêtre en particulier. Le massif des Corbières (Aude) est là encore assez révélateur à cet égard, où la plupart des populations inventoriées sont situées à basse altitude (< 1000 m, localement < 500 m) dans des talwegs très encaissés et très ombragés où le Hêtre est souvent présent (Le Roux 2007).

L'environnement terrestre des cours d'eau et plans d'eau occupés est donc hautement variable, allant de purement forestier à purement steppique (Carte 23) :

- forêts caducifoliées aux étages planitiaire et collinéen (chênes, Hêtre, tilleuls, Frêne élevé, Aulne glutineux, Pin de Salzmann, Buis ...).
- forêts de résineux ou mixtes à l'étage montagnard (Sapin pectiné, Pin sylvestre, Hêtre, Frêne élevé, tilleuls...), plus localement landes ou prairies.

- forêts claires (de Pins à crochets, typiquement), landes ou pelouses à l'étage subalpin.
- steppes et pelouses à graminées à l'étage alpin.

À ces contextes-là s'ajoute bien sûr le contexte de cavités souterraines, occupées localement par les populations hypogées.



Légende

- | | |
|------------------------------------|--|
| Etages de végétation | Etage montagnard médio-européen |
| Etage atlantique | Etage montagnard méditerranéo-continentale |
| Etage collinéen médio-européen | Etages subalpin et alpin : faciès central |
| Etage collinéen subatlantique | Etages subalpin et alpin : faciès occidental |
| Etage collinéen supraméditerranéen | Etages subalpin et alpin : faciès oriental |
| Etage mésoméditerranéen | Départements français |
| Etage montagnard atlantique | ○ Présence de Calotriton asper |

Sources SIG : BD Alti © IGN
 Conception : Société Herpétologique de France
 Version 2020
 D'après País 1984 in Dupias 1985, adapté

Sources des données : CN, SETE, Ecolab, ONF, FAC, ANA-CEN, RNR-PA, FRNC, NEO, PNP, EcoDiv

Carte 23 : Distribution connue de *C. asper* en France, superposée à la carte de la végétation synthétique éditée par le CNRS (País 1984 in Dupias 1985). Le lien avec les étages de végétation indicateurs de fraîcheur et d'humidité est particulièrement lisible.

Map 23: Current distribution of *C. asper* in France overlaying with the summarized map of vegetation (País 1984 in Dupias 1985). The link with vegetation levels indicating coolness and humidity is particularly clear.

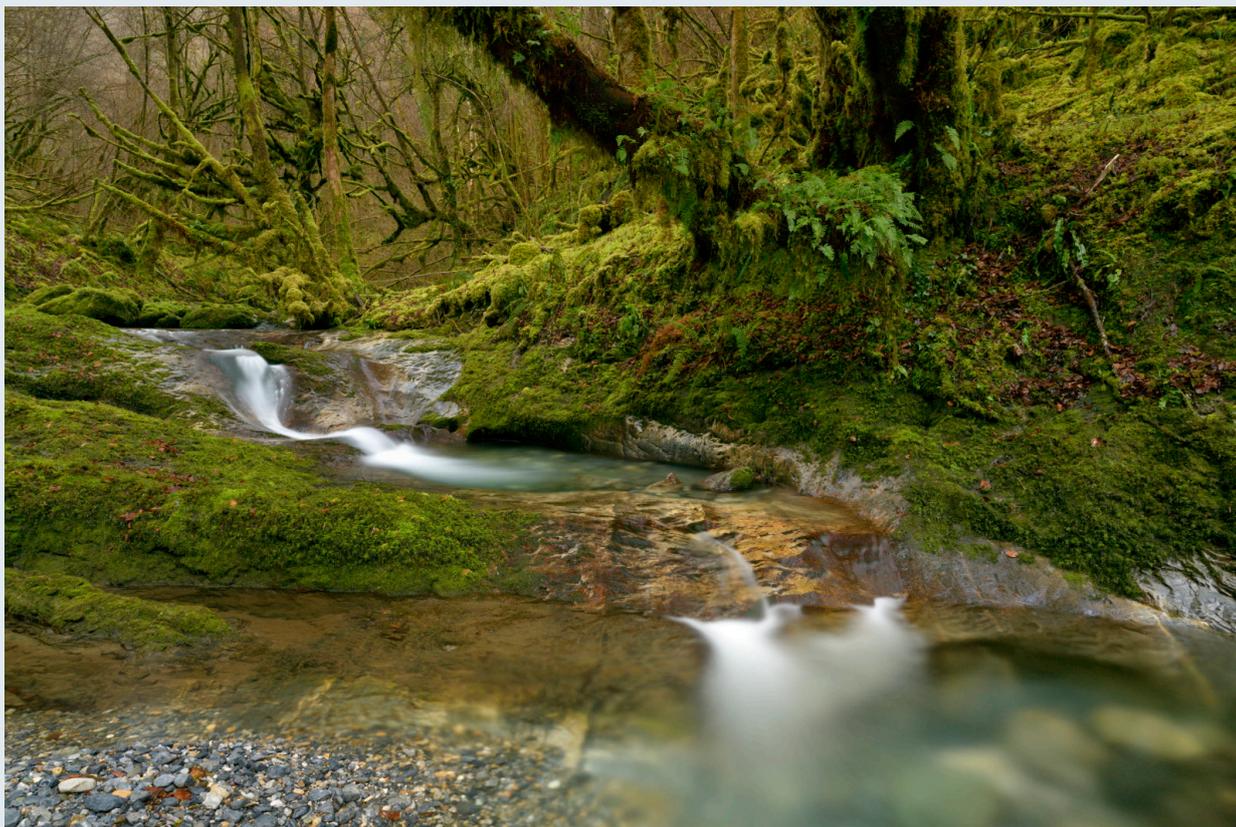


Figure 19 : Deux exemples cardinaux d'environnements terrestres pour les ruisseaux occupés par *C. asper* (Hautes-Pyrénées), illustrant l'ampleur de sa distribution verticale : en haut, forêt caducifoliée vers 450 m d'altitude (étage collinéen sub-atlantique, massif du Pibeste-Granquet) ; en bas : pelouse vers 1900 m (étage subalpin, faciès central, massif du pic du Midi de Bigorre). © G. Pottier.

Figure 19: Two extreme examples of terrestrial environments of streams occupied by *C. asper* (Hautes-Pyrénées county), showing his large altitudinal distribution : up, a deciduous forest near 450 m a.s.l. (sub-atlantic hill belt, Pibeste-Granquet area); down, a lawn near 1900 m a.s.l. (subalpine belt, pic du Midi de Bigorre area). © G. Pottier.

V. PHYLOGÉOGRAPHIE MOLÉCULAIRE

V.1. Les marqueurs moléculaires : une révolution dans les S.V.T.

Depuis plusieurs décennies, le développement et l'utilisation d'une multitude d'outils moléculaires en écologie et en systématique ont complètement révolutionné nos connaissances sur les espèces. Dans les années 2000, Paul Hebert, chercheur à l'Université de Guelph au Canada, propose une nouvelle méthode pour la détermination de l'appartenance d'un individu à une espèce donnée, appelée le "code-barre" moléculaire (ou "barcoding moléculaire"). Même si, à cette période, l'identification des espèces à partir de leur génome n'est pas nouvelle, la méthode de "barcoding" offre la particularité de reposer sur une courte séquence d'ADN, supposée être identique entre les individus d'une même espèce, mais différente d'une espèce à l'autre. Le "barcoding" suffirait donc à différencier tous les taxons (Hebert *et al.* 2003, 2004), offrant de nombreux avantages en terme de facilité d'utilisation.

Un des premiers "code-barres" proposé par l'équipe de Paul Hebert est un gène mitochondrial, codant pour la première sous-unité de la cytochrome c oxydase (COI). Même si le COI a permis la discrimination de nombreuses espèces pour le règne animal, ce marqueur n'est pas considéré comme étant le plus approprié chez certains taxons, en particulier chez les amphibiens (Vences *et al.* 2005) et chez les mammifères, pour lesquels le gène 16S et le gène Cytochrome b (Cytb), un autre gène mitochondrial, se sont révélés être les plus pertinents, respectivement. Ces marqueurs, issus de l'ADN mitochondrial, sont largement utilisés depuis des années dans les études phylogéographiques pour l'estimation du passé démographique et évolutif des espèces (Ballard & Whitlock 2004). Malgré de nombreux avantages (Brown *et al.* 1979 ; Moritz *et al.* 1987 ; Avise 2000 ; Zink & Barrowclough 2008), la transmission des gènes mitochondriaux est uniquement maternelle, ce qui signifie que les résultats obtenus via ces marqueurs ne concernent qu'une partie de l'histoire évolutive de l'espèce considérée. Par conséquent, il est vite devenu nécessaire d'utiliser d'autres marqueurs pour obtenir une vision plus complète et plus précise du passé démographique et évolutif des espèces. Parmi les autres marqueurs utilisables, les études se tournent de plus en plus vers les marqueurs issus de l'ADN nucléaire, tels que les microsatellites, définis comme étant de courtes séquences d'ADN nucléaire formées de répétitions en tandem d'un motif de 1 à 6 nucléotides (Selkoe & Toonen 2006), et transmis par les deux parents cette fois-ci. Au-delà du fait que les microsatellites s'avèrent particulièrement utiles pour déterminer la diversité génétique entre populations d'une espèce et estimer les flux de gènes entre celles-ci, ces marqueurs vont tout aussi bien améliorer nos connaissances sur l'histoire évolutive des espèces.

Qu'ils soient d'origine mitochondriale et/ou nucléaire, il est aujourd'hui possible, grâce à l'utilisation de ces différents "code-barres", d'assigner un individu à une espèce donnée, d'améliorer

nos connaissances sur la structure et la diversité génétique des populations, et de reconstruire l'histoire évolutive et démographique des espèces. Afin d'obtenir une vision précise et robuste de la répartition et de la structuration génétique des espèces, la plupart des études vont aujourd'hui utiliser les deux types de marqueurs (reviews in Vences & Wake 2007 ; Zeisset & Beebee 2008).

V.2. Remonter le temps : méthodes utilisées pour les études phylogéographiques

La phylogéographie étudie la distribution d'une espèce dans le temps et l'espace, en reconstruisant les éléments de l'histoire des populations et en suggérant les phénomènes ayant modelé la répartition des espèces (tels que les effets de la dérive des continents, des oscillations climatiques ou des catastrophes géoclimatiques). Le développement des marqueurs moléculaires associé au déploiement de nombreux programmes informatiques spécifiques permet aujourd'hui d'identifier les processus démographiques qui ont conduit à la distribution et à la structuration génétique actuelle des espèces (Beaumont & Rannala 2004 ; Excoffier & Heckel 2006 ; Cornuet *et al.* 2010).

Le calcul bayésien approché ("Approximate Bayesian Computation", appelé aussi méthode "ABC"), est actuellement très utilisé pour étudier le passé évolutif et démographique des espèces (Beaumont *et al.* 2002). Cette méthode d'inférence est basée sur la simulation d'hypothèses démographiques ayant pu être à l'origine de la répartition actuelle des espèces. Les données simulées à travers plusieurs scénarii évolutifs sont ensuite comparées aux données observées, et en fonction de leur pertinence, le scénario le plus probable est proposé. Des inférences historiques utilisant une méthode ABC sont possibles grâce au programme DIYABC (Cornuet *et al.* 2008) qui prend en compte des événements évolutifs complexes ayant pu façonner la démographie des populations.

V.3. Origine du Calotriton des Pyrénées

Le Calotriton des Pyrénées a longtemps été considéré comme étant une espèce relique, originaire du début du Tertiaire (ancien nom de l'ère Cénozoïque) et datant plus précisément de l'époque de l'Eocène (de - 66 Ma à -2.58 Ma : Herre 1935 ; Steiner 1950 ; Gasser & Clergue-Gazeau 1981). Avec la démocratisation des approches moléculaires, plusieurs études vont remettre en cause cette hypothèse, en supposant plutôt que *Calotriton asper* ait une origine plus récente, datant de la fin du Miocène (- 8.3 ± 0.11 Ma : Carranza & Amat 2005 ; Valbuena-Ureña *et al.* 2013), ou plus précisément de la période du Pléistocène (de -2 Ma à -11 000 ans approximativement). Cette dernière hypothèse semble fortement probable, notamment en raison du seul fossile attribuable au genre *Euproctus* découvert dans la Grotte des Hyènes ("Cueva de las Hienas", Asturias, Espagne : Estes 1981 ; Sanchiz 1977a, b) et

datant également de la période du Pléistocène. Milà *et al.* (2010) vont corroborer l'étude de Carranza & Amat (2005), suggérant à leur tour que l'origine du Calotriton des Pyrénées serait post-glaciaire.

Tout comme le Calotriton des Pyrénées, d'autres espèces d'Urodèles, réparties aujourd'hui dans les massifs montagneux, se seraient différenciées durant la période du Pléistocène (Steinfartz *et al.* 2000 ; Ribéron *et al.* 2001 ; Carranza & Amat 2005). Cette période (de -2.58 Ma à -11 700 ans), caractérisée par de fortes variations climatiques impliquant une alternance de périodes glaciaires et interglaciaires, semble avoir eu un impact important sur la distribution et l'évolution des espèces en Europe (Hewitt 2000, 2004), ectothermes en particulier.

V.4. Phylogéographie du Calotriton des Pyrénées

Pendant les périodes glaciaires du Pléistocène, un des principaux refuges fut la péninsule ibérique (Dufresnes *et al.* 2020 ; Gómez & Lunt 2007). La glace recouvrait par contre la majorité du massif pyrénéen (Calvet 2004 ; González-Sampériz *et al.* 2006), rendant cette zone montagneuse défavorable à la survie des espèces, et les forçant à se déplacer à ses marges si elles le pouvaient. À l'inverse, lors des périodes interglaciaires, les espèces ont pu recoloniser le massif. Les périodes glaciaires ont pu isoler les populations les unes des autres, engendrant au fur et à mesure des générations une accentuation de la divergence génétique entre les populations ; les périodes interglaciaires, elles, ont pu permettre une reconnexion des populations, avec des événements de dispersion et de flux géniques (Hewitt 1996, 2004 ; Jansson & Dynesius 2002 ; Wiens 2004).

En 2013, Valbuena-Ureña et ses collaborateurs ont étudié comment les oscillations climatiques du Pléistocène auraient pu façonner la biogéographie et la structuration génétique actuelle des deux espèces de Calotriton, le Calotriton de Montseny (*Calotriton arnoldi*) et le Calotriton des Pyrénées (*C. asper*). Basé sur une approche intégrative, comprenant des analyses moléculaires (marqueurs mitochondrial et nucléaire), des données morphologiques ainsi que des modèles de distribution d'espèces ("species distribution modeling" : SDM), leur travail suggère que, pendant les périodes interglaciaires, les populations ont probablement dû trouver refuge aux étages montagnards pyrénéens (et en particulier dans le massif de Montseny pour *Calotriton arnoldi* ; Carranza & Amat 2005 ; Montori & Herrero 2004). Une différenciation des populations, couplée à un isolement géographique prolongé (sans échanges de flux de gènes), aurait conduit à la séparation des deux espèces. Chez le Calotriton des Pyrénées, Valbuena-Ureña *et al.* (2013) ont également mis en évidence une faible variabilité génétique entre les populations, suggérant que des événements de connexion, homogénéisant la richesse allélique, se sont sûrement produits après le dernier

maximum glaciaire. Ce schéma particulier, que l'on retrouve chez *C. asper* dans l'étude de Milà *et al.* (2010), se rencontre également chez d'autres espèces endémiques pyrénéennes, comme la Grenouille des Pyrénées (Carranza & Arribas 2008). Cependant, une étude couvrant l'intégralité de la zone de distribution actuelle du Calotriton des Pyrénées (en France et en Espagne : sites principalement espagnols chez Valbuena-Ureña *et al.* 2013 et uniquement français chez Milà *et al.* 2010) en échantillonnant un nombre conséquent d'individus parmi de nombreuses populations, permettrait d'obtenir des hypothèses plus robustes concernant l'histoire évolutive de *C. asper*.

Très récemment, une équipe composée de chercheurs et gestionnaires de l'environnement français et espagnols ont collaboré pour étudier l'histoire phylogéographique et la dynamique de dispersion du Calotriton des Pyrénées (Lucati *et al.* 2020). Toujours basée sur une approche multi-marqueurs (ADN mitochondrial et nucléaire), cette étude met en lumière la façon dont les variations climatiques du Quaternaire ont pu façonner la distribution et la structuration génétique de *C. asper*. Contrairement aux précédentes études, les auteurs ont échantillonné cette fois-ci de très nombreux individus (N = 1299) répartis sur 96 sites différents, aussi bien côté français qu'espagnol (contre 241 individus parmi 17 populations chez Milà *et al.* 2010 et 315 individus parmi 15 populations chez Valbuena-Ureña *et al.* 2013). Les résultats ont dévoilé la présence de 5 groupes génétiques distincts (Carte 24), répartis de manière plus ou moins longitudinale le long des Pyrénées et ayant subi des histoires évolutives distinctes, liées à différents refuges glaciaires. Les auteurs ont estimé que la différenciation des lignées de *C. asper* a probablement eu lieu aux alentours du dernier maximum glaciaire ("Last Glacial Maximum" = 'LGM') (de -42000 à -24000 ans env.), au sein de 3 régions distinctes (Pyrénées occidentales, centrales et orientales) et se serait poursuivie jusqu'à la fin de la dernière période glaciaire (de -12000 à -5500 ans) dans les Pyrénées centrales, menant à l'apparition de 2 lignées supplémentaires. Après le dernier maximum glaciaire, la période de réchauffement (période de "Bølling-Allerød", de -15000 à -13000 ans) a pu créer des habitats favorables à la dispersion en dehors des zones de refuges et ainsi étendre la répartition de l'espèce. Cette courte période de réchauffement a été suivie d'une autre période glaciaire (la période du Dryas récent, qui marque la fin du Pléistocène, de -13000 à -11500 ans), qui, elle, a pu engendrer une restriction de l'aire de répartition du Calotriton des Pyrénées vers les zones refuges, entraînant une nouvelle différenciation importante. L'entrée dans l'Holocène, marquée par une nouvelle augmentation des températures, aurait également favorisé l'expansion intra-pyrénéenne de l'espèce.

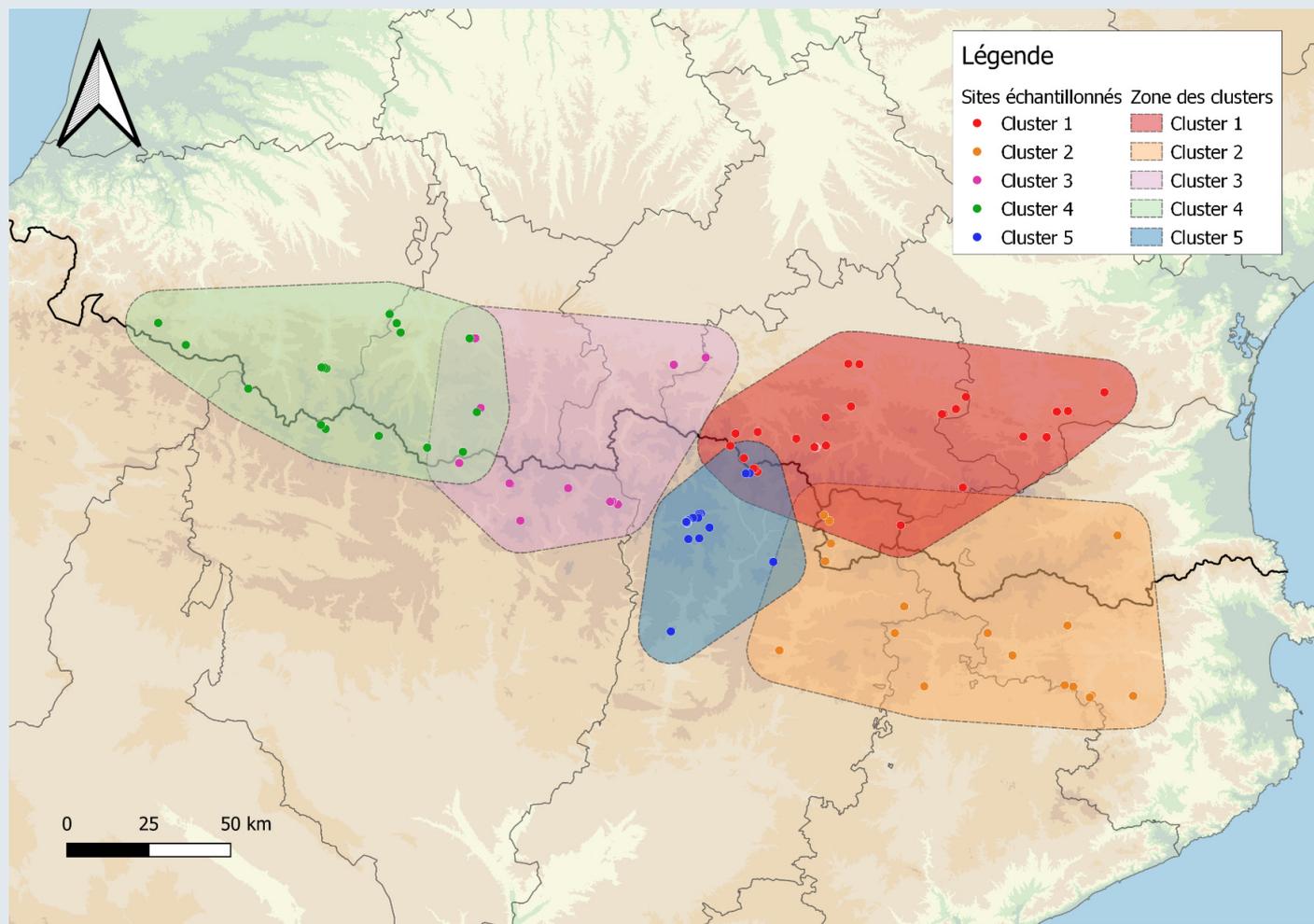
En résumé, la répartition actuelle du Calotriton des Pyrénées ainsi que la structuration génétique de ses populations ont été fortement influencées par les fluctuations climatiques passées datant du Pléistocène (Valbuena-Ureña *et al.* 2013 ; Lucati *et al.*

2020), les périodes glaciaires ayant conduit les populations à se déplacer vers de multiples refuges, avec un flux génique restreint.

V.5. Structuration génétique des populations du Calotriton des Pyrénées

Guidées par les multiples variations morphologiques et des patterns de coloration observés depuis des décennies chez le Calotriton des Pyrénées, plusieurs études vont se focaliser sur la diversité et la structuration génétique des populations de cette espèce. Ainsi, en lien avec l'éventail des différences morphologiques recensées à travers le massif pyrénéen, certaines études vont révéler l'existence d'une forte distinction génétique entre les populations (Thorn 1968 ; Clergue-Gazeau & Martínez-Rica 1978 ; Clergue-Gazeau & Bonnet 1980 ; Serra-Cobo *et al.* 2000), bien que d'autres n'arriveront pas à mettre en évidence une telle différenciation génétique (Gasser 1975 ; Gasser et Clergue-Gazeau 1981 ; Montori *et al.* 2008b). Gasser & Clergue-Gazeau (1981) identifieront malgré tout une population (Rio Flumen, Espagne) ayant un polymorphisme particulier, sans toutefois pouvoir généraliser cette différenciation génétique à l'ensemble des populations testées. Plusieurs décennies plus tard, l'étude de Montori *et al.* (2008b), utilisant des allozymes et le "code-barre" Cytb, ne détectera pas non plus de structuration génétique forte entre les populations de *C. asper*. Les auteurs suggéreront même que les flux de gènes entre les populations échantillonnées, induits par des événements de dispersion, pourraient être importants. Montori *et al.* (2008b) vont en conclure que la diversification morphologique observée depuis des années entre les populations de Calotriton des Pyrénées pourrait être le résultat de pressions de sélection locales en réponse à des conditions écologiques spécifiques à chaque population. En 2005, Carranza & Amat réalisent la première phylogénie des SALAMANDRIDAE du Paléarctique occidental. Ils révèlent alors l'existence d'une nouvelle espèce, le Calotriton de Montseny (*Calotriton arnoldi*), localisée au massif pré-pyrénéen de Montseny, en Espagne (Catalogne) et génétiquement différente du Calotriton des Pyrénées. En accord avec les résultats obtenus par Montori *et al.* (2008b), l'étude de Carranza & Amat (2005) révèle également une faible structuration génétique entre les populations de *C. asper*. Ce résultat va lui aussi suggérer que le Calotriton des Pyrénées aurait des capacités de dispersion relativement importantes, permettant de maintenir et garantir des flux de gènes constants entre les populations. Afin de consolider leur hypothèse sur des capacités de dispersion élevées chez cette espèce, les auteurs vont s'appuyer sur le fait que le Calotriton des Pyrénées se retrouve aujourd'hui dans des lacs et des ruisseaux de haute altitude, habitats totalement englacés durant la dernière glaciation, suggérant que l'espèce avait la possibilité de se déplacer relativement rapidement pour pouvoir atteindre ces zones-là. Néanmoins, ces auteurs s'accordent sur le fait qu'une étude basée sur des marqueurs nucléaires reste essentielle pour valider ou non leurs hypothèses.

Ce n'est qu'en 2010 que Milà et ses collaborateurs vont mettre en évidence une structuration génétique très forte entre les populations du Calotriton des Pyrénées, situation qui sera également exposée par l'étude de Lucati *et al.* en 2020 (Carte 24). Basées sur des approches utilisant à la fois des marqueurs mitochondriaux et nucléaires, les deux études vont révéler l'existence d'une différenciation génétique élevée entre les populations (et ce, même entre des populations séparées de quelques kilomètres seulement), ainsi qu'une diversité génétique élevée dans les populations de rivière, suggérant que les populations de lacs et de grottes étaient plus isolées que les autres (Milà *et al.* 2010 ; Valbuena-Ureña *et al.* 2018 ; Lucati *et al.* 2020). Les auteurs suggèrent que la structuration génétique observée serait principalement expliquée par des barrières géographiques à la dispersion. Concernant les capacités de dispersion du Calotriton des Pyrénées, les auteurs vont supposer, et ce pour la première fois, des faibles capacités chez *C. asper*, bien que des flux de gènes plus importants semblent avoir eu lieu entre les populations de basse altitude.



Carte 24 : Clusters génétiques identifiés chez *C. asper* (tous versants) (adapté de Lucati *et al.* 2020) : 5 entités géographiques distinctes apparaissent à cette échelle-là.

Map 24: Genetic clusters identified on *C. asper* (analyses from all slopes, from Lucati *et al.* 2020) : 5 geographical entities can be observed.

Les résultats concernant la diversité génétique des populations vont s'opposer, en fonction des marqueurs utilisés pour les analyses. Ainsi, les études utilisant des allozymes ou des marqueurs mitochondriaux vont déceler une faible diversité génétique au sein des populations de *Calotriton* des Pyrénées (Montori *et al.* 2008b ; Milà *et al.* 2010 ; Valbuena-Ureña *et al.* 2013), tandis que les résultats issus des marqueurs nucléaires (AFLP et microsatellites) vont révéler quant à eux une forte variabilité génétique couplée à une forte structuration génétique des populations (Milà *et al.* 2010 ; Valbuena-Ureña *et al.* 2018, Lucati *et al.* 2020), en accord avec les variations morphologiques observées entre les populations (Montori *et al.* 2008b). Ces résultats contrastés sont dus au fait que les marqueurs utilisés évoluent à différentes échelles temporelles et qu'ils ont des taux de mutation différents (Schlötterer 2000). Par conséquent, des études multi-marqueurs sont donc fortement conseillées pour l'étude de la structuration génétique

et de l'histoire évolutive des espèces. Un nombre élevé d'individus échantillonnés à travers de nombreuses populations réparties à la fois côté français et côté espagnol des Pyrénées font également partie des recommandations à prendre en compte dans les études (comme chez Lucati *et al.* 2020).

V.6. Les capacités de dispersion du Calotriton des Pyrénées

Les capacités de dispersion d'une espèce peuvent être estimées à partir de deux méthodes : une méthode de suivi des individus en milieu naturel (dite "directe", comme la capture-marquage-recapture ou la télémétrie) ou via l'utilisation de marqueurs moléculaires (dite "indirecte"). En effet, la dispersion est définie comme étant un mouvement unidirectionnel (sans retour) d'un individu, généralement de son site de naissance vers un site de reproduction (Ronce 2007). Ce processus multi-causal peut donc engendrer des flux de gènes entre les populations si l'individu dispersant se reproduit dans son nouvel habitat, générant alors une "dispersion efficace". C'est grâce à ces événements de reproduction que l'on pourra retracer le trajet effectué par les individus à l'aide de la méthode indirecte des marqueurs moléculaires (Slatkin 1985 ; Bohonak 1999). Cette technique est particulièrement utilisée pour les petits animaux, pour lesquels la mise en place d'un dispositif de suivi "direct" peut s'avérer délicat, ainsi que pour les populations de petite taille chez des espèces à faible capacité de dispersion, telles que les amphibiens (Smith & Green 2005).

Les capacités de mobilité (intégrant donc la dispersion) de *C. asper* sont aujourd'hui considérées comme relativement faibles. Bien qu'il y ait eu quelques suivis en milieu naturel (cf. par ex. Montori *et al.* 2008a, qui considèrent par capture-marquage-recapture que le Calotriton des Pyrénées peut se déplacer d'une cinquantaine de mètres par an), cette conception provient majoritairement de récentes études utilisant les outils moléculaires (Milà *et al.* 2010 ; Lucati *et al.* 2020). Néanmoins, la plupart des experts s'accordent pour dire qu'un suivi *in situ* des individus, en particulier pendant la période estivale et hivernale, serait nécessaire pour déterminer précisément les capacités de déplacement de ces animaux, bien que les dispositifs actuellement sur le marché soient peu adaptés pour le suivi de si petits animaux aquatiques (voir cependant Cucherousset *et al.* 2008). L'étude de Lucati *et al.* (2020) suppose elle aussi que les capacités de dispersion du Calotriton des Pyrénées sont faibles. Malgré une connectivité quasi-nulle entre les différentes lignées, les auteurs suggèrent néanmoins que des événements modérés de dispersion (et de connectivité) ont lieu entre des populations relativement proches au sein des lignées, de l'ordre de quelques kilomètres (4 km max.). De rares événements de dispersion à longue distance pourraient également se produire, sur une distance maximale de 33 km (Lucati *et al.* 2020), des individus ayant pu avoir été emportés lors de crues importantes par exemple (on parle alors de "dispersion passive", Montori *et al.* 2012).

V.7. Bilan sur les populations à risque

De faibles capacités de dispersion, engendrant peu de flux de gènes entre les différentes populations, bien isolées et réparties sur de faibles linéaires de rivières, couplées à une faible diversité génétique détectée au sein de chacune d'entre elles, suggèrent

que la viabilité à long terme des populations de *C. asper* pourrait être faible et que ces populations seraient donc "à risque" du point de vue conservatoire. En effet, une petite population isolée peut voir son taux de consanguinité augmenter, entraînant ainsi un risque accru d'extinction sur le long terme (Rowe & Beebe 2003 ; Andersen *et al.* 2004). En outre, dans le contexte de métapopulations, les plus hauts taux d'extinction sont généralement observés dans les populations les plus petites (ce qui semble le cas pour *C. asper*), et les plus faibles probabilités de soutien des effectifs des populations en cours d'extinction par des immigrations depuis des patches les plus isolés. Dans ce contexte déjà fragilisé, la hausse des températures attendue dans le cadre du réchauffement climatique pourrait affecter de manière négative les populations de *C. asper* et accélérer le risque d'extinction locale (Massot *et al.* 2008).

