



HAL
open science

Statut du triton palmé et de la salamandre tachetée (Amphibia, Urodela, Salamandridae) dans le Parc naturel régional du Luberon (Vaucluse)

Alain Thiery, Crystal Woodward, Grégory Deso

► To cite this version:

Alain Thiery, Crystal Woodward, Grégory Deso. Statut du triton palmé et de la salamandre tachetée (Amphibia, Urodela, Salamandridae) dans le Parc naturel régional du Luberon (Vaucluse). Bulletin de la Société Herpétologique de France, 2020, 174, pp.19-38. hal-03221180

HAL Id: hal-03221180

<https://amu.hal.science/hal-03221180v1>

Submitted on 7 May 2021

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Statut du triton palmé et de la salamandre tachetée (Amphibia, Urodela, Salamandridae) dans le Parc naturel régional du Luberon (Vaucluse)

par

Alain THIÉRY^(1,2), Crystal WOODWARD⁽³⁾ & Grégory DESO⁽⁴⁾

⁽¹⁾ Aix-Marseille Université, Avignon Université, CNRS, IRD, IMBE UMR 7263,
Biomarqueurs, Environnement, Santé (BES), F-13000 Marseille, France.

alain.thiery@imbe.fr

⁽²⁾ Membre du Conseil scientifique du Parc naturel régional du Luberon, et membre de
l'UICN Comité français.

⁽³⁾ Les Mallans, F-84480 Lacoste, France.

woodcrystl@aol.com

⁽⁴⁾ Association Herpétologique de Provence Alpes Méditerranée,
Maison des associations, 384 route de Caderousse F-84100 Orange.

ahpam.contact@gmail.com

Résumé – Plusieurs biotopes peuplés de tritons palmés (*Lissotriton helveticus*) et/ou de salamandres tachetées (*Salamandra salamandra*) ont été répertoriés dans le secteur de Lacoste, dans le Petit Luberon. La présence du triton palmé est réactualisée pour le Parc naturel régional (Vaucluse). L'étude des caractéristiques géomorphologiques et écologiques d'habitats montre la présence d'interconnexions possibles entre biotopes, ce qui laisse supposer l'existence d'une métapopulation fragmentée. Des recommandations quant à la conservation de ces populations sont précisées.

Mots-clés : Luberon, *Urodela*, triton palmé, *Lissotriton helveticus*, salamandre tachetée, *Salamandra salamandra*, métapopulation, corridors, trame bleue, syntopie.

Summary – Status of the palmate newt and common fire salamander (Amphibia, Urodela, Salamandridae) in the Luberon Regional Natural Park. Several biotopes populated with palmate newts (*Lissotriton helveticus*) and/or fire salamanders (*Salamandra Salamandra*) have been recorded in the area of Lacoste in the Petit Luberon (Vaucluse). The presence of the palmate newt is updated for the regional natural Park. Study of the geomorphological and ecological characteristics of habitats demonstrates the presence of interconnections between biotopes, which leads us to assume the existence of a metapopulation. Recommendations for conservation of these two populations are specified.

Key-words: Luberon, *Urodela*, palmate newt, *Lissotriton helveticus*, common fire salamander, *Salamandra salamandra*, metapopulation, corridors, blue belt network, syntopy.

I. INTRODUCTION

Les amphibiens de l'ordre des *Urodela* sont peu fréquents en Provence, avec cinq espèces répertoriées (Knoepffler 1961a, b). À ce jour, la plupart des observations d'urodèles du Vaucluse se concentrent dans la vallée du Rhône, à l'ouest du département. Des populations de triton palmé (*Lissotriton helveticus* [Razoumovsky, 1789]) ont été signalées dans quelques bassins de rétention autoroutiers entre Orange (sur l'A7) et Salon-de-Provence (sur l'A54) (Scher & Thiéry 2004, 2005, Scher *et al.* 2004, Scher 2005), atteignant l'extrême nord de la région Paca sur la commune de Bollène (*in base LPO*,

2019). Le triton palmé est signalé en Vaucluse par Beltra (2013) sans précision géographique particulière. Une population de triton crêté (*Triturus cristatus* [Laurenti, 1768]), est mentionnée en limite sud d'aire, près d'Arles (Brogard *et al.* 1996, Lombardini & Cheylan 2004, Renet & Olivier 2012, Ugnon-Coussioz 2017, Grillas *et al.* 2018, Pedrono 2019). Pour leur part, les salamandres tachetées sont plus communes (Matz 1987) et sont connues de plusieurs stations dans le bassin du Calavon (Tatin 2010).

Sur le territoire du parc naturel régional du Luberon, si Tatin (2010) répertorie huit espèces d'amphibiens, sept anoues et un urodèle, la salamandre tachetée, la présence du triton palmé est mentionnée dès 2005 dans le travail d'atlas préliminaire départemental effectué par Peyre *et al.* (2005), pour le pays d'Apt et le Grand Luberon.

Très peu mentionné dans le massif du Luberon, le triton palmé a été signalé en 1990 sur la commune de Buoux (secteur à l'est de Bonnieux) par Olioso (*in* Peyre *et al.* 2005), puis observé par Thiéry et Soumille en octobre 1996 (non publié) dans les drains souterrains de Cabrières-d'Avignon, et n'a plus été signalé depuis. Signalons que des mentions récentes de larves, résultants de confusions avec la salamandre tachetée ont été invalidées (Tatin, 2010).

Ce sont les observations et l'étude des habitats de ces deux espèces d'*Urodela* qui font l'objet de cette note. Au vu de la rareté des mentions appartenant au triton palmé dans le massif du Luberon, les différentes populations et les caractéristiques des différents habitats de cette espèce sont ici décrites.

