

ANNEXE 1 : LISTE D'ESPECES – détails et justifications

Liste des espèces :

(a) Alpes de haute Provence (tous les points d'eau ; site principal au lac de la Cabane – Col Bas)

Ichthyosaura alpestris (Triton alpestre) : max 300
Rana temporaria (Grenouille rousse) : maximum 50
Bufo bufo (Crapaud commun) : maximum 50
Alytes obstetricans (Crapaud accoucheur) : maximum 50
Natrix helvetica (Couleuvre à collier helvétique) : maximum 20

(b) Hautes Alpes (tous points d'eau)

Ichthyosaura alpestris (Triton alpestre) : max 1000
Rana temporaria (Grenouille rousse) : maximum 50
Bufo bufo (Crapaud commun) : maximum 50
Alytes obstetricans (Crapaud accoucheur) : maximum 50
Natrix helvetica (Couleuvre à collier helvétique) : maximum 20

Dont Parc National des Hautes Alpes (tous points d'eau):

Ichthyosaura alpestris (Triton alpestre) : max 500
Rana temporaria (Grenouille rousse) : maximum 50
Bufo bufo (Crapaud commun) : maximum 50
Alytes obstetricans (Crapaud accoucheur) : maximum 50
Natrix helvetica (Couleuvre à collier helvétique) : maximum 20

Mis à part notre site principal dans les Alpes de Haute Provence (Lac de la Cabane et Col Bas), la localisation des sites à prospector dépendra des possibilités logistiques pour couvrir l'ensemble de la zone. Au niveau du Parc, nous ciblerons les populations cataloguées dans les précédents inventaires (suivis du parc, travaux de Michel Breuil notamment). Parmi ces zones, nous visiterons en particulier le Champsaur, l'Embrunais et le Valgaudemar.

Justification des espèces étudiées :

1. L'étude vise à déterminer la répartition, l'habitat et l'évolution du statut des populations de **Tritons alpestres** de l'est et du sud-est de la France, avec un intérêt particulier à la population du lac de la Cabane (Alpes de Haute Provence). En effet, malgré une profondeur de 7 m au printemps, des assèchements estivaux récents ont presque anéanti la population qui fut pourtant stable lors des dernières décennies (thèse de M. Breuil dans les années 80, ma thèse, fin des années 90 et la thèse de B. Lejeune en 2014). Un suivi voire des mesures importantes de conservation pourraient être nécessaire pour assurer la survie de cete population qui est le principal site de tritons alpestres pédomorphiques (= néoténiques, qui gardent leurs branchies à l'état adulte) pour toute la France.

2. Les **autres espèces** étant en coexistence potentielle, nous pourrions être amené à une simple manipulation, mesure et/ou swab non invasif.

Justification du nombre :

Afin de déterminer le statut de la population du lac de la Cabane, tous les individus vus doivent être identifiés et marqués. Pour la détermination de l'âge, 30 individus par sexe et phénotype suffisent. Le prélèvement à des fins génétiques portent sur le même nombre d'individus (maximum). Les mesures et recensements portent sur tous les individus.

Pour des études génétiques (toutes populations), 20 individus / site suffisent pour les tritons alpestres.

Pour les mesures, 20 à 30 individus par sexe et phénotype (par site) peuvent être nécessaires. La plupart des sites n'ont qu'un phénotype (métamorphosé).

Destinataires de l'autorisation : Mathieu Denoël, responsable (+ membres du laboratoire : Benjamin Lejeune, Fabien Pille)

| |
|---|
| Les amphibiens seront relâchés après les recensements : il s'agit donc toujours de captures temporaires qui n'affectent pas les populations. |
|---|

ANNEXE 2 : ACTION GENERALE DE L'OPERATION

L'étude scientifique est orientée dans une perspective de biologie de la conservation des espèces d'amphibiens des lacs alpins avec un regard particulier sur l'effet de la sécheresse, de l'introductions de poissons et du patron de colonisation des Alpes. Dans ce cadre, les objectifs principaux suivants sont poursuivis :

1. Déterminer l'occurrence, l'abondance et l'habitat des tritons alpestres, en particulier pédomorphiques, dans les Alpes.
2. Déterminer la structure d'âge de la population du lac de La Cabane, son statut et son évolution.
3. Déterminer l'identité et le statut de la population de Tritons alpestres pédomorphiques de Tritons alpestres en déclin.
4. Déterminer les espèces en coexistence avec les tritons alpestres

Ce volet de recherches rentre dans le cadre de nos recherches menées sur la pédomorphose en France depuis 1997 et pour lesquelles nous avons obtenus plusieurs autorisations. En particulier, nous poursuivons nos recherches en écologie sur le Lac de la Cabane. Le projet nécessite cinq nouvelles années d'études en lien avec un monitoring : 2019-2023.