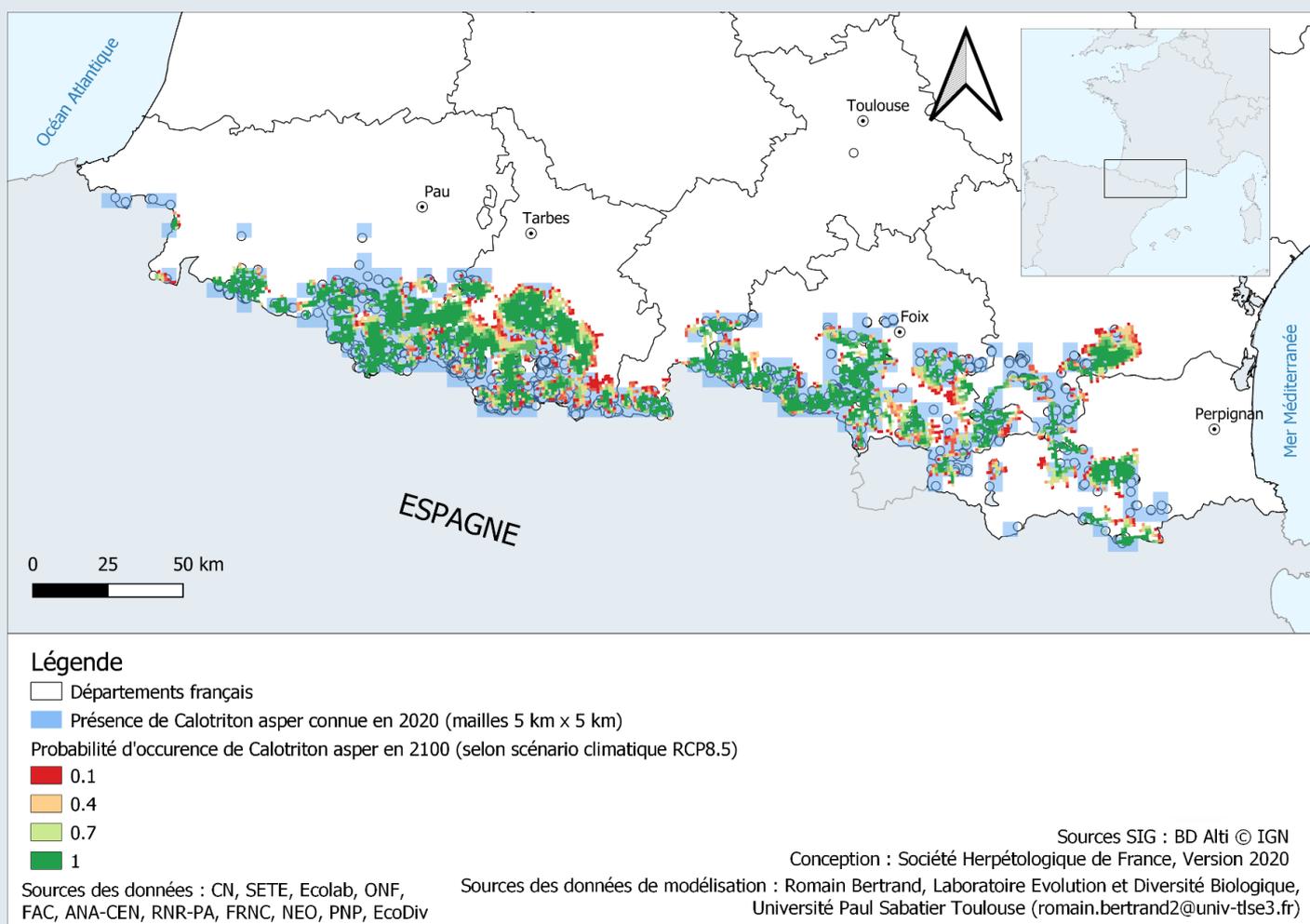
V.8. Prédications sur la répartition future du Calotriton des Pyrénées

Le réchauffement climatique actuel pourrait avoir de multiples impacts sur la biodiversité, notamment en modifiant la diversité génétique des populations, en ayant des effets négatifs sur la physiologie des organismes ectothermes, dont les amphibiens, en modifiant les aires de répartition des espèces (par expansion, déplacement ou réduction), leur phénologie et/ou en limitant les capacités de dispersion ou les exigences écologiques des espèces en matière d'habitats (Wake 1991 ; Pounds *et al.* 1999 ; Kelhart 2007 ; Ficetola & Maiorano 2016).

Dans les années 2000, plusieurs études sur les aires de répartition des espèces se sont concentrées sur l'étude des effets du réchauffement global sur les amphibiens et en particulier sur *C. asper*, dont les résultats se sont révélés contrastés, allant de l'expansion de l'aire de répartition (dans des conditions de dispersion illimitée) à la disparition complète de la distribution de l'espèce d'ici 2050 (Araujo *et al.* 2006, 2011 ; Carvalho *et al.* 2010). De Pous *et al.* (2015) se sont focalisés sur les effets probables du réchauffement global sur le Calotriton des Pyrénées, en termes de répartition et de variabilité génétique (en utilisant les données de Milà *et al.* 2010), en incluant des capacités de dispersion spécifiques (basées sur des simulations) au modèle de prédiction (2020-2080). D'après ces auteurs et leur modèle statistique prédictif, le réchauffement climatique devrait fortement réduire l'aire de répartition de *C. asper*, entraînant une importante perte de diversité génétique, notamment dans les populations de petite taille et isolées. Quatre scénarii ont été testés, dont les résultats montrent tous une réduction de l'aire de répartition de l'espèce pour 2020-2080 par rapport à l'aire de distribution connue en 2014. Malgré tout, le modèle prédictif détecte des zones où l'espèce semble persister. L'approche utilisée par Pous *et al.* (2015) demande malgré tout des analyses complémentaires, en particulier en intégrant plus de données de présence (reflétant de manière plus fidèle les habitats hébergeant l'espèce actuellement ou dans le passé).

Une récente étude (Bertrand *et al.* en préparation) a modélisé la probabilité de présence du Calotriton des Pyrénées en 2100 selon le scénario climatique le plus pessimiste du GIEC (RCP 8.5) à l'échelle des Pyrénées et à une résolution de 1 km². Contrairement à la précédente étude (Pous *et al.* 2015), les simulations tiennent compte ici de plusieurs paramètres biologiques dont les hypothèses sont fortes et spécifiques au Calotriton des Pyrénées (maturité sexuelle à 3 ans, mortalité à 15 ans, dispersion de 2 à 15 ans, capacité de dispersion faible au-delà de 1 km) modulées par la rugosité du paysage et la niche écologique de l'espèce (en utilisant les variables environnementales suivantes : précipitation, température et amplitude moyenne thermique de l'air et de l'eau en dehors de la période d'enneigement, variation futur de la zone d'enneigement, Chapitre VI "Écologie, Biologie"). Bien que novatrices, ces simulations statistiques ne tiennent pas compte du débit des cours d'eau (ainsi que de leur variation future) alors que leur importance a déjà été démontré pour des

espèces semi-aquatiques du massif, telles que le Desman des Pyrénées (Charbonnel *et al.* 2015). Par conséquent, il est probable que les prédictions (Carte 25) soient relativement optimistes car l'assèchement futur des cours d'eau pourrait également restreindre les habitats favorables de l'espèce. En effet, une grande partie des tronçons de rivière où la présence de l'espèce est avérée concerne des secteurs intermittents (Dalibard 2017). Ainsi, les débits et la fréquence des étiages sont actuellement testés de façon plus précise comme facteur explicatif de la répartition spatiale de l'espèce à l'échelle des Pyrénées (Dalibard *et al.* en préparation). Un autre facteur essentiel reste à intégrer dans les futurs modèles de prédiction, et concerne cette fois-ci les interactions biotiques que le Calotriton des Pyrénées a avec d'autres espèces, comme les poissons (en particulier ceux introduits pour la pêche de loisir ; voir Partie VII.1. "Introduction de poissons pour le loisir halieutique") pouvant fortement modifier son aire de répartition (Dalibard *et al.* 2020).



Carte 25 : Modélisation de la répartition future du Calotriton des Pyrénées en 2100 (selon le scénario climatique RCP 8.5 du GIEC) montrant la probabilité d'occurrence de l'espèce (les valeurs en rouge signifient une faible probabilité d'occurrence prédite, tandis que les valeurs en vert représentent une forte probabilité d'occurrence prédite).

Map 25: Modeling of the future distribution of the Pyrenean brook salamander in 2100 (according to the IPCC RCP 8.5 climatic scenario) showing the species occurrence (red values mean a low probability of occurrence, while green values represent a high probability of occurrence).

VI. ÉCOLOGIE, BIOLOGIE

VI.1. ÉCOLOGIE

VI.1.1. Habitat

Les travaux de R. Despax et de M. Clergue-Gazeau ont clairement établi que *C. asper* est une espèce sténotherme d'eau froide, cette écologie spécialisée étant très lisible à l'échelle biogéographique (caractère monticole marqué, occupation d'étages bioclimatiques et de situations topographiques présentant une température annuelle moyenne plus fraîche que la normale ; Fig. 19 à 22). Bien qu'il puisse temporairement et/ou très localement tolérer des eaux dont la température approche les 20°C (larves, notamment), *C. asper* se rencontre typiquement en eaux constamment fraîches, n'excédant généralement pas 15°C (mais étant toujours supérieures à 5-6°C, obs. pers. de J. Muratet) :

- "J'ai toujours rencontré l'animal dans des eaux à une température de + 10° à + 13° ; je n'ai noté qu'une seule fois une température de + 15° (Castelmouly) [...] C'est vraisemblablement sa sténothermie qui entraîne la localisation de l'animal en montagne et qui fait de lui une espèce alticole, car c'est seulement dans les régions élevées que les eaux conservent une température assez basse; dans les régions de faible altitude, la réunion des Euproctes aux abords des sources est un argument de plus pour adopter cette façon de voir. C'est encore la sténothermie qui conduit l'animal à rechercher les eaux courantes, toujours plus fraîches, car l'Euprocte est plus torrenticole que lacustre et, en tout cas, il est nettement rhéophile." (Despax 1923).

- "Le biotope idéal de l'Euprocte est, sans conteste, celui qu'il fréquente dans la plus grande partie de la chaîne pyrénéenne [...] et qui convient le mieux à son mode de vie. Là, notre Urodèle peuple les torrents à forte déclivité de la montagne à des altitudes variant selon la température optimale de l'eau (inférieure à 15°C sur le versant nord, atteignant 17°C et plus sur le versant sud). Ainsi, nous le trouvons, non seulement dans les régions d'altitude élevée, mais parfois en des lieux d'altitude moyenne et basse parcourus par des torrents dont l'eau est fraîche, aux sources, ou dans le parcours souterrain d'une rivière : situations à l'origine de ces stations limitrophes de l'aire normale de répartition de l'espèce." (Clergue-Gazeau & Martinez Rica 1978).

Les constats opérés par ces auteurs n'ont jamais pu être contredits par les campagnes de terrain menées ultérieurement, qui ont toujours été l'occasion de découvrir l'espèce en tête de bassin versant, dans des eaux invariablement fraîches, que ce soit à haute ou basse altitude (Fig. 19 à 22). Dans ce dernier cas, les systèmes karstiques des massifs calcaires ont la faveur de *C. asper*, car ils permettent la présence de son habitat aquatique jusqu'à l'étage collinéen (voire planitiaire) via des systèmes de perte-résurgence, en situation hypogée ou épigée. Les stations du département de l'Aude, situées très près du biome méditerranéen (Carte 22),

illustrent peut-être mieux que d'autres la spécialisation écologique de l'espèce : dans ce département où - paradoxalement en apparence - 89,2% des localités connues sont situées en-dessous de 1000 m d'altitude, *C. asper* se maintient grâce à l'existence de ruisseaux encaissés et ombragés alimentés par des résurgences, où la température annuelle moyenne de l'eau est de 11.2 °C seulement (10°C - 13°C). Le climat local, par ailleurs, est caractérisé par des précipitations plus importantes que dans la partie méditerranéenne du département, proches de 100 cm/an (min. : 95 cm/an), permettant une bonne alimentation des systèmes karstiques (Le Roux 2007).

Récemment, l'une d'entre nous (Dalibard 2017) a entrepris de caractériser l'habitat de l'espèce sur l'ensemble des Pyrénées françaises, en se basant sur 1 000 données de présence ayant permis d'identifier 577 tronçons de cours d'eau de 1 km sur les 15 293 tronçons de la BD CARTHAGE © sélectionnés dans la zone d'étude (3.8 %) qui abritent le Calotriton des Pyrénées. Parmi ces tronçons, 85 appartiennent au bassin de l'Aude (1.9 % des tronçons du bassin), 237 au bassin de la Garonne (4.31 %) et 255 au bassin de l'Adour (4.71 %). Le résultat de cette étude préliminaire indique que l'espèce semble spécialisée vis-à-vis de ses exigences écologiques, notamment pour les variables environnementales climatiques, hydrologiques et d'occupation du sol :

- une température de l'air moyenne préférentielle entre 5° et 10°C, plus faible que dans l'ensemble des Pyrénées françaises étudiées,
- des précipitations moyennes préférentielles plus importantes (environ 1500 mm/an),
- des débits maximums mensuels assez faibles (plutôt inférieurs à 1m³/s),
- une occupation du sol avec peu d'anthropisation (agriculture conventionnelle et urbanisation notamment).

Une étude récente plus vaste et plus précise (Dalibard *et al.* en préparation) confirme ces résultats en y ajoutant une préférence pour les secteurs avec une forte turbulence hydraulique (plutôt les zones lotiques que lenticques) et un évitement pour les secteurs où les fréquences d'exondation sont les plus importantes.

Ce travail n'aborde pas la présence / absence de *SALMONIDAE*, une variable écologique dont l'importance a été très tôt notée par divers auteurs (dès le XIX^{ème} siècle) et que nous abordons dans le chapitre suivant.

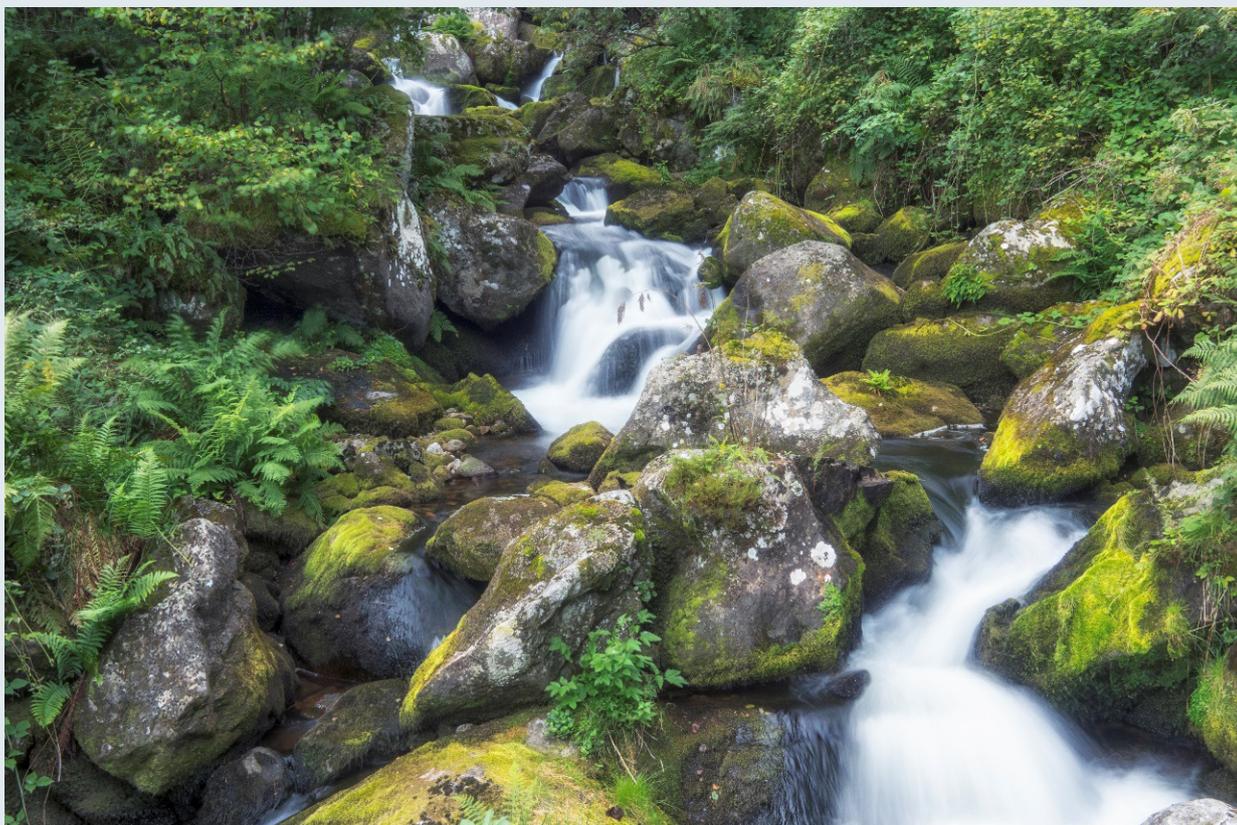
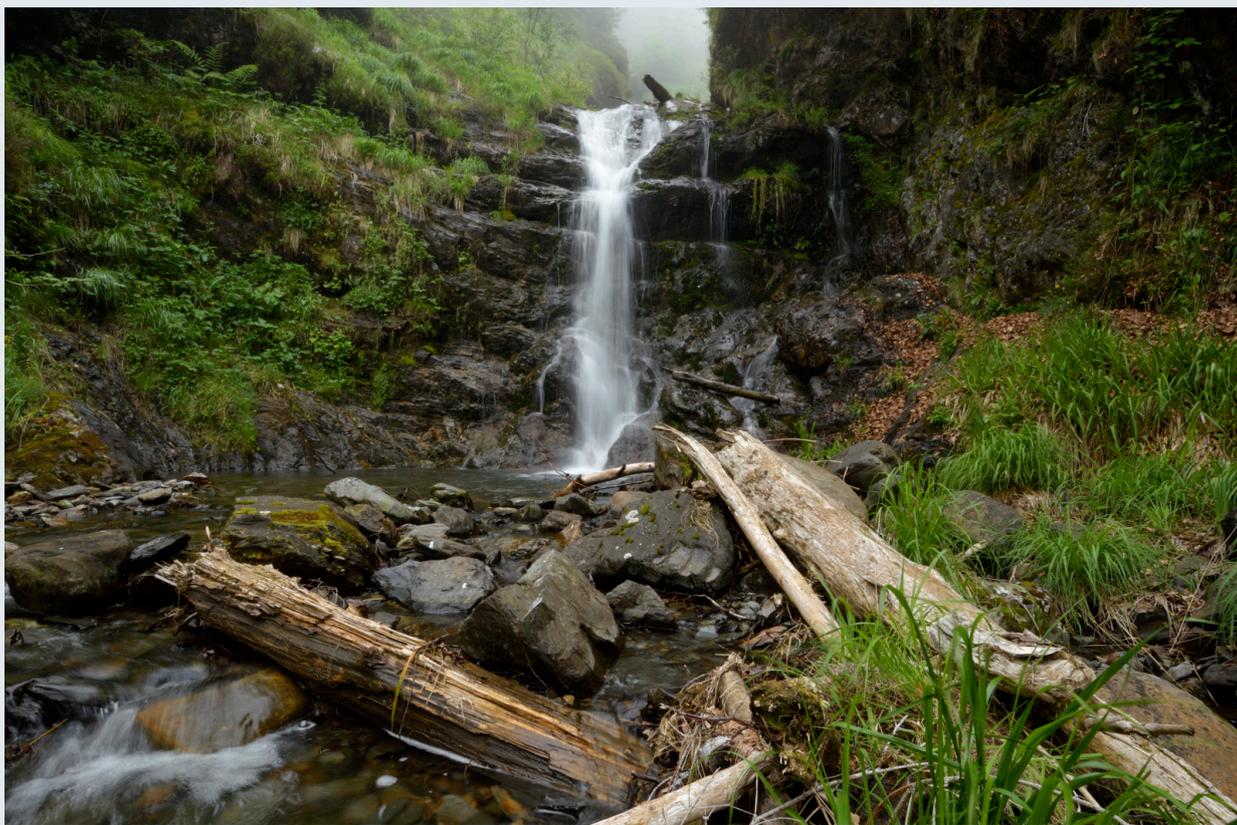


Figure 20 : Exemple de biotopes de Calotriton des Pyrénées typiques de l'étage montagnard atlantique (en haut : vallée de Lesponne, Hautes-Pyrénées ; en bas : Siguer, Ariège) (© G. Pottier et C. Delmas). Les ruisseaux y sont typiquement frais et bien oxygénés. Le lit mineur, en roche mère massive ou composé de gros blocs non mobiles, présente une grande stabilité mécanique.

Figure 20: Example of *C. asper* biotopes typical of the Atlantic mountain range (top: Lesponne valley, Hautes-Pyrénées; bottom: Siguer, Ariège) (© G. Pottier and C. Delmas). The streams are often cool and well oxygenated. The stones offer many hiding places for *C. asper*.



Figure 21 : Exemple de biotopes de *Calotriton* des Pyrénées typiques de l'étage subalpin (en haut : Siguer, Ariège ; en bas : Andorre) (© C. Delmas et B. Baillat). Les ruisseaux y sont à la fois peu larges et peu profonds.

Figure 21: Example of *C. asper* biotopes typical of the subalpine stage (top: Siguer, Ariège; bottom: Andorra) (© C. Delmas and B. Baillat). The streams are generally not wide and shallow.



Figure 22 : Adulte de Calotriton des Pyrénées au fond d'une vasque d'eau claire en cours d'eau forestier (Aulus-les-Bains, Ariège) (© O. Buisson).

Figure 22: Adult of *C. asper* at the bottom of a basin of clear water in a forest stream (Aulus-les-Bains, Ariège) (© O. Buisson).

VI.1.2. Taille et densité des populations

Nous disposons de quelques données chiffrées concernant la taille et la densité des différentes populations françaises, qui semblent très variables d'une localité à l'autre :

- sur le front nord-pyrénéen par exemple, dans le vallon de Pé-déhourat (Pyrénées-Atlantiques, étage collinéen/montagnard), jusqu'à 107 individus ont pu être dénombrés sur un linéaire de 1950 m de ruisseau au cours d'une même soirée. Pour 7 ruisseaux occupés de ce même vallon, les densités estimées varient de 15 individus par 25 m (max.) à 1 individu (voire 0) pour 25 m (min. constaté dans des sections avec poissons) soit de 40 à 600 individus/km. La taille totale de la population du vallon (7 ruisseaux cumulés) est estimée à 4548 individus pour 7.4 km de linéaire favorable au total (Estèbe - PNP 2012).

- des valeurs comparables ont été obtenues par Charpin (2016), toujours à basse altitude, au sein de la RNR du Pibeste-Aoulhet (Hautes-Pyrénées, étage collinéen/montagnard) : là, la densité moyenne est estimée à 108 individus/km en cumulant les résultats obtenus sur 3 ruisseaux distincts. Cet auteur précise que, sur un même ruisseau, les densités s'avèrent extrêmement variables en fonction des sections prospectées (toutes conditions de recherche étant égales par ailleurs : observateur, saison, horaire, méthode, météo, etc.) : dans la section amont de la Génie Longue (ruisseau principal de la RNR), il a pu dénombrer jusqu'à 743 individus/km, contre 26 individus/km dans la section aval. La densité moyenne est de 130,82 individus/km sur ce ruisseau. Sur le Rieulhès, autre ruisseau de la RNR qui, lui, n'est en eau que sur 50 m en surface (cours souterrain à l'aval et à l'amont), la densité s'avère élevée, semblable à l'amont de la Génie Longue : 37 individus sur ces 50 m, soit 740 individus/km.

- à plus haute altitude, en contexte supra-forestier (estives, étage montagnard atlantique), Thirion (OBIO-PPNP 2011) a constaté des densités nettement supérieures au vallon de Labadie (vallée d'Aspe, Pyrénées-Atlantiques) : 50 individus sur 25 m (soit 2000 individus/km) pour les sections dépourvues de poissons. À titre comparatif, sur le versant espagnol, Gosà et Bergerandi (1994) mentionnent 72 individus/km dans un ruisseau de Navarre, Arayago *et al.* (2005) 17,71 individus/km au Pays Basque et Montori (1988) 3.500 à 5500 individus sur 1,5 km en Cerdagne (Catalogne) (soit de 2333 à 3666 individus/km, approximativement).

Les populations sont manifestement bien moins importantes et bien moins détectables localement, notamment à basse altitude (étage collinéen). Plusieurs d'entre nous ont maintes fois parcouru 1 km ou plus de ruisseau et n'y ont observé qu'un ou deux individus. En pareil cas, il est évidemment hautement probable de ne pas détecter l'espèce (obs. pers. de M. Berroneau, C. Delmas, K. Goudédranche, V. Lacaze, B. Le Roux, J. Muratet, G. Pottier).

VI.2. BIOLOGIE

Une autre caractéristique majeure du Calotriton des Pyrénées est sa stratégie de développement des populations, clairement apparentée au type "K" sensu Mc Arthur & Wilson (1967). Ce type, qui combine notamment une faible production de jeunes (souvent compensée par les soins parentaux ou, à défaut, par le soin apporté à la sélection du site de ponte) et une grande longévité des adultes, est typiquement associé à des environnements stables (du point de vue des ressources trophiques, entre autres) et/ou avec pression de prédation faible. Cette stratégie est en revanche contre-sélectionnée par les environnements changeants et/ou avec forte pression de prédation.

VI.2.1. Cycle reproducteur

La reproduction a surtout été étudiée en captivité. Cependant, comme le constate déjà Despax en 1923 :

"En captivité, malgré la fréquence des rapprochements sexuels, il est extrêmement rare d'obtenir une ponte". Et en effet, dans la plupart des cas, les observations en milieu naturel se rapportant à la reproduction sont des observations d'amplexus (Fig. 23 et 24). Comme nous le verrons ultérieurement, il s'agit bien évidemment d'un comportement lié à la reproduction qui, s'il ne correspond pas vraiment à un comportement de parade nuptiale, conduit bien au rapprochement des partenaires sexuels. En revanche, de nombreuses observations tant en captivité qu'en milieu naturel rapportant des amplexus mâle-mâle, mâle-juvénile, mâle-autre espèce, mâle-objet (Guillaume 1999a) et même un cas femelle-femelle (O. Guillaume, comm. pers.) conduisent à penser que la formation d'amplexus peut être liée à d'autres motivations et notamment sans doute participer à un comportement de compétition intra- et interspécifique. Comme Despax l'avait déjà pressenti, la simple observation d'amplexus ne serait pas un critère absolu permettant de qualifier et quantifier la reproduction chez cette espèce.

P. Z. S. 1895. Pl. VI.

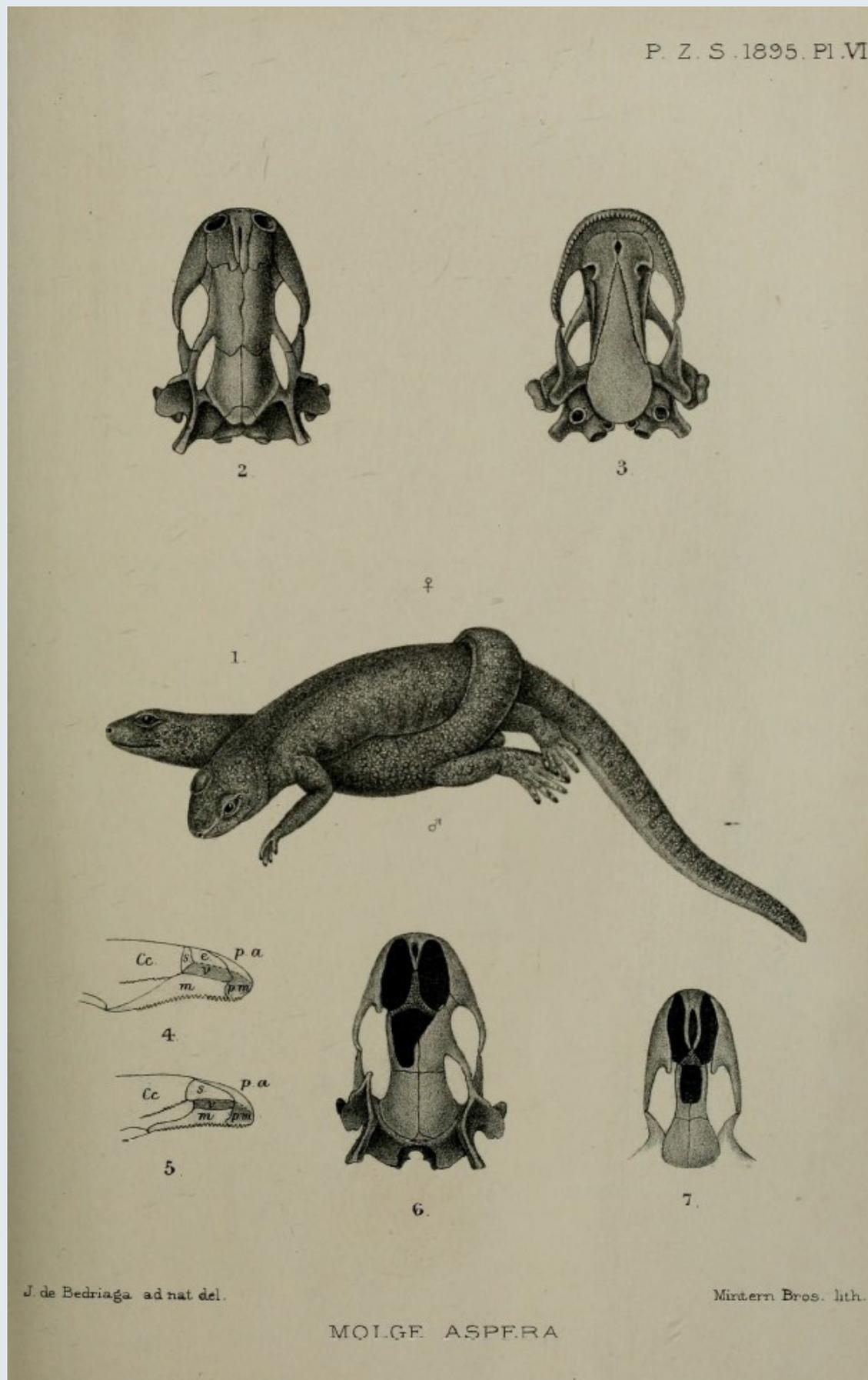


Figure 23 : Planche extraite de la publication de Bedriaga (1895) figurant notamment l'amplexus caudal chez *Molge aspera*.