II. MATÉRIEL ET MÉTHODES

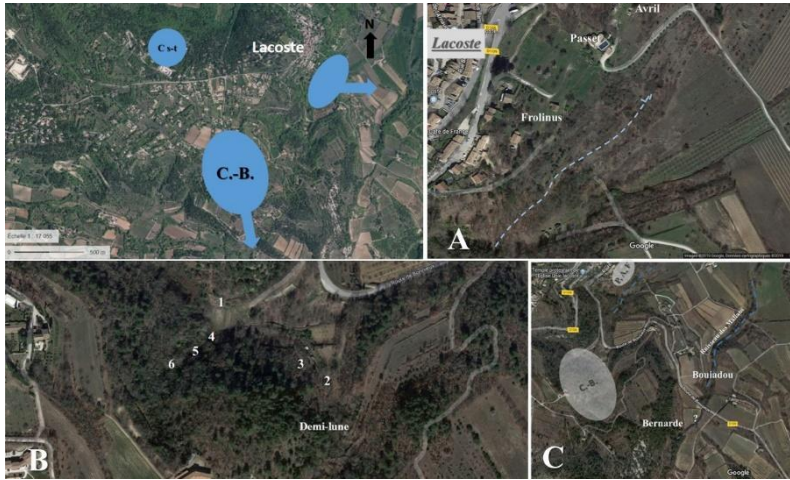
a. – Cadre des prospections

Les prospections ont été menées, hors programme scientifique particulier, par l'une de nous (CW), habitante de Lacoste qui, occasionnellement dès 2011, puis en toutes saisons, depuis 2014-2015 a régulièrement noté et photographié les tritons et salamandres dans les bassins, propriété de Georges Adrian. Toutes les observations ont été faites de jour, et aucun animal n'a été prélevé.

b. – Sites d'études

Les biotopes peuplés de salamandres et/ou tritons sont des bassins construits au xix^e et xx^e siècles, pour collecter les eaux de la colline (figs 1, 2). Ils se répartissent en deux groupes principaux, (i) les bassins de la Combe-Buisson au-dessus de la route D 109, Lacoste-Bonnieux, combe connue des archéologues¹, et (ii) les bassins situés à flanc de colline, en dessous de la route D109, surplombés par le village de Lacoste, bassins attenants à des propriétés ('Passet', 'Frolinus' et 'Avril', du nom de leur propriétaire) (figs 1, 2). Entre ces deux groupes de bassins, on note la présence du ruisseau des Mallans, exutoire du bassin du Bouiadou, et d'un petit ruisseau intermittent sous la route de Bonnieux, zones humides pouvant assurer une continuité entre ces bassins séparés par la D109. En plus de ces deux groupes de bassins, ajoutons la carrière Lacoste 'Pierres du Luberon' creusée dans la molasse miocène, carrière actuellement inondée, ainsi qu'un petit bassin creusé à flanc de colline, plus à l'ouest, sur le site de la Bernarde (figs 1, 2). Les coordonnées (latitude, longitude et altitude) de tous les sites, relevées d'après le site Géoportail [www.geoportail.gouv.fr., *IGN/BRGM*], sont regroupées dans le tableau I. [*Suite page 22*]

¹ A quelques mètres au-dessus du bassin 1 de Combe-Buisson, une grotte, abris avec sépulture datée du Paléolithique supérieur, et occupation humaine de la fin du néolithique provençal (- 3 400 ans), a été fouillée par Paccard en 1958 (Paccard 1964, 1970), (*immatriculation au fichier de la Drac Paca 20078400328ZA*).



Figures 1 : Localisation des différents biotopes à urodèles répertoriés sur la commune de Lacoste. **A.** À droite sous le village de Lacoste ; la ligne en tirets indique un petit ruisseau en dessous de la route D 109, route de Bonnieux, dans lequel des larves de salamandres ont été vues en février 2017. **B.** A droite de la route de Lacoste vers Bonnieux, dans la Combe-Buisson, et **C.** les deux bassins de la Bernarde et du Bouiadou, en amont du ruisseau des Mallans (C s-t : carrière souterraine inondée de Lacoste, C.-B. : Combe-Buisson).

Figures 1: Location of the various biotopes for Urodela listed in the municipality of Lacoste. **A.** To the right under the village of Lacoste; the dashed line indicates a small stream below road D 109, in which larvae of salamanders were seen in February 2017. **B.** To the right of the road from Lacoste to Bonnieux, in the Combe-Buisson, and **C.** the two pools of Bernarde and Bouiadou, upstream from the Mallans brook. (C s-t: flooded underground quarry of Lacoste, C.-B: Combe-Buisson).

Tableau I : Données géographiques (altitude [m], latitude and longitude en degrés sexagésimaux) des habitats des tritons et/ou salamandres du secteur de Lacoste. (*Stations classées de l'ouest vers l'est*).

Table I: Geographical data (elevation [m], latitude, longitude expressed in degrees and minutes) of the habitats of the palmate newt and/or fire salamander of the area of Lacoste. (*Stations ranked from west to east*).

Nom des sites	Altitude (m)	Latitude N	Longitude E
Carrière souterraine inondée de Lacoste	346	43° 49' 57.21''	5° 15' 37.36''
Combe-Buisson 1	284	43° 49' 38.31''	5° 16' 17.41''
Combe-Buisson 2	278	43° 49' 35.43''	5° 16' 23.09''
Combe-Buisson 3	280	43° 49' 35.43''	5° 16' 21.98''
Combe-Buisson 4	291	43° 49' 36.67''	5° 16' 16.09''
Combe-Buisson 5	296	43° 49' 36.23''	5° 16' 15.28''
Combe-Buisson 6	305	43° 49' 35.49''	5° 16' 14.33''
Au-dessus de Combe-Buisson, 'demi-lune'	316	43° 49' 33.30''	5° 16' 23.90''
Bassin du Bouiadou	247	43° 49' 34.52''	5° 16' 45.90''
Ruisseau des Mallans	241	43° 49' 37.35''	5° 16' 47.07''
Petit ruisseau intermittent sous la route de Bonnieux [D 109]	245	43° 49' 46.14''	5° 16' 26.2''
Bassin 'Passet'	265	43° 49' 55.82''	5° 16' 30.59''
Bassin 'Avril'	260	43° 49' 57.78''	5° 16' 33.37''
Bassin 'Frolinus'	259	43° 49' 53.18''	5° 16' 29.58''



←

Figures 2 : Habitats du secteur de Lacoste. **a-f et i** : bassins de la Combe Buisson ; **g et h** : bassins en dévers du village de Lacoste. **a**. bassin 1, exposé sud avec son peuplement d'algues *Chara vulgaris* ; **b**. bassin 5 (nommé localement 'double voute'), entièrement souterrain, sans algues ; **c**. bassin 3, alimenté par un drain de flanc de colline ; **d**. bassin 6 ; **e**. bassin 'demi-lune' ; **f**. petit bassin de la Bernarde ; **g**. bassin 'Passet', avec son peuplement de *Chara gymnophylla* ; **h**. bassin 'chez Avril' ; **i**. bassin 4. Les flèches jaunes indiquent les exutoires des drains souterrains. Photos : A. Thiéry.