Portée : la portée de l'étude est à la fois locale et globale. Au niveau local, elle permettra de définir le statut actuel des populations et leur écologie. Au niveau global, ces résultats seront transposables à d'autres sites où s'exprime la diversité pédomorphique chez les tritons afin de mieux comprendre les avantages des phénotypes alternatifs et le risque des changements globaux sur ces derniers.

Urgence : Notre précédente étude s'est focalisée en 2014 sur l'écologie trophique du morphotype rare de triton alpestre ainsi que sur le morphotype commun, métamorphosé. Les effectifs étaient réduits par rapport aux données anciennes mais la population toujours bien présente. Par contre, le lac s'est totalement asséché en 2015 malgré une profondeur maximale

de plus de 7m. Aucun pédomorphe n'a été observé en 2015, ni en 2016 et 2017 où il ne restait qu'un peu d'eau. En 2018, le lac était mieux rempli mais seuls 2 pédomorphes ont été vus. Quelques métamorphes et des centaines de petites larves, preuve de reproduction, étaient présents en fin d'été. Ces observations sont alarmantes et soulignent un manque d'alimentation en eau dont l'origine reste à être expliquée. Si cela perdure, des mesures de gestion devraient être entreprises. Notre étude est relancée sur ce site suite à cette nouvelle pression auxuelle font face les tritons, en espérant qu'il ne soit pas trop tard.

ANNEXE 3 : DETAILS SUR LES MOYENS DE CAPTURE, PRELEVEMENTS, OBSERVATIONS ET PRECAUTIONS

3.1. Capture et mesures

Nous capturons les amphibiens à l'aide d'épuisettes et de filets de pêches de jour et de nuit. Un canot pneumatique gonflable sera utilisé lors de captures. Un équipement de plongée pourrait être utilisé. De nuit, des lampes de poche sont utilisées.

Les mesures consisteront en une pesée et des prises de longueur, accompagnées de photographies (toutes espèces)

3.2. Prélèvements

L'ensemble des méthodologies utilisées ont été précédemment été validées par les autorités en charge lors de nos dernières demandes. Nous les utilisons aussi depuis de nombreuses années.

(a) Tritons alpestres (Alpes de Haute Provence)

Seule la population du Col Bas (lac de la Cabane et alentours) est connue. Si nous sommes informé de l'existence d'une autre population, elle sera aussi étudiée.

- Coupe d'extrémité de phalanges (maximum une par animal) et une petite encoche de nageoire caudale. Les doigts et la nageoire repoussent en quelques mois (souvent même plus vite) chez ces animaux ectothermes vivant plusieurs années (Gutleb B. 1991. Phalangengeneration und eine neue Methode zur Individualerkennung bei Bergmolchen, *Triturus alpestris* (Laurenti, 1768) (Caudata: Salamandridae). Herpetozoa 4: 117-125). La technique n'affecte ni la condition ni la survie (Arntzen J. W., Smithson A. & Oldham R. S. 1999). Marking and tissue sampling effects on body condition and survival in the newt *Triturus cristatus*. Journal of Herpetology 33: 567-576). L'avantage du bout de nageoire sur le swab est pour les tritons de recueillir assez d'ADN pour de la génomique. Le passage d'un swab n'a pas d'effet néfaste (méthode équivalente à celle utilisée chez l'homme).

Objectifs : (1) Etude de l'âge des tritons au lac de la cabane permettant de déterminer si la population est vieillissante ; (2) analyse génétique / génomique des populations permettant d'identifier la répartition des lignées, haplotypes etc dans le sud-est de La France et en particulier au Lac de la Cabane, ce qui permettra de comprendre l'origine des animaux dans cette région et la particularité des Tritons alpestres du Lac de la Cabane (analyses prévues seulement en fin d'étude).