Figure 23: Drawing by Bedriaga (1895) showing the mating of *Molge aspera*.

Les observations de pontes *in natura* sont donc rarement rapportées dans la littérature. Despax (1923) indique "Au lac d'Oncet, la ponte doit s'effectuer en fin juillet et en août", puis en juillet 1913 "je ne parviens pas à découvrir d'œufs ; néanmoins la ponte doit commencer à cette époque, car une femelle capturée le 22 pond, à Toulouse, le 28". Plus loin, il indique "je n'ai constaté la présence des œufs et des très jeunes larves, qu'en un seul point : au voisinage immédiat du déversoir et dans le déversoir lui-même". Il décrit ainsi la ponte en captivité : "Les œufs sont fixés isolément entre les pierres, collés à leur face inférieure ; on ne peut les découvrir qu'en déplaçant ces pierres ; dans les lieux de ponte, la profondeur d'eau est très faible (25 à 40 cm.) et le courant est bien sensible. [...] Les œufs sont isolés, collés à la surface des galets garnissant le fond du cristalliseur où était placée la femelle. Certains adhèrent aux parois de verre, mais tous sont placés entre deux surfaces formant un angle aigu, entre deux cailloux ou entre un caillou et la paroi du cristalliseur. L'angle ainsi formé est parfois si aigu qu'il est difficile de comprendre comment la femelle est parvenue à y loger l'œuf. Dans une telle position, on comprend que les œufs sont plus protégés contre les chances d'un déplacement accidentel que s'ils étaient simplement déposés à la surface supérieure des pierres." (Despax 1923).

Clergue-Gazeau (1971) rapporte l'observation suivante faite soit sur un affluent du Garbet (Aulus, Ariège, 1100 m) soit au déversoir du lac supérieur d'Estibère (Hautes-Pyrénées, 2328 m) : "Quant aux œufs, la recherche est nettement plus difficile. Pondus isolément, en eau calme mais renouvelée, ils se trouvent dans l'angle aigu formé par deux pierres rapprochés, la femelle étirant considérablement son cloaque pour les déposer. On ne découvre l'œuf qu'en soulevant la pierre supérieure avec précaution afin de ne pas l'écraser." L'auteure rapporte une autre observation faite dans la grotte de Siech à Saurat (Ariège) : "Quant aux œufs ils sont pratiquement introuvables [...] les rares œufs rencontrés étaient recouverts d'une pellicule noire ne permettant pas de les distinguer : nous les récoltions dans l'épuisette placée à contre-courant derrière chaque pierre soulevée".

Quelques données permettent cependant d'avoir une idée du cycle de reproduction en milieu naturel. Selon Clergue-Gazeau (1982) le cycle est annuel et connaît des variations locales chez les épigées. Durant une "phase statique correspondant à l'époque hivernale, les structures de la gonade demeurent inchangées jusqu'à l'accouplement de l'année suivante [...] Si l'on établit un parallèle, d'une part entre l'état d'avancement du cycle sexuel aux différents mois d'observation, des diverses stations étudiées et d'autre part, le degré de température de l'eau de ces stations, il est indubitable que la température est l'agent principal de l'état d'avancement du cycle. Ce dernier débute avec le radoucissement de la température, favorable à l'arrivée des adultes dans l'eau."

"La présence de l'animal dans l'eau dépend de la température de celle-ci (température comprise entre 6° et 15°5, sur le versant septentrional), et donc de l'altitude des torrents ou des lacs ; présence en mai à Aulus (900-1000 m ; 8-9°C) absence à Estibère (2400 m ; 0°C)."

"Les stations de très basse altitude se distinguent par un accroissement trop important de la température qui ne permet pas à l'Euprocte de rester en surface. L'époque de sa reproduction n'est plus la même que sur les hauteurs" (Clergue-Gazeau 1981).

Certaines observations suggèrent même une possible inversion saisonnière du cycle : "Son cycle de vie se modifie dans les stations exceptionnelles de faible altitude où la température estivale dépasse le maximum tolérable. Dans ce cas, il reste le plus souvent dans un petit torrent (affluent du Mondony), de septembre jusqu'au mois de juin ; ensuite dès que la température augmente, > 15°C pendant l'été, il disparaît [...] dans le torrent de Sabucos au Sud (Prépyrénées), absence en été [...] mais on y trouve l'animal pendant tout l'hiver". Depuis des observations similaires ont été faites dans les Corbières (Le Roux 2007) et en Catalogne, versant espagnol (O. Guillaume, comm. pers.).

Toujours selon Clergue-Gazeau (1982) : "Un chevauchement existe entre la phase de reproduction (ponte) couvrant une grande partie de la saison estivale, et l'ovogenèse. Vers la fin de la saison, viennent s'imbriquer entre les ovocytes venant d'achever leur vitellogénèse des follicules mûrs non pondus en atresie ovocytaire. Ce chevauchement des deux phases est plus accentué au fur et à mesure que l'on s'élève en altitude (2400 m, VN) la période favorable à la reproduction étant plus courte."

À Aulus (1000 m, Ariège) et Iraty (900 m, Pyrénées-Atlantiques), où les adultes sont présents dans l'eau de mai à septembre, vers la fin du mois de mai, on observe 8 à 15 ovocytes et follicules pré-ovulatoires par ovaire. "La ponte débute en juin comme le prouve la présence des corps jaunes ; elle se poursuit durant la plus grande partie de la période estivale (juillet-août). Toutes les femelles ne pondent pas en même temps et chaque ponte s'étale sur un mois environ. [...] Quant aux stations de basse altitude connues par nous, elles se distinguent par un accroissement trop important de la température qui ne permet pas à l'Euprocte de rester en surface pendant l'été ; le cycle paraît alors décalé." (Clergue-Gazeau 1982). "À haute altitude (Vallon d'Estibère, 2380 m) la ponte débute avec un décalage par rapport aux stations moins élevées, juillet au lieu de juin ; "elle se poursuit en août et atteint son maximum en septembre." (Clergue-Gazeau 1982).

Sur un affluent du río Flumen (1450 m, Navarre, Espagne) "La ponte débute en juin. [...] la grappe ovarienne est bien plus importante que dans les stations françaises : il n'est pas rare de noter une trentaine de follicules pré-ovulatoires, et même plus, par ovaire.". Cependant, "dans une autre station d'altitude plus moyenne (près des sources du Guara, 1200 m), les images microscopiques de l'ovaire montrent un retard sérieux sur les autres stations, même à plus faible altitude. Dans cette localité, où un retard avait déjà été constaté chez les mâles, on observe en octobre la vitellogénèse et encore des corps jaunes." Clergue-Gazeau attribuerait ce retard à une température "toujours basse" entre 5 et 9 °C (Clergue-Gazeau 1982).

Montori (1974) confirme un avancement du cycle sur le versant sud par rapport aux stations septentrionales. Selon elle, le cycle testiculaire présente deux phases de maturation à l'automne et au printemps, qui pour ce dernier correspond au printemps au maximum d'amplexus observés (avril-juin).

"Dans les grottes, [...] la croissance des ovocytes débute à la même époque que celle des épigés. Par contre la phase de vitellogénèse se déroule plus lentement et se poursuit jusqu'en hiver. L'ovulation est très ralentie : on observe qu'un ou deux témoins d'ovulation dans chaque ovaire. La période de ponte semble débiter en février-mars, en avance sur celle de l'épigé. La dégénérescence des ovocytes commence massivement vers l'automne ; elle se poursuit en hiver." (Clergue-Gazeau 1982).

Chez le mâle hypogé, l'auteure semble plus hésitante quant à la saisonnalité de la maturation des gonades : *"Chez l'hypogé dans le milieu naturel, l'expulsion des spermatozoïdes est déjà continue pendant toute l'année et la dégénérescence des spermatocytes est très progressive au lieu d'être soudaine"* (Clergue-Gazeau 1974). *"La maturation des testicules a lieu pendant l'été comme chez les épigés. Par contre, l'émission des spermatozoïdes se poursuit une bonne partie de l'année. La dégénérescence des produits sexuels se poursuit en hiver, elle est lente alors que ce phénomène est très rapide chez l'épigé où il s'achève à l'entrée de l'hiver."* (Clergue-Gazeau 1982).

Comme nous l'avons mentionné en début de chapitre, la reproduction a surtout été étudiée en captivité. Après Despax, c'est surtout la SETE (ex- laboratoire souterrain du CNRS) de Moulis en Ariège où l'élevage de l'espèce est entrepris dès 1964 par Clergue-Gazeau, que les principales observations sur la reproduction ont été faites. Le rapprochement des partenaires sexuels est effectif au cours d'un amplexus caudal assez singulier : le mâle immobilise la femelle en entourant la région pelvienne de celle-ci par sa queue, sans autre forme apparente de parade nuptiale (Guillaume 1999b). Dans la nature, aussi bien qu'en captivité, des amplexus multiples jusqu'à former des grappes de plusieurs dizaines d'individus sont très fréquemment observés. En captivité où des confrontations expérimentales d'individus de diverses origines sont aisées à organiser, des amplexus s'observent entre mâles et femelles quel que soit leur origine avec cependant une diminution de fréquence corrélée à la distance géographique séparant les populations d'origine (Guillaume et Loyau, non publié), ce qui suggère un début d'effet de perte de connectivité sur la reconnaissance des partenaires sexuels. En outre, ces amplexus observés entre individus séparés géographiquement ont majoritairement conduits à l'obtention d'œufs fécondés viables y compris pour les distances géographiques les plus grandes (ex : Pays basque et Pyrénées orientales), ce qui suggère une appartenance biologique à la même espèce conservée en dépit des distances génétiques élevées (Milà et al. 2010).

La fécondation est très vraisemblablement classiquement interne. Au cours de l'amplexus (Fig. 24) qui peut durer plusieurs jours

avec la même partenaire, le mâle libère plusieurs spermatozoïdes (Guillaume 1999a). Ceux-ci ne semblent pas être introduits dans le cloaque de la femelle. Manipulés par les membres postérieurs du mâle, ils pourraient libérer leurs spermatozoïdes à proximité de l'orifice cloacal de la femelle. Les spermatozoïdes étant équipés d'une membrane nataoire pourraient alors s'introduire dans l'orifice cloacal (Guillaume et al. 1999), et gagner les spermathèques pour y être stockés un temps incertain (Guillaume 1999b). Des œufs sont parfois expulsés au cours de l'amplexus, mais la ponte peut s'étaler plusieurs jours après l'amplexus. Clergue-Gazeau (1976) admet une ponte annuelle jusqu'à 15 à 20 œufs chez les épigés, 3 à 4 chez les hypogés.

Les œufs eux-mêmes sont d'assez grande dimension (diamètre de 5 mm environ) et la taille de la ponte (positivement corrélée à la taille de la femelle) est donc peu importante (à comparer avec les 400 œufs que peut pondre, par ex., une femelle de Triton marbré).

La durée du développement embryonnaire et larvaire est évidemment fonction de la température (Clergue-Gazeau 1971). En milieu naturel, il est compliqué de suivre les jeunes stades au cours de leur développement, et là encore on doit se baser essentiellement sur les données en captivité. Le développement embryonnaire dure 24 jours à 18°C, 30 jours à 15°C, 42-44 jours à 12°C, jusqu'à 70 jours à 9°C. À l'éclosion la larve mesure environ 13 mm. De la ponte à la métamorphose, le développement dure 11 mois à 18°C, 12 mois à 15°C, 14-15 mois à 12°C. En raison d'un arrêt de croissance hivernal, Clergue-Gazeau estime que le développement dure en moyenne 14 mois à 1000 m d'altitude, et 26 mois à 2300 m d'altitude et chez la forme hypogée (Clergue-Gazeau 1971), bien que dans ce dernier cas, il peut durer plus de 3 ans. On observe en fait une coupure de la métamorphose en deux temps et un retard de la métamorphose proprement dite chez la forme hypogée, l'obscurité entraînant un ralentissement du fonctionnement des glandes endocrines, spécialement de l'hypophyse distale, et par voie de conséquence de la thyroïde. La taille à la métamorphose est en moyenne d'environ 60 mm pour la forme épigée et de 80 mm pour la forme hypogée. L'étalement de la métamorphose dure environ 1 mois à 12°C chez la forme épigée, et peut durer 5 mois chez la forme hypogée (Clergue-Gazeau 1971), voire plus d'un an (O. Guillaume, comm. pers). Dans certaines stations souterraines, le développement larvaire peut durer plusieurs années. La période juvénile est alors pratiquement supprimée et l'individu en métamorphose, mesurant environ 95 mm, se transforme rapidement en adulte (Clergue-Gazeau 1971). Les formes souterraines et les épigés vivant à 1000 m d'altitude mettent donc environ 4 ans pour vraisemblablement parvenir à l'état sub-adulte, et 6 ans pour les épigés vivant à 2300 m (Clergue-Gazeau 1971), sachant que l'âge minimum requis pour la première reproduction n'a jamais été défini. La longévité des adultes est remarquablement élevée : les données de squelettechronologie obtenues par divers auteurs indiquent des âges dépassant fréquemment 20 ans dans



Figure 24 : Accouplement (amplexus) chez *Calotriton asper* (Ustou, Ariège) (© C. Delmas).

Figure 24: Mating (amplexus) in *Calotriton asper* (Ustou, Ariège) (© C. Delmas).

la nature (max. : 29 ans sur le versant espagnol et 28 ans sur le versant français) (Montori & Llorente 2008 ; Miaud & Guillaume 2005). Ces valeurs sont étonnamment comparables (et même supérieures !) à celles obtenues en captivité : Clergue-Gazeau (1971), tout comme Thiesmeier & Hornberg (1990), ont en effet constaté des longévités de 20 ans en aquarium (cette durée de vie apparemment abrégée en captivité s'explique très probablement par l'activité constante des animaux qui, en conditions naturelles, sont par contre inactifs durant tout l'hiver). Le fait mérite d'être souligné, car il indique sans ambiguïté que, chez cette espèce, le taux de mortalité à l'âge adulte est normalement très faible dans la nature (trait caractéristique du type "K"), étant au moins identique à celui observé dans un environnement totalement dépourvu de prédateurs et de compétiteurs alimentaires. En retour, cela signifie qu'une augmentation anormale du taux de mortalité (par introduction de prédateurs ou de compétiteurs alimentaires, par apport de pathogènes ou de polluants etc.) peut localement affecter la stratégie de survie de l'espèce et le bilan démographique d'une population.

VI.2.2. Régime alimentaire et prédateurs

L'examen du contenu digestif mené par Despax (1923) sur des individus provenant du lac d'Oncet indique la présence presque exclusive de "larves de *Dytiscides*, très probablement celles d'*Agabus solieiri*, avec quelques débris d'élytres appartenant à la même espèce adulte ; on rencontre encore quelques larves de *Phryganides* ingérées avec leur fourreau de sable.". Despax trouve par ailleurs dans l'estomac de l'un des mâles des œufs qu'il attribue à l'espèce (*Euproctus asper*), précisant qu'ils ne présentaient aucune trace d'embryon. Ce "cannibalisme" sur les œufs sera confirmé en élevage (Clergue-Gazeau 1971 ; O. Guillaume, comm. pers.)

Le même examen, chez des individus capturés par Despax au lac d'Orédon, indique une plus grande variété d'arthropodes presque exclusivement rhéophiles, avec seulement un cas d'oligochète et un gastéropode (Fig. 25). Les familles mentionnées sont les *SIMULIIDAE*, qui dominent largement, les *EPHEMERIDAE* (genres *Ecdyurus* et *Cloeon*), les *CHIRONOMIDAE*, les *PERLIDAE* et les "phryganes" sans fourreau (*RHYACOPHILIDAE*). Enfin au lac de Peyrelade, il ajoute dans la liste quelques arthropodes terrestres (fourmis ailées, *Aphodius*, *CHRYSOMELIDAE*).



Figure 25 : Adulte de *C. asper* à l'affût hors de l'eau. Ce type de comportement n'est pas fréquemment observé et l'espèce chasse généralement sous l'eau (Fougax-et-Barrineuf, Ariège) (© C. Delmas).

Figure 25: Adult of *C. asper* on the lookout (Fougax-et-Barrineuf, Ariège) (© C. Delmas).

Montori (1981) a mené une étude similaire sur un site de la Sierra del Cadí. Il présente une liste d'espèces très diversifiée, essentiellement constituée d'une faune d'invertébrés aquatiques dominée par 4 ordres : Ephemeroptera, Plecoptera, Diptera, Trichoptera, avec de façon plus anecdotique (8%) des coléoptères terrestres, des acariens, araignées, opilions et même des larves de Salamandre tachetée (*Salamandra salamandra*). Il cite également la présence de mues de l'espèce elle-même (*C. asper*). La consommation de têtards de Grenouille rousse est également portée à connaissance (J. Muratet, comm. pers.).

Plus tard Nicol (1990) a présenté une liste des proies "non terrestres", sans plus de précisions sur les méthodes et les lieux de provenance des observations : mollusques (*Bythinella*, *Limnea*, *Ancylus*, *Psidium*), crustacés (ostracodes, amphipodes), trichoptères (*Wormaldia*), éphémères (*Rhithrogena*), plécoptères, diptères et lombricidés. Sur un affluent du rio Flumen en Aragon, à plusieurs reprises des *Calotriton asper* ont été observés tentant d'avaloir - voire de se partager - des lombrics, parfois de très grande taille (O. Guillaume, comm. pers.).

Il apparaît donc que *Calotriton asper* est une espèce dont le régime alimentaire n'est pas très spécialisé et qu'il est capable d'exploiter des ressources variées, essentiellement des invertébrés aquatiques mais aussi, de façon opportuniste, des invertébrés terrestres et endogés.

Les interactions entre *C. asper* et certaines espèces de poissons semblent plus complexes, faisant très probablement intervenir deux variables : compétition alimentaire et prédation. L'introduction de truites et de vairons semble avoir un effet négatif global sur les amphibiens dans les lacs pyrénéens, y compris sur *C. asper* (Ventura et al. 2017 ; Miró et al. 2018 ; Miró & Ventura 2019). Nous détaillons l'historique de ce sujet au chapitre "Menaces", que Nicol (1990) résume ainsi : "*Une introduction massive de poissons-prédateurs peut mettre en péril l'équilibre des populations, voire anéantir les biotopes à euproctes. Les truites et les ombles-chevaliers sont les ennemis implacables des euproctes. Pas l'inverse. Des pêcheurs peu instruits en la matière disent que les euproctes dévorent les truitelles et les œufs. C'est faux : jamais, trace de ces victuailles n'a été constatée dans l'estomac de ces amphibiens.*". Par contre, Montori (1997) affirme que *Salmo trutta fario* est un prédateur de *C. asper*, comme le montre la présence de fragments d'adultes et de larves de cette espèce dans le contenu stomacal de truite, sans que la référence de ces données soit clairement précisée. Il ajoute que cette prédation, conjuguée à une compétition alimentaire défavorable, repousse *C. asper* dans des zones que la truite ne peut atteindre et qu'elle modifie son régime alimentaire en changeant les taxons et la taille des proies consommées, en comparaison avec des zones dépourvues de truite.

"In conclusion, when the two species live in sympatry the Brown Trout displaces the adults of the Pyrenean Newt to the torrent areas which *Salmo trutta fario* cannot reach. As a consequence, the different taxonomic composition of the diet of *Euproctus asper* adults is the result of the presence or absence of *Salmo trutta fario*. [...] On the other hand, *Salmo trutta fario* is also a predator of *Euproctus asper* as shown by the presence of fragments of adults and larvae of *Euproctus asper* in the Trout's stomach contents" (Montori 1997).

Selon Clergue-Gazeau (1971), *C. asper* et la truite cohabitent en de nombreux sites. "*La truite a disparu du ruisseau de Sentenac tandis que l'Euprocte a subsisté. [...] On peut supposer qu'un alevinage parasité ou un apport étranger a anéanti les truites. Les euproctes ont résisté, mais présentent néanmoins une déformation de tout le tube digestif sous forme de boursouflures.*". Notons ici que l'introduction ou la translocation de poissons (mais aussi de crustacés et de mollusques) est en effet considérée comme un facteur de diffusion de pathogènes (Blanc 1997).

Ce fort degré de spécialisation écologique de *C. asper* (têtes hautes de bassin versant, eaux fraîches de bonne qualité, faible degré d'anthropisation, absence ou rareté des salmonidés cf. chap. suivant), allié à une stratégie de survie apparentée au type "K", en fait une espèce faiblement plastique, peu adaptable et donc vulnérable. En particulier dans le contexte actuel de réchauffement climatique.

VII. MENACES

Comme vu plus haut, *Calotriton* semble s'être définitivement séparé de *Triturus* il y a 8 millions d'années environ, et le "split" *C. asper*/*C. arnoldi* s'est, lui, probablement produit il y a 1,1 million d'années (Carranza & Amat 2005). Cela signifie que, jusqu'à l'instauration généralisée du pastoralisme extensif au Néolithique (processus qui, dans les Pyrénées, n'a lentement débuté qu'il y a 5000 ans environ (Galop 2005), l'habitat de *C. asper* est resté exempt de tout impact anthropique significatif durant des milliers de millénaires. Par la suite, le pastoralisme et la déforestation (conséquence du charbonnage et de l'agriculture de montagne notamment), plus ponctuellement les activités minières et quelques empoisonnements de lacs, ont pu impacter des populations mais de façon probablement modérée et/ou localisée jusqu'au XX^{ème} siècle (les alevinages des cours d'eau ont été mis en place dès la fin du XIX^{ème} siècle avec des déversements massifs à partir des années 1930).

Les montagnes sont considérées comme un réservoir de biodiversité (Perrigo *et al.* 2020), avec un fort niveau d'endémisme (Amori *et al.* 2019). Les massifs montagneux ont ainsi une fonction de refuge pour de nombreuses espèces, comme *C. asper*, en les protégeant contre les menaces climatiques et anthropiques si elles restent modérées (Keppel *et al.* 2015 ; Selwood & Zimmer 2020). Toutefois, l'espace pyrénéen (et ses milieux aquatiques entre autres) a été fortement anthropisé dès l'après seconde guerre mondiale, période connue sous le nom de "Trente Glorieuses" en France, et qui se caractérise par un brutal essor démographique, économique, industriel et technologique. Pour les historiens et géographes, qui y voient souvent une des pulsations majeures de l'Anthropocène (Pessis *et al.* 2013) il s'agit d'"une période charnière dans l'histoire de l'industrialisation de la haute montagne pyrénéenne" (Métaillié & Rodriguez 2011). C'est durant la décennie 1930 (et les suivantes) que l'empoisonnement des lacs (par des SALMONIDAE non-natifs essentiellement) s'est généralisé, que la plupart des grands ouvrages hydroélectriques ont été bâtis, que les stations de ski et divers refuges ont été construits, que les pratiques agricoles et sylvicoles se sont intensifiées (usage d'engins motorisés impliquant le creusement de milliers de kilomètres de pistes pastorales et forestières), que la circulation automobile et les infrastructures routières se sont développées, et que la chimie a fait d'énormes progrès (pesticides et engrais de synthèse, dérivés pétroliers variés, mise au point de molécules vétérinaires nouvelles, etc.). Plus récemment, l'habitat de *Calotriton asper* a été - du moins localement - investi par de nouveaux sports de plein air : le "canyoning" (apparu dans les années 1980 et initialement surtout pratiqué dans les sierras pré-pyrénéennes du versant sud, il s'est aujourd'hui généralisé à l'ensemble de la chaîne, versant nord compris) et le "ruisseling" (années 2000-2010), auxquels on peut adjoindre - pour certaines populations hypogées - la spéléologie. Le changement climatique global, dont on sait qu'il affecte particulièrement les organismes monticoles,

est venu s'ajouter à cette liste (voir par ex. La Sorte & Jetz 2010), de même que certaines maladies émergentes disséminées par les activités humaines (champignons de type chytrides ; Rödder *et al.* 2010). Enfin, il est notable que les amphibiens pâtissent d'un substrat culturel peu favorable à la mise en place de mesures conservatoires (indifférence ou répugnance ; Ballouard 2010).

Le *Calotriton* des Pyrénées est donc confronté, depuis moins d'un siècle, à de significatives modifications environnementales d'origine anthropique avec lesquelles il n'a pas coévolué et auxquelles il n'est probablement pas adapté, compte tenu de son écologie très spécialisée et de la survenue très récente - à son échelle évolutive - de ce faisceau d'atteintes. Dalibard *et al.* (2020) listent 7 menaces identifiées par les experts de l'espèce sur le versant français. Ces menaces, non exhaustives, agissant souvent en synergie et pouvant entraîner des effets multi-stress à différentes échelles biologiques (Petitjean *et al.* 2019), sont (par ordre décroissant de prévalence chez les experts consultés) :

- introduction et/ou translocation d'espèces (SALMONIDAE en particulier)
- exploitation forestière
- changement climatique / sports aquatiques / aménagements hydroélectriques
- maladies émergentes / pollution

Notons qu'il est rarement aisé de mesurer localement l'impact de ces modifications environnementales, le *Calotriton* des Pyrénées étant une espèce longévive (cf. Partie VI.2. "Biologie"). Ainsi, lorsque son habitat a été dégradé par un ou plusieurs des facteurs cités plus haut, des individus peuvent toujours y être observés, alors même qu'il n'existe plus de reproduction depuis plusieurs années au sein de la population, ce qui peut donner l'impression trompeuse d'un statut conservatoire correct. L'effondrement démographique final ne survient que lorsque ces animaux ont atteint leur espérance de vie maximale, soit bien après les premiers effets néfastes de la dégradation environnementale sur le succès reproducteur. Le suivi régulier des populations, ainsi qu'une estimation de l'abondance des populations et l'indication de la présence de larves et juvéniles sur les sites d'occurrence permettraient d'obtenir une indication du bon état conservatoire de la population.

VII.1. Introduction de poissons pour le loisir halieutique

L'empoisonnement des lacs et des torrents de montagne constitue certainement, aux étages subalpin et alpin, la modification environnementale n°1 du fait de son caractère généralisé à l'ensemble de la chaîne (Miro & Ventura 2020). En effet, *C. asper* exploite typiquement, à moyenne et haute altitude, des milieux aquatiques naturellement inaccessibles aux SALMONIDAE, pour d'évidentes raisons topographiques (cascades ou pentes infranchissables). Sa niche écologique est, normalement, largement dis-

tincte de celle de ces poissons, et il n'est pas sensé subir leur compétition alimentaire, ni leur prédation sur ses larves (Montori 1997 ; Miro *et al.* 2018 ; Miro & Ventura 2020).

On s'aperçoit rapidement, en consultant la compilation des localités connues opérée à la fin du XX^{ème} siècle par Nicol (1990), qu'une proportion très élevée des données anciennes d'occurrence (XIX^{ème} et début XX^{ème} siècles) provient des lacs. À cette époque, les auteurs considéraient l'espèce comme étant typiquement lacustre, alors qu'elle ne l'est pas (l'espèce se trouve également dans les cours d'eau de montagne). Or aujourd'hui, les données lacustres sont devenues extrêmement rares, suggérant que *C. asper* aurait disparu de la plupart des lacs dans lesquels il a pourtant bien été observé jadis.

Bedriaga (1895) notait déjà à la fin du XIX^{ème} siècle, au sujet de deux lacs des Hautes-Pyrénées : "*In the Lac Bleu and in the lac de Gaube, where M. aspera is fare from being abundant, quantities of trout are found, and it is more than probable that the fish persecute and destroy the newt, and not vice versa as the natives presume.*". Despax (1923) a ensuite fait remarquer que *C. asper* était "*extraordinairement abondant*" au lac d'Oncet (Hautes-Pyrénées), mais qu'il ne l'avait par contre pas trouvé au lac d'Escoubous, dans la même vallée. Il note que "*la truite, absente du lac d'Oncet, est abondante au lac d'Escoubous.*". Aujourd'hui, *C. asper* est au bord de l'extinction au lac d'Oncet (obs. G. Pottier), qui a fait l'objet d'empoisonnements à répétition dès la fin des années 1930 comme le mentionne Chimits (1955). Beck (1942a) remarque de son côté, au début des années 1940, que "*Le lac de Peyrelade, très riche en Euproctes il y a quelques années, en est actuellement complètement dépourvu et cela depuis qu'il a été peuplé d'ombles-chevaliers.*". En 2020, l'espèce n'a pas été re-observée dans ce lac (Hautes-Pyrénées), malgré des observations de F. Gasser au début des années 1970 et une observation ponctuelle d'A. Nicol dans le ruisseau aval le 04/08/1990 (obs. G. Pottier, Gasser 1975, Nicol 1991 p. 168). Plus récemment, Delacoste *et al.* (1997) ont noté au sujet de la Réserve Naturelle du Néouvielle que : "*Il semble que les amphibiens soient beaucoup plus rares dans les lacs et ruisseaux peuplés de Salmonidés que dans ceux vierges de poissons. [...] L'euprocte ou Urodèle (Euproctus asper Dugès), espèce endémique des Pyrénées, a vu ses effectifs et le nombre de stations dans lesquelles il était présent diminuer notablement avec l'introduction de Salmonidés (ANGELIER, com. pers.)*". Baraillé *et al.* (2006) ont également constaté, au sein de la Réserve de Chasse et de Faune Sauvage d'Orlu (Ariège) une forte ségrégation spatiale entre le Saumon de fontaine *Salvelinus fontinalis* (espèce exotique introduite) et *C. asper* : "*les populations d'euproctes se situent sur des zones d'absence complète ou quasi-complète de saumon de fontaine*", constat également opéré par Charpin (2016) dans les Hautes-Pyrénées (massif du Pibeste-Aoulhet) et par Thirion *et al.* (2012) dans les Pyrénées-Atlantiques (vallée d'Aspe), avec la Truite fario dans ces deux derniers cas.

Sous l'impulsion des politiques publiques et de l'engouement du grand public pour les Pyrénées et ses sources thermales, l'introduction de *SALMONIDAE* dans les lacs des Pyrénées aurait débuté dès la fin du XIX^{ème} et début du XX^{ème} siècles, mais la grande majorité de ces lacs était encore dépourvue de peuplement piscicole au début des années 1950 : "*en 1951, sur 264 lacs de montagne des Basses et Hautes-Pyrénées, 182 étaient sans poissons, soit plus des 2/3.*" (Chimits 1955). Ces chiffres concernent la partie occidentale du versant français ("Basses-Pyrénées" = Pyrénées-Atlantiques), mais il n'existe pas de raison de penser qu'il en était autrement ailleurs. Très probablement, sur les 2500 lacs (environ) que compte la chaîne, près de 70% étaient encore exempts de poisson en 1950. Sur le versant français, l'empoisonnement systématique des lacs pyrénéens a commencé à dos d'Homme au début des années 1950 (à raison de 20 lacs/an, Fig. 26) mais, dès 1957, l'usage de l'hélicoptère (d'abord expérimenté en Ariège) a significativement accéléré le processus (Chimits 1960). Aujourd'hui, plus de 80% des lacs de l'ensemble de la chaîne (Espagne, France et Andorre) sont empoisonnés et régulièrement alevinés, la plupart du temps en espèces allochtones issues de pisciculture : Truite arc-en-ciel *Oncorhynchus mykiss* Walbaum, 1792 (Amérique du Nord) ; Saumon de fontaine *Salvelinus fontinalis* (Mitchill, 1814) (Amérique du Nord) ; *Christivomer Salvelinus namaychus* (Walbaum, 1792) (Amérique du Nord) et Omble chevalier *Salvelinus alpinus* (Linné, 1758) (Alpes), *SALMONIDAE* auxquels s'ajoutent dans de nombreux cas les Vairons (*Phoxinus* sp.). La Truite fario *Salmo trutta fario* Linné, 1758 (issue de souches locales ou non) complète la liste. On commence à peine à mesurer les conséquences de ces introductions qui, outre un impact très négatif sur les communautés pyrénéennes d'amphibiens dont *C. asper* (Miro *et al.* 2018 ; prédation des larves et compétition alimentaire), sont par ailleurs susceptibles d'apporter divers polluants dont le mercure, que concentrent les *SALMONIDAE* élevés en pisciculture du fait de leur alimentation. C'est le cas de divers lacs d'Ariège étudiés par Hansson *et al.* (2017). Notons également que ces empoisonnements d'espèces allochtones bénéficient d'une largesse législative plus que favorable, en contradiction avec le statut d'espèce protégée française dont bénéficient le Calotriton des Pyrénées et les autres espèces d'amphibiens autochtones.