Figures 2: Habitats of the area of Lacoste. **a-f and i**: pools of the Combe Buisson; **g and h**: pools on slopes of the village of Lacoste. **a**. pool 1, south-facing with its *Chara vulgaris* algae population; **b**. pool 5 (locally called 'double voute'), entirely underground, without algae; **c**. pool 3, fed by a drain of hillside; **d**. pool 6; **e**. half-moon pool; **f**. small Bernarde pool; **g**. Passet pool, with its *Chara gymnophylla* population; **h**. April pool; **i**. pool 4. The yellow arrows indicate the outlets of subdrains. Pictures: A. Thiéry.

c.- Caractéristiques physico-chimiques et qualité des eaux (tableaux III, IV)

Sur le terrain, *in situ*, les paramètres suivant ont été analysés : (i) conductivité électrique (conductimètre WTW® LF 91, en $\mu\text{S cm}^{-1} \pm 1\%$), (ii) oxygène dissous (Oxymètre Pro ODO YSI®, en $\text{mg L}^{-1} \pm 0.1 \text{ mg L}^{-1}$, et pourcentage à la saturation), (iii) température (sonde couplée au conductimètre en $^{\circ}\text{C} \pm 0.5^{\circ}\text{C}$), (iv) pH (pH mètre Hanna® ± 0.1 unité pH). Des échantillons d'eau ont également été prélevés pour analyses complémentaires au laboratoire : (i) turbidité (Turbidimètre Eutech Instruments® TN-100, en NTU ± 0.5 unité), (ii) résidu sec/matières sèches (en mg L^{-1}) par méthode évaporatoire à 108°C , (iii) matières organiques totales (dissoutes + particulaires) par perte au feu à 530°C , 6 h. L'analyse des ions majeurs (anions et cations) a été réalisée par chromatographie ionique sur Dionex®

ICS-1100, respectivement sur colonnes AS-9-HC et CG16 avec passeur AS-AP Thermo Fischer®. Les résultats sont exprimés en mg L⁻¹ et le positionnement des eaux des différents bassins sur le diagramme de Piper a été réalisé selon le logiciel d'hydrogéochimie 'Diagramme 6.59' conçu par Roland Simler (Avignon Université).

d. – Identification de la végétation aquatique

La végétation aquatique, exclusivement composée d'algues vertes et de mousses, présente dans les différents bassins a été confiée à des spécialistes : les Characées à Ingeborg Soulié-Märsche (Univ. Montpellier), et les bryophytes à Jean-Pierre Hébrard (IMBE Univ Aix-Marseille).

e. – Les roches, géologie, caractéristiques géotectoniques

Tous les habitats, que ce soient ceux décrits dans cet article, ceux signalés par Oliosio en 1990 près de Buoux, ou ceux signalés dans les galeries drainantes souterraines de Cabrières-d'Avignon par Thiéry et Soumille (1996, non publié), sont localisés dans la même formation, rocheuse, des molasses miocènes (cartographiée en m1b1, selon la carte géologique du BRGM, Cavaillon XXXI-42) (fig. 3), c.-à-d. le Burdigalien de l'ère tertiaire (- 20 à - 16 Ma). Ces molasses sont de couleurs allant du blanc au gris verdâtre, et ont une fraction calcaire gréseuse biodétritique et une granulométrie irrégulières (Gonzalez 1992). Sur le site de Lacoste, ces terrains sont assez tendres, jaunâtres à grain moyen, avec une densité de 1,8 et une porosité de 31,4 %, ce qui favorise l'existence de fissures, ou de drains (observés à leur débouché dans chacun des bassins), qui s'ils sont plus larges, peuvent plonger profondément dans les flancs de la colline. Sur le plateau, à l'ouest de Lacoste, une grande lentille de calcaire zoogène blanc fut exploitée en souterrain et à ciel-ouvert (1 500 m³ an⁻¹) par la carrière Lacoste 'Pierre du Luberon'. (Société d'exploitation des ' carrières SPEC et Carrières réunies). Aujourd'hui abandonnée, la partie souterraine se trouve submergée, et sert de refuge à une population de salamandres tachetées.

Cette topographie, compte tenu de la position des bassins aux débouchés des drains observés, nous paraît être l'un des éléments déterminant pour servir de refuges souterrains aux adultes de tritons et salamandres, principalement durant les périodes de sécheresse (été) et leur période d'hibernation (état léthargique où la température du corps s'abaisse).

On peut supposer que cette topographie est favorable à des connections entre biotopes peu éloignés les uns des autres, fait que nous sommes vraisemblablement en présence de métapopulations *sensu* Levins (1969).

f. – Données climatiques

Le climat du Petit Luberon, et particulièrement de Lacoste, est de type méditerranéen, tempéré chaud, avec des précipitations moyennes de l'ordre de 703 mm, pour une température moyenne annuelle de 13.6 °C. Selon la classification de Köppen-Geiger (Kottek *et al.* 2006, Peel *et al.* 2007) le climat de Lacoste est de type Csa (C : tempéré, s : étés secs, a : étés chauds) (données *fr.climate-data.org*). À noter toutefois que les habitats à tritons et salamandres sont situés en versant nord du Petit Luberon, emplacements le plus souvent sous un microclimat plus frais et humide, lié en partie au boisement de chênes pubescents, peupliers, saules, buis...en versant nord, et de chênes verts, et pins d'Alep en exposition sud.