- Marquage : insertion de PIT-Tags de petite taille (8 mm). Cette technique a très bien fonctionné sur les tritons alpestres lors d'une précédente étude sur le même site (Denoël, M., Lena, J.P., Joly, P., 2007. Morph switching in a dimorphic population of *Triturus alpestris* (Amphibia, Caudata). *Evol. Ecol.* 21, 325-335). Une étude en laboratoire a montré que des TAGs même plus grands (12 mm) sont parfaitement tolérés par les tritons alpestres (pas d'effets sur leur succès) (Winandy, L. & Denoël, M. 2011. The use of visual and automatized behavioral markers to assess methodologies: a study case on PIT-tagging in the Alpine newt. *Behavior Research Methods*, 43(2), 568-576)

Objectif : déterminer la taille actuelle de la population et son évolution au cours des prochaines années (déclin ou résilience) ainsi que l'évolution du ratio des deux phénotypes.

(b) Tritons alpestres (Alpes de haute Provence et Hautes Alpes)

Seulement un bout de nageoire caudale pour avoir assez d'ADN pour des études génétiques fines.

(c) Toutes espèces

Des swabs (écouvillons) non invasifs sont utilisés pour toutes les espèces (ADN sur la peau ou dans la bouche) à des fins d'étude génétique.

(d) Destination des échantillons

Les échantillons seront transportés et maintenus dans notre laboratoire en vue d'analyses ultérieures (Université de Liège, Belgique)

3.3. Maintien provisoire des animaux

A proximité des lacs, les animaux sont maintenus dans des bacs en plastique spacieux le temps du recensement et des prélèvements (avec couvercle percé pour prévenir toute fuite). Les espèces pouvant occasionner une prédation sont maintenues séparément.

3.4. Précautions

Afin de prévenir toutes contaminations entre sites, nous appliquons un protocole strict de nettoyage et désinfection (brossage, puis nettoyage de l'équipement à l'eau suivi d'une désinfection à l'eau de javel et/ou virkon (loin des lacs), d'un rinçage et d'un séchage). Les manipulations se font par port de gants jetables humides. Les animaux sont relâchés dans leur site d'origine uniquement. L'essentiel de l'étude se déroule sur un même site (le lac de la Cabane) ; les autres sites étant annexes pour mettre l'étude dans un contexte plus large.

ANNEXE 4 : QUALIFICATION DES PERSONNES CHARGÉES DE L'OPERATION

Mathieu Denoël :

Licencié (=Master) en Sciences Biologiques (1996) et Docteur en Sciences (2001). 22 ans de recherches sur les amphibiens, dont un mémoire sur l'éthologie des tritons et un doctorat sur l'écologie de la pédomorphose des tritons, en particulier au lac de la Cabane dans les Alpes-de-Haute-Provence (thèse publiée dans les Cahiers d'éthologie 2003 + des publications spécifiques dans des journaux internationaux).

En poste permanent en tant que Directeur de recherches au Fonds de la Recherche Scientifique - FNRS (équivalent CR1 du CNRS) à l'Université de Liège.

Président de la Société Européenne d'Herpétologie.

Enseignant (Maître de conférences) en Ecologie comportementale et en conservation des amphibiens à l'Université de Liège.

Maître d'expérience, catégorie C - FELASA (autorisé à diriger et mener des expériences sur vertébrés en laboratoire agréé).

Editeur associé du journal Européen d'Herpétologie, *Amphibia-Reptilia*.

Auteur de plus de septante articles scientifiques sur la biologie, le comportement, l'écologie, la répartition et la protection des amphibiens.

Référent pour plus de 75 journaux internationaux, pour les Conservation grants de la Société Européenne d'Herpétologie et pour le Global Amphibian Assessment de l'IUCN. Membre du European Amphibian Red List Authority Working Group de l'IUCN.