La quasi-totalité des stations lacustres de *C. asper* citées par les auteurs anciens a donc fait l'objet d'empoisonnements [comparer les localités citées par Chimits (1955, 1960) à celles compilées par Nicol (1990)] et l'espèce y est actuellement éteinte ou proche de l'extinction (elle subsiste souvent dans les ruisseaux environnants, lorsqu'ils sont peu ou pas accessibles aux poissons). Tous les batrachologistes expérimentés, s'appuyant sur leurs observations de terrain autant que sur diverses publications scientifiques (Miro *et al.* 2018 ; Miro & Ventura 2020), considèrent donc que l'empoisonnement des lacs et de certaines sections de cours d'eau est une menace extrêmement sérieuse pour *C. asper*, à peu près généralisée à moyenne et haute altitude (Dalibard *et al.* 2020). Le programme scientifique pluridisciplinaire ISOLAPOP,

porté par le laboratoire EDB en partenariat avec la SETE, le PNP, le laboratoire GEODE et l'association ECODIV, actuellement en cours sur le versant français, se propose d'explorer cette question très importante pour la conservation de l'espèce, étant donnée l'ampleur géographique/historique et l'impact écologique (batrachofaune, entomofaune, zooplancton et phytoplancton, végétation, physico-chimie, etc.) des empoissonnements à but halieutique dans les Pyrénées. Un programme scientifique apparenté (LIFE "LimnoPirineus") est d'ailleurs déjà en cours sur le versant espagnol depuis plusieurs années, avec restauration des écosystèmes originaux sans poissons (Lucati et al. 2020).



Figure 26 : Pierre Chimits (1912-1985) a été le principal acteur de l'empoissonnement des lacs pyrénéens. Il pose ici avec un bidon à dos et un aérateur en main permettant le transport et l'introduction d'alevins en montagne (in Chimits 1955). L'hélicoptère prendra le relais dès la fin des années 1950.

Figure 26 : Pierre Chimits (1912-1985) was the main actor of fish stocking in the Pyrenean. He poses here with a back canister and a hand ventilator allowing both transport and releasing of fishes in the mountains (in Chimits 1955). The helicopter took over at the end of the 1950s.

VII.2. Exploitation forestière

Aux étages collinéen et montagnard, où les populations épigées sont exclusivement liées à des ruisseaux et ruisselets forestiers de faible débit (types 1 ou 2 de la classification de Strahler), l'exploitation forestière représente une menace, dans les massifs peu élevés du front nord-pyrénéen notamment. En effet, les populations de *C. asper* concernées sont à la fois en limite nord de répartition et en limite altitudinale inférieure, c'est à dire particulièrement isolées et en situation précaire, sur les plans écologique et biogéographique (plus fortement exposées au réchauffement climatique, entre autres). Or, les forêts collinéennes et montagnardes au sein desquelles se situe l'habitat aquatique de l'espèce sont aujourd'hui toutes exploitées (à de rares exceptions près) et, depuis moins d'un siècle (en général depuis les années 1950-1960), sillonnées par des dizaines de kilomètres de pistes et de routes permettant la circulation d'engins lourds (grumiers, tracteurs, etc.). Ces pistes traversent souvent les ruisseaux occupés à plusieurs reprises, de façon plus ou moins compatible avec la préservation de leurs caractéristiques écologiques originelles. Elles modifient par ailleurs, avec l'exploitation forestière elle-même (Fig. 27), l'environnement terrestre. Les conséquences de l'exploitation forestière sur les écosystèmes lotiques sont abondamment documentées par le travail synthétique de Lecercf (2014), et il n'est probablement pas nécessaire de revenir dessus en détail. Citons tout de même l'impact négatif des coupes à blanc sur l'effet régulateur de la canopée (impact sur le micro-climat : augmentation de 3°C à 5°C de la T°C de l'eau, baisse de l'hygrométrie de l'air et du sol, eutrophisation, production primaire modifiée, etc.) et l'impact négatif de la proximité des pistes ou de la modification directe des berges (atteinte au rôle filtrant de la litière, colmatage du lit par le ruissellement de boues, etc.), documenté depuis très longtemps (Poncet 1964). Dans une synthèse bibliographique évoquant la compatibilité des pratiques forestières avec l'écologie des amphibiens, Maynadier & Hunter (1995) montrent une différence significative dans l'abondance des amphibiens entre un site témoin et un site coupé à blanc. Des bandes non-exploitées de plusieurs dizaines de mètres le long des berges sont donc préconisées (Lecercf 2014).

En résumé, l'exploitation forestière est fortement susceptible d'altérer négativement le micro-climat frais et humide qui caractérise les vallons occupés par *C. asper* aux étages collinéen (surtout) et montagnard, et modifie par ailleurs la qualité écologique des cours d'eau eux-mêmes (physico-chimie, ressource en invertébrés, etc.). L'aspect des ruisseaux occupés par *C. asper* en forêt exploitée VS en forêt non-exploitée (Réserve Biologique Intégrale de Tres Crouets par exemple, dans les Hautes-Pyrénées) diffère d'ailleurs fortement *de visu*, le lit mineur des premiers étant partout nappé d'un dépôt de sédiments fins, contrairement au lit mineur des seconds (obs. G. Pottier, voir aussi la description des ruisseaux occupés dans les Corbières, Le Roux 2007). Il n'est pas inintéressant de citer ici Despax (1923) : "Partout où j'ai rencontré

"*Euprocte*, le fond des lacs et des torrents s'est montré net de toute vase.". Notons enfin que certaines pratiques forestières, comme la monoculture de résineux, favorisent l'exploitation d'essences

peu diversifiées, tendent à homogénéiser les milieux et à diminuer la diversité végétale, ce qui impacte au final les populations d'amphibiens (Montori et al. 2007).



Figure 27 : Deux cours d'eau hébergeant *C. asper*, traversés par des ouvrages permettant l'exploitation forestière. En haut : ruisseau avec franchissement pérenne préservant le milieu aquatique (massif du pic de Paloumère, Haute-Garonne, alt. 1050 m env.) (© G. Pottier). En bas : franchissement temporaire non conforme aux obligations édictées par le Code de l'Environnement, ayant fortement dégradé le milieu aquatique (massif de la Frau, Ariège, alt. 780 m env.) (© Hélène Dupuy).

Figure 27 : Two streams where *C. asper* occurs, crossed by structures allowing logging exploitation. Top: stream with a permanent crossing that preserves the aquatic habitat (massif of the Paloumère Pic, Haute-Garonne, ca. 1,050 m. a.s.l.) (© G. Pottier); bottom: temporary crossing non-compliant with the obligations drawn by the French Environmental Code, and that has highly impacted the aquatic habitat (massif of the Frau, Ariège, ca. 780 m. a.s.l.) (© Hélène Dupuy).

VII.3. Changement climatique

Comme vu précédemment, *C. asper* est une espèce sténotherme d'eau froide. C'est donc une espèce sensible à la modification de la température de l'eau, et par conséquent, au réchauffement climatique.

L'impact du changement climatique, ainsi que la prédiction de la future aire de distribution selon différents scénarii de réchauffement global a fait l'objet d'un travail spécifique concernant *C. asper* (Pous et al. 2015). Ces auteurs, pour qui les précédentes prédictions de Carvalho et al. (2010) étaient excessivement "pessimistes" (prédiction de conditions climatiques partout défavorables pour *C. asper* dès 2050) exposent néanmoins une diminution très significative de l'aire de répartition à l'horizon 2080 (par un facteur 5, environ) et concluent que : "*The present study indicates that climate change drastically reduces the potential distribution range of C. asper and reveals dispersal possibilities to be minimal under realistic dispersal scenarios.*". Les cartes qu'ils présentent montrent sans surprise une contraction et réduction de l'aire de répartition, où les populations marginales (limites sud, nord, ouest et est, mais aussi la limite altitudinale inférieure) sont prioritairement affectées. Ce résultat renforce la nécessité de maintenir des écosystèmes forestiers indemnes de perturbation à basse altitude, à même d'assurer le maintien d'un micro-climat frais et humide (voir Partie VII.2. "Exploitation forestière"). Ils ont aussi mis en évidence que, malgré le maintien d'aires favorables qui permettraient la persistance de populations dans le futur, le changement climatique provoquerait une diminution importante de la diversité génétique de l'espèce. Considérant une faible diversité génétique déjà mise en évidence au sein des populations de Calotriton des Pyrénées (Milà et al. 2010), ainsi que ses faibles capacités de dispersion (Montori 2008), il est légitime de se poser la question de la viabilité de cette espèce dans un contexte de changement climatique. Toutes ces prédictions ne tiennent cependant pas compte de certains paramètres démographiques (telles que les capacités de dispersion par exemple) spécifiques aux populations de *C. asper*, qui pourraient largement impacter les simulations. Dans ce contexte, et afin de répondre à des problématiques plus précises de futures répartitions des espèces de montagne face au changement climatique à des fins de gestion conservatoire, Bertrand et al. (en préparation) ont modélisé la probabilité de présence du Calotriton des Pyrénées en 2100 selon le scénario climatique le plus pessimiste du GIEC à l'échelle des Pyrénées, et en tenant compte cette fois-ci de plusieurs paramètres biologiques spécifiques au Calotriton des Pyrénées (maturité sexuelle à 3 ans, mortalité à 15 ans, dispersion de 2 à 15 ans, capacité de dispersion faible au-delà de 1 km ; voir Chapitre V "Phylogéographie moléculaire", Carte 25). Cette étude révèle une aire de répartition certes réduite par rapport à l'aire de distribution connue actuellement du Calotriton des Pyrénées, sans toutefois être aussi pessimiste que les prédictions des travaux cités précédemment.

Tous ces travaux exposent l'importante responsabilité conservatoire, en contexte de réchauffement climatique à l'échelle de l'ensemble des Pyrénées, des populations de moyenne et haute altitude fâcheusement confrontées, elles, à l'empoisonnement généralisé des lacs et torrents de montagne (voir Partie VII.1. "Introduction de poissons pour le loisir halieutique").

Notons également que les événements hydrauliques extrêmes (crues et étiages de plus en plus prononcés avec les épisodes de pluies sur de plus courtes périodes mais de façon plus intense) sont de plus en plus fréquents avec les changements climatiques. Or, les fortes crues peuvent entraîner la dérive des adultes et surtout des larves (Montori et al. 2012). Au contraire, les étiages prononcés peuvent assécher, et par conséquent rendre inexploitable par l'espèce, les ruisseaux intermittents sur des périodes plus longues. Il est donc aussi nécessaire de maintenir des écosystèmes cavernicoles encore indemnes pour contrer ces événements extrêmes (voir chapitre suivant).

VII.4. Sports d'eaux vives et spéléologie

Certains sports d'eaux vives (canyoning et ruisselling) constituent une menace d'apparition très récente (années 1980 et suivantes) mais qui tend à acquérir de plus en plus d'importance pour deux raisons : 1) le nombre de pratiquants n'a pas cessé d'augmenter et 2) l'ensemble de la chaîne est aujourd'hui concerné, alors qu'il s'agissait au début d'une pratique plutôt confidentielle et géographiquement très confinée (Sierra de Guara essentiellement, en Aragon, sur le versant espagnol). On assiste donc à la fois à une expansion spatiale et à une densification de la pratique. Allag-Dhuisme et al. (2016) définissent ainsi les particularités du canyoning par rapport aux autres sports d'eaux vives : "*Ce sport recherche des lits de cours d'eau accidentés, pentus et étroits, souvent vierges avant son apparition de toute activité. De ce fait, et également en raison d'un développement plus récent, il pose en des termes nouveaux la question de l'évaluation de son incidence sur les milieux. [...] il s'exprime essentiellement sur les tronçons de rang 1 de la classification de Strahler, soit les têtes de bassin versant.*". La correspondance de cette description avec les habitats préférentiels de *C. asper* est évidemment frappante.

Début 2020, le site internet "Descente-Canyon.com" répertorie, sur le versant français : 51 canyons praticables dans les Pyrénées-Atlantiques, 51 dans les Hautes-Pyrénées, 34 en Haute-Garonne, 41 en Ariège, 14 dans l'Aude et 52 dans les Pyrénées-Orientales. Certains de ces canyons, pour la plupart des ruisseaux, sont occupés par *C. asper* (parfois d'un bout à l'autre du "topo" proposé comme le canyon du Cérétou dans le massif du Montaigu, Hautes-Pyrénées, obs. pers. G. Pottier) et reçoivent donc la visite de dizaines, centaines ou milliers de personnes chaque année, selon le cas. Ce, alors que ces talwegs encaissés étaient exempts de toute fréquentation humaine il y a quelques années à peine, depuis des dizaines de milliers d'années. Le problème est identique pour

la vallée du Llech (Pyrénées-Orientales) où "La rivière du Llech est célèbre pour la pratique du canyoning qui peut y prendre des proportions importantes et causer des dérangements des espèces sensibles (notamment l'Euprocte des Pyrénées) et des dégradations des milieux aquatiques et/ou riverains" (Fédération des Réserves Catalanes et al. 2018).

Le cas du ruisselling est également préoccupant du point de vue écologique : "Il reste en revanche difficile de préjuger du développement de la randonnée aquatique et de sa variante le ruisselling. Cette activité, ludique, familiale et économique, continuera à attirer une population croissante vers des sites aujourd'hui fréquentés par un nombre restreint d'initiés" (Allag-Dhuisme et al. 2016). Actuellement, aucune étude quantitative n'est disponible au sujet des potentiels impacts de cette activité récréative sur la faune aquatique.

Enfin, la pratique de la spéléologie est susceptible de perturber diverses populations hypogées, certaines grottes occupées par l'espèce étant aujourd'hui très régulièrement fréquentées. Bertrand & Crochet (1992) notent, dès le début des années 1990 que, en Ariège, "les populations troglodytes sont pour certaines très menacées par la surfréquentation des cavités" et que "la Grotte de Siech, par exemple, est utilisée pour l'initiation à la spéléologie". Dans ce même département, la rivière souterraine de Labouiche (cf. Clergue-Gazeau 1965) a été ouverte au public en 1938 et ce cours d'eau souterrain très aménagé compte au nombre des attractions touristiques majeures des environs de Foix. C'est également le cas du réseau souterrain de Bétharram (Fig. 28), au pied du Pibeste-Aoulhet (Pyrénées-Atlantiques/Hautes-Pyrénées) (cf. annexe des localités in Milà et al. 2010), qui est en partie aménagé et exploité pour le tourisme depuis 1903, sur une longueur de plus de 2 km. Il a reçu 150 000 visiteurs en 2018, ce qui en a fait le 4ème site touristique de la région Nouvelle-Aquitaine (Sud-Ouest, 02/11/2019). Par ailleurs, les parties non-exploitées du "réseau Bétharram" et diverses cavités du massif du Pibeste, bien connu et très prisé des spéléologues, sont régulièrement parcourues (Charpin 2016).

Compte tenu de l'isolement des différentes populations de *C. asper* et de la stratégie évolutive de cette espèce (tendant, donc, vers le type "K"), l'impact de ces pratiques peut être localement significatif via divers effets pouvant perturber le milieu et affecter l'équilibre démographique des populations : apport de boue et mise en suspension des sédiments, écrasement des adultes et larves réfugiés sous des pierres, destruction des pontes (fixées sous les pierres), perturbation de l'activité de chasse, interruption des amplexus, opérations de "nettoyage" supprimant des caches et des sites de ponte, apports de polluants (crème solaire, biocides pour entretien annuel du néoprène, etc.), introduction de pathogènes, etc. le tout répété plusieurs jours par an, voire quotidiennement pour les sites les plus appréciés.

tive à l'impact écologique des activités de canyoning et de ruisselling ne concerne généralement pas les Pyrénées, et ne prend donc pas en compte le cas très particulier de *C. asper*, amphibien dont il n'existe pas d'équivalent écologique dans les Alpes, par exemple. Même dans les Pyrénées, son cas est très rarement évoqué, alors qu'une problématique "canyoning" a par contre été clairement identifiée dans le cadre du LIFE+ "Desman des Pyrénées". Notons cependant quelques intéressantes initiatives pédagogiques de la part des pratiquants eux-mêmes, telle que la brochure "Recommandations pour la pratique de la descente de canyon respectueuse du milieu naturel", éditée par la Fédération Française des Clubs Alpains et de Montagne (FFCAM), qui mentionne la présence de grenouilles, crapauds et salamandres dans les canyons.

D'une façon générale, l'impact des sports d'eaux vives sur la biodiversité est un thème sous-documenté par les Sciences de la Vie et de la Terre, Allag-Dhuisme et al. (2016) constatant dans leur rapport ministériel qu'il s'agit d'"Un sujet investi par les sciences humaines et sociales mais délaissé par les sciences de la nature". Ces mêmes auteurs ont tout de même rencontré plusieurs études scientifiques sur le sujet : "En considérant les plus robustes d'entre elles, les études techniques locales permettent de confirmer que certaines actions liées à l'exercice des sports d'eaux vives sont susceptibles de porter des atteintes ponctuelles et localisées aux milieux, qui constituent autant de facteurs de risques de dégradation de leur qualité écologique [...] La mission relève en particulier, selon les conditions locales et la fragilité des milieux, des constats avérés d'augmentation de la turbidité, de remaniement du substrat, d'arrachage de la couverture végétale, de tassement du sol en entrée/sortie de site ou de mouille avec raréfaction de la végétation et installation d'espèces indésirables. Peuvent être retenus également des risques de colmatage des fonds, de modifications morphologiques, de réduction de la capacité d'accueil des invertébrés, d'augmentation de leur dérive et du décrochage, et de dérangement de la faune aquatique et terrestre (stress, fuite, abandon des nids et gîtes)".

Il est important de noter que la bibliographie (plutôt pauvre) rela-



Figure 28 : La fée électricité illuminant les grottes de Betharram (Pyrénées-Atlantiques/Hautes-Pyrénées), affiche publicitaire du début du XX^{ème} siècle. Au second plan, illuminé donc, l'habitat hypogée de *C. asper*.

Figure 28: The electricity fairy illuminating the caves of Betharram (Pyrénées-Atlantiques/Hautes-Pyrénées), from an advertising poster at the beginning of the 20th century. In the background, the hypogean habitat of *C. asper* (illuminated).

VII.5. Ouvrages hydro-électriques

À l'échelle mondiale, la majorité des cours d'eau est régulée pour la production hydroélectrique (Nilsson *et al.* 2005). C'est un des principaux impacts qui pèsent sur les écosystèmes aquatiques dans les régions montagneuses (Wohl 2006). Les aménagements hydroélectriques sont disséminés sur l'ensemble de l'aire de répartition de *C. asper* et concourent significativement à son degré d'anthropisation. Rodriguez (2012) dépeint ainsi la situation : "Les paysages de l'hydroélectricité sont omniprésents dans les Pyrénées. Sur l'ensemble de la chaîne, rares sont les hautes vallées, tant sur le versant français que sur le versant espagnol, qui ne sont pas équipées d'installations pour produire de l'électricité. En parcourant la haute montagne et en étant attentif, on peut aisément établir un inventaire à la Prévert : digues, conduites forcées, cheminées d'équilibre, stations de pompage, mais aussi chemins et routes, baraquements plus ou moins en ruines, pylônes, téléphériques, passerelles, galeries... sont autant d'éléments d'un système d'exploitation d'une ressource considérée comme naturelle pour la production de l'énergie électrique, visibles dans le paysage et dont les barrages sont les représentants les plus emblématiques."

Le même auteur note par ailleurs un phénomène significatif d'anthropisation secondaire (ou de "sur-anthropisation") directement lié à l'hydroélectricité : "Les routes sont devenues des axes touristiques majeurs, les baraquements de chantiers des refuges ou des chalets-hôtels de montagne qui accueillent un grand nombre de randonneurs. Ils ont souvent été à l'origine de la fréquentation de masse de la haute montagne. En changeant d'usage, ils ont fourni un support logistique indispensable au développement du tourisme de montagne. [...] Ce développement touristique s'est fortement appuyé sur les infrastructures hydroélectriques qui rendent la haute montagne accessible à tous, y compris en voiture. C'est pour une grande part de cette combinaison d'un patrimoine naturel préservé et d'un accès facile que naît le succès touristique contemporain des Encantats et du Néouvielle. Cette affluence touristique, non envisagée à l'origine et non maîtrisée, a rapidement posé des problèmes de pollution et de dégradations (déchets, piétinements de certaines pelouses d'altitude, érosions...)" (Rodriguez 2012).

À l'heure actuelle, il n'existe aucune cartographie précise de la localisation des secteurs sous influence de l'activité hydroélectrique dans les Pyrénées. Cependant, et comme déjà indiqué par Charbonnel (2015) pour la conservation du Desman des Pyrénées, ce type de données spatialisées s'avère indispensable pour mettre précisément en lien la gestion des débits des rivières et les zones à enjeux de conservation pour la biodiversité aquatique et donc notamment le Calotriton des Pyrénées.

Les effets des aménagements hydroélectriques sur *C. asper* ne sont pas forcément aisés à évaluer (aucune étude scientifique précise ne semble avoir été publiée à ce sujet) mais les témoignages d'experts recueillis par Dalibard *et al.* (2020) mettent essentiellement en

avant les impacts potentiels des violentes variations de débit qui leur sont souvent liées (alternance de retenues et de lâchers), susceptibles d'impacter fortement les populations de *C. asper*. Ces témoignages s'appuient notamment sur les travaux de Montori *et al.* (2012) qui ont constaté une mortalité élevée des adultes et des larves suite à des épisodes de crues consécutifs à des pluies exceptionnelles (comparables, donc, dans leurs conséquences sur le débit et la force du courant, à des lâchers d'origine hydroélectrique). La population s'est reconstituée au bout de trois années, très probablement grâce au concours des individus subadultes, à tendance plutôt terrestre et donc plus épargnés. Le problème tient à la fréquence de tels événements extrêmes lorsqu'ils sont d'origine hydroélectrique, car ils se produisent alors tous les ans, de plusieurs fois par an à plusieurs fois par jour selon le type d'ouvrage. Il tient aussi à la saisonnalité des lâchers. En effet, Montori *et al.* (2012) ont noté un impact négatif plus fort en période d'inactivité (hiver), où les animaux ne sont pas aptes à réagir, qu'en période d'activité (printemps-automne), où ils peuvent réagir en quittant le lit du torrent.

Un autre impact direct des aménagements hydroélectriques concerne cette fois-ci les prises d'eau de montagne, réalisées pour alimenter des conduites forcées, et qui sont bien souvent de véritables pièges à Calotritons (et autres espèces aquatiques). Ce type d'installation conduit également à la mise en place d'un débit réservé sur le tronçon du cours d'eau court-circuité, réduisant ainsi l'habitat disponible pour l'espèce. Néanmoins, on retient dans certaines études d'impact que l'instauration d'un tel débit réservé serait également favorable à *C. asper*, du fait que ce système assure une certaine stabilité du débit en ayant un effet tampon sur les crues. Ces perturbations (négatives comme positives) restent toutefois à étudier de manière plus précise.

Par ailleurs, en consultant les données de la littérature ancienne (XIX^{ème} et début XX^{ème} siècles), on s'aperçoit que plusieurs bassins lacustres occupés par *C. asper* ont disparu sous de grands et profonds lacs de barrage réalisés dans le courant du XX^{ème} siècle : Migouélou en vallée d'Arrens, Cap de Long en vallée d'Aure, Caillaouas en vallée du Louron (Hautes-Pyrénées), etc. En plus de la destruction de l'habitat lotique de *C. asper*, ces lacs ont également tous été empoisonnés, impliquant très certainement un effet multistress.

Au-delà de la simple modification des habitats (de lotique en lentique) et des débits, l'hydroélectricité a d'autres impacts potentiels direct et indirect sur *C. asper* (fragmentation des habitats, modification de la densité et de la diversité des proies, modification des phénomènes d'érosion et par conséquent du substrat en aval, etc.). Les conséquences, l'étendue et l'importance de ces impacts sont aujourd'hui très peu connues.

VII.6. Maladies émergentes et pollution

Les effets des maladies émergentes et de la pollution sur *C. asper* semblent plutôt mal documentés à l'heure actuelle. Les résultats disponibles jusqu'ici tendent à indiquer que l'espèce, en France, n'est pas encore concernée par les deux agents infectieux les plus menaçants pour les amphibiens en Europe, que sont *Batrachochytrium dendrobatidis*, qui est l'agent causal de la chytridiomycose, et ranavirus (Duffus & Cunningham 2010). Toutefois, *B. dendrobatidis* est déjà présent sur le versant espagnol où ce pathogène impacte plusieurs populations (Martinez-Silvestre *et al.* 2018, Martinez-Silvestre *et al.* en préparation), et il n'y a aucune raison qu'à terme il ne franchisse pas la frontière. En outre, les impacts suite à l'arrivée de nouvelles espèces de pathogènes, souvent en lien avec le réchauffement climatique, comme le pathogène asiatique *B. salamandrorans*, encore peu étudiés, doivent inviter à la prudence. En effet, des effondrements démographiques massifs, évocateurs d'épidémie mais non-élucidés, ont été constatés localement chez *C. asper* (Amat *et al.* 2018).

Les impacts de la pollution, organique ou chimique, sont également mal-documentés pour l'espèce. Par endroits, il est assez évident que la pression pastorale (ou le changement de pratique de substitution d'un troupeau d'ovins par un troupeau de bovins par exemple) entraîne un changement de l'écosystème aquatique, avec piétinement, eutrophisation (via les déjections animales) voire pollution par des molécules vétérinaires (pour le traitement du piétrin par exemple), essentiellement près des installations qui concentrent les troupeaux (cabanes, parcs à bestiaux, etc.). Mais le pastoralisme extensif est extrêmement ancien dans les Pyrénées (plusieurs millénaires) et, sauf pratiques *a priori* localisées et/ou temporaires (qui sont bien sûr à améliorer), il ne semble pas représenter une menace significative pour l'espèce.

L'intensification du trafic routier pose elle aussi question car l'apport d'hydrocarbures ou de sels de déneigement dissous depuis les chaussées est probablement un facteur de pollution pour certains ruisseaux proches des axes les plus fréquentés. Or, les amphibiens sont connus pour être très vulnérables à cet égard, du fait même de la perméabilité de leur épiderme (Quaranta *et al.* 2009). Les sources de pollutions sont aussi diverses (agriculture intensive en basse altitude, domestiques et récréatives comme les stations de ski). Les impacts des pollutions peuvent aussi être indirect via le réseau trophique (accumulation au travers de la chaîne trophique, modification de la quantité et de la diversité des proies par ex.) et restent à approfondir.

VII.7. Les obstacles culturels à la conservation : le manque d'intérêt et l'excès d'intérêt

Il convient de lister, également, une menace très généralisée, d'ordre culturel : le manque d'intérêt du grand public, mais également des locaux, de bien des 'érudits' et de certains élus et acteurs de la gestion, pour la faune aquatique autre que piscicole. Les écrits de Pierre Chimits (1912–1985) sont très révélateurs à cet égard : quand cet auteur (ingénieur des ex- "Eaux & Forêts" qui fut à la fois le premier directeur du Parc National des Pyrénées (PNP) et le principal acteur de l'empoisonnement des lacs de montagne de cette zone) entend exposer la "Richesse des torrents et des lacs" du PNP, il se borne à l'inventaire des ressources et agréments halieutiques de ce qui se résume pour lui à "un domaine piscicole remarquable pour la pêche sportive des salmonidés" (Chimits 1971). On n'y trouve aucune mention de quelque espèce d'amphibien que ce soit, malgré des dizaines de publications déjà disponibles à leur sujet et, surtout, la présence à l'époque de la station biologique d'Orédon (laboratoire de zoologie de la faculté des sciences de Toulouse) dans la Réserve Naturelle du Néouvielle. On note également une certaine peur du grand public et des locaux vis à vis des "salamandres" en général, et de *C. asper* en particulier. Ainsi, Bedriaga (1895) avait été très étonné de constater que l'animal était craint des bergers pyrénéens : "The few Pyrenean inhabitants who know of the existence of *M. aspera* in their lakes spread the worst reputation about this innocent creature, and I met with athletic shepherds accustomed to deal with wolves, bears and vipers who trembled at the very sight of *M. aspera*". On retrouve aussi ce genre de témoignage chez Despax (1923) (p. 320), en vallée du Lys (Haute-Garonne) : "Cette localisation avait été remarquée par un simple montagnard pêcheur de truites et tout naturellement braconnier qui, me voyant chercher sans succès dans le lit principal, me dit qu'en pêchant des truites à la main, il rencontrait souvent, près des sources, des animaux "dégouttants", pour lesquels il manifestait une certaine crainte". Rondou (1907) dépeint une situation culturelle assez similaire en Pays Toy (vallée de Barèges, Hautes-Pyrénées), avec un autre Urodèle ("Triton vulgaire" = très probablement le Triton palmé *Lissotriton helveticus*) : "Absolument inoffensif, quoique nos paysans croient sa morsure très dangereuse".

Ce substrat culturel, où s'entremêlent l'indifférence et la répugnance sur fond d'irrationnel, est toujours bien présent de nos jours et nous-mêmes avons pu le constater maintes fois sur le terrain : un lac, un ruisseau, n'ont de valeur que s'il s'y trouve des poissons. Le reste de la faune aquatique, amphibiens notamment, fait généralement l'objet d'un mépris ou d'un dégoût affiché. Cette attitude constitue un obstacle important en matière de politique conservatoire car, comme l'expose Ballouard (2010) : "l'attention dont bénéficient certains taxons est en partie issue des attitudes du public qui a tendance à tisser des liens affectifs avec certaines espèces plutôt que d'autres. [...] Le groupe des amphibiens qui contient proportionnellement le nombre de vertébrés les plus

menacés (UICN) devrait être le premier à bénéficier de programmes de conservation. En pratique les efforts restent modestes.". Sachant que la perception du milieu aquatique "ichtyocentrée" décrite plus haut imprègne une proportion élevée de la population, incluant des élus et décideurs politiques de tous bords, on comprend que la tâche éducative s'annonce ardue.