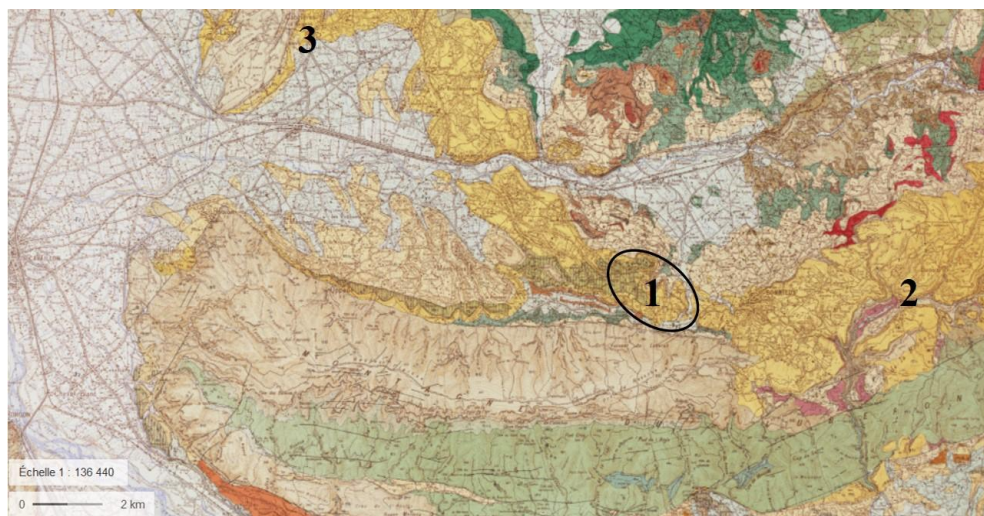


Figure 3 : Localisation des sites à tritons palmés, connus à ce jour, dans le Luberon. 1. Populations de Lacoste ; 2. Population citée par Olioso en 1990 près de Buoux, et 3. Population observée par Thiéry et Soumille (1996) dans les ‘mines’ de Cabrières-d’Avignon (*fond de carte géologique IGN, CRIGE-PACA, BRGM*).

Figure 3: Location of sites with palmate newts known to date in the Luberon. 1. Lacoste populations; 2. Population cited by Olioso in 1990 near Buoux, and 3. Population observed by Thiéry and Soumille (1996) in the ‘mines’ of Cabrières-d’Avignon (background geological map IGN, CRIGE-PACA, BRGM).

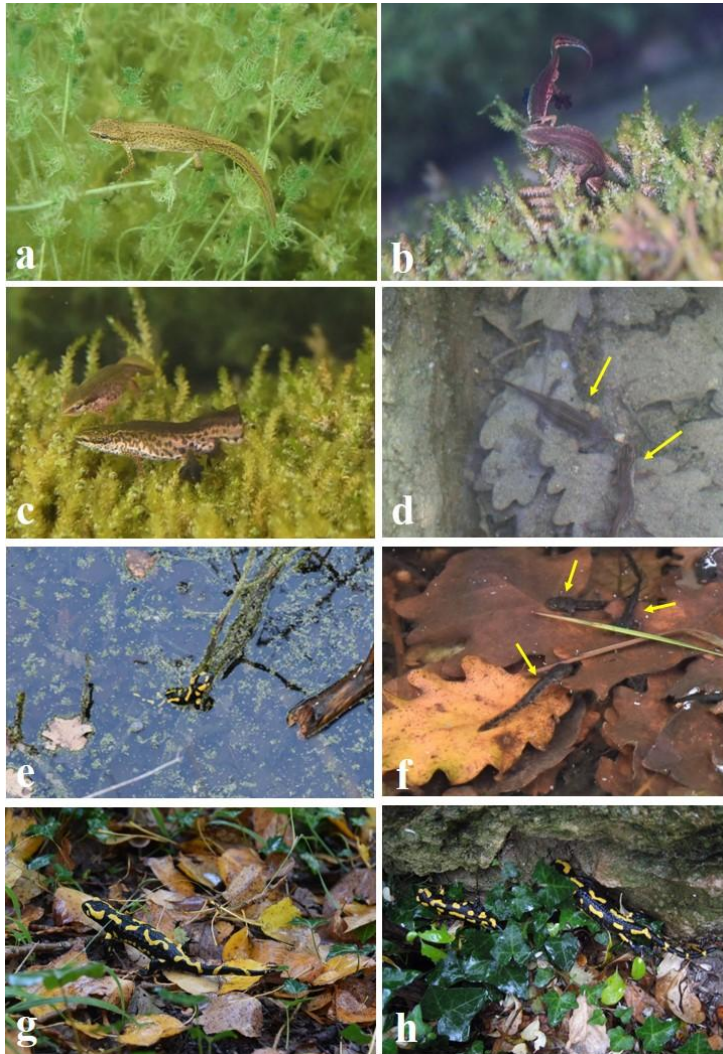
III. RÉSULTATS

Par rapport au seul signalement publié de tritons palmés (Olioso *in* Peyre *et al.* 2005), puis observation de Thiéry et Soumille en octobre 1996 (non publié), de nouvelles populations ont été découvertes en 2017, et régulièrement observées de 2017 à 2019, à environ 9 km à l’ouest de Bonnieux, sur la commune de Lacoste, par l’une d’entre nous (CW). à noter qu’un signalement de triton palmé, sans plus de précision, est signalé sur la carte 2011-2020 de la LPO, sur le site www.faune-paca.org. Pour leur part, les salamandres plus communes, ont été observées régulièrement durant cette période.

Les tritons palmés ont été observés régulièrement dans différents bassins du flanc nord de la colline de Lacoste. Ils sont parfois en syntopie avec la salamandre tachetée (*Salamandra salamandra* sous-espèce *terrestris* [L., 1758]), espèce qui est déjà connue de Lacoste (Woodward 2018) et du bassin du Calavon (Tatin 2010). Des populations de salamandres ont aussi été signalées dans des drains souterrains creusés dans un périmètre compris entre le bas de Gordes près du lieu-dit ‘La Lauze’ (Serge Soumille, comm. pers et fig. 4h), et Cabrières-d’Avignon au lieu-dit ‘Les Briquets’ (Alizée Barthélémy, comm. pers). Notons toutefois, qu’à ce jour, aucune carte de répartition des salamandres dans le bassin du Calavon n’est disponible.

Les observations d’urodèles (tritons et/ou salamandres) recueillies durant les huit dernières années (2011-2019) sont regroupées ici dans le tableau II.