Benjamin Lejeune et Fabien Pille : Doctorants sur l'écologie des amphibiens dans le laboratoire de Mathieu Denoël

ANNEXE 5 : RAPPORT DES ETUDES ANTERIEURES ET PROJET DE RECHERCHES

1. Résumé des activités et poursuite des recherches

Les activités de recherches au lac de la Cabane, Alpes de Haute Provence, nous ont permis d'appréhender l'écologie et l'éthologie de cette population. Nous avons déterminé au sein de cette population le régime alimentaire, les structures d'âges, l'effectif de la population et le comportement sexuel des Tritons alpestres avant l'assèchement récent (simples observations après). Le détail des résultats publiés est repris au point 2 ci-dessous.

Les nouveautés de la présente demande par rapport à nos anciennes études sont :

(1) de déterminer le statut actuel de la population par une comparaison des données historiques et un monitoring précis et robuste. Ce statut pourra être estimé via des méthodes capture – marquage – recapture. D'autre part, l'analyse de la composition de la population (2 phénotypes adultes, stades larvaires) permettra de déterminer si la proportion du phénotype rare a subi une diminution depuis les anciennes estimations. Comme indiqué plus haut, la population a décliné et le phénotype pédomorphique est presque complètement éteint. Il pourrait toutefois réapparaître si les conditions environnementales s'améliorent.

(3) d'obtenir suffisamment d'échantillons d'ADN pour lancer une étude en vue de caractériser la différenciation génétique de la population du Lac de la Cabane avec les autres populations françaises (limite d'aire de répartition). Les populations du sud-est de la France étant en bordure d'aire, dans des massifs isolés font qu'il est vraisemblable qu'elles aient divergées des populations sources plus au nord. D'autres facteurs de diversifications locales sont aussi possible. Les prélèvements de tissus permettront d'obtenir des informations sur la santé génétique de la population du lac de la Cabane et d'éventuelles autres populations de la zone étudiée et de comparer les résultats avec les données de la littérature sur d'autres populations alpines (différents marqueurs, génomiques).

Le site principal d'étude est le lac de la Cabane, seule population où les deux phénotypes de Tritons alpestres sont rencontrés dans le département des Alpes de Haute Provence. L'espèce sera recherchée sur d'autres sites alpins, notamment dans les Hautes Alpes où le Triton alpestre est encore bien présent ; l'espèce ayant été autrefois signalée dans quelques sites.

2. Liste des principales publications (avec les résumés) relatives aux recherches menées au lac de la Cabane (Alpes-de-Haute-Provence)

Les résultats de ces recherches ont été publiés en français dans ma thèse (1^{ère} référence ci-dessous) et dans différentes publications (références suivantes) (les liens donnent accès aux pdfs).

Denoël, M. (2003). *Avantages sélectifs d'un phénotype hétérochronique. Eco-éthologie des populations pédomorphiques du Triton alpestre, Triturus alpestris (Amphibia, Caudata)*. Liège, Belgique: Cahiers d'Éthologie 23 : 327 pages.
<http://hdl.handle.net/2268/1541>

Facultative paedomorphosis is a polyphenism that has important evolutionary implications in promoting morphological differentiation and habitat use variation, and has occurred in several urodele species throughout the world. Several hypotheses based on life-history theory have been proposed to explain the wide range of habitats where facultative paedomorphosis occurs, suggesting multiple causes. In populations experiencing facultative paedomorphosis, some individuals metamorphose and mature (metamorphs), while others attain sexual maturity while still retaining traits of larval somatic morphology (paedomorphs). The paedomorphic process by which the development of somatic and reproductive organs is shifted between related individuals is assumed to significantly contribute to macro-evolutionary processes. Indeed, it implies large phenotypic variations in the absence of deep genetic changes. A way to explain the importance of these developmental heterochronies is to show their adaptive value in the micro-evolutive stage. The aim of this thesis is to determine the advantages gained by an individual that adopts a paedomorphic developmental pathway rather than a metamorphic one. To do this, we studied five factors: habitat use; resource partitioning; age and size structures; sexual compatibility; and the effect of environmental factors.

The ecological and ethological characteristics of several mixed populations (composed of both paedomorphic and metamorphic individuals) of the Alpine newt *Triturus alpestris* (Amphibia, Salamandridae) were investigated from 1997 to 2000. These populations were located in France, Italy and Greece.