Last but not least, Bedriaga (1895) a précocement noté l'existence d'une autre menace d'ordre culturel, n'intéressant cette fois-ci qu'une faible proportion de la population : "it seems that in some lakes, like the Lac d'Oncet for instance, their only enemies are the naturalists". Despax (1923) en fournit une bonne preuve (p. 317) pour *C. asper* : "Un chiffre montrera quelle est l'abondance de cet animal dans ce lac : en août 1920, j'y ai capturé, en deux heures, 80 individus et il m'eût été facile d'en recueillir d'autres si j'avais disposé de place suffisante pour les transporter.". Au début des années 1970, Gasser prélevait encore dans ce même lac d'Oncet une trentaine d'individus de *C. asper* pour les besoins de sa thèse, comme au lac de Peyrelade (ce qui, d'ailleurs, tend à tempérer les écrits de Beck 1942a), au torrent de Castelmouly, au lac d'Orédon (Hautes-Pyrénées), au Garbet à Aulus-les-Bains, à l'étang d'Ayes à Bethmale (Ariège) et au Plan de los Baños (Maladeta, Espagne ; Gasser 1975). Cet auteur précise que, par contre, les individus des Pyrénées-Atlantiques (ruisseau d'Olhadoko, une trentaine d'individus) et de deux grottes ariégeoises (Siech, une trentaine d'individus; Labouiche, une trentaine d'individus) lui ont été fournis par M. Clergue-Gazeau, dans les publications de laquelle on rencontre aussi de telles informations : "nous avons visité cette localité régulièrement [...] un ou deux mâles et une femelle ont été capturés à chacune de nos visites afin d'observer l'état du cycle. Les animaux sont anesthésiés au MS 222, les lobes testiculaires des mâles prélevés" etc. L'article concerné mentionne 6 visites de 1962 à 1985, soit 12 à 18 adultes reproducteurs définitivement prélevés dans une population isolée de basse altitude (350 m) des Pyrénées-Orientales, en limite d'aire (Clergue-Gazeau 1967). Idem en limite supérieure au lac d'Estibère (Hautes-Pyrénées), à 2300 m : 9 mâles et 10 femelles collectés pour une étude de leur squelette (Clergue-Gazeau & Bonnet 1979). On pourrait allonger la liste avec les naturalistes du XIX^{ème} siècle, en examinant les collections des Muséums d'Histoire Naturelle du monde entier. Signalons que plusieurs auteurs en ont détenu vivants en aquarium (Bedriaga, Wolterstorff, Despax, Lantz, Clergue-Gazeau, etc.) et ces animaux ont, selon toute vraisemblance, terminé leur existence loin des Pyrénées. De nos jours encore, certains ouvrages batrachologiques comportent des préconisations pour le maintien de l'espèce en aquarium (Raffaëlli 2007, 2013). Nicol (1990), enfin, mentionne le prélèvement d'individus en vallée d'Ossau par "des naturalistes suisses de pacotille [...] pour les transplanter dans des ruisseaux en Suisse. [...] les amphibiens étaient morts le lendemain au cours du voyage."

De tels prélèvements, dont on peut supposer qu'ils ont été banals jusqu'en 1976 au moins (date à laquelle l'espèce est devenue intégralement protégée par la loi en France), ne peuvent qu'avoir eu des conséquences négatives sur la démographie de certaines populations, au moins temporairement (années ou décennies). En effet, il faut rappeler que la stratégie de survie de *C. asper* (apparentée au type "K") est tributaire d'une faible mortalité des adultes, qui n'ont pratiquement pas de prédateurs naturels. Dans certains cas (populations déjà affaiblies par d'autres impacts anthropiques tels que l'introduction de salmonidés ou populations relictuelles de faible effectif par ex.), ces collectes ont probablement entraîné un déséquilibre démographique très préjudiciable, voire même une extinction. Au lac d'Oncet par exemple, ce que l'on observe aujourd'hui n'a strictement rien à voir avec l'abondance décrite par les auteurs cités plus haut (obs. pers. G. Pottier ; Fig. 29).



Figure 29 : Le lac d'Oncet (alt. 2254 m), dans le massif du pic du Midi de Bigorre (Hautes-Pyrénées). Depuis plus de deux siècles, la population de *C. asper* de ce lac est confrontée à des prélèvements définitifs à but scientifique, auxquels s'ajoutent des empoisonnements réguliers depuis les années 1930. Il y existe également une pollution diffuse (déchets variés) due à la proximité des installations du pic du Midi (en haut à gauche) et à sa facilité d'accès depuis le col du Tourmalet (© G. Pottier).

Figure 29 : The Lake of Oncet (2,254 m. a.s.l.) located in the massif of the Pic du Midi de Bigorre (Hautes-Pyrénées). Since two centuries, this population of *C. asper* faces with capture for scientific studies and fish releases. Another threat is a diffuse pollution (miscellaneous waste) due to the proximity of the Pic du Midi buildings and the easy access to the lake from the Tourmalet pass (© G. Pottier).

VIII. OUTILS CONSERVATOIRES ACTUELS

VIII.1. Statut légal international, européen et français

À l'échelle internationale, le Calotriton des Pyrénées n'est pas inscrit sur les listes de la "Convention sur le commerce International des espèces de faune et flore sauvages menacées d'extinction" (CITES, annexes 1, 2 et 3), n'étant pas considéré comme une espèce donnant lieu à une activité commerciale.

Bien qu'il s'agisse d'une espèce endémique des Pyrénées, elle n'est pas non plus inscrite à l'Annexe 2 de la Directive européenne Habitats-Faune-Flore (92/43/CEE) du 21 mai 1992 ("espèces animales et végétales d'intérêt communautaire dont la conservation nécessite la désignation") aux côtés du Lézard de Bonnal ou du Desman des Pyrénées par exemple, mais seulement à l'Annexe 4, comme "espèces animales et végétales présentant un intérêt communautaire et nécessitant une protection stricte", aux côtés d'espèces largement répandues et souvent non-menacées comme le Lézard des murailles.

Le Calotriton des Pyrénées est intégralement protégé par la loi en France (arrêté du 19 novembre 2007) (destruction, collecte, détention en captivité, transport etc. sont donc, entre autres, prohibés) et par la Convention de Berne (Annexe 2, 19/09/1979, 01/06/1982).

Par ailleurs, l'habitat de *C. asper* est également protégé par la Loi française sur l'Eau et les Milieux Aquatiques (LEMA ; loi n°2006-1772 du 30 décembre 2006), qui est la transposition du droit européen au droit français de la Directive-Cadre sur l'Eau (2000/60/CE) du 23 octobre 2000.

VIII.2. Statut UICN

Il y a plusieurs années, *C. asper* n'était pas considéré comme étant menacé de disparition et figurait dans la catégorie "NT" ("Near Threatened" = "Quasi-menacé") sur la Liste Rouge internationale (Bosch *et al.* 2009), mais également sur les Listes Rouges d'Espagne (Pleguezuelos *et al.* 2002), de France (UICN France *et al.* 2009, Lescure & Massary 2012), et plus localement sur celle de l'ex-région Aquitaine (Le Moine & Jailloux 2013).

Les connaissances ayant progressé dans divers domaines (phylogéographie moléculaire, biologie, écologie, biogéographie, etc.), son statut a ensuite été réévalué à diverses échelles géographiques et il s'est avéré que l'espèce relevait de la catégorie "VU" (= "Vulnérable") en ex-Languedoc-Roussillon, en ex-Midi-Pyrénées et en France (Geniez & Cheylan 2012 ; Barthe 2014 ; UICN *et al.* 2015). Ainsi, cela fait donc de lui, sur ces territoires, une "espèce menacée de disparition" au regard des critères UICN (= catégories "VU", "EN" et "CR"). Ce statut constitue bien sûr un argument de poids en faveur d'une meilleure prise en compte conservatoire, supérieure à celle du passé.

VIII.3. Plan National d'Actions

Contrairement à d'autres espèces endémiques ou sub-endémiques des Pyrénées jugées menacées (Lézards des Pyrénées et Desman des Pyrénées), le Calotriton des Pyrénées ne fait pas l'objet d'un Plan National d'Actions (PNA), essentiellement parce que son statut UICN ne le justifiait pas jusqu'à récemment (la catégorie "NT" ne correspondant pas à une "espèce menacée de disparition" au sens de l'UICN).

VIII.4. Parcs et réserves

La prise en compte de l'espèce par les outils "Parc National" et "Réserve" est très partielle (Carte 26) :

- le Parc National des Pyrénées (zone cœur du PNP : 45705 hectares), seul Parc National des Pyrénées françaises (Pyrénées-Atlantiques/Hautes-Pyrénées), n'héberge qu'une faible proportion de l'effectif français.
- les Réserves Naturelles Nationales (RNN) sont peu représentées dans les Pyrénées. Il n'y en existe que onze, concentrées à l'est de la chaîne (où elles sont souvent connexes) : Vallée d'Ossau (Pyrénées-Atlantiques), Néouvielle (Hautes-Pyrénées), Grotte du TM 71 (Aude), Vallée d'Eyne (Pyrénées-Orientales), Nohèdes / Jujols / Conat (*idem*), Mantet / Py / Prats-de-Mollo et la Massane (*idem*). Trois d'entre elles seulement concernent *C. asper* : Néouvielle, Nohèdes et Prats-de-Mollo (bien que des données soient disponibles tout près des RNN de Jujols et de Py, l'espèce n'y a pas encore été observée).
- les Réserves Naturelles Régionales (RNR), encore moins présentes, sont au nombre de quatre : Pibeste-Aoulhet (Hautes-Pyrénées), Aulon (Hautes-Pyrénées), Massif de Saint-Barthélémy (Ariège) et Nyer (Pyrénées-Orientales, connexe avec l'ensemble de RNN Mantet / Py / Prats-de-Mollo). La présence de *C. asper* n'est actuellement attestée de façon certaine que dans la première et il est peu présent dans la troisième. Sur la RNR d'Aulon, son statut exact reste à évaluer. Par ailleurs, il est absent de la RNR du Montious (vallée d'Aure, Hautes-Pyrénées), récemment créée (2020).
- les Pyrénées françaises comptent onze Réserves Biologiques : Saint-Pé-de-Bigorre (Hautes-Pyrénées), Luchon (Haute-Garonne), Montagne de Rié (Haute-Garonne), Burat (Haute-Garonne), Isard (Ariège), Montcalm (Ariège), Gorges de la Frau (Ariège), Laurenti (Ariège), Carcanet (Ariège), Pinata (Aude) et Moixoses (Pyrénées-Orientales). Deux d'entre-elles seulement hébergent *C. asper* en l'état actuel des connaissances : celle de Saint-Pé-de-Bigorre (intégrée à la RNR du Pibeste-Aoulhet) et celle du Montcalm. Certaines autres sont cependant susceptibles de l'héberger dans la mesure où l'espèce est connue à peu de distance.
- la Réserve Nationale de Chasse et de Faune Sauvage d'Orlu, en Ariège (unique RNCFS des Pyrénées) héberge *C. asper*, de même que l'ex- "Réserve Domaniale du Mont Valier" (Natura 2000, voir plus loin).

VIII.5. Parcs Naturels Régionaux

Deux Parcs Naturels Régionaux (PNR) sont concernés (Carte 26) : celui des Pyrénées ariégeoises (Ariège) et celui des Pyrénées catalanes (Pyrénées-Orientales). Mais il ne s'agit pas d'espaces protégés, et le réseau Natura 2000, les réserves biologiques ou les RNN/RNR par exemple peuvent y être sous-représentés (voir plus loin).

À noter qu'au sein du futur PNR Corbières-Fenouillèdes (Aude) devrait figurer un arrêté préfectoral de protection de biotope Calotriton sur le ruisseau de Cass-rats (localisé sur les communes de St Just et de le Bézu) et qu'un PNR des Pyrénées Commingeoises (Haute-Garonne) est actuellement à l'étude.

VIII.6. Arrêté Préfectoral de Protection de Biotope (APPB)

Les APPB sont très peu nombreux dans les Pyrénées, mais deux d'entre eux concernent des populations de *C. asper* :

- FR3800806 : Site de reproduction du Gypaète barbu d'Holzarté, commune de Larrau (Pyrénées-Atlantiques) : il encercle la localité du ruisseau d'Olhadoko près du pont d'Amübi, considéré comme étant "d'une grande richesse" par Clergue-Gazeau (1968).

- FR3800445 : Adour et Affluents (Hautes-Pyrénées) : cet APPB, motivé par la conservation du Desman des Pyrénées et de la Truite fario, concerne divers bassins versants secondaires avec présence avérée de *C. asper* :

- bassin versant de l'Oussouet : les ruisseaux de Passalade et le cours supérieur de l'Oussouet lui-même (amont de la fontaine de Labassère), occupés par *C. asper* (obs. pers. de G. Pottier le 02/07 et 13/07/2016), ne semblent cependant pas être concernés. Le tracé supérieur suit en effet le seul ruisseau de Gorse, où l'espèce n'a pas encore été trouvée malgré deux recherches (G. Pottier).

- bassin versant de la Gailleste : le cours supérieur de la Gailleste même, qui héberge *C. asper* (obs. pers. de G. Pottier le 08/07/2016) est concerné, mais les ruisseaux de Sarraméa et de Castelmouly (en ZNIEFF de type I) ne le sont pas, alors qu'ils hébergent également *C. asper*. C'est regrettable, car ces ruisseaux subissent une pression anthropique non-négligeable (exploitation forestière et pollutions diverses, Fig. 30).

- bassin versant de l'Adour de Lesponne : les affluents de la rive gauche qui abritent des populations de *C. asper* ne sont pas concernés par l'APPB (cours supérieur du ruisseau d'Ardazen et ruisseau du Cérétoü ; obs. pers. de G. Pottier le 28/07/2016 et le 16/06/2017).

- bassin versant de l'Adour de Campan : le ruisseau d'Arrimoula, qui héberge *C. asper*, est inclus (obs. pers. de J. Muratet le 12/07/2003).

- bassin versant de l'Adour de Gripp : le ruisseau d'Arizes, dont les multiples petits affluents hébergent *C. asper*, est inclus (obs. pers. de G. Pottier le 14/07/2016 et le 11/09/2018), de même que le cours supérieur du Garet où l'espèce est également connue (Despax 1923, obs. pers. de G. Pottier le 21/08/2013).

Notons qu'un futur APPB est prévu sur le ruisseau de Cass-rats, localisé sur les communes de St Just et de le Bézu, dans le département de l'Aude.

On le voit, la protection de *C. asper* par les APPB est assez anecdotique à l'échelle des Pyrénées françaises. D'une part, car l'outil y est très peu présent, d'autre part parce que les APPB concernant les rivières et ruisseaux ont été essentiellement pensés en fonction de la Truite fario et/ou du Desman des Pyrénées (et secondairement de l'Ecrevisse à pattes blanches), espèces qui n'ont pas le même profil écologique que *C. asper*, et n'occupent pas forcément les mêmes sections de ruisseaux. Typiquement même, du fait que *C. asper* occupe essentiellement des tronçons de type I de la classification de Strahler non ou peu colonisables par la Truite fario et non ou peu colonisés par le Desman des Pyrénées (qui, lui, préfère des débits supérieurs à 5m³/s, Charbonnel *et al.* 2015), le Calotriton des Pyrénées a tendance à n'être pas pris en compte par cet outil, lorsqu'il vise précisément la conservation de ces deux autres espèces.

VIII.7. Réseau Natura 2000

Il s'agit, indéniablement, de l'outil gestionnaire à visée conservatoire assurant la meilleure couverture géographique de l'aire de répartition française de *C. asper* (Tableau 7).

Lorsqu'il est connu sur un site Natura 2000, *C. asper* est listé dans son formulaire de données à la rubrique "Autres espèces importantes de faune et de flore", à la suite des espèces de l'Annexe 2 de la DHFF (ce, conformément à son inscription à l'Annexe 4). Le tableau suivant synthétise la situation département par département et pour l'ensemble de la chaîne (la liste détaillée des sites Natura 2000 concernés par ce décompte figure en Annexe 3, Carte 26).

Près de 40% (39,7%) des 68 sites Natura 2000 des Pyrénées françaises abritent une ou plusieurs populations de *C. asper*, si l'on s'en tient aux indications du formulaire de données (Tableau 7). En outre, une proportion non négligeable (23,5%) des sites sans mention de l'espèce héberge en réalité l'espèce, bien que celle-ci ne soit pas mentionnée dans le formulaire de données. Dans les faits, donc, il existe au moins 43 sites Natura 2000 avec présence de *C. asper* sur les 68 considérés dans notre décompte, soit 63,2% des sites (proportion sensiblement plus élevée que les 39,7% qu'une simple lecture du formulaire de données pourrait laisser croire). Ces absences de mention non fondées,

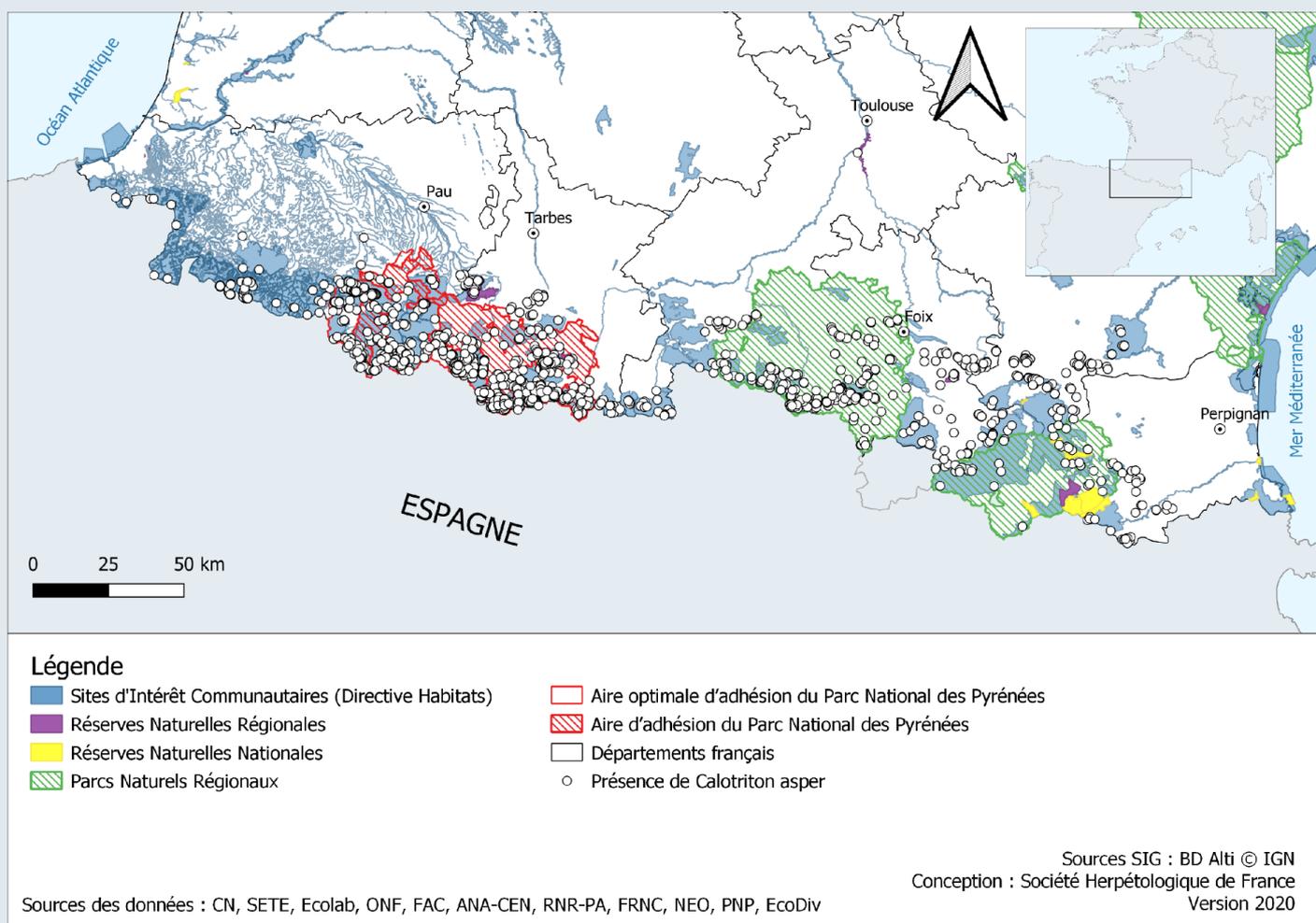
qui concernent parfois une proportion élevée des sites dans certains départements (jusqu'à 4 sites sur 6 en Haute-Garonne), posent question dans la mesure où il est alors à craindre une non prise en compte de l'espèce par le gestionnaire. Les délais d'actualisation des formulaires et divers obstacles administratifs sont probablement en partie responsables de cette situation mais on note que, dans bien des cas (comme en Haute-Garonne), des données bibliographiques sont disponibles depuis des décennies, voire plus d'un siècle (Annexe 3). Il apparaît donc curieux que l'espèce n'y soit pas citée, d'autant que l'existence de données anciennes appelait naturellement à des recherches ciblées permettant d'actualiser (ou non) lesdites données, ce qui a souvent été fait mais n'est pas traduit par les formulaires. De surcroît, le formulaire des ZNIEFF de type I intégrées à ces sites Natura 2000 fait parfois mention de l'espèce (cas du site

Natura 2000 "Haute vallée d'Oô" par exemple). Enfin, il est à noter qu'un certain nombre de sites Natura 2000 sans présence connue présentent une probabilité de présence plus ou moins élevée, car les habitats préférentiels y sont présents et l'espèce est connue sur des sites proches (Annexe 3), appelant là-aussi à des recherches ciblées.

Département	Nombre de sites Nature 2000 pyrénéens	Nombre de sites Natura 2000 pyrénéens avec mention <i>C. asper</i>	Nombre de sites Natura 2000 pyrénéens sans mention <i>C. asper</i>	Nombre de sites Natura 2000 pyrénéens sans mention <i>C. asper</i> à tort (= données existantes sur le site)
Pyrénées-Atlantiques	21	10 (47,6%)	11 (52,3%)	3 (14,2%)
Hautes-Pyrénées	16	12 (75%)	4 (25%)	3 (18,7%)
Haute-Garonne	6	0 (0%)	6 (100%)	4 (66,6%)
Ariège	10	3 (30%)	7 (70%)	2 (20%)
Aude	6	2 (33,3%)	4 (66,6%)	1 (16,6%)
Pyrénées-Orientales	9	0 (0%)	9 (100%)	3 (33,3%)
Total	68	27 (39,7%)	41 (60,2%)	16 (23,5%)

Tableau 7 : Présence avérée de *C. asper* au sein des sites Natura 2000 des Pyrénées françaises VS mention de l'espèce sur les formulaires de données concernés (voir Annexe 3 pour plus de détails).

Tableau 7 : Current presence of *C. asper* in the Natura 2000 sites in the French Pyrenees VS citation of the species in the data forms.



Carte 26 : Distribution relative des points d'observation de *C. asper* et des espaces naturels protégés/gérés sur le versant français des Pyrénées

Map 26: Relative distribution of occurrence points of *C. asper* and protected or managed areas in the French Pyrenees.

VIII.8. Le cas des ZNIEFF

Les Zones Naturelles d'Intérêt Ecologique, Faunistique et Floristique (ZNIEFF) ne sont pas des espaces naturels protégés, comme l'exposent très clairement Horellou et *al.* (2014) : "L'inventaire ZNIEFF ne constitue pas un outil de protection en lui-même. En effet, une ZNIEFF n'a aucune portée juridique directe, il est un inventaire du patrimoine naturel prévu par l'article L.411-5 du code de l'environnement. Comme toute source d'informations à caractère environnemental, il doit légalement être rendu public (articles L.124-2 et suivants du code de l'environnement). Il renseigne ainsi tout-un-chacun de la présence, sur les espaces délimités que sont les ZNIEFF, des espèces protégées, obligeant les utilisateurs à en prendre connaissance et à en tenir compte (articles L.411-1 et 2 du code de l'environnement)". Bien que les ZNIEFF, donc, doivent être impérativement prises en compte par les dossiers d'aménagement et qu'elles permettent effectivement le signalement des espèces protégées par la loi présentes dans leur zonage, leur portée conservatoire s'avère souvent médiocre : "les mesures compensatoires proposées dans les dossiers d'aménagement l'emportent souvent sur la nécessité de limiter ou de réduire les

impacts" (Clap 2006). En d'autres termes : une ZNIEFF ne garantit pas nécessairement l'application rigoureuse de la séquence "Éviter-Réduire-Compenser" (ERC), pourtant introduite dans le droit français dès 1976 et constitutive de la "loi pour la reconquête de la biodiversité" de 2016.

Le Calotriton des Pyrénées a été une espèce "déterminante" dans le cadre du programme de modernisation des ZNIEFF (1997-2012), avec quelques différences d'une région à l'autre : "déterminant avec critères" en ex-Aquitaine (alt. < 800 m) (Berroneau 2014), il était par contre "déterminant strict" en ex-Midi-Pyrénées (Pottier et *al.* 2004) et en ex-Languedoc-Roussillon (Geniez & Cheylan 2012). Il a donc été pris en compte par cet inventaire et les données de présence disponibles sur la période considérée se retrouvent théoriquement dans les formulaires de ces ZNIEFF de seconde génération.

Des Pyrénées-Atlantiques à l'Ariège, le réseau des ZNIEFF de type I est particulièrement dense et couvre une bonne partie de la chaîne, mais la densité est plus faible à l'est (Aude et Pyrénées-Orientales). Une proportion élevée de ces ZNIEFF pyrénéennes

est intégrée au réseau Natura 2000, ce qui leur offre une garantie conservatoire supérieure. On remarque cependant que nombre d'entre elles (32), qui hébergent *C. asper* (avec mention de l'espèce dans le formulaire) ne sont pas intégrées au réseau Natura 2000 ou ne le sont que partiellement, avec des populations de *C. asper* situées en dehors des sites Natura 2000 (ce cas de figure est particulièrement fréquent en Ariège, où le réseau Natura 2000 est peu présent, voir Tableau 8). En outre, 8 de ces ZNIEFF hébergent bel et bien l'espèce (en dehors des sites Natura N2000, donc)

bien que celle-ci ne soit pas mentionnée dans leur formulaire de données, ce qui porte le total à 40 ZNIEFF situées tout ou partie hors du réseau Natura 2000, hébergeant *C. asper* hors du réseau Natura 2000.

Le tableau suivant synthétise la situation département par département (la liste détaillée des ZNIEFF de type I concernées figure en Annexe 4). Enfin, quelques populations sont situées en-dehors de tout zonage (hors ZNIEFF, hors réseau Natura 2000, etc.).

Département	Nombre de ZNIEFF de type I situées tout ou partie hors du réseau Natura 2000, avec <i>C. asper</i> hors du réseau Natura 2000	Signalement <i>C. asper</i> dans le formulaire
Pyrénées-Atlantiques	3	2
Hautes-Pyrénées	10	8
Haute-Garonne	2	2
Ariège	17	15
Aude	5	5
Pyrénées-Orientales	4	1
Total	40	32 (= 8 oubliés de l'espèce)

Tableau 8 : Présence connue de *C. asper* au sein des ZNIEFF de type I des Pyrénées françaises situées tout ou partie hors du réseau Natura 2000 VS mention de l'espèce sur les formulaires de données concernés.

Tableau 8 : Current presence of *C. asper* in ZNIEFF of type I of the French Pyrenees, entirely or partially situated out of the Natura 2000 network VS citation of the species on the concerned data forms.



Figure 30 : Ruisseau de Castelmouly (Bagnères-de-Bigorre), station de basse altitude (alt. 700 m env.) historiquement signalée par Despax (1923) où *C. asper* est encore présent aujourd'hui. Ce ruisseau, affluent de l'Adour, est situé en ZNIEFF de type I, mais hors du réseau Natura 2000, et non concerné par l'APPB de l'Adour. Divers marqueurs de l'anthropocène y sont observables par endroits, en lien avec l'existence d'une proche route forestière (© G. Pottier).

Figure 30: Stream of Castelmouly (Bagnères-de-Bigorre), a low altitude locality (ca. 700 m a.s.l.), historically mentioned by Despax (1923), and where *C. asper* is still present. This stream, which is a tributary of the Adour River, is located within a Special Area for Conservation of type I ("ZNIEFF type I"), but outside of a Natura 2000 network, and also excluded of the Protection Area of the Adour river ("APPB"). Miscellaneous markers of the anthropocene can be seen, linked with the proximity of a forest track (© G. Pottier).

IX. DISCUSSION ET CONCLUSION

Savoir où existe un taxon est évidemment un préalable indispensable à sa prise en compte conservatoire, à diverses échelles spatiales (Witté & Touroult 2014). Or, jusqu'à la fin du XX^{ème} siècle, le nombre de populations de *C. asper* connues en France était extrêmement réduit comparativement à l'étendue de son aire (cf. Nicol 1990). De nombreuses et vastes zones n'étaient pas renseignées et il restait énormément à faire pour savoir à peu près correctement où existe cette espèce dans les six départements français pyrénéens. Comme nous l'avons vu plus haut, il s'est agi d'une entreprise laborieuse, qui a nécessité des recherches ciblées au sein d'une multitude de ruisseaux dispersés sur l'ensemble des Pyrénées françaises.

Cet important travail de terrain, qui s'est étalé sur une trentaine d'années, et qui est toujours en cours, s'est révélé payant puisque le nombre de communes avec présence connue de *C. asper* a été doublé voire triplé ou quadruplé pour chaque département (dans bien des cas, plusieurs ruisseaux distincts hébergeant *C. asper* ont été inventoriés sur une commune donnée). L'espèce a même été découverte dans un département où elle était inconnue, sur de nombreuses communes qui plus est (Le Roux 2007). Sur la base de cet indispensable et conséquent effort naturaliste, ayant fourni des milliers de données de répartition (sans lesquelles aucune modélisation ne serait aujourd'hui possible à l'échelle des Pyrénées), les laboratoires de recherche ont poursuivi leurs investigations et, là aussi, un important volume de données nouvelles a été recueilli, dans plusieurs domaines (systématique, phylogéographie, écologie et biologie). En outre, diverses études

et programmes à visée conservatoire ont été mis en œuvre localement, essentiellement au sein d'espaces protégés tels que PNP, RNR, RNN ou RNCFS (Baraillé *et al.* 2006 ; Rufroy 2009 ; Estèbe 2012 ; Thirion *et al.* 2012 ; Quélenec & Morichon 2015 ; Charpin 2016).

Les partenariats étroits entre les structures naturalistes, les gestionnaires et les laboratoires de recherche ont déjà montré leur efficacité dans de précédents programmes. Ce type de partenariat semble donc aujourd'hui indispensable pour obtenir rapidement des avancées significatives pour la gestion, et notamment la conservation, des espèces patrimoniales dont les connaissances sont jusqu'ici éparses telles que le Calotriton des Pyrénées. Ces dernières années, le programme multi-partenarial ECTOPYR (POCTEFA 2014-2020), porté par la SETE de Moulis (Ariège) s'est attaché à étudier la réponse probable de 8 ectothermes pyrénéens au changement climatique, dont *C. asper*. Actuellement, le projet ISOLAPOP (ANR 2019-2021) porté par les laboratoires EDB, GEODE, SETE, PNP et l'association ECODIV, étudie l'interaction historique et contemporaine entre *C. asper* et les poissons en vue de proposer des solutions de gestion à but conservatoire.