[Suite page 28]



Figures 4 : Urodèles du secteur de Lacoste et Gordes. **A.** triton dans le bassin 4 de Combe-Buisson, 27 août 2019 ; **b.** trois tritons, bassin ‘Passet’ sur lit de bryophytes *Platyhypnidium riparioides*, 7 mars 2019 ; **c.** idem, couple, 7 mars 2019 ; **d.** couple de *Lissotriton* dans le bassin 6 de Combe-Buisson, sur fond de feuilles de chênes ; **e.** salamandre dans le bassin ‘demi-lune’ ; **f.** trois larves de salamandre dans le petit bassin de la Bernarde, 2 décembre 2018 ; **g.** salamandre tachetée en bordure du ruisseau des Mallans, 3 novembre 2019 ; **h.** deux salamandres sorties des galeries souterraines du bas de Gordes suite à des travaux sur les galeries romaines (dérangement). Les flèches jaunes en **d** et **f** indiquent les individus qui se confondent avec le fond de feuilles.

Figures 4: Urodeles in the sector of Lacoste and Gordes. **A.** newt in basin 4 of Combe-Buisson, August 27, 2019; **b.** three newts, ‘Passet’ basin, March 7, 2019; **c.** same, couple on a bed of bryophytes, March 7, 2019; **d.** couple of *Lissotriton* in basin 6 of Combe-Buisson, on a bottom of oak leaves; **e.** salamander in the “half-moon” pool; **f.** three larvae of *Salamandra* in the pool of la Bernarde, December 2, 2018; **g.** fire salamander at the edge of the Mallans brook, November 3, 2019; **h.** two salamanders exiting the underground galleries down of Gordes following works on the Roman galleries (disturbance). Yellow arrows in **d** and **f** show the individuals that merge with the leaf covered bottom. Photos / Pictures: **a,b,c,d,e,f,g:** C. Woodward; **h:** S. Soumille.

Tableau II : Noms des pièces d'eau occupées par des tritons et salamandres et mois/dates d'observations. Le sigle (+) désigne la présence de l'espèce et le signe (-) l'absence de l'espèce. Les catégories d'habitat : 1. Bassin, 2. ruisseau, 3. carrière souterraine.

Table II: Locations and dates of observations of newts and salamanders in the study area. The sign (+) indicates the presence of species and the sign (-) indicates the absence of the species.

Nom de la pièce d'eau occupée	Date observation (mois/an)	Présence <i>Lissotriton helveticus</i>	Reproduct. Avérée	Présence <i>Salamandra s. terrestris</i>	Reproduct. Avérée	Catégorie d'habitat
Carrière souterraine inondée de Lacoste	02/2017	-	-	-	+	3
	2018	-	-	-	+	3
	03/2019	-	-	-	+	3
Combe-Buisson 1	05/2018	+	-	-	-	1
	03/2019	+	-	+	+	1
	05/2019	+	-	+	+	1
	11/2019	-	-	+	+	1
Combe-Buisson 2	06/2018	-	-	+	+	1
	02/2019	-	-	+	+	1
	06/2019	-	-	+	+	1
Combe-Buisson 3	06/2019	-	-	+	+	1
	08/2019	+	-	+	+	1
Combe-Buisson 4	06/2019		+	-	-	1
	08/2019	+	-	-	-	1
Combe-Buisson 5	02/2017	-	-	+	+	1
	03/2019	-	-	+	+	1
Combe-Buisson 6	02/2017	+	-	+	+	1
	11/2019	+	-	+	+	1
Au-dessus de Combe-Buisson (demi lune)	02/2017	-	-	+	-	1
	10/2011	-	-	+	-	2
	11/2011	-	-	+	-	2
	11/2014	-	-	+	-	2
	10/2015	-	-	+	-	2
	2016	-	-	+	-	2
	2017	-	-	+	-	2
	2018	-	-	+	-	2
	02/2019	-	-	+	-	2
	10/2019	-	-	+	-	2
11/2019	-	-	+	-	1, 2	
Petit ruisseau intermittent sous la route de Bonnieux [D 109]	02/2017	-	-	-	+	2

TABLEAU II (suite et fin)

Bassin 'Passet'	03 à 06/2019	+	-	+	+	1
Bassin 'Avril'	03/2019	+	-	-	-	1
Bassin 'Frolinus'	03/2019	+	-	+	+	1
Bassin La Bernarde	01/2013	-	-	+	-	1
	12/2018	-	-	-	+	1
	11/2019	-	-	-	+	1

Tableau III : Données physico-chimiques *in situ* des différents bassins de la Combe-Buisson [C.-B.] et des bassins surplombés par le village de Lacoste. Les eaux du petit ruisseau sous la route de Bonnieux [D 109] n'ont pas été analysées.

Table III: *In situ* physico-chemical data of the various basins of Combe-Buisson [C.-B.] and of the pools overhanged by the village of Lacoste. Waters of the small brook under the road of Bonnieux [D 109] have not been analysed.

Bassin (date)	Conduct. (à 25°C - $\mu\text{S cm}^{-1}$)	Temp. (°C)	pH (unit)	O ₂ (% satur ^{tion})	O ₂ (mg L ⁻¹)	Prof. (cm)	Lissotriton (L) <i>Salamandra</i> (S)	Characeae
Carrière souterraine inondée de Lacoste (8/02/2017)	371	7,8	7,4	86,1	10,40	35	S	-
C.B. 1 (8/11/2019)	847	13,2	7,0	48,1	5,04	100	L + S	<i>Chara vulgaris</i> forma <i>filiformis</i>
C.B. 2 (11/11/2019) Bassin souterrain	882	12,6	7,2	81,7	8,61	40	S	-
C.B. 3 (11/11/2019)	629	11,1	7,7	52,3	5,69	110	L + S	bassin ombragé, <i>Chara vulgaris</i> forma <i>filiformis</i>
C.B. 4 (8/11/2019)	698	11,4	7,4	71,0	7,65	140	L	<i>Chara</i> <i>gymnophylla</i>
C.B. 5 (8/11/2019) Bassin en partie souterrain	778	13,0	7,5	74,8	7,87	110	S	-
C.B. 6 (8/11/2019)	740	11,4	7,6	22,3	2,41	50	L + S	<i>Chara</i> <i>gymnophylla</i>
Au-dessus de C.B. 'Demi-lune' (8/02/2017)							S	-
Bassin du Bouiadou (11/11/2019)	646	12,9	7,8	131,9	13,97	100	S	-

TABLEAU III (suite et fin)