The habitats occupied by dimorphic populations of the Alpine newt are highly variable. We have found the two morphs in syntopy in deep permanent lakes, and in small shallow and temporary ponds. Aquatic habitats were surrounded by various terrestrial habitats. As a result, it was not possible to correlate any particular environment type with the maintenance of the polymorphism in natural populations. The only common trait of the paedomorphic populations was that they were located at the southern margin of the range of the species (Italy, the Balkan peninsula, and southeastern France). Such a restriction of the distributional range of paedomorphosis suggests that this trait is maintained by genes which are shared only by these populations. Such a restriction may be due to Holocene colonizations from Pleistocene refugia, in which case paedomorphosis may have appeared in these refugia during the last glaciations. Nevertheless, as long as the phylogeny of the group remains uncertain, we cannot reject the possibility of an earlier origin of paedomorphosis.

The two morphs primarily differed in space use and feeding habits. These differences were particularly marked in deep alpine aquatic habitats, where the paedomorphs occupy deep waters devoid of competitors, such as fish. In such waters, the paedomorphs were more abundant on the bottom and in the water column, whereas the metamorphs mainly occupied the water surface and shore. The paedomorphs primarily ingested plankton, while the metamorphs mainly foraged on terrestrial prey that had fallen on the water surface. Although these feeding habits depend on newt habitats - plankton being more abundant in the water column, and terrestrial prey at the water surface - the trophic spectrum in each habitat still differed. While the energetic values of the prey eaten by the two morphs strongly differed, by ingesting a large number of planktonic organisms, the paedomorphs attained similar or even larger caloric intake rates than metamorphs. The paedomorphs' superior body condition suggests that they may have higher long-term success than the metamorphs. Differences in body condition may also reflect the terrestrial life habit of the metamorphs, since metamorphosed individuals are able to avoid competition with reproductive adults and larvae by leaving the water. In the paedomorphic populations, several size-structured cohorts of larvae coexist, and competition among these cohorts is lowered by size-selective

predation, since small larvae catch smaller prey than larger larvae and paedomorphs. Although this difference in diet was in part due to gape-size limitation, the gilled individuals also size-selected prey among a range of catchable items. Resource partitioning then favoured the coexistence of the two adult morphs, and their gilled descendants, which coexist with them.

The two morphs also differed in feeding performance. Whereas the paedomorphs were better predators than metamorphs on water fleas, metamorphs were more adept at capturing large terrestrial invertebrates (flies). These differences in feeding performances were caused by the morphological particularities of the two morphs. Paedomorphs had a fish-like feeding structure with a unidirectional water flow passing through the oral cavity, and then being expelled through gill slits on the posterior side of the head. In contrast, metamorphs had a smaller oral cavity and a bidirectional water flow due to closed gill slits. Although the metamorphic structure produces less suction, it allows for catching bigger prey because of a larger gape-size (biting rather than sucking). Our measures of feeding performances confirmed the data from natural populations, with each of the morphs preferentially eating their predicted prey. The particular use of micro-habitats by the two morphs is also in agreement with optimality models predicting predation in the more profitable patches.

In the Alpine newt, paedomorphosis can be produced by two main processes: neoteny and progenesis. In some populations, the two morphs reached sexual maturity at the same age (neoteny); in other populations, sexual maturity was reached earlier by paedomorphs (progenesis). Progenesis was observed in unstable water habitats. Pond drying suppressed the possibility of late maturation, which is characteristic of a neotenic developmental pathway. On the other hand, the precocious sexual maturation of paedomorphs favoured the fast colonization of new habitats, owing to a high intrinsic rate of natural increase. Neoteny was typical of permanent waters with harsh constraints on growth. By forgoing metamorphosis, larvae also avoid the cost of changing of structure (decrease in body weight in our experiments). Progenetic paedomorphosis appears then as a major trait that can be selected due to the advantages of earlier maturation.

The two morphs are sexually compatible; thus, metamorphs can "exchange" genes with paedomorphs at each generation. While the two morphs markedly differ in their secondary sexual characteristics, females did not show any preference related to these characteristics. The absence of sexual isolation between the morphs shows that they are not involved in a sympatric speciation process. The maintenance of the polymorphism is more advantageous than the formation of two isolated species. Paedomorphosis occurs in aquatic habitats where total drying can occur, and where the maintenance of facultative paedomorphosis is maintained by metamorphs that have paedomorphic genes but do not (permanently) express them. In such habitats, the sexual isolation of the two morphs would lead to the extinction of paedomorphosis in the event of pond drying or similar catastrophe.