Par ailleurs, les données de présence de *C. asper* en forêts exploitées par l'ONF ont été transmises à cet organisme dans le cadre d'une convention cadre entre l'ONF et l'association Nature en Occitanie, pour les trois départements des Pyrénées centrales (Hautes-Pyrénées, Haute-Garonne et Ariège). Ce, afin que l'espèce puisse être efficacement prise en compte dans la plupart des forêts de montagne d'ex-Midi-Pyrénées.

Un mémoire de master 2 (Dalibard 2017), qui est actuellement poursuivi par une thèse de doctorat (au laboratoire Ecologie Fonctionnelle et Environnement), réalisé dans le cadre d'une convention avec EDF, se focalise sur la problématique de la variabilité des débits des cours d'eau pour une meilleure prise en compte de l'espèce par le producteur d'hydroélectricité. Enfin, très récemment, un programme de conservation de l'espèce a même été proposé dans le cadre d'un appel à projets de l'Agence de l'eau Rhône-Méditerranée-Corse, concernant le bassin versant méditerranéen (ANA/Fédération Aude Claire/FRNC).

Aujourd'hui, compte tenu de ce que nous avons exposé ici, la nécessité d'une stratégie gestionnaire unifiée et cohérente entre les différents territoires et structures gestionnaires, déclinable sur la totalité du versant français, est ressentie par les experts et l'ensemble des acteurs travaillant sur l'espèce dans les Pyrénées françaises, qui se sont regroupés en 2016 au sein d'un réseau de travail "Calotriton" dont le présent article constitue l'une des premières réalisations communes. Plusieurs outils sont envisageables pour ce faire, parmi lesquels le Plan National d'Actions qui se dégage naturellement, au moins dans un premier temps. D'autres ectothermes endémiques des Pyrénées comme

C. asper, tels que les Lézards des Pyrénées (*Iberolacerta bonnali*, *I. aranica* et *I. aurelioi*), ont fait l'objet d'un premier PNA, de 2013 à 2017, essentiellement focalisé sur l'acquisition de connaissances (Pottier 2012), reconduit sur la période 2019-2029 avec une priorité gestionnaire cette fois-ci (Pottier, en prép.). Il s'agit d'espèces d'intérêt communautaire inscrites aux Annexes 2 et 4 de la DHFF, mais ce critère n'est ici pas discriminant et l'outil PNA a également été mis en place pour des espèces menacées ne figurant à aucune des annexes de la DHFF, comme le Lézard ocellé par exemple (Thirion & Doré 2012). L'outil PNA apparaît donc adapté pour *C. asper*, et susceptible de fédérer efficacement la réflexion et les efforts conservatoires des différents acteurs, sur l'ensemble des Pyrénées françaises : naturalistes, gestionnaires d'espaces naturels, chercheurs, pêcheurs, adeptes des sports d'eaux vives, spéléologues, exploitants d'hydroélectricité, éleveurs, stations de ski, etc. Ils sont nombreux à devoir être réunis pour instaurer un dialogue fécond, dans l'intérêt de *C. asper*.

CONTRIBUTIONS : Gilles Pottier a conçu le manuscrit et rédigé les Chapitres I, II, III, IV, VII, VIII et IX. Le Chapitre IV a par ailleurs bénéficié du travail rédactionnel de Matthieu Berroneau (Pyrénées-Atlantiques), Claudine Delmas, Vincent Lacaze et Boris Baillat (Ariège), Bruno Le Roux (Aude) et Kimberley Goudédranche (Pyrénées-Orientales). Audrey Trochet a rédigé le Chapitre V et a réalisé toutes les cartes du manuscrit. Le Chapitre VI a été conçu et rédigé par Olivier Guillaume. Pascal Laffaille a apporté des compléments aux Chapitres VII et VIII et Laurent Barthe a assuré l'orientation éditoriale du manuscrit pour la Société Herpétologique de France. Tous les co-auteurs ont opéré une relecture critique approfondie, ayant permis de corriger diverses erreurs ou omissions (tous chapitres confondus).

REMERCIEMENTS : Nous remercions tout particulièrement Maël Dewynter pour sa grande contribution dans la mise en page du présent document, ainsi que Marion Petit pour sa relecture minutieuse. Nos remerciements à Stéphane Duchateau (Groupe Ornithologique des Pays de l'Adour), Romain Baghi (Société Herpétologique de France / Nature en Occitanie), Mathilde Béguin (Nature en Occitanie), Magali Delmas (Université de Perpignan), Guy Dussaussois (Société Ramond), Ivan Ineich (Muséum National d'Histoire Naturelle), Gérard Largier (Conservatoire Botanique National des Pyrénées et de Midi-Pyrénées), Jean-Pierre Vacher (BUFO), Thierry Frétey (Association Racine, Saint Maugan) et Didier Galop (laboratoire GEODE de l'université du Mirail, Toulouse) pour leur réponse à des sollicitations variées.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Allag-Dhuisme, F., Monnereau, R. & Perrin, T. (2016) *Le développement des sports d'eau vive en France. Impact sur les milieux aquatiques*. MEEM / MVJS. Rapport CGEDD n° 009206-01, IGJS n°2015-1-27.
- Amat, F., Camarasa, S., Bosch, J. & Sanuy, D. (2018) Evidència de la davallada demogràfica en la població de tritó pirinenc (*Calotriton asper*) al llac de Perramó, Parc Natural de Posets - Maladeta (Benasc). *Butlletí de la Societat Catalana d'Herpetologia*, **26**: 13-18.
- Amat, F. & Roig Fernández, J. M. (2003) Distribució dels amfibis i rèptils del Principat d'Andorra. *Butlletí de la Societat Catalana d'Herpetologia*, **16**: 42-72.
- Amori, G., Boitani, L., Milana, G., Maiorano, L. & Luiselli, L. (2019) Endemism and diversity in European montane mammals: macro-ecological patterns. *Biological Journal of the Linnean Society*, **128**: 225-237.
- Andersen, L.W., Fog, K. & Damgaard, C. (2004) Habitat fragmentation causes bottlenecks and inbreeding in the European tree frog (*Hyla arborea*). *Proceedings of the Royal Society of London B*, **271**: 1293-1302.
- Angel, F. (1946) *Faune de France. Tome 45: reptiles et amphibiens*. Fédération française des sociétés de sciences naturelles. Office central de faunistique. Librairie de la faculté des sciences. Paris. 204 p.
- Angelier, E. (1961) Les lacs de l'Estibère : remarques sur le peuplement des lacs de montagne. *Bulletin de la Société des Sciences Naturelles de Toulouse*, **1**: 7-14.
- Araújo, M. B., Alagador, D., Cabeza, M., Nogués-Bravo, D. & Thuiller, W. (2011) Climate Change Threatens European Conservation Areas. *Ecology Letters*, **14** (5): 484-492.
- Araujo, M.B., Thuiller, W. & Pearson, R. G. (2006) Climate warming and the decline of amphibians and reptiles in Europe. *Journal of biogeography*, **33**: 1712-1728.
- Arrayago, M.J., Olano, I. & Ruiz de Aza, N. (2005) *Censo y caracterización de las poblaciones de tritón pirenaico y sapo de espuelas en la CAPV*. Memoria inédita. Ekos estudios ambientales S.L-Gobierno Vasco. 70 p.
- Arthur, C.-P. (2002) *Inventaire des amphibiens et reptiles sur l'espace Parc National des Pyrénées (zone Hautes-Pyrénées)*. Parc National des Pyrénées. Tarbes. 109 p.
- Astre, G. (1950) La station la plus basse d'Euprocte des Pyrénées au pays de Luchon. *Revue de Comminges*, **63**: 123-128.
- Awise, J.C. (1995) Mitochondrial DNA polymorphism and a connection between genetics and demography of relevance to conservation. *Conservation Biology*, **9**: 686-690.
- Awise, J.C. (2000) *Phylogeography: the history and formation of species*. Harvard University Press. Cambridge. 464 p.
- Ballard, J.W.O. & Whitlock, M. C. (2004) The incomplete natural history of mitochondria. *Molecular ecology*, **13**: 729-744.
- Ballouard, J.-M. (2010) *Espèces charismatiques, espèces locales et serpents en éducation à l'environnement. Evaluation sur dix pays de la perception des enfants à protéger la faune et importance de l'expérience de terrain*. Thèse de doctorat. Université de Poitiers. 269 p.
- Baraillé, L., Santoul, F., Defos du Rau, P., Bonifait, S. & Marty, P. (2006) *Introduction d'espèce exogène: cas du Saumon de Fontaine (Salvelinus fontinalis) dans les zones humides de la Réserve Nationale de Chasse et de Faune Sauvage d'Orlu (Ariège)*. ONCFS délégation Sud-Ouest - Agence de l'eau Adour-Garonne. Portet-sur-Garonne. 44 p.
- Bardaji, T., Goy, J. L., Zazo, C., Hillaire-Marcel, C., Dabrio, C. J., Cabero, A., Ghaleb, B., Silva, P. G. & Lario, J. (2009) Sea level and climate changes during OIS 5e in the Western Mediterranean. *Geomorphology*, **104**: 22-37.
- Barthe, L. (Coord.) (2014) *Liste rouge des amphibiens et des reptiles de Midi-Pyrénées*. Nature Midi-Pyrénées. Toulouse. 12 p.
- Baudran, C., Colomine, S. & Maïtia, S. (2014) *Inventaire Calotriton des Pyrénées : RB du Canigou*. Réseau Herpétofaune de l'ONF. 26 p.
- Beck, P. (1942a) Note préliminaire sur la faune herpétologique des Hautes-Pyrénées. *Bulletin de la Société Académique des Hautes-Pyrénées, Section des Sciences, 1ère séance*, **1942**: 48-57.

- Beck, P. (1942b) Quelques remarques sur la faune batrachologique du département des Hautes-Pyrénées. *Bulletin de la Société Zoologique de France*, **67**: 85–87.
- Bedriaga, J. von (1883) Beiträge zur Kenntniss der Amphibien und Reptilien der Fauna von Corsika. *Archiv für naturgeschichte*, **49**: 124–273.
- Bedriaga, J. von (1895) On the Pyrenean Newt, *Molge aspera*, Dugès. *Proceedings of the Zoological Society of London*, **1895**: 150–161.
- Belloc, E. (1894) Le lac de Caillaouas et ceux de la région des Gourgs Blancs et de Clarabide (Hautes-Pyrénées). *Compte-rendu de la 22ème session de l'Association française pour l'avancement des sciences*, **22**(2): 918–936.
- Belloc, E. (1895a) Recherches et explorations orographiques et lacustres dans les Pyrénées centrales. *Annuaire du Club alpin français 21ème année*, **1894**: 424–468.
- Belloc, E. (1895b) Nouvelles explorations lacustres dans les Pyrénées-Orientales, dans la Haute-Garonne, dans les Hautes-Pyrénées et sur le versant espagnol. *Compte-rendu de la 23ème session de l'Association française pour l'avancement des sciences*, **1895**: 975–994.
- Bergerandi, I. & Arzos, M. J. (1991) *Euproctus asper* en Guipúzcoa. *Munibe (Ciencias Naturales)*, **43**: 123.
- Berroneau, M. (2010) *Guide des amphibiens et reptiles d'Aquitaine*. Cistude Nature. Le Haillan. 180 p.
- Berroneau, M. (2014) *Atlas des amphibiens et reptiles d'Aquitaine*. Cistude Nature. Le Haillan. 255 p.
- Berroneau, M. (2015) *Guide des amphibiens et reptiles d'Aquitaine. Seconde édition*. Cistude Nature. Le Haillan. 180 p.
- Bertrand, A. & Crochet, P.-A. (1992) *Amphibiens et reptiles d'Ariège. Inventaires floristiques et faunistiques d'Ariège n°3*. Association des Naturalistes d'Ariège. Clermont. 137 p.
- Blanc, G. (1997) L'introduction des agents pathogènes dans les écosystèmes aquatiques: aspects théoriques et réalités. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, **344-345**: 489–513.
- Bohonak, A. J. (1999) Dispersal, gene flow and population structure. *Quarterly Review of Biology*, **74**: 21–45.
- Bosca, E. (1877) Catalogo de los Reptiles y Anfibios observados en España, Portugal e Islas Baleares. *Anales de la Sociedad Española de Historia Natural*, **6**: 1–30.
- Bosca, E. (1881) Correcciones y adiciones al catálogo de los reptiles y anfibios de España, Portugal e islas Baleares, seguido de un resumen general sobre su distribución en la Península. *Anales de la Sociedad Española de Historia Natural*, **10**: 89–112.
- Bosch, J., Tejado, M., Lecis, R., Miaud, C., Lizana, M., Edgar, P., Martinez-Solano, I., Salvador, A., Garcia-Paris, M., Recuero Gil, E., Marquez, R. & Geniez, P. (2009) *Calotriton asper*. The IUCN Red List of Threatened Species 2009: e.T59448A11943040. Accessible on: <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2009.RLTS.T59448A11943040.en>
- Boulenger, G.-A. (1882) *Catalogue of the Batrachia Gradentia s. Caudata and Batrachia Apoda in the collections of the British Museum. 2nd Edition*. Cornell University Library. Londres. 127 p.
- Boulenger, G.-A. (1910) *Les Batraciens et principalement ceux d'Europe*. Doin & fils. Paris. 305 p.
- Boulenger, G.-A. (1917a) Les Batraciens Urodèles rapportés au genre *Euproctus*, leurs rapports éthologiques et phylogéniques. *Comptes rendus hebdomadaires des séances de l'Académie des Sciences*, **1917**: 709–712.
- Boulenger G.-A. (1917b) Les Batraciens Urodèles rapportés au genre *Euproctus*, leurs rapports éthologiques et phylogéniques (II). *Comptes rendus hebdomadaires des séances de l'Académie des Sciences*, **1917**: 801–805.
- Boulenger, G.-A. (1920) Discours à la XXVIIème Assemblée générale de la Société Zoologique de France. Séance du 24 février 1920. *Bulletin de la Société Zoologique de France*, **45**: 58–69.
- Brown, W. M., George M. J. & Wilson, A. C. (1979) Rapid evolution of animal mitochondrial DNA. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, **76** (4): 1967–1971.

- Calvet, M., Delmas, M., Gunnell, Y., Braucher, R. & Bourlès, D. (2011) Recent advances in research on Quaternary glaciations in the Pyrenees. In: Ehlers, J., Gibbard, P. L. & Hughes, P. (Eds.), *Quaternary Glaciations, Extent and Chronology, a closer look Part IV*. Elsevier. Amsterdam : 127–139.
- Canérot, J. (2008) *Les Pyrénées. Histoire géologique et itinéraires de découverte. Vol. 1. Histoire géologique. Deuxième édition revue*. Atlantica/BRGM éditions. Biarritz. 516 p.
- Carranza, S. & Amat, F. (2005) Taxonomy, biogeography and evolution of *Euproctus* (Amphibia: Salamandridae), with the resurrection of the genus *Calotriton* and the description of a new endemic species from the Iberian Peninsula. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **145**: 555–582.
- Carranza, S. & Arribas, O. (2008) Genetic uniformity of *Rana pyrenaica* Serra-Cobo, 1993 across its distribution range: a preliminary study with mtDNA sequences. *Amphibia-Reptilia*, **29**: 579–582.
- Carvalho, S. B., Brito, J. C., Crespo, E. J. & Possingham, H. P. (2010) From climate change predictions to actions – conserving vulnerable animal groups in hotspots at a regional scale. *Global Change Biology*, **16**: 3257–3270.
- Castanet, J. & Guyétant, R. (1989) *Atlas de répartition des amphibiens et reptiles de France*. SHF / MNHN. Paris. 191 p.
- Charbonnel, A. (2005) *Influence multi-échelle des facteurs environnementaux dans la répartition du Desman des Pyrénées (Galemys pyrenaicus) en France*. Thèse de doctorat. Université de Toulouse. 261 p.
- Charbonnel, A., Buisson, L., Biffi, M., D'Amico, F., Besnard, A., Aulagnier, S., Blanc, F., Gillet, F., Lacaze, V., Michaux, J. R., Nemoz, M., Page, C., Sanchez Perez, J. M., Sauvage, S. & Laffaille, P. (2015) Integrating hydrological features and genetically validated occurrence data in occupancy modelling of an endemic and endangered semi-aquatic mammal, *Galemys pyrenaicus*, in a Pyrenean catchment. *Biological Conservation*, **184**: 182–192.
- Charpin, A. (2016) *Inventaire des zones de présence de l'Euprocte des Pyrénées (Calotriton asper) sur la Réserve Naturelle Régionale du Massif du Pibeste-Aoulhet. Caractérisation de ses habitats et proposition d'un protocole de suivi de l'espèce*. Mémoire de Master 2. Université de Grenoble. 66 p.
- Chimits, P. (1955) Repeuplement des lacs de montagne des Hautes et Basses Pyrénées. *Bulletin Français de Pisciculture*, **177** (1955): 141–147.
- Chimits, P. (1960) Inventaire piscicole, en 1960, des lacs de montagne des Basses et Hautes-Pyrénées. *Bulletin Français de Pisciculture*, **197** (1960): 136–148.
- Chimits, P. (1971) Richesse des torrents et des lacs. *Revue Forestière Française*, **23**: 148–154.
- Clap, F. (2006) Quel statut pour les ZNIEFF ? *Espaces naturels*, **2006**(14). Disponible sur : <http://www.espaces-naturels.info/quel-statut-pour-znieff>
- Clergue-Gazeau, M. (1965) Étude comparative de l'Euprocte des lacs et de l'Euprocte cavernicole. *Annales de Spéléologie*, **20** (2): 301–316.
- Clergue-Gazeau, M. (1968) *Euproctus asper*, limite occidentale de l'espèce dans les Pyrénées françaises (Batracien, Urodèle). *Annales de Limnologie*, **4** (2): 265–269.
- Clergue-Gazeau, M. (1971) L'Euprocte pyrénéen. Conséquence de la vie cavernicole sur son développement et sa reproduction. *Annales de Spéléologie*, **25** (4): 825–960.
- Clergue-Gazeau, M. (1974) Reproduction des Urodèles : perturbations du cycle sexuel des euproctes mâles en élevage à la grotte de Moulis. *Annales de Spéléologie*, **29** (1): 137–141.
- Clergue-Gazeau, M. (1976) Reproduction des Urodèles : perturbations apportées à la reproduction de l'espèce *Euproctus asper* épigée par sa mise en élevage à la grotte de Moulis. II. *Euproctus asper* femelle. *Annales de Spéléologie*, **31**: 163–168.
- Clergue-Gazeau, M. (1981) Cycle sexuel des Urodèles pyrénéens à tendance aquatique. Rôle de la température. I. Les mâles. (*Euproctus asper* Dugès, *Triturus helveticus* Razoumowsky). *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse*, **17**: 16–40.
- Clergue-Gazeau, M. (1982) Variations du cycle sexuel des Urodèles pyrénéens à tendance aquatique. Rôle de la température. II. Les femelles. (*Euproctus asper*

- Dugès, *Triturus helveticus* Razoumowsky). *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse*, **118**: 153–159.
- Clergue-Gazeau, M. (1987) L'Urodèle *Euproctus asper* (Dugès) dans les Pyrénées orientales : répartition géographique et cycle sexuel à basse altitude. *Vie et Milieu*, **37** (2): 133–138.
- Clergue-Gazeau, M. & Beetschen, J.-C. (1966) Contribution à l'étude de la reproduction de l'Urodèle *Euproctus asper* (Dugès) dans les Pyrénées centrales et ariégeoises. *Annales de Limnologie*, **2** (1): 217–226.
- Clergue-Gazeau, M. & Bonnet, L. (1979) Analyse biométrique de composants du squelette de l'Urodèle *Euproctus asper*. 2. Populations d'altitude et de localisation géographique différentes. *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse*, **115** (3–4): 425–438.
- Clergue-Gazeau, M. & Martínez-Rica, J. P. (1978) Les différents biotopes de l'Urodèle pyrénéen, *Euproctus asper*. *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse*, **114** (3–4): 461–471.
- Coiffait, H. (1959) Énumération des grottes visitées, 1950–1957. *Archives de Zoologie expérimentale et générale*, **97** (3): 209–465.
- Combes, C. & Knoepffler, L.-P. (1963) *Euproctus asper* dans les Pyrénées-Orientales. *Vie et milieu*, **14** (1): 149–154.
- Combes, C. & Knoepffler, L.-P. (1964) Une nouvelle station d'*Euproctus asper asper* (Dugès, 1852) dans les Pyrénées-Orientales. *Vie et milieu*, **15** (4): 1071–1072.
- Dalibard, M. (2017) *État des lieux de la distribution du Calotriton des Pyrénées (Calotriton asper, Dugès 1852) en France et étude de ses préférences écologiques*. Mémoire de Master 2. Université de Toulouse. 37 p.
- Dalibard, M., Buisson, L., Riberon, A. & Laffaille, P. (2020) Identifying threats to Pyrenean brook newt (*Calotriton asper*) to improve decision making in conservation management: A literature review complemented by expert-driven knowledge. *Journal for Nature Conservation*, **54** (2020): 125801.
- Delacoste, M., Baran, P., Lascaux, J.-M., Abad, N. & Besson, J.-P. (1997) Bilan des introductions de salmonidés dans les lacs et ruisseaux d'altitude des Hautes-Pyrénées. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, **344/345**: 205–219.
- Delmas, Cl. & Delmas, Ca. (2016) Découverte du Calotriton des Pyrénées dans le massif de Tabé. *Nature d'Ariège Infos*, **85**: 6.
- Despax, R. (1923) Contribution à l'étude anatomique et biologique des Batraciens Urodèles du groupe des Euproctes et spécialement de l'Euprocte des Pyrénées Triton (*Euproctus asper*, Dugès). *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse*, **51**: 185–440.
- Duchateau, S. (2010) Essai d'une histoire de l'ornithologie dans le bassin de l'Adour et les Pyrénées occidentales. *Le Casseur d'Os*, **10**: 132–166.
- Duffus, A. J. L. & Cunningham, A. A. (2010) Major disease threats to European amphibians. *Herpetological Journal*, **20**: 117–127.
- Dufour, L. (1821) *Lettres à M. Palassou, correspondant de l'académie des sciences, sur les excursions tentées vers les Montagnes Maudites des Pyrénées* in *Voyage souterrain, ou Description du plateau de Saint-Pierre de Maestricht et de ses vastes cryptes, par le colonel Bory de Saint-Vincent. Suivi de la relation des nouveaux voyages entrepris dans les montagnes maudites par M. Léon Dufour*. Ponthieu. Paris. 381 p.
- Dufour, L. (1847) Souvenirs et impressions de voyage sur des excursions Pyrénéennes à Gavarnie, Héas, Pic du Midi, Montagnes maudites, Pic d'Ossau, Lac bleu, adressés à M. Massey. *Actes de la Société Linnéenne de Bordeaux*, **15**: 69–153.
- Dugès, A. (1852) Recherches zoologiques sur les Urodèles de France. *Annales des Sciences Naturelles*, 3ème série Zoologie, **17**: 253–272.
- Duguet, R. & Melki, F. (2003) *Les amphibiens de France, Belgique et Luxembourg*. Coll. Parthénope. Biotope. Mèze. 480 p.

- Duméril, A. M. C., Bibron, G. & Duméril, A. (1854) *Érpétologie générale ou histoire naturelle complète des Reptiles. T. 9 – Batraciens Urodèles*. Librairie encyclopédique de Roret. Paris. 440 p.
- Dupias, G. (1985) *Végétation des Pyrénées*. Notice détaillée de la partie pyrénéenne des feuilles n° 69 : Bayonne ; 70 : Tarbes ; 71 : Toulouse ; 72 : Carcassonne ; 76 : Luz ; 77 : Foix ; 78 : Perpignan. CNRS. Paris. 209 p.
- Dupouey, C. (1857) Compte-rendu de la séance du 13 octobre 1856. *Bulletin de la société académique des Hautes-Pyrénées, 4ème année 1856-1857, 1857*: 19–22.
- Dussaussois, G. (2010) Xavier Philippe Camus. In: Saule-Sorbé H. & Largier G. (Eds.), *Les botanistes de la flore pyrénéenne*. Les feuilles du Pin à crochets 9 : 209-210.
- Enjalbal, M. (2006) Observations naturalistes en vrac dans les Pyrénées Centrales. A la recherche des espèces déterminantes. *Isatis*, **6**: 24–37.
- Estèbe, J. (2012) *L'Euprocte des Pyrénées (Calotriton asper), une espèce endémique à préserver*. Mémoire de Brevet de Technicien Supérieur Agricole «Gestion et Protection de la Nature». Parc National des Pyrénées. Tarbes. 40 p.
- Estes, R. (1981) *Gymnophiona, caudata*. *Handbuch der Paläoherpetologie (Encyclopedia of paleoherpetology)*. Gustav Fisher Verlag. Stuttgart. 115 p.
- Fédération des Réserves Naturelles Catalanes, Groupe Ornithologique du Roussillon & Soldanelle (2018) Formulaire ZNIEFF 910010895, Vallée du Llech. INPN / SPN / MNHN Paris. 6 p. Disponible sur : <https://inpn.mnhn.fr/zone/znieff/910010895.pdf>
- Félix, J. & Grabulosa, I. (1980) Herpetofauna de l'Alt Empordà (I). *Revista de Girona*, **90**: 33–38.
- Ficetola, G. F. & Maiorano, L. (2016) Contrasting effects of temperature and precipitation change on amphibian phenology, abundance and performance. *Oecologia*, **181**(3): 683–693.
- Frossard, E. (1866) Lettre de L.-R. de Carbonnières à A. Von Humboldt pp. 94-97 in « Les lacs des Pyrénées ». *Bulletin Trimestriel de la Société Ramond*, **1**: 91–101.
- Gadeau de Kerville, H. (1928) Recherches botaniques et zoologiques effectuées, en 1926 et 1927 dans le cirque d'Espingo et la partie supérieure du val du Port de Vénasque (canton de Bagnères-de-Luchon, Haute-Garonne). *Bulletin de la Société des Amis des Sciences Naturelles de Rouen, années 1926 et 1927*. Leclercq et fils. Rouen. 203 p.
- Galop, D. (2005) La conquête de la montagne pyrénéenne au Néolithique. Chronologie, rythmes et transformations des paysages à partir des données polliniques. In: Guilaine J. (Ed.), *Populations néolithiques et environnement*. Errance : 279-295.
- Gasser, F. (1975) *Recherches sur le statut microévolutif de deux amphibiens Urodèles : l'espèce pyrénéenne Euproctus asper (Dugès) et l'espèce paléarctique Salamandra salamandra (L.) : protéines sériques, cycles sexuels femelles et morphologie*. Thèse de doctorat. Université de Toulouse. 267 p.
- Gasser, F. & Clergue-Gazeau, M. (1981) Les protéines sériques de l'Urodèle *Euproctus asper* Dugès. Éléments de différenciation génétique dans les Prépyrénées espagnoles. *Vie et Milieu*, **31**: 297–302.
- Gené, J. (1838) Synopsis Reptilium Sardiniae Indigenorum. *Memorie della reale accademia delle scienze di Torino*, **2**(1): 257–286.
- Geniez, P. (2018) *Calotriton des Pyrénées Calotriton asper (Dugès, 1852), évaluation de l'état de conservation pour le domaine biogéographique méditerranéen. Rapportages communautaires au titre des directives Habitats-Faune-Flore et Oiseaux*. MNHN / UMS Patrimoine / INPN / SHF.
- Geniez, P. & Cheylan, M. (1987) *Atlas de distribution des reptiles et amphibiens du Languedoc-Roussillon. 1ère édition*. Laboratoire de Biogéographie et Écologie des Vertébrés de l'EPHE / Groupe de Recherche et d'Information sur les Vertébrés. Montpellier. 115 p.
- Geniez, P. & Cheylan, M. (2012) *Les amphibiens et les reptiles du Languedoc-Roussillon et régions limitrophes. Atlas biogéographique*. Coll. Inventaires et biodiversité. Biotopie, Mèze / MNHN, Paris. 448 p.
- Gervais, P. (1847) M. Paul Gervais entretient l'Académie de deux genres d'animaux nouveaux pour la faune française. Extrait des procès-verbaux des séances de

- l'académie des sciences et lettres de Montpellier. 20 pp.
- Gosá, A. & Bergerandi, A. (1994) Atlas de distribución de los Anfibios y Reptiles de Navarra. *Munibe (Ciencias Naturales-Natur Zientziak)*, **46**: 109–189.
- Gravenhorst, J. L. C. (1829) *Deliciae musei zoologici vratislaviensis recensita et descripta. Fasciculus primus continens Chelonios et Batrachia*. Lipsiae. Sumptibus Leopoldi Vossii. 106 p.
- Gray, J. E. (1858) Proposal to separate the family Salamandridae, Gray, into two families, according to the form of the skull. *Proceedings of the Zoological Society of London*, **1858**: 136–144.
- Guala, G. & Döring, M. (2019) *Triton glacialis* Philippe, 1847. In: Guala, G. & Döring, M. (Eds.), *Integrated Taxonomic Information System*. National Museum of Natural History, Smithsonian Institution.
- Guillaume, O. (1999a) Does the Pyrenean salamander *Euproctus asper* use chemical cues for sex identification and mating behaviour? *Behavioural Processes*, **46**: 57–62.
- Guillaume, O. (1999b) Cloacal glans in *Euproctus asper* (Caudata, Salamandridae). *Mémoires de Biospéologie*, **26**: 17–23.
- Guillaume, O. (2000) *Importance des communications chimiques dans le comportement social des Urodèles cavernicoles. Comparaison entre un cavernicole strict (Proteus anguinus L., Proteidae) et un cavernicole facultatif (Euproctus asper D., Salamandridae)*. Thèse de doctorat. Université Claude Bernard-Lyon I. 233 p.
- Guillaume, O. & Cavagnara, F. (1998) Spatial and temporal distribution of *Euproctus asper* from hypogean and epigeal populations: experimental and fieldwork studies. *Mémoires de Biospéologie*, **25**: 145–156.
- Guillaume, O. & Miaud, C. (2012) *Calotriton asper* (Dugès, 1852) Calotriton des Pyrénées. In: Lescure, J. & Massary, J.-C. de (coord.), *Atlas des amphibiens et reptiles de France*. Publications scientifiques du MNHN. Coll. inventaires et biodiversité. Édition Biotope : 64–65.
- Guillaume, O., Durand, J. & Juberthie, C. (1999) Spermatophores of *Proteus anguinus* (Caudata, Proteidae) and *Euproctus asper* (Caudata, Salamandridae). *Mémoires de Biospéologie*, **26**: 25–28.
- Hansson, S.V., Sonke, J., Galop, D., Bareille, G., Jean, S. & Le Roux, G. (2017) Transfer of marine mercury to mountain lakes. *Scientific Reports*, **7**: 1–12.
- Herre, W. (1935) Die Schwanzlurche der mitteleocänen oberlutetischen Braunkohle des Geiseltales und die Phylogenie der Urodelen unter einschub der fossilen Formen. *Zoologica*, **33**: 1–85.
- Hewitt, G. M. (1996) Some genetic consequences of ice ages, and their role in divergence and speciation. *Biological Journal of the Linnean Society*, **58**: 247–276.
- Hewitt, G. M. (2004) Genetic consequences of climatic oscillations in the Quaternary. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences*, **359**: 183–195.
- Horellou, A., Dore, A., Herard, K. & Siblet, J.-P. (2013) *Guide méthodologique pour l'inventaire continu des Zones Naturelles d'Intérêt Ecologique, Faunistique et Floristique (ZNIEFF) en milieu continental*. MNHN / SPN. 110 p.
- Jalut, G. & Turu i Michels, V. (2006) La végétation des Pyrénées françaises lors du dernier épisode glaciaire et durant la transition Glaciaire-Interglaciaire (Last Termination). In: Fullola, J.-M., Valdeyron, N., & Langlais, M. (Eds.), *Els Pirineus i les àrees circumdants durant el tardiglacial. Mutacions i filiacions tecnoculturals, evolució paleoambiental (16000-10000 BP)*. XIV Colloqui internacional d'arqueologia de Puigcerdà. Homenatge Georges Laplace. Puigcerdà : 129-149.
- Jammes, L. (1920) Communications : M. Jammes, Capture du Triton pyrénéen, *Molge aspera* Dugès au lac d'Orédon. Extrait des procès-verbaux des séances. *Bulletin de la société d'histoire naturelle de Toulouse*, **48**: 19.
- Jansson, R. & Dynesius, M. (2002) The fate of clades in a world of recurrent climatic change: milankovitch oscillations and evolution. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **33**: 741–777.