Ruisseau des Mallans (11/11/2019)	622	12,5	7,7			15	S	–
Bassin ‘Passet’ (11/05/2019)	793	17,6	7,8	286,8	26,64	100	L + S	<i>Chara gymnophylla</i>
Bassin ‘Avril’ (11/05/2019)	1020	15,4		209,6	20,45	80	L	–
Bassin ‘Frolinus’ (11/05/2019)	881	14,3		139,8	14,23	110	L + S	–
Bassin La Bernarde (11/11/2019)	578	9,8	7,8	8,8	0,98	15	S	–

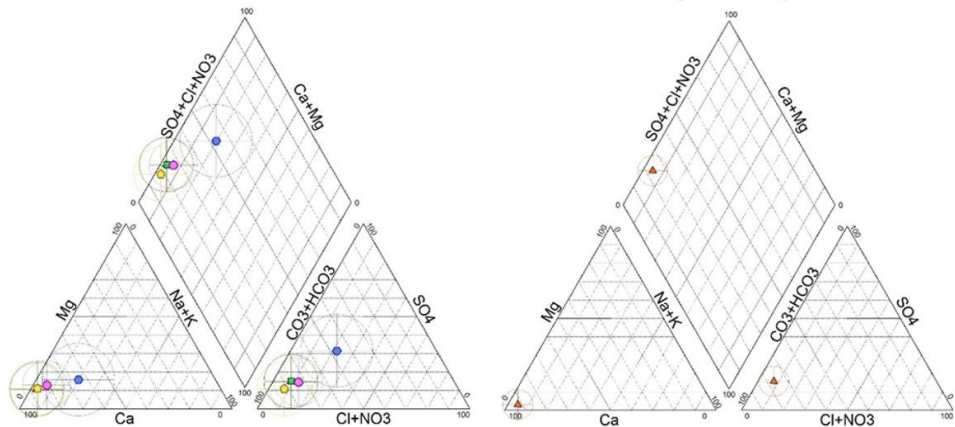
Tableau IV : Mesures des résidus secs (en mg L⁻¹) et teneurs en matières organiques totales (particulaires et dissoutes) (en mg L⁻¹ et pourcentage du résidu sec) dans les bassins de la Combe Buisson [C.-B.] et des bassins surplombés par le village de Lacoste. Les mesures de résidu sec et matières organiques des eaux de la carrière souterraine inondée de Lacoste, du bassin La Bernarde, des bassins 2, 5 et demi-lune de la Combe-Buisson, ainsi que celles des ruisseaux des Mallans et du petit ruisseau sous la route de Bonnieux [D 109] n’ont pas été analysées.

Table IV: Measurements of dry tailings (mg L⁻¹) and total organic matter (particulate and dissolved) content (mg L⁻¹ and percentage of dry residue) in the basins of Combe-Buisson [C.-B.] and the basins overhanged by the village of Lacoste. The dry residues and total organic matters of waters of the flooded underground quarry of Lacoste, La Bernarde pool, of the Combe-Buisson pools 2, 5 and demi-lune, of the small brooks Les Mallans and under the road of Bonnieux [D 109], have not been analyzed.

Lacoste bassin n°	Résidu sec (mg/L ⁻¹)	Turbidité (NTU)	Matière organique totale (mg/L ⁻¹)	% MOT L ⁻¹
CB bassin 1	520	0,01 – 3,63	67	12,48
CB bassin 3	360	zéro	20	5,56
CB bassin 4	453	0 – 0,31	93	19,95
CB bassin 6	467	0 – 1,25	93	19,95
Bassin Bouiadou	400	0 – 0,80	40	10,00
Bassin Passet	440	0,24 – 1,81	133	30,30
Bassin Frolinus <i>Spirogyres</i> en surface	560	0,37 – 1,32	93	16,56
Bassin Chez Avril <i>Spirogyres</i> en surface)	667	0,32 – 2,00	107	15,93

Pour la plupart des 14 bassins référencés, carrière souterraine comprise, les eaux sont de pH neutre (7,0 -7,8), de conductivité électrique (à 25°C) comprise entre 622 et 830 µS cm⁻¹ (moyenne 762,3 ± 85,8 µS cm⁻¹, n = 6), alors que les bassins en dévers du village de Lacoste (‘Passet’, ‘Avril’ et ‘Frolinus’) présentent des valeurs légèrement plus élevées, de 793 à 1020 µS cm⁻¹ (moyenne 898,3 ± 93,39 µS cm⁻¹, n = 3). Les eaux sont de type bicarbonaté, calciques et magnésiennes (cf. diagrammes de Piper, fig. 5), peu chlorurées (9,88 à 13,16 mg L⁻¹), mais riches en calcium (Ca⁺⁺ entre 76,34 et 119,6 mg L⁻¹). On note la présence modérée de nitrates (NO₃⁻ entre 0,31 et 12,72 mg L⁻¹), l’absence de phosphates (PO₄⁻), et la présence de sulfates (SO₄⁻ entre 28,88 et 49,40 mg L⁻¹). Les eaux sont toutes transparentes (turbidités très faibles entre zéro et 3,63 NTU), fraîches (températures variant *in situ* de 11,2 à 13,6°C, pour les bassins de la Combe-Buisson, alors qu’elles peuvent être

un peu plus élevées pour les bassins en aval du village (de 14,3 à 17,6°C), avec des résidus secs faibles, (360-667 mg L⁻¹). Les teneurs en matières organiques totales (dissoutes et particulaires) sont faibles (20-133 mg L⁻¹), ce qui correspond à des pourcentages du résidu sec de l'ordre de 5,56 à 30,30 % (tableau IV). Les teneurs en oxygène dissous (mg L⁻¹ et pourcentage à la saturation), non reportées dans ces tableaux, sont variables. On distingue les bassins très ombragés et souterrains avec des teneurs souvent faibles (0,98 à 8,61 mg L⁻¹ (correspondant à des teneurs en pourcentage à la saturation comprises entre 8,8 et 52,3), et les bassins peuplés de Characeae, plus ensoleillés comme c'est le cas des bassins 'Passet' et d'Avril', en exposition sud-est, avec des sursaturations (de jour) respectives de 26,64 mg L⁻¹, soit 286,8 % à la saturation, et de 20,45 mg L⁻¹, soit 209,6 %.



Figures 5 : Diagrammes de Piper représentant les faciès d'eau du secteur de Lacoste. à gauche, compositions ioniques des biotopes Bouiadou, ruisseau des Mallans, 'Passet' et 'Avril', le 21 avril 2016, et à droite le bassin du 'Passet' au 8 février 2017.