Because the environment can modify the ontogenetic pathway, paedomorphosis in the Alpine newt can be considered a polyphenism. Indeed, restricting the amount of water or food available induces paedomorphs to metamorphose. The marking of individual paedomorphs in a natural population proved that metamorphosis also occurs in the field. However, salamander density and progressive drying of aquaria did not have any apparent effect on paedomorph metamorphosis. When the possibility of a short migration across dry land was given, paedomorphs moved towards an available water basin and maintained their larval somatic characters during the migrations. By being able to migrate on land towards permanent water, paedomorphs are able to retain a feeding morphology that favors them in microhabitats where plankton is abundant.

Facultative paedomorphosis in the Alpine newt allows populations to cope with environmental variability, and is adaptive in allowing precocious maturation or a larger use of resources in spatially heterogeneous environments. Thus, it is not surprising that paedomorphosis can evolve in such dissimilar environments as lowland temporary ponds and highland deep lakes. In such places, paedomorphosis appears to be the best solution as long as fish predation is relaxed. The introduction of fish throughout Europe is thus a serious problem, and has resulted in the extinction of several large paedomorphic populations. If this trend is not stopped rapidly, paedomorphosis in the Alpine newt - and in other species - will belong to the past.

Lejeune, B., Sturaro, N., Lepoint, G., & Denoël, M. (2018). Facultative paedomorphosis as a mechanism promoting intraspecific niche differentiation. *Oikos*, 127(3), 427-439.
<http://hdl.handle.net/2268/215147>

Organisms with complex life cycles are characterized by a metamorphosis that allows for a major habitat shift and the exploitation of alternative resources. However, metamorphosis can be bypassed in some species through a process called paedomorphosis, resulting in the retention of larval traits at the adult stage and is considered important at both micro- and macroevolutionary scales. In facultatively paedomorphic populations of newts, some individuals retain gills and a fully aquatic life at the adult stage (paedomorphs), while others undergo complete metamorphosis (metamorphs), allowing for a terrestrial life-stage. Because facultative paedomorphosis

affects trophic structures and feeding mechanism of newts, one hypothesis is that it may be maintained as a trophic polymorphism, with the advantage to lessen intraspecific competition during the shared aquatic life-stage. Here, we tested this hypothesis combining stomach content data with stable isotope techniques, using carbon and nitrogen stable isotopes, in facultatively paedomorphic alpine newts *Ichthyosaura alpestris*. Both stomach content and stable isotope analyses showed that paedomorphs had smaller trophic niches and were more reliant on pelagic resources, while metamorphs relied more on littoral resources, corresponding to a polyphenism along the littoral-pelagic axis and the extension of the population's trophic niche to otherwise 'underused' pelagic resources by paedomorphs. Interestingly, stable isotopes revealed that the trophic polyphenism was less marked in males than in females and potentially linked to sexual activity. Although paedomorphosis and metamorphosis are primarily seen as results of tradeoffs between the advantages of using aquatic versus terrestrial habitats, this study provides evidence that additional forces, such as intraspecific trophic niche differences between morphs and trophic niche expansion, may play an important role in the persistence of this dimorphism in heterogeneous environments. Moreover, the different patterns found in males and females show the importance of considering sex to understand the evolutionary ecology of trophic polymorphisms.

Denoël, M. (2017). On the identification of paedomorphic and overwintering larval newts based on cloacal shape: review and guidelines. *Current Zoology*, 63(2), 165-173.
<http://hdl.handle.net/2268/196681>