- Jeanbernat, E. (1874) Les lacs des Pyrénées. *Bulletin de la Société des Sciences physiques et naturelles de Toulouse*, **2**: 272–330.
- Joly, D., Brossard, T., Cardot, H., Cavailhes, J., Hilal, M. & Wavresky, P. (2010) Les types de climats en France, une construction spatiale. *Cybergeo : European Journal of Geography*. Disponible sur : <http://journals.openedition.org/cybergeo/23155>.
- Kelhart, M. D. (2007) Declining amphibian populations: what is the next step? *BioScience*, **57**(2): 112.
- Keppel, G., Mokany, K., Wardell-Johnson, G. W., Phillips, B. L., Welbergen, J. A. & Reside, A. E. (2015) The capacity of refugia for conservation planning under climate change. *Frontiers in Ecology and the Environment*, **13**: 106–112.
- Kessler, J. & Chambraud, A. (1990) *Météo de la France. Tous les climats localité par localité*. Lattès J.-C. (Ed.). Malesherbes. 391 p.
- Kozak, K. H. & Wiens, J. (2006) Does niche conservatism promote speciation? A case study in North American salamanders. *Evolution*, **60**: 2604–2621.
- La Sorte, F. A. & Jetz, W. (2010) Projected range contractions of montane biodiversity under global warming. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **277**: 3401–3410.
- Lacépède, B.-G. de (1788) *Histoire naturelle des quadrupèdes ovipares et des serpens. Tome premier*. Académie royale des sciences. Paris. 651 p.
- Lahille, F. (1888) Les Batraciens de Toulouse et des environs. *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse*, **22**: 114–119.
- Lantz, L. A. (1927) Quelques observations nouvelles sur l'herpétologie des Pyrénées centrales. *Revue d'Histoire naturelle appliquée*, **8**: 16–22 et 54–61.
- Lanza, B. (1963) Note erpetologica sulla zona del Lac Bleu di Bagnères de Bigorre (Hautes Pyrénées). *Vie et Milieu*, **14** (3): 629–639.
- Lataste, F. (1878) Division en familles naturelles des Batraciens Anoures d'Europe. *Revue Internationale des Sciences*, **2**(42): 488–499.
- Le Garff, B. (1991) *Les amphibiens et les reptiles dans leur milieu*. Coll. Écoguides. Bordas. 249 p.
- Le Moigne, C. & Jailloux, A. (2013) *Liste rouge régionale des amphibiens et reptiles d'Aquitaine*. Observatoire Aquitain de la Faune Sauvage. Talence, 48 p.
- Le Roux, B. (2007) Statut de l'Euprocte des Pyrénées, *Calotriton asper* (Dugès 1852, Amphibia, salamandridae) dans le département de l'Aude. *Bulletin de la Société d'Études Scientifiques de l'Aude*, **107**: 9–13.
- Le Roux, B. (2012) *Calotriton asper* Calotriton des Pyrénées. In: Geniez, P. & Cheylan, M. (Eds.) *Les amphibiens et les reptiles du Languedoc-Roussillon et régions limitrophes. Atlas biogéographique*. Coll. Inventaires et biodiversité. Biotope, Mèze. MNHN, Paris : 69–74.
- Lecerf, A. (2014) *SYLECOL : Impact de la sylviculture sur la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes lotiques*. Laboratoire d'écologie fonctionnelle et environnement (EcoLab). MEDDE/MAA-AF. Toulouse. 54 p.
- Lescure, J. & Massary, J.-C. de (2012) *Atlas des amphibiens et reptiles de France*. Publications scientifiques du MNHN. Coll. inventaires et biodiversité. Édition Biotope. 272 p.
- Llobet, S. (1975) Materiales y depositos periglaciales en el macizo del Montseny. Antecedentes y resultados. *Revista de Geografia*, **9**: 35–58.
- Llorente, G. A., Montori, A., Santos, X. & Carretero Miguel, A. (1995) *Atlas dels amfibis y rèptils de Catalunya i Andorra*. El Brau. Figueres. 116 p.
- Lopez-Garcia, J., Blain, H.-A., Allué, E., Bañuls, S., Bargallo, A., Martin, P., Morales, J. I., Pedro, M., Rodriguez, A., Solé, A. & Oms F. X. (2010) First fossil evidence of an "interglacial refugium" in the Pyrenean region. *Naturwissenschaften*, **97**: 753–761.
- Lucati, F., Miro, A. & Ventura, M. (2020) Conservation of the endemic Pyrenean newt (*Calotriton asper*) in the age of invasive species: interlake dispersal and colonisation dynamics. *Amphibia-Reptilia*, **41** (2): 281–282.

- Lucati, F., Poignet, M., Miro, A., Trochet, A., Aubret, F., Barthe, L., Bertrand, R., Buchaca, T., Caner, J., Darnet, E., Denoël, M., Guillaume, O., Le Chevalier, H., Martinez-Silvestre, A., Mossoll-Torres, M., O'Brien, D., Calvez, O., Osorio, V., Pottier, G., Richard, M., Sabàs, I., Souchet, J., Tomàs, J. & Ventura, M. (2020) Multiple glacial refugia and contemporary dispersal shape the genetic structure of an endemic amphibian from the Pyrenees. *Molecular Ecology*.
- Maluquer, J. (1917) La seccio herpetologica del museu. In: Ajuntament i diputacio de Barcelona (Ed.), *Junta de Ciències naturals, annuari II, segona part*. Museu Martorell. Barcelona : 553–567.
- Martínez Rica, J.-P. (1983) Atlas herpetológico del Pirineo. *Munibe*, **35** (1–2): 51–80.
- Martinez Rica, J.-P. (1997) *Euproctus asper* (Dugès, 1852). In: Gasc J.-P., Cabela A., Crnobrnja-Isailovic, J., Dolmen, D., Grossenbacher, K., Haffner, P., Lescure, J., Martens, H., Martínez Rica, J.-P., Maurin, H., Oliveira, M.-E., Sofianidou, T.-S., Veith M. & Zuiderwijk A. (Eds.), *Atlas of amphibians and reptiles in Europe*. Societas Europaea Herpetologica & MNHN (IEGB-SPN). Paris : 54–55.
- Martinez-Rica, J.-M. & Clergue-Gazeau, M. (1977) Données nouvelles sur la répartition géographique de l'espèce *Euproctus asper* (Dugès). Urodèle Salamandridae. *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse*, **113** (3–4): 318–330.
- Martinez-Silvestre, A., Verdaguer Foz, I., Trochet, A. & Calvez, O. (2018) *Detección y seguimiento de Batrachochytrium dendrobatidis en tritón pirenaico (Calotriton asper)*. XV Portuguese-Spanish Herpetology Congress and XIX Spanish Congress of Herpetology. Biology and Conservation of Herps in the Anthropocene. Salamanca.
- Martinez-Silvestre, A., Trochet, A., Calvez, O., Poignet, M., Le Chevalier, H., Souchet, J., Guillaume, O., Bertrand, R., Mossol-Torres, M., Aubret, F., Soler, J., Miro, A., Lucati, F., Ventura, M., Barthe, L., Pottier, G., Marschang, R. & Bosch, J. (2020) Presence of fungus *Batrachochytrium dendrobatidis*, but not *Batrachochytrium salamandrivorans*, in wild Pyrenean brook salamander (*Calotriton asper*) in France and Spain. *Herpetological Review*.
- Massary, J.-C. de, Bour, R., Cheylan, M., Crochet, P.-A., Dewynter, M., Geniez, P., Ineich, I., Ohler, A., Vidal, N. & Lescure, J. (2019) Nouvelle liste taxinomique de l'herpétofaune de la France métropolitaine. *Bulletin de la Société Herpétologique de France*, **171**: 37–56.
- Massot, M., Clobert, J. & Ferrière, R. (2008) Climate warming, dispersal inhibition and extinction risk. *Global Change Biology*, **14**: 461–469.
- Maynadier, P. G. de & Hunter, Jr. M. L. (1995) The relationship between forest management and amphibian ecology: a review of the North American literature. *Environmental Reviews*, **3**: 230–261.
- McArthur, R. & Wilson, E. O. (1967) *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press. Princeton.
- Métaillé, J.-P. & Rodriguez, J.-M. (2011) Du paysage de la ressource au paysage du ressourcement. In: Antoine J. M. & Millian J. (Eds.), *La ressource montagne. Entre potentialités et contraintes*. L'Harmattan. Paris : 213–230.
- Miaud, C. & Guillaume, O. (2005) Variation in age, body size and growth among surface and cave-dwelling populations of the pyrenean newt, *Euproctus asper* (Amphibia; Urodela). *Herpetologica*, **61** (3): 241–249.
- Miaud, C. & Muratet, J. (2004) *Identifier les œufs et les larves des amphibiens de France*. Édition Quae-INRA. 199 p.
- Milà, B., Carranza, S., Guillaume, O. & Clobert, J. (2010) Marked genetic structuring and extreme dispersal limitation in the Pyrenean brook newt *Calotriton asper* (Amphibia: Salamandridae) revealed by genome-wide AFLP but not mtDNA. *Molecular Ecology*, **19**: 108–120.
- Miró, A. & Ventura, M. (2020) Introduced fish in Pyrenean high mountain lakes: impact on amphibians and other organisms, and conservation implications. *Limnetica*, **39** (1): 283–297.
- Miró, A., Sabàs, I. & Ventura, M. (2018) Large negative effect of non-native trout and minnows on Pyrenean lake amphibians. *Biological Conservation*, **218**: 144–153.

- Montori, A. (1988) *Estudio sobre la biología y ecología del tritón pirenaico Euproctus asper (Dugès, 1852) en La Cerdanya*. Tesis Doctoral. Universitat de Barcelona. 486 p.
- Montori, A. (1991) Alimentación de los adultos de *Euproctus asper* (Dugès, 1852) en la montaña media del Prepireneo catalán (España). *Revista Española de Herpetología*, **5**: 23–36.
- Montori, A. (1992) Fecundity of the Pyrenean newt *Euproctus asper* (Dugès, 1852) in the Spanish prepyrenees. In: Korsós, Z. & Kiss, I. (Eds.), *Herpetologia Bonnensis*. Proceedings of the 6th Ordinary General Meeting of the Societas Herpetologica Europaea. Budapest : 333–336.
- Montori, A. (1994) Ciclo testicular del tritón pirenaico *Euproctus asper* en la vertiente sur del Pirineo. *Revista Española de Herpetología*, **8**: 59–70.
- Montori, A. (1997) Trophic segregation between the Pyrenean Newt (*Euproctus asper*) and the Brown Trout (*Salmo trutta fario*). In: Böhme, W., Bischoff, W. & Ziegler, T. (Eds.), *Herpetologia Bonnensis*. Proceedings of the 8th Ordinary General Meeting of the Societas Europaea Herpetologica. Bonn : 273–278.
- Montori, A. & Herrero, P. (2004) Caudata. In: Ramos, M. A. (Ed.), *Amphibian, Lissamphibia*. Museo Nacional de Ciencias Naturales. Madrid : 43–275.
- Montori, A. & Llorente, G. A. (2014) Tritón pirenaico – *Calotriton asper*. In: Salvador, A. & Martínez-Solano, I. (Eds.), *Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles*. Museo Nacional de Ciencias Naturales. Madrid. Disponible sur : <http://www.vertebradosibericos.org/>
- Montori, A., Llorente, G. A. & Richter-Boix, A. (2008a) Habitat features affecting the small-scale distribution and longitudinal migration patterns of *Calotriton asper* in a Pre-Pyrenean population. *Amphibia-Reptilia*, **29**: 371–381.
- Montori, A., Llorente, G. A. & Garcia-Paris, M. (2008b) Allozyme differentiation among populations of the Pyrenean newt *Calotriton asper* (Amphibia: Caudata) does not mirror their morphological diversification. *Zootaxa*, **1945**: 39–50.
- Montori, A., Llorente, G. A., Santos, X. & Carretero, M.-A. (2002) *Euproctus asper* (Dugès, 1852) Triton pirenaico. In: Pleguezuelos, J. M., Márquez, R. & Lizana, M. (Eds.), *Atlas y Libro Rojo de los Anfibios y Reptiles de España*. Dirección general de Conservación de la Naturaleza. Asociación Herpetológica Española. Madrid : 48-50.
- Montori, A., Richter-Boix, A., Franch, M., Santos, X., Garriga, N. & Llorente, G. A. (2012) Natural fluctuations in a stream dwelling newt as a result of extreme rainfall: A 21-year survey of a *Calotriton asper* population. *Basic and Applied Herpetology*, **26**: 43–56.
- Moritz, C., Dowling, T. E. & Brown, W. M. (1987) Evolution of animal mitochondrial DNA: Relevance for population biology and systematics. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **18**: 269–292.
- Muratet, J. (2008) *Identifier les amphibiens de France métropolitaine*. Association ECODIV. Avignonet-Lauragais. 291 p.
- Nicol, A. (1990) *L'Euprocte des Pyrénées*. *Euproctus asper asper (Dugès, 1852)*. Marrimpouey. Pau. 175 p.
- Nicol, A. (1991) *Les fleurs des Pyrénées. Tome 4 "Spécial endémiques"*. Marrimpouey. Pau. 241 p.
- Nilsson, C., Reidy, C. A., Dynesius, M. & Revenga C. (2005) Fragmentation and flow world's large river systems. *Science*, **308**: 405–408.
- Nöllert, A. & Nöllert, C. (2003) *Guide des amphibiens d'Europe*. Coll. Les guides du naturaliste. Delachaux & Niestlé. Lonay. 383 p.
- Olano, I., Ruiz de Azua, N., Fernandez, J. M., Arrayago, M. J. & Bea, A. (2007) Estado de conservación de poblaciones periféricas de anfibios: tritón pirenaico *Euproctus asper* y sapo de espuelas *Pelobates cultripes* en la Comunidad Autónoma del País Vasco. *Munibe (suplemento)*, **25**: 66–73.
- Orbigny, C. d' (1848) *Dictionnaire universel d'histoire naturelle. Tome onzième. Reptiles*. Renard, Martinet et Cie. Paris. 816 p.

- Oromi, N., Amat, F., Sanuy, D. & Carranza, S. (2014) Life history trait differences between a lake and a stream-dwelling population of the Pyrenean brook newt (*Calotriton asper*). *Amphibia-Reptilia*, **35**: 53–62.
- Oromi, N., Valbuena-Ureña, E., Soler-Membrives, A., Amat, F., Camarasa, S., Carranza, S., Sanuy, D. & Denoël, M. (2018) Genetic structure of lake and stream populations in a Pyrenean amphibian (*Calotriton asper*) reveals evolutionary significant units associated with paedomorphosis. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, **2018**: 1–13.
- Parmesan, C. (2006) Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **37**: 637–669.
- Pée-Laby, M.-E. (1896) Les botanistes pyrénéens (suite). *Bulletin de la Société Ramond 31^{ème} année*, 2^{ème} série, **1**: 33–49.
- Perrigo, A., Hoorn, C. & Antonelli, A. (2020) Why mountains matter for biodiversity. *Journal of Biogeography*, **47**: 315–325.
- Pessis, C., Topçu, S. & Bonneuil, C. (2013) *Une autre histoire des « Trente Glorieuses ». Modernisation, contestations et pollutions dans la France d'après-guerre*. La Découverte. Paris. 320 p.
- Petitjean, Q., Jean, S., Gandar, A., Cote, J., Laffaille, P. & Jacquin, L. (2019) Stress responses in fishes: from molecular to evolutionary processes. *Science of the Total Environment*, **684**: 371–380.
- Philippe, X. (1859a) *Flore des Pyrénées. Tome premier*. Plassot. Bagnères-de-Bigorre. 605 p.
- Philippe, X. (1859b) *Flore des Pyrénées. Tome second*. Plassot. Bagnères-de-Bigorre. 505 p.
- Pleguezuelos, J.-M., Márquez, R. & Lizana, M. (2002) *Atlas y Libro Rojo de los Anfibios y Reptiles de España*. Dirección general de Conservación de la Naturaleza. Asociación Herpetológica Española. Madrid. 587 p.
- Poncet, A. (1964) Routes forestières et érosion en montagne. *Revue forestière française*, **4**: 267–285.
- Pottier, G. (2003a) Liste commentée des reptiles et amphibiens des Pyrénées occidentales françaises. *Le Casseur d'Os*, **3** (2): 88–115.
- Pottier, G. (2003b) *Guide des reptiles et amphibiens de Midi-Pyrénées*. Coll. Les escapades naturalistes de Nature Midi-Pyrénées. Nature Midi-Pyrénées. Toulouse. 123 p.
- Pottier, G. (2009) *Inventaire des populations collinéennes d'Euprocte des Pyrénées (Calotriton asper) en Comminges et Barousse*. Rapport de l'année 3/3. Nature Midi-Pyrénées. Toulouse. 46 p.
- Pottier, G. (2012) *Plan National d'Actions en faveur des Lézards des Pyrénées*. Iberolacerta aranica, I. aurelioi et I. bonnali. 2013–2017. MEDDE / DREAL de Midi-Pyrénées / Nature Midi-Pyrénées. Toulouse. 122 p.
- Pottier, G. (2018) *Calotriton des Pyrénées Calotriton asper (Dugès, 1852), évaluation de l'état de conservation pour les domaines biogéographiques atlantique et alpin. Rapportages communautaires au titre des directives Habitats-Faune-Flore et Oiseaux*. MNHN / UMS Patrinat / INPN / SHF.
- Pottier, G. (en prép.) *Second Plan National d'Actions en faveur des Lézards des Pyrénées*. Iberolacerta aranica, I. aurelioi et I. bonnali. 2019–2029.
- Pottier, G., Arthur, C.-P., Bertrand, A., Heulmé, V., Néri, F., Redon, H. & Vacher, J.-P. (2004) Liste d'amphibiens et reptiles déterminants. In: Durand, C., Pontcharraud, L. & Bertrand, A. (Eds.), *Modernisation de l'inventaire des Zones Naturelles d'Intérêt Ecologique, Faunistique et Floristique (ZNIEFF) en Midi-Pyrénées. Listes préliminaires d'espèces et cortèges de faune déterminants*. Conservatoire Régional des Espaces Naturels de Midi-Pyrénées. DIREN Midi-Pyrénées. Toulouse : 30–35.
- Pottier, G., Paumier, J.-M., Tessier, M., Barascud, Y., Talhoët, S., Liozon, R., D'Andurain, P., Vacher, J.-P., Barthe, L., Heulmé, V., Esslinger, M., Arthur, C.-P., Calvet, A., Maurel, C. & Redon, H. (2008) *Atlas de répartition des reptiles et amphibiens de Midi-Pyrénées*. Les atlas naturalistes de Midi-Pyrénées, Nature Midi-Pyrénées, Toulouse. 126 p.
- Pounds, J. A., Fogden, M. P. & Campbell, J. H. (1999) Biological response to climate change on a tropical mountain. *Nature*, **398**: 611–615.

- Pous, P. de, Montori, A., Amat, F. & Sanuy, D. (2015) Range contraction and loss of genetic variation of the Pyrenean endemic newt *Calotriton asper* due to climate change. *Regional Environmental Change*, **16**: 995–1009.
- Pous, P. de, Mora, E., Metallinou, M., Escoriza, D., Comas, M., Donaire, D., Pleguezuelos, J. M. & Carranza, S. (2011) Elusive but widespread? The potential distribution and genetic variation of *Hyalosaurus koellikeri* (Gunther, 1873) in the Maghreb. *Amphibia-Reptilia*, **32**: 385–397.
- Quaranta, A., Bellantuono, V., Cassano, G. & Lippe, C. (2009) Why amphibians are more sensitive than mammals to xenobiotics. *Plos One*, **4** (11) : e7699.
- Quélenec, C. & Morichon, D. (2015) Évaluation du schéma de coordination scientifique 2010-2014. Fédération des réserves naturelles catalanes. Prades. 124 p.
- Raffaëlli, J. (2007) *Les Urodèles du monde*. Penlen édition. 377 p.
- Raffaëlli, J. (2013) *Les Urodèles du monde. Deuxième édition*. Penlen édition. 480 p.
- Riberon, A., Miaud, C., Grossenbacher, K. & Taberlet, P. (2001) Phylogeography of the Alpine salamander, *Salamandra atra* (Salamandridae) and the influence of the Pleistocene climatic oscillations on population divergence. *Molecular Ecology*, **10**: 2555–2560.
- Rödger, D., Kielgast, J. & Lötters, S. (2010) Future potential distribution of the emerging amphibian chytrid fungus under anthropogenic climate change. *Diseases of aquatic organisms*, **92**: 1–7.
- Rodriguez, J.-F. (2012) Paysages de l'hydroélectricité et développement touristique dans les Pyrénées. *Revue de géographie alpine*, **2012**: 100-2.
- Ronce, O. (2007) How does it feel to be like a rolling stone? Ten questions about dispersal evolution. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **38**: 231–253.
- Rondou, J.-P. (1907) Vallée de Barèges. Monographie de la vallée de Barèges par Jean-Pierre Rondou, instituteur à Gèdre. Tome 2 Faune, flore, géologie. 339 p.
- Rowe, G. & Beebe, T. J. C. (2003) Population on the verge of a mutational meltdown? Fitness costs of genetic load for an amphibian in the wild. *Evolution*, **57**: 177–181.
- Rufay, V. (2009) *Inventaire herpétologique de la Réserve Naturelle de Jujols (années 2007 et 2008)*. Biotope / RN de Jujols. 60 p.
- Sanchiz, B. (1977a) Catálogo de los anfibios fósiles de España. *Acta Geológica Hispánica*, **12**: 103–107.
- Sanchiz, B. (1977b) *Nuevos anfibios del Neogeno y Cuaternario de Europa. Origen, desarrollo y relaciones de la batracofauna española*. Tesis doctoral, Universidad de Madrid.
- Savi, P. (1838) Descrizione della *Salamandra corsica*, e della *Megapterna montana*, nuovi animali della famiglia dei Batrachii. *Nuovo giornale de' Letterati. Letteratura, scienze morali, e arti liberali*, **37**: 208–217.
- Schlötterer, C. (2000) Evolutionary dynamics of microsatellite DNA. *Chromosoma*, **109**: 365–371.
- Selwood, K. E. & Zimmer, H. C. (2020) Refuges for biodiversity conservation: A review of the evidence. *Biological Conservation*, **245**: 108502.
- Serra-Cobo, J., Franks, U. & Martínez Rica, J. P. (2000) Variation in sexual dimorphism between two populations of the Pyrenean salamander *Euproctus asper* from ecologically different mountain sites. *Belgian Journal of Zoology*, **130**: 39–45.
- Slatkin, M. (1985) Gene flow in natural populations. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **16**: 393–430.
- Société Herpétologique de France (1978) *Atlas préliminaire des reptiles et amphibiens de France*. Montpellier. 137 p.
- Soutras, F. (1866) Nécrologie de Philippe. *Bulletin trimestriel de la Société Ramond*, **1**: 81–82.
- Steiner, H. (1950) Die Differenzierung der paläarktischen Salamandrinen während des Pleistozäns. *Revue Suisse de Zoologie*, **57**: 590–603.
- Steinfartz, S., Veith, M. & Tautz, D. (2000) Mitochondrial sequence analysis of *Salamandra* taxa suggests old splits of major lineages and postglacial recolonizations

- of Central Europe from distinct source populations of *Salamandra salamandra*. *Molecular Ecology*, **9**: 397–410.
- Taberlet, P., Fumagalli, L., Wust-Saucy, A.-G. & Cosson, J.-F. (1998) Comparative phylogeography and postglacial colonization routes in Europe. *Molecular Ecology*, **7**: 453–464.
- Thiesmeier, B. & Hornberg, C. (1986) *Euproctus asper* (Dugès, 1852) Beobachtungen im freiland und Angaben zur haltung und fortpflanzung im terrarium (Caudata, Salamandridae). *Salamandra*, **22** (2–3): 196–210.
- Thiesmeier, B. & Hornberg, C. (1990) Zur fortpflanzung sowie zum paarungsverhalten der Gebirgsmolche, Gattung *Euproctus* (Gené), in terrarium unter besonderer berücksichtigung von *Euproctus asper* (Dugès, 1852). *Salamandra*, **26**: 63–82.
- Thireau, M. (1973) Observations écologiques sur une récolte de batraciens dans les Pyrénées centrales. *Bulletin de la société d'histoire naturelle de Toulouse*, **109** (1–2): 145–149.
- Thirion, J.-M. & Doré, F. (2012) *Plan National d'Actions en faveur du Lézard ocellé Timon lepidus*. MEDDE / DREAL de Poitou-Charentes / OBIOS. 112 p.
- Thirion, J.-M., Vollette, J., Doré, F., Braconnier, H., Courant, J., Gosselin, F. & Cheylan, M. (2012) *Inventaire des amphibiens et reptiles du Parc National des Pyrénées partie Béarn*. OBIOS / Parc National des Pyrénées. Tarbes. 236 p.
- Thorn, R. (1968) *Les salamandres d'Europe, d'Asie et d'Afrique du nord*. Paul Lechevalier. Paris. 377 p.
- UICN France, MNHN & SHF (2009) *La Liste rouge des espèces menacées en France – Chapitre Reptiles et Amphibiens de France métropolitaine*. Paris. 8 p.
- UICN France, MNHN & SHF (2015) *La Liste rouge des espèces menacées en France – Chapitre Reptiles et Amphibiens de France métropolitaine*. Paris. 12 p.
- Vacher, J.-P. (1999) Enquête nationale de répartition des amphibiens et reptiles – SHF, Inventaire herpétologique de la Haute-Garonne (31). Résultats préliminaires.
- Vacher, J.-P. (2000) Enquête nationale de répartition des amphibiens et reptiles – SHF, Inventaire herpétologique de la Haute-Garonne (31). Résultats préliminaires.
- Vaillant, L. (1895) Sur quelques individus types d'espèces critiques du genre *Triton* appartenant aux collections du Muséum. *Bulletin de la Société Zoologique de France*, **20**: 145–153.
- Valbuena-Ureña, E., Amat, F. & Carranza, S. (2013) Integrative Phylogeography of *Calotriton* Newts (Amphibia, Salamandridae), with Special Remarks on the Conservation of the Endangered Montseny Brook Newt (*Calotriton arnoldi*). *Plos One*, **8** (6): e62542.
- Valbuena-Ureña, E., Oromi, N., Soler-Membrives, A., Carranza, S., Amat, F., Camarasa, S., Denoël, M., Guillaume, O., Sanuy, D., Loyau, A., Schmeller, D. S. & Steinfartz, S. (2018) Jailed in the mountains: Genetic diversity and structure of an endemic newt species across the Pyrenees. *Plos One*, **13** (8): e0200214.
- Vences, M., Thomas, M., Bonett, R. M. & Vieites, D. R. (2005) Deciphering amphibian diversity through DNA barcoding: chances and challenges. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, **360**: 1859–1868.
- Ventura, M., Tiberti, R., Buchaca, T., Buñay, D., Sabás, I. & Miró, A. (2017) Why Should We Preserve Fishless High Mountain Lakes? In: Catalan, J., Ninot, J. M. & Aniz, M. M. (Eds.), *High Mountain Conservation in a Changing World*. Springer : 181–205.
- Wake, D. B. (1991) Declining amphibian populations. *Science*, **253**: 860.
- Wake, D. B. (2006) Problems with species: patterns and processes of species formation in salamanders. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, **93**: 8–23.
- Westphal-Castelnau, A. (1869) *Catalogue de la collection de reptiles de feu M. Alexandre Westphal-Castelnau, complété par son fils Alfred Westphal-Castelnau*. Martel Aîné, J. (Ed.). Montpellier. 58 p.
- Wiens, J. J. (2004) What Is Speciation and How Should We Study It? *The American Naturalist*, **163**: 914–923.

Witté, I. & Touroult, J. (2014) Répartition de la biodiversité en France métropolitaine : une synthèse des Atlas faunistiques. *VertigO : la revue électronique en sciences de l'environnement*. Disponible sur : <http://journals.openedition.org/vertigo/14645>

Wohl, E. (2006) Human impacts to mountain streams. *Geomorphology*, **79**: 217–248.

Wolterstorff, W. (1900) Révision des espèces de Tritons du genre *Euproctus* Gené suivi d'un aperçu des Urodèles de la région Paléarctique. *La feuille des jeunes Naturalistes* 4ème série, 31ème année, **362**: 33–38.

Wolterstorff, W. (1901) Révision des espèces de Tritons du genre *Euproctus* Gené suivi d'un aperçu des Urodèles de la région Paléarctique (fin). *La feuille des jeunes Naturalistes* 4ème série, 31ème année, **363**: 73–78.

Wolterstorff, W. (1925) Ueber mehrere Lokalformen des Pyrenäenmolches, *Euproctus asper* Dugès. *Abhandlungen und Berichte aus dem Museum für Natur und Heimatkunde zu Magdeburg*, **4**: 61–76.

Zink, R. M. & Barrowclough, G. F. (2008) Mitochondrial DNA under siege in avian phylogeography. *Molecular ecology*, **17**: 2107–21.

ANNEXES

Annexe I : Liste des cartes IGN 1:50000 Série Orange avec citation de *C. asper* sur la période 1978-2012 (atlas nationaux de la SHF). En rouge les mentions problématiques (cf. texte).