Figures 5: Piper diagrams showing the water features of the Lacoste area. On the left, ionic compositions of the biotopes Bouiadou, Mallans brook, 'Passet' and 'Avril', on April 21, 2016, and on the right, the 'Passet' basin on February 8, 2017.

Plusieurs des bassins, en particulier les bassins ensoleillés, sont peuplés de Characées. Le développement de cette végétation correspond bien au caractère bicarbonaté de l'eau. Les espèces identifiées sont *Chara vulgaris* et *Chara gymnophylla*. On assiste également durant l'été et l'automne à un développement d'algues filamenteuses de surface, du genre *Spirogyra* (Zygnemataceae) pouvant couvrir la quasi-totalité de certains bassins (Frolinus, Avril par exemple).

Les bassins Combe-Buisson 1 et C.B.3 montrent un *Chara vulgaris* de grande taille (\pm 1 m) avec des entre-nœuds très longs (> 5-8 cm). Les verticilles au contraire sont très espacés et très courts. Selon Soulié-Märsche (comm.pers.) cette morphologie, probablement due à la position ombragée des bassins, rapproche ces plantes de *C. filiformis*, taxon connu seulement d'Europe du Nord.

Les bassins de C.B. 4, C.B. 6 et le bassin 'Passet' montrent la présence exclusive de *Chara gymnophylla* avec une hauteur inhabituelle des plantes (de 0,5 à 1 m). Leur morphologie, avec 100 % des phylloïdes acortiqués sur lesquels se trouvent des bractées très longues, produit des plantes délicates car seule la tige est incrustée de calcaire.

Selon Zouaïdia *et al.* (2015), *C. gymnophylla* caractérise, au même titre que *C. vulgaris* et *C. globularis*, des milieux alcalins et mésotrophes alors que d'autres espèces se développent seulement dans de l'eau oligotrophe.

Notons également dans le bassin Passet la présence de bryophytes de l'ordre des Hypnales, fréquente dans les eaux claires (fontaines, bassins...), *Platyhypnidium riparioides* (figs 4b, c).

IV. DISCUSSION

Les risques et les mesures de protection

De nombreuses études ont déterminé les causes pouvant influencer sur le déclin des amphibiens (Stuart *et al.* 2004, Becker *et al.* 2007, Kloas *et al.* 2009, Collins 2010, Hayes *et al.* 2010, Blaustein *et al.* 2011, Norris 2011, Bishop *et al.* 2012, Denoël 2012, Martel *et al.* 2013, Orton & Tyler 2015, Van Rooij *et al.* 2015). Si l'on se réfère aux multiples sources de stress agissant sur les populations d'amphibiens, certains facteurs dans le cas des sites de Lacoste sont moins déterminants. Situés en flanc nord, ombragé, et en zone peu agricole, les points d'eau peuplés des tritons et salamandres sont *a priori* peu exposés aux radiations UVB, et aux contaminations chimiques potentielles.

Les modifications d'habitat ont été analysées et discutées par Cushman (2006) qui les considère comme l'une des principales menaces sur les populations d'amphibiens. La connectivité représente un 'facteur clé' pour la viabilité régionale de ces populations, avec en particulier la dispersion des juvéniles. Becker *et al.* (2007), ont évalué les effets négatifs respectifs (i) de la perte d'habitat (destruction), (ii) de la fragmentation d'habitat, et (iii) de la division des zones humides nécessaires à la reproduction. Si la division n'affecte pas fortement les espèces à larves aquatiques, ce qui est le cas des urodèles à Lacoste, des modifications d'habitat, par curage, nettoyage, des bassins, en particulier durant les périodes de ponte et de développement (d'avril à fin août), sont à éviter. Les risques liés aux déplacements entre sites, avec risques d'écrasements lors des passages de voies de circulations, en particulier lors des périodes de reproduction (Santos *et al.* 2007), sont également à ne pas négliger.

Concernant la dispersion des urodèles sur un secteur donné, de nombreux travaux concernant diverses espèces (*Mesotriton alpestris*- Kopecký *et al.* 2010 ; *Ambystoma opacum*-Gamble *et al.* 2007), *Salamandra salamandra*-Manenti *et al.* 2009, *Triturus cristatus*-Denoël *et al.* 2018), se sont intéressés à la question, et celle-ci reste débattue. Si des études ont montré une nette tendance à la fidélité des sites de reproduction (Gamble *et al.* 2007), d'autres, sans être contradictoires, montrent l'existence de déplacements sur des distances variables, assez faibles pour les tritons (Jakob 2004), et plus importantes pour les salamandres (Bar-David *et al.* 2007, Schmidt *et al.* 2007), ce qui a des conséquences sur leurs cycles biologiques et la structuration de leurs populations (Cayuela *et al.* 2018). Il semble cependant que le type d'habitat soit important dans ces comportements. Dans des réseaux d'habitats temporaires, les tritons présentent une fréquence de déplacement assez élevée (Kopecký *et al.* 2010), observations confirmées par des méthodes de capture-recapture, par Denoël *et al.* (2018) chez *Triturus cristatus*. Sur un site militaire de Wallonie, au sein d'un important réseau de mares/ornières creusées par des passages d'engins militaires (tanks), ces auteurs ont constaté un fort taux d'infidélité concernant les sites de reproduction.

Il apparaît cependant que la configuration du paysage, avec la notion de seuil dans les relations espèce-habitat, notion étudiée par Denoël & Ficetola (2007), est prépondérante dans les actions de conservation de ces espèces, potentiellement menacées.

Les deux espèces, *S. salamandra* et *L. helveticus*, ne sont pas prioritaires dans le cadre de liste rouge nationale, où elles sont classées toutes deux LC (préoccupation mineure)

(UICN France, MNHN & SHF 2015). La tendance d'évolution de leurs populations à l'échelle nationale est en diminution. Cependant, alors qu'elles n'apparaissent pas dans la Directive Habitat Faune-Flore (Directive 92/43/CEE du Conseil du 21 mai 1992), elles sont citées à l'Article 3 de la Protection Nationale (arrêté du 19 novembre 2007) 'fixant la liste des amphibiens et reptiles protégés sur l'ensemble du territoire et les modalités de leur protection', et catégorisées B3 à l'Annexe III de la Convention de Berne (signée le 19 septembre 1979), puis Décision 82/72/CEE du Conseil du 3 décembre 1981, concernant la conclusion de la convention relative à la conservation de la vie sauvage et du milieu naturel de l'Europe.