Paedomorphosis is an alternative process to metamorphosis in which adults retain larval traits at the adult stage. It is frequent in newts and salamanders, where larvae reach sexual maturity without losing their gills. However, in some populations, larvae overwinter in water, while remaining immature. These alternative ontogenetic processes are of particular interest in various research fields, but have different causes and consequences, as only paedomorphosis allows metamorphosis to be bypassed before maturity. It is thus relevant to efficiently identify paedomorphs versus overwintering larvae. In this context, the aim of this paper was threefold: firstly, to perform a meta-analysis of the identification procedures carried out in the literature; secondly, to determine the effectiveness of body size to make inferences about adulthood by surveying natural newt populations of *Lissotriton helveticus* and *Ichthyosaura alpestris*, and thirdly, to propose easy guidelines for an accurate distinction between large larvae and paedomorphs based on an external sexual trait, which is essential for reproduction — the cloaca. More than half of the studies in the literature do not mention the diagnostic criteria used for determining adulthood. The criteria mentioned were the presence of mature gonads (10%), eggs laid (4%), courtship behaviour (10%), and external morphological sexual traits (39%) including the cloaca (24%). Body-size thresholds should not be used as a proxy for paedomorphosis, because overwintering larvae can reach a larger size than paedomorphs within the same populations. In contrast, diagnosis based on cloacal external morphology is recommended, as it can be processed by the rapid visual assessment of all caught specimens, thus providing straightforward data at the individual level for both sexes.

Denoël, M, Lena, J.-P, & Joly, P. (2007). Morph switching in a dimorphic population of *Triturus alpestris* (Amphibia, Caudata). *Evolutionary Ecology*, 21(3), 325-335.
<http://hdl.handle.net/2268/3137>

The usual life cycle of Alpine newts comprises an aquatic larval stage and a terrestrial juvenile and adult stage. However, some populations differ from this pattern in exhibiting facultative paedomorphosis where some individuals reach sexual maturity while retaining larval traits such as gills and gill slits. While paedomorphic newts can, in some circumstances, initiate metamorphosis, once a newt has commenced metamorphosis, the state is irreversible. Because the frequency of this switching from one morph to the other has never been quantified in the wild, we attempted to estimate switching rate and survival by carrying out a 3-year monitoring survey of a population inhabiting an alpine lake. While morph switching did occur in this population, it involved a relatively low proportion of the paedomorphs (approx. 12%), suggesting that metamorphosis is not favoured in the study population. The hypothesis of paedomorphic advantage was not supported since neither survival nor body condition differed between morphs. The ontogenetic pathway of wild Alpine newts is thus characterised by two forks in the developmental pathway. The first occurs during the larval stage (metamorphosis vs. paedomorphosis), and the second occurs in paedomorphic adults (switching for metamorphosis vs. continuation of the paedomorphic lifestyle). Such a two-level decision process may allow individuals to cope with environmental uncertainty.

Denoël, M. (2003). How do paedomorphic newts cope with lake drying? *Ecography*, 26(4), 405-410.
<http://hdl.handle.net/2268/2977>

Paedomorphosis, in which adult individuals retain larval traits, is widespread in newts and salamanders. Most

evolutionary models predict the maintenance of this life-history trait in favourable aquatic habitats surrounded by hostile terrestrial environments. Nevertheless, numerous ponds inhabited by paedomorphic individuals are unpredictable and temporary. In an experimental framework, I showed that paedomorphic newts were able to metamorphose and thus survive in the absence of water. However, the mere decrease of water level or the life space do not seem to induce metamorphosis in paedomorphs. On the contrary, drying up induces almost all individuals to move on land and after that to colonize other aquatic sites located nearby. Such terrestrial migrations allow survival in drying conditions without metamorphosis as long as the distances of terrestrial migration are short. These results are consistent with the presence of paedomorphs in drying ponds and are in favor of classic optimality models predicting metamorphosis in unfavorable environments.

Denoël, M. (2002). Paedomorphosis in the Alpine newt (*Triturus alpestris*): decoupling behavioural and morphological change. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 52(5), 394-399.
<http://hdl.handle.net/2268/1610>

Paedomorphosis is a heterochronic pattern leading to morphological change, i.e. retention of larval characters in the adult phenotype. The aim of this study was to find out whether behaviour and morphology are decoupled in heterochronic phenotypes. To this end, I compared qualitative and quantitative aspects of courtship behaviour in syntopic metamorphic and paedomorphic Alpine newts, *Triturus alpestris*. Morphologically, the two morphs differ considerably (e.g. by the presence of gills only in paedomorphs), but their patterns of sexual behaviours are exhibited at similar frequencies and males use the same alternative reproductive tactics to attract unresponsive females. These results show that morphology and behaviour follow different ontogenetic pathways and are thus decoupled. Decoupling of the two traits offers the possibility of morphological evolution without alteration of sexual patterns.