	Atlas national préliminaire (SHF 1978) (IGN 1:50000) 20 cartes	1er Atlas national (Castanet & Guyétant 1989) (IGN 1:50000) 31 cartes	2 nd Atlas national (Lescure & Massary 2012) (IGN 1:50000) 37 cartes
1			1245 "Espelette"
2		1345 "Iholdy"	1345 "Iholdy"
3	1346 "Saint-Jean Pied-de-Port"	1346 "Saint-Jean Pied-de-Port"	1346 "Saint-Jean Pied-de-Port"
4		1445 "Mauléon-Licharre"	1445 "Mauléon-Licharre"
5	1446 "Tardets-Sorholus"	1446 "Tardets-Sorholus"	1446 "Tardets-Sorholus"
6	1447 "Larrau"	1447 "Larrau"	1447 "Larrau"
7		1546 "Oloron Sainte-Marie"	1546 "Oloron Sainte-Marie"
8	1547 "Laruns"	1547 "Laruns"	1547 "Laruns"
9	1548 "Somport"	1548 "Somport"	1548 "Somport"
10		1646 "Lourdes"	1646 "Lourdes"
11	1647 "Argelès-Gazost"	1647 "Argelès-Gazost"	1647 "Argelès-Gazost"
12	1648 "Gavarnie"	1648 "Gavarnie"	1648 "Gavarnie"
13	1746 "Bagnères-de-Bigorre"	1746 "Bagnères-de-Bigorre"	1746 "Bagnères-de-Bigorre"
14	1747 "Campan"	1747 "Campan"	1747 "Campan"
15	1748 "Vielle-Aure"	1748 "Vielle-Aure"	1748 "Vielle-Aure"
16		1846 "Montréjeau"	1846 "Montréjeau"
17		1847 "Arreau"	1847 "Arreau"
18	1848 "Bagnères-de-Luchon"	1848 "Bagnères-de-Luchon"	1848 "Bagnères-de-Luchon"
19	1947 "Aspet"	1947 "Aspet"	1947 "Aspet"
20	1948 "Pic de Maubermé"	1948 "Pic de Maubermé"	1948 "Pic de Maubermé"
21	2047 "Saint-Girons"	2047 "Saint-Girons"	2047 "Saint-Girons"
22	2048 "Aulus-les-Bains"	2048 "Aulus-les-Bains"	2048 "Aulus-les-Bains"
23			2146 "Pamiers"
24	2147 "Foix"	2147 "Foix"	2147 "Foix"
25	2148 "Vicdessos"	2148 "Vicdessos"	2148 "Vicdessos"
26	2149 "Fontargente"	2149 "Fontargente"	2149 "Fontargente"
27			2247 "Lavelanet"
28		2248 "Ax-les-Thermes"	2248 "Ax-les-Thermes"
29		2249 "Mont-Louis"	2249 "Mont-Louis"
30			2347 "Quillan"
31			2348 "Saint-Paul de Fenouillet"
32		2349 "Prades"	2349 "Prades"
33		2350 "Prats-de-Mollo"	2350 "Prats-de-Mollo"
34	2449 "Céret"	2449 "Céret"	2449 "Céret"
35	2450 "Arles-sur-Tech"	2450 "Arles-sur-Tech"	2450 "Arles-sur-Tech"
36		2549 "Argelès-sur-Mer"	2549 "Argelès-sur-Mer"
37			2550 "Cerbère"

Annexe 2 : Liste des communes avec présence connue de *C. asper*, par département

Département	Commune	Eventuelle réf. biblio antérieure au présent article
Pyrénées-Atlantiques : 43 communes		
1	Accous	
2	Ainhoa	
3	Alçay-Alçabehety-Sunharette	
4	Arette	
5	Asasp-Arros	
6	Asson	
7	Aste-Béon	
8	Aydius	
9	Bedous	
10	Béost	
11	Bidarray	
12	Bielle	
13	Bilhères	
14	Borce	Clergue-Gazeau (1968)
15	Castet	
16	Cette-Eygun	Clergue-Gazeau (1968)
17	Eaux-Bonnes	Dugès (1852)
18	Escot	
19	Esterençuby	
20	Etsaut	Clergue-Gazeau (1968)
21	Ibarolle	
22	Issaur	
23	Lanne-en-Barétous	
24	Larrau	Clergue-Gazeau (1968)
25	Laruns	Dufour (1821, 1847), Clergue-Gazeau (1968), Nicol (1990)
26	Lecumberry	Martinez Rica & Clergue-Gazeau (1977)
27	Lées-Athas	
28	Lescun	
29	Licq-Atherey	Pottier (2003a)
30	Lourdios-Ichère	Clergue-Gazeau (1968)
31	Louvie-Juzon	
32	Louvie-Soubiron	
33	Lurbe-Saint-Christau	
34	Mendive	Martinez Rica & Clergue-Gazeau (1977)
35	Oloron-Sainte-Marie	
36	Osse-en-Aspe	
37	Sainte-Engrâce	Clergue-Gazeau (1968, 1971)
38	Saint-Etienne de Baïgorry	
39	Sare	
40	Sarrance	
41	Saint-Jean-Pied-de-Port	
42	Urdos	Clergue-Gazeau (1968)
43	Urepel	

Département	Commune	Eventuelle réf. biblio antérieure au présent article
Hautes-Pyrénées : 24 communes		
1	Aragnouet	Jammes (1920), Despax (1923)
2	Arrens-Marsous	Despax (1923)
3	Aulon	
4	Bagnères-de-Bigorre	Despax (1923), Beck (1942b), Wolterstorff (1925), Thireau (1973), Gasser (1975)
5	Barèges	Bedriaga (1895), Despax (1923), Wolterstorff (1925), Gasser (1975)
6	Beaucens	Gervais (1847), Bedriaga (1895), Lanza (1963)
7	Campan	Despax (1923)
8	Cauterets	Bedriaga (1895), Belloc (1895a, b), Despax (1923), Beck (1942b)
9	Ens	Donnée restant à confirmer
10	Estaing	
11	Gavarnie	Beck (1942b) d'après J.-L. Bonnal, inédit
12	Gazost	
13	Gèdre	Beck (1942b) d'après J.-L. Bonnal, inédit
14	Génos	
15	Germs-sur-l'Oussouet	
16	Loudenvielle	Belloc (1894, 1895a)
17	Luz Saint-Sauveur	
18	Saint-Lary Soulan	
19	Saint-Pé de Bigorre	Charpin (2016)
20	Saligos	
21	Salles	
22	Sers	
23	Tramezaïgues	
24	Vielle-Aure	Despax (1923)
Haute-Garonne : 13 communes		
1	Bagnères-de-Luchon	Belloc (1895b), Despax (1923), Astre (1950)
2	Castillon-de-Larboust	Despax (1923)
3	Cazeaux-de-Larboust	Despax (1923)
4	Fos	
5	Fougaron	
6	Francazal	Milà <i>et al.</i> (2010)
7	Herran	
8	Melles	
9	Milhas	
10	Oô	Bedriaga (1895), Gadeau de Kerville (1928)
11	Pinsaguel	Lahille (1888)
12	Sengouagnet	
13	Urau	Enjalbal (2006), Pottier <i>et al.</i> (2008)
Ariège : 51 communes		
1	Alzen	
2	Antras	Clergue-Gazeau (1971), Martinez Rica & Clergue-Gazeau (1977)
3	Appy	
4	Artigues	
5	Ascou	
6	Aston	Clergue-Gazeau (1971), Martinez Rica & Clergue-Gazeau (1977)
7	Aulus-les-Bains	Clergue-Gazeau & Beetschen (1966), Clergue-Gazeau (1971), Martinez Rica & Clergue-Gazeau (1977)
8	Auzat	Clergue-Gazeau (1971), Martinez Rica & Clergue-Gazeau (1977)
9	Ax-les-Thermes	

Département	Commune	Eventuelle réf. biblio antérieure au présent article
10	Baulou	Clergue-Gazeau (1965), Martinez Rica & Clergue-Gazeau (1977)
11	Bélesta	Delmas & Delmas (2016)
12	Bénaix	
13	Bethmale	Gasser (1975), Martinez Rica & Clergue-Gazeau (1977)
14	Biert	
15	Bonac-Irazein	
16	Brassac	
17	Castillon-en-Couserans	Clergue-Gazeau (1971), Martinez Rica & Clergue-Gazeau (1977)
18	Celles	
19	Couflens	
20	Ercé	
21	Esplas-de-Sérou	
22	Fougax-et-Barrineuf	Delmas & Delmas (2016)
23	Freychenet	Delmas & Delmas (2016)
24	Goulier	
25	Le Bosc	
26	Le Pla	
27	Le Port	
28	Les-Bordes-sur-Lez	Clergue-Gazeau (1971), Martinez Rica & Clergue-Gazeau (1977)
29	Lesparrou	
30	L'Hospitalet-près-l'Andorre	
31	Luzenac	
32	Massat	
33	Mérens-les-Vals	
34	Miglos	
35	Mijanès	
36	Montagagne	
37	Montferrier	
38	Montségur	Delmas & Delmas (2016)
39	Orlu	Baraillé <i>et al.</i> (2006)
40	Rabat-les-Trois-Seigneurs	Clergue-Gazeau (1971), Martinez Rica & Clergue-Gazeau (1977)
41	Saint-Lary	Clergue-Gazeau (1971), Martinez Rica & Clergue-Gazeau (1977)
42	Saint-Martin de Caralp	Clergue-Gazeau (1971), Martinez Rica & Clergue-Gazeau (1977)
43	Saint-Paul de Jarrat	
44	Saurat	Coiffait (1958), Clergue-Gazeau (1971), Martinez Rica & Clergue-Gazeau (1977)
45	Savignac-les-Ormeaux	
46	Seix	
47	Sentein	
48	Siguer	
49	Suc-et-Sentenac	Clergue-Gazeau (1971), Martinez Rica & Clergue-Gazeau (1977)
50	Ustou	
51	Vernajoul	Clergue-Gazeau (1965), Martinez Rica & Clergue-Gazeau (1977)

Département	Commune	Eventuelle réf. biblio antérieure au présent article
Aude : 24 communes		
1	Artigues	Le Roux (2007)
2	Auriac	Le Roux (2007)
3	Belfort-de-Rébenty	Le Roux (2007)
4	Belvis	Le Roux (2007)
5	Bugarach	Le Roux (2007)
6	Cailla	Le Roux (2007)
7	Camps-sur-l'Agly	Le Roux (2007)
8	Counozouls	Le Roux (2007)
9	Fourtou	Le Roux (2007)
10	Joucou	Le Roux (2007)
11	La Fajolle	Le Roux (2007)
12	Lanet	Le Roux (2007)
13	Marsa	Le Roux (2007)
14	Montjoi	
15	Montfort-sur-Boulzane	Le Roux (2007)
16	Nébias	Le Roux (2007)
17	Puilaurens	
18	Puivert	Le Roux (2007)
19	Rennes-les-Bains	Le Roux (2007)
20	Roquefort-de-Sault	Le Roux (2007)
21	Sainte-Colombe sur Guette	Le Roux (2007)
22	Saint-Julia-de-Bec	ADN environnemental
23	Saint-Just-et-le-Bézu	ADN environnemental
24	Salvezines	ADN environnemental
Pyrénées-Orientales : 28 communes		
1	Amélie les Bains-Palalda	Combes & Knoepffler (1963)
2	Angoustrine	
3	Arles sur Tech	
4	Baillestavy	
5	Boule d'Amont	
6	Castel	
7	Clara	
8	Conat	
9	Corsavy	Clergue-Gazeau (1987)
10	Err	
11	Estoher	
12	Fontrabiouse	
13	Formiguères	
14	Glorianes	
15	Jujols	
16	La Bastide	
17	Lamanère	Clergue-Gazeau (1987)
18	Montferrer	Clergue-Gazeau (1987)
19	Mosset	
20	Nohèdes	
21	Olette	
22	Porta	
23	Porté-Puymorens	
24	Prats-de-Mollo-la-Preste	
25	Sahorre	
26	Serdinya	
27	Targassonne	Clergue-Gazeau (1987)
28	Valmanya	Combes & Knoepffler (1964)

Annexe 3 : Liste des sites Natura 2000 des Pyrénées françaises, avec citation ou non de *C. asper* dans le formulaire de données.

Département	Site Natura 2000	Citation <i>C. asper</i> formulaire	Si non cité : présence probable/connue ?
Pyrénées-Atlantiques	FR7200760 - Massif de la Rhune et de Choldocogagna	Oui	
Pyrénées-Atlantiques	FR7200759 - Massif du Mondarrain et de l'Artzamendi	Non	Probable
Pyrénées-Atlantiques	FR7200786 - La Nive	Non	Probable
Pyrénées-Atlantiques	FR7200756 - Montagnes des Aldudes	Non	Probable
Pyrénées-Atlantiques	FR7200758 - Massif du Baygoura	Non	Probable
Pyrénées-Atlantiques	FR7200754 - Montagnes de Saint-Jean-Pied-de-Port	Oui	
Pyrénées-Atlantiques	FR7200753 - Forêt d'Iraty	Oui	
Pyrénées-Atlantiques	FR7200752 - Massif des Arbailles	Oui	
Pyrénées-Atlantiques	FR7200751 - Montagnes du Pic des Escaliers	Oui	
Pyrénées-Atlantiques	FR7200790 - Le Saison (cours d'eau)	Non	Probable
Pyrénées-Atlantiques	FR7200750 - Montagnes de la Haute Soule	Non	Connue (cf. Clergue-Gazeau etc.)
Pyrénées-Atlantiques	FR7200749 - Montagnes du Barétous	Oui	
Pyrénées-Atlantiques	FR7200791 - Le Gave d'Oloron (cours d'eau) et marais de Labastide-Villefranche	Non	Probable
Pyrénées-Atlantiques	FR7200747 - Massif du Layens	Oui	
Pyrénées-Atlantiques	FR7200792 - Le Gave d'Aspe et le Lourdios (cours d'eau)	Non	Probable
Pyrénées-Atlantiques	FR7200746 - Massif de l'Anie et d'Espelunguère	Oui	
Pyrénées-Atlantiques	FR7200745 - Massif du Montagnon	Oui	
Pyrénées-Atlantiques	FR7200744 - Massif de Sesques et de l'Ossau	Non	Connue (PNP)
Pyrénées-Atlantiques	FR7200793 - Le Gave d'Ossau	Non	Probable
Pyrénées-Atlantiques	FR7200743 - Massif du Ger et du Lurien	Oui	
Pyrénées-Atlantiques	FR7200742 - Massif du Moule de Jaout	Non	Connue (Pédéhourat : Estèbe – PNP 2012)
Total =	21 sites	10 Oui, 11 non	3 non à tort, 8 probables
Hauts-Pyrénées	FR7300921 - Gabizos (et vallée d'Arrens, versant sud-est du Gabizos)	Oui	
Hauts-Pyrénées	FR7300920 - Granquet-Pibeste et Soum d'Ech	Oui	
Hauts-Pyrénées	FR7300923 - Moun Né de Cauterets, pic de Cabalros	Oui	
Hauts-Pyrénées	FR7300924 - Péguère, Barbat, Cambalès	Oui	
Hauts-Pyrénées	FR7300925 - Gaube, Vignemale	Oui	
Hauts-Pyrénées	FR7300922 - Gaves de Pau et de Cauterets (et gorge de Cauterets)	Non	Connue (Marcadau : Bonnal inédit, Beck 1942a, PNP)
Hauts-Pyrénées	FR7300926 - Ossoue, Aspé, Cestrède	Oui	
Hauts-Pyrénées	FR7300931 - Lac Bleu Léviste	Oui	
Hauts-Pyrénées	FR7300932 - Liset de Hount Blanque	Non	Connue (val d'Arizes : rapport NEO 2016, 2018)
Hauts-Pyrénées	FR7300933 - Hautes-Baronnies, Coume de Pailhas	Non	[très peu probable]
Hauts-Pyrénées	FR7300927 - Estaubé, Gavarnie, Troumouse et Barroude	Oui	
Hauts-Pyrénées	FR7300928 - Pic Long Campbielh	Non	Connue (Aguila etc. : NEO, PNP depuis 1999 au moins)
Hauts-Pyrénées	FR7300929 - Néouvielle	Oui	
Hauts-Pyrénées	FR7300930 - Barèges, Ayré, Piquette	Oui	
Hauts-Pyrénées	FR7300934 - Rioumajou et Moudang	Oui	
Hauts-Pyrénées	FR7300935 - Haut-Louron : Aygues Tortes, Caillauas, Gourgs Blancs, Gorges de Clarabide, pics des Pichadères et d'Estiouère, montagne de Tramadits	Oui	
Total =	16 sites	12 oui, 4 non	3 non à tort

Département	Site Natura 2000	Citation <i>C. asper</i> formulaire	Si non cité : présence probable/connue ?
Haute-Garonne	FR7300880 - Haute vallée d'Oô	Non	Connue : donnés du XX ^{ème} siècle Despax (1923) + diverses obs. contemporaines (NEO)
Haute-Garonne	FR7300881 - Haute vallée de la Pique	Non	Connue : donnés du XX ^{ème} siècle Despax (1923) + diverses obs. contemporaines (NEO, Nature Comminges...)
Haute-Garonne	FR7300883 - Haute vallée de la Garonne	Non	Connue : vallon de Maoudan (NEO)
Haute-Garonne	FR7300884 - Zones rupestres xérothermiques du bassin de Marignac, Saint-Béat, pic du Gar, montagne de Rié	Non	Connue : ruisseau des Mourarilles, Razecueillé (NEO 2009).
Haute-Garonne	FR7300885 - Chaînon calcaires du Piémont Commingeois	Non	Probable
Haute-Garonne	FR7301822 - Garonne, Ariège, Hers, Salat, Pique et Neste	Non	Probable
Total 31 =	6 sites	6 non	4 non à tort
Ariège	FR7300821 - Vallée de l'Isard, mail de Bulard, pics de Maubermé, de Serre-Haute et du Crabère	Oui	
Ariège	FR7300836 - Chars de Moulis et de Liqué, grotte d'Aubert, Soulane de Balaguères et de Sainte-Catherine, granges des vallées de Sour et d'Astien	Non	Probable
Ariège	FR7300841 - Queirs du Mas d'Azil et de Camarade, grottes du Mas d'Azil et de la carrière de Sabarat	Non	
Ariège	FR7300822 - Vallée du Riberot et massif du Mont Valier	Oui	
Ariège	FR7300825 - Mont Ceint, mont Béas, tourbière de Bernadouze	Oui	
Ariège	FR7300842 - Pechs de Foix, Soula et Roquefixade, grotte de l'Herm	Non	
Ariège	FR7300829 - Quiès calcaires de Tarascon-sur-Ariège et grotte de la Petite Caougnou	Non	Probable
Ariège	FR7300827 - Vallée de l'Aston	Non	Connue : Clergue-Gazeau (1971, 1977) + nombreuses obs. contemporaines (NEO, ANA).
Ariège	FR7300831 - Quérigut, Laurenti, Rabassolles, Balbonne, la Bruyante, haute vallée de l'Oriège	Non	Connue : Baraillé <i>et al.</i> (2006) + nombreuses obs. (NEO, ANA).
Ariège	FR7301822 - Garonne, Ariège, Hers, Salat, Pique et Neste	Non	Probable (chevelu)
Total =	10 sites	3 oui, 7 non	2 non à tort, 3 probables

Département	Site Natura 2000	Citation <i>C. asper</i> formulaire	Si non cité : présence probable/connue ?
Aude	FR9101468 - Bassin du Rebenty	Oui	
Aude	FR9101470 - Haute Vallée de l'Aude et Bassin de l'Aiguette	Non	Connue (nombreux ruisseaux, Fédération Aude Claire)
Aude	FR9101489 - Vallée de l'Orbieu	Oui	
Aude	FR9101461 - Grotte de la Valette	Non	
Aude	FR9101452 - Massif de la Malepère	Non	
Aude	FR9101458 - Vallée du Torgan	Non	Probable
Total =	6 sites	2 oui, 4 non	1 non à tort, 1 Probable
Pyrénées-Orientales	FR9101471 - Capcir, Carlit et Campcardos	Non	Connue : Clergue-Gazeau (1987), Geniez & Cheylan (2012) + obs. contemporaines.
Pyrénées-Orientales	FR9101473 - Massif de Madres-Coronat	Non	Connue : Rufroy-BIOTOPE (2009) + obs. contemporaines (cf. site des RN Catalanes)
Pyrénées-Orientales	FR9101472 - Massif du Puigmal	Non	Probable
Pyrénées-Orientales	FR9101476 - Conque de la Preste	Non	Connue : RN Prats de Mollo (cf. site des RN Catalanes)
Pyrénées-Orientales	FR9101475 - Massif du Canigou	Non	Probable
Pyrénées-Orientales	FR9101478 - Le Tech	Non	Connue mais sur plusieurs affluents hors réseau Natura 2000 : Combes & Knoepffler (1963, 1964) ; Clergue-Gazeau (1987).
Pyrénées-Orientales	FR9101483 - Massif des Albères	Non	
Pyrénées-Orientales	FR9102009 - Pins de Salzman du Conflent	Non	
Pyrénées-Orientales	FR9102010 - Sites à chiroptères des Pyrénées orientales	Non	
Total =	9 sites	9 non	3 non à tort, 2 probables

Annexe 4 : Liste des ZNIEFF pyrénéennes de type I hébergeant *C. asper*, situées tout ou partie hors du réseau Natura 2000, avec mention ou non de *C. asper* dans le formulaire de données.

Département	ZNIEFF hors réseau Natura 2000 (tout ou partie) avec présence de <i>C. asper</i>	Mention de <i>C. asper</i> dans le formulaire
Pyrénées-Atlantiques	Forêt d'Issaux, pic Soulaing, Soum d'Ire et pic du Layens (Identifiant national : 720030065) (ZNIEFF Continentale de type I)	Non Populations connues (cf. Martinez-Rica & Clergue-Gazeau (1977) et PNP)
Pyrénées-Atlantiques	Massif calcaire du pic Roumandares au sommet de Houndarete, bois de Lapene d'Escot, bois d'Aran et bois de Gey (Identifiant national : 720008890) (ZNIEFF Continentale de type I)	Oui
Pyrénées-Atlantiques	Bois du Bager (Identifiant national : 720008892) (ZNIEFF Continentale de type I)	Oui
Hautes-Pyrénées	Massif montagneux entre Argelès-Gazost et l'Ouzom (Identifiant national : 730011444) (ZNIEFF Continentale de type I)	Oui
Hautes-Pyrénées	Hautes vallées des Gaves d'Arrens et de Labat de Bun (Identifiant national : 730011629) (ZNIEFF Continentale de type I)	Oui
Hautes-Pyrénées	Massifs du Cabaliros et du Moun Né (Identifiant national : 730011453) (ZNIEFF Continentale de type I)	Oui
Hautes-Pyrénées	Massif de l'Ardiden au Gave de Gavarnie (Identifiant national : 730011494) (ZNIEFF Continentale de type I)	Non Populations connues (ruisseau de Lassariou)
Hautes-Pyrénées	Vallons d'Ossoue et Aspé (Identifiant national : 730011500) (ZNIEFF Continentale de type I)	Oui
Hautes-Pyrénées	Massif karstique du Monné, Tucou, Bédât (Identifiant national : 730012162) (ZNIEFF Continentale de type I)	Oui
Hautes-Pyrénées	Massifs du Montaigu et de Hautacam (Identifiant national : 730011646) (ZNIEFF Continentale de type I)	Non Populations connues sur le ruisseau de Hounteyde (Neez, Gazost) et le Cérétou (Adour de Lesponne)
Hautes-Pyrénées	Vallée de Lesponne (Identifiant national : 730011420) (ZNIEFF Continentale de type I)	Oui
Hautes-Pyrénées	Massif du Pic du Midi de Bigorre - Lac Bleu (Identifiant national : 730011416) (ZNIEFF Continentale de type I)	Oui
Hautes-Pyrénées	Massif en rive gauche du Bastan (Identifiant national : 730011438) (ZNIEFF Continentale de type I)	Oui
Haute-Garonne	Massifs d'Arbas, Paloumère et Cornudère (Identifiant national : 730011048) (ZNIEFF Continentale de type I)	Cas singulier : <i>C. asper</i> mentionné en "I.5 - Commentaire général" mais oublié dans le tableau des espèces. Plusieurs populations connues
Haute-Garonne	Forêts de Saleich et de l'Estelas et stations sèches de Franczal et de Salège (Identifiant national : 730011047) (ZNIEFF Continentale de type I)	Oui
Ariège	Sud de la vallée de la Bellongue (Identifiant national : 730012080) (ZNIEFF Continentale de type I)	Oui
Ariège	Massif du Mont Valier (Identifiant national : 730012050) (ZNIEFF Continentale de type I)	Oui
Ariège	Massif du Pic de Certescans (Identifiant national : 730011910) (ZNIEFF Continentale de type I)	Oui

Département	ZNIEFF hors réseau Natura 2000 (tout ou partie) avec présence de <i>C. asper</i>	Mention de <i>C. asper</i> dans le formulaire
Ariège	Massif de l'Arize, zone d'altitude (Identifiant national : 730012903) (ZNIEFF Continentale de type I)	Oui
Ariège	Massif de l'Arize, versant nord (Identifiant national : 730012056) (ZNIEFF Continentale de type I)	Oui
Ariège	Le Plantaurel : du Mas d'Azil à l'Ariège (Identifiant national : 730012905) (ZNIEFF Continentale de type I)	Oui
Ariège	Massif du Pic des Trois Seigneurs (Identifiant national : 730012027) (ZNIEFF Continentale de type I)	Non Plusieurs populations connues, notamment versant NO (Embans) et S.
Ariège	Montagnes d'Ercé et de Massat (Identifiant national : 730012043) (ZNIEFF Continentale de type I)	Oui
Ariège	Mont Garias, étangs et Pic Rouge de Bassiès, bois du Far (Identifiant national : 730012118) (ZNIEFF Continentale de type I)	Oui
Ariège	Massif du Montcalm et Haut-Vicdessos (Identifiant national : 730011998) (ZNIEFF Continentale de type I)	Oui
Ariège	Moyenne vallée de Vicdessos, Pic de Tristagne (Identifiant national : 730012112) (ZNIEFF Continentale de type I)	Oui
Ariège	Massif de Tabe – Saint-Barthélémy (Identifiant national : 730011923) (ZNIEFF Continentale de type I)	Non Plusieurs populations connues (cf. Delmas & Delmas 2016)
Ariège	Montagnes de Belesta, de la Frau, de l'Ordat et de Prades (Identifiant national : 730006765) (ZNIEFF Continentale de type I)	Oui
Ariège	Rive gauche de la haute vallée de l'Ariège (Identifiant national : 730011972) (ZNIEFF Continentale de type I)	Oui
Ariège	Versant en rive droite de la haute vallée de l'Ariège (Identifiant national : 730011962) (ZNIEFF Continentale de type I)	Oui
Ariège	Montagnes orientales d'Ax-les-Thermes (Identifiant national : 730012141) (ZNIEFF Continentale de type I)	Oui
Ariège	Vallée et bassin versant de l'Oriège (Identifiant national : 730012138) (ZNIEFF Continentale de type I)	Oui
Aude	Vallée du Blau (Identifiant national : 910030108) (ZNIEFF Continentale de type I)	Oui
Aude	Serre Calmette et La Falconnière (Identifiant national : 910030130) (ZNIEFF Continentale de type I)	Oui
Aude	Massif du Pech de Bugarach et col de Linas (Identifiant national : 910011704) (ZNIEFF Continentale de type I)	Oui
Aude	Forêt d'En Malo - Bac d'Estable (Identifiant national : 910030111) (ZNIEFF Continentale de type I)	Oui

Département	ZNIEFF hors réseau Natura 2000 (tout ou partie) avec présence de <i>C. asper</i>	Mention de <i>C. asper</i> dans le formulaire
Aude	Vallée Du Rébenty (Identifiant national : 910011272) (ZNIEFF Continentale de type 2)	Oui
Pyrénées-Orientales	Vallée de la Lentilla (Identifiant national : 910010897) (ZNIEFF Continentale de type 1)	Non Une mention bibliographique (Combes & Knoepffler 1964)
Pyrénées-Orientales	Vallée du Llech (Identifiant national : 910010895) (ZNIEFF Continentale de type 1)	Autre cas singulier : <i>C. asper</i> mentionné en "4 – Facteurs influençant l'évolution de la zone" mais ne figurant pas dans le tableau des espèces.
Pyrénées-Orientales	Flanc nord du massif du Canigou (Identifiant national : 910030160) (ZNIEFF Continentale de type 1)	Non Plusieurs populations connues (cf. Réserves Catalanes)
Pyrénées-Orientales	Versant sud du Pic de Très Estelles (Identifiant national : 910010934) (ZNIEFF Continentale de type 1)	Non Plusieurs populations connues (cf. Réserves Catalanes)

LA SOCIÉTÉ HERPÉTOLOGIQUE DE FRANCE

Fondée en 1971, la Société Herpétologique de France (SHF) regroupe des spécialistes d'herpétologie organisés en réseaux et en groupes thématiques (commissions) avec une coordination aux niveaux national et régional. Elle a pour buts de faciliter les rapports entre herpétologistes de langue française, de mieux faire connaître les Amphibiens et les Reptiles et leur rôle dans les équilibres naturels, de contribuer à une meilleure connaissance de la faune herpétologique française et de sa répartition, la protection des différentes espèces et de leur environnement, d'améliorer les conditions d'élevage des Amphibiens et des Reptiles, notamment à des fins scientifiques.

Elle travaille en lien étroit avec le Muséum national d'Histoire naturelle et le monde de la recherche (CNRS, Universités...) et apporte son expertise dans de multiples cadres (Plan Nationaux d'Actions, comités scientifiques, comité de validation SHF/MNHN, partenariats divers, etc.). Elle favorise les interactions entre associations régionales de protection de la Nature et de l'Environnement, les institutions publiques (ONF, DREAL, etc.), mais également les organismes européens qui se rencontrent ou échangent par son intermédiaire plus ou moins direct (congrès, rencontres, journées, etc.).

Les principales actions de la SHF sont les suivantes :

- Protection et suivi de populations : Animation de Plans nationaux d'actions, création des protocoles nationaux POPAmphibien / POPReptile, Réseau Tortues Marines de Méditerranée Française.

- Amélioration des connaissances : Base nationale de données herpétologiques, suivis POP, "Un dragon ! Dans mon jardin ?" programme "Observatoire des tortues marines de France métropolitaine", vigilance sur la problématique des maladies des amphibiens, etc.
- Expertise : Veille législative, rapportage Directive Habitat-Faune-Flore, comités de pilotage divers, etc.
- Production de données scientifiques : Atlas nationaux, suivis, portail de restitution, sciences participatives, etc.
- Porter à connaissance : Bulletin scientifique trimestriel, newsletter, base nationale de données, congrès annuel, journées de la Conservation des Amphibiens et Reptiles à Ménigoute, formations (ONF, cartes vertes...).

À PROPOS D'HERP ME!

HERP me! est une revue technique destinée à fournir des outils aux naturalistes. Si vous avez des propositions de projets à soumettre, n'hésitez pas à contacter le comité éditorial : herpme@ashf.org

Comité éditorial

Laurent Barthe, Jean Cassaigne, Élodie Courtois, Maël Dewynter, Thierry Frétey, Philippe Geniez, Myriam Labadesse, Jean-Christophe de Massary & Pierre Rivallin.

Environnement graphique et mise en page

Maël Dewynter