Denoël, M, & Joly, P. (2001). Adaptive significance of facultative paedomorphosis in *Triturus alpestris* (Amphibia, Caudata): resource partitioning in an alpine lake. *Freshwater Biology*, 46(10), 1387-1396.
<http://hdl.handle.net/2268/3109>

1. Facultative paedomorphosis is a polymorphism that has important evolutionary implications in promoting morphological differentiation and variation in habitat use. It occurs in several urodele species throughout the world. Several hypotheses based on life-history theory have been proposed to explain the wide range of habitats in which facultative paedomorphosis occurs, suggesting multifactorial causes. 2. In harsh habitats, such as mountain lakes, paedomorphosis might promote niche partitioning between morphs. This hypothesis was tested by comparing micro-habitat use and diet of two coexisting morphs in an alpine lake. 3. Paedomorphs occupied all microhabitats in the lake while metamorphs occurred only along the shoreline or at the water surface. Paedomorphic newts were frequent in deep water, where they foraged mainly on plankton. Plankton was poorly exploited by metamorphic newts, which fed mainly on terrestrial insects. Difference between morphs in microhabitat use, and consequently in the diet, were consistent in both sexes and in juveniles. 4. In adults, the mass and energy value of stomach contents did not differ between morphs, suggesting a similar food availability in the habitats occupied. 5. This study indicates habitat partitioning between morphs involving dietary differences. Specific benefits and costs of each ontogenetic pathway may allow their coexistence in this deep and fishless lake. Paedomorphosis benefits individual newts by making new food resources available and presumably reducing competition at the shore of the lake. However, the proximate causes of such an ontogenetic switch remain unclear.

Denoël, M, Poncin, P, & Ruwet, J.-C. (2001). Sexual compatibility between two heterochronic morphs in the Alpine newt, *Triturus alpestris*. *Animal Behaviour*, 62(3), 559-566.
<http://hdl.handle.net/2268/3110>

Paedomorphosis, in which individuals retain ancestral characteristics in the adult stage, is widespread in newts and salamanders and is suspected to play an important role in evolution. In some species, paedomorphosis is facultative with some individuals forgoing metamorphosis. Optimality models have been proposed to explain the maintenance of this polymorphism, but require the integration of reproductive patterns into the models. We investigated the frequencies of inbreeding and outbreeding in two syntopic heterochronic morphs of the Alpine newt. The two morphs are sexually compatible: encounters between and within morphs were equally successful in terms of spermatophore transfer. Behavioural observations were in agreement with the sexual compatibility observed. Nevertheless, paedomorphic males displayed to females less frequently than metamorphic males. The two morphs differ largely on the basis of sexual secondary characteristics, but the majority of these traits did not affect mating success. Because of the large flow of genes between the two heterochronic morphs and because of the absence of spatial and temporal isolation, these results do not support sympatric speciation models, but are in favour of the maintenance of polymorphism in natural populations. (C) 2001 The Association for the Study of

Animal Behaviour.

Denoël, M, & Joly, P. (2000). Neoteny and progenesis as two heterochronic processes involved in paedomorphosis in *Triturus alpestris* (Amphibia: Caudata). *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences*, 267(1451), 1481-1485.

<http://hdl.handle.net/2268/1588>

Current theories on the evolution of paedomorphosis suppose that several ontogenetic pathways have appeared according to different selective pressures. The aim of this study was to find out whether two distinct processes can lead to paedomorphosis in the Alpine newt, *Triturus alpestris*. In this respect, we compared age structures of paedomorphic and metamorphic individuals in two newt populations where the two forms lived syntopically. Whereas paedomorphosis resulted in a slower rate of somatic development in one population, it resulted in an acceleration of sexual maturation in the other population. These processes correspond to neoteny and progenesis, respectively. These results suggest that phenotypic plasticity can result from contrasted ontogenetic pathways between two populations of the same species. They give support to models that consider gonadic development as the target of selection under different environmental pressures.