À ce titre, ces deux espèces, rares dans le parc naturel régional du Luberon méritent une attention toute particulière pour protéger, tant leurs habitats aquatiques nécessaires à leur reproduction, que les connections inter-habitats qui assurent le maintien des métapopulations fragmentée (Couvet *et al.* 1985, Smith & Green 2005). Pour cela, la plupart des opérations de gestion et autres travaux (par exemple l'élimination des bois morts en bordure des ruisseaux, comme c'est le cas du ruisseau des Mallans) devront être réduits à leur stricte minimum et effectués de préférence en automne et en hiver. Il conviendra de limiter l'uniformisation des écoulements et la banalisation de l'écomorphologie des cours d'eau, et en priorité, conserver la mosaïque d'habitats dans le paysage (boisements, prairies, haies, bassins, ruisseaux – trame turquoise).

La mosaïque représentée par les bassins de Lacoste et ses liens avec les drains souterrains, peut, dans ses grandes lignes, se représenter comme figuré dans la figure 6.

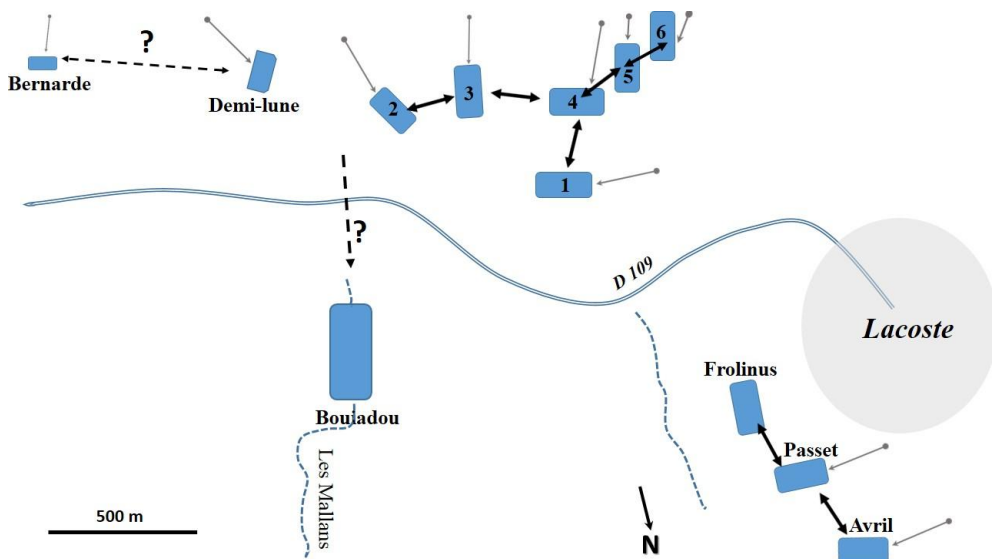


Figure 6 : Représentation binaire des bassins et ruisseaux assurant des connections potentielles pour les salamandres et tritons du secteur de Lacoste. Les tirets noirs présupposent des connections, non vérifiées dans cette étude ; les tirets bleus indiquent l'emplacement des ruisseaux dans lesquels les salamandres sont fréquemment observées ; les traits attenants aux bassins indiquent la position des drains souterrains observés connectés aux bassins.

Figure 6: Binary representation of pools and streams providing potential connections for salamanders and newts in the Lacoste area. Black dashes presuppose connections, not verified in this study; blue dashes indicate the location of streams in which salamanders are frequently observed; the o-lines indicate the position of the underground drains connected to the pools.

À ces recommandations, il convient de veiller à limiter deux risques biologiques majeurs liés à des activités de loisirs. D'une part l'introduction volontaire de poissons, comme l'un de nous (AT), l'a déjà observé dans plusieurs biotopes de Provence (perche soleil/*Lepomis gibbosus*, ou gambusie/*Gambusia affinis*...), peut provoquer un réel danger lié à ces prédateurs qui en quelques semaines peuvent faire des ravages sur les pontes et larves d'amphibiens. Cette mesure de conservation a déjà été évoquée par Denoël (2007), et la situation de destruction des populations par des poissons, analysée par Denoël & Winandy (2015) et Winandy *et al.* (2015). D'autre part, l'introduction (lâchers dans le milieu naturel) d'espèces d'amphibiens, dites 'de compagnie', 'aliens' qui peuvent être porteuses de mycoses, fungi pathogènes, dont *Batrachochytrium salamandrivorans* qui affecte les salamandres aux Pays-Bas et en Belgique (Martel *et al.* 2013) fait peser une menace sur les populations locales. Des études sur ces mycoses ont montré leur dangerosité pour les amphibiens (Van Rooij *et al.* 2015), et des prospectives sur leurs futures propagations en relation avec les modifications climatiques en cours de ce xxi^e siècle ont été étudiées par Rödder *et al.* (2010).

V. CONCLUSION

Le triton palmé est une espèce très peu connue dans le massif du Luberon et ses populations sont potentiellement sous-estimées. Il semble au vu des signalements connus, que l'espèce, contrairement à la salamandre tachetée qui occupe une aire plus grande dans le bassin du Calavon, est très localisée. La distribution des bassins créés par l'homme, tous en exutoires de drains visibles, au moins dans leur partie terminale, laisse à penser que le triton palmé utilise les failles des terrains géologiques en versant nord du petit Luberon, et les drains souterrains comme refuges. Ces drains souterrains semblent nombreux, mais actuellement leur profondeur, leur organisation, corrélée ou non à la topographie et à la géologie de la région (en treillis, discordant, réseau parallèle...) est inconnue. Les systèmes de refuges en failles, expliquent en grande partie la faible détection et la mauvaise appréciation des densités populationnelles. Aussi, à ce jour, il nous est difficile d'estimer la taille des populations, que ce soit de tritons ou de salamandres, du secteur de Lacoste. Des prospections par radar à pénétration de sol (RPS), ou géoradar (Jouen *et al.* 2014), devraient permettre d'en étudier la structure et donc de localiser les drains. En parallèle, des méthodes soit de photo-identification, permettant l'estimation de populations, comme l'ont montré les récents travaux de Renet *et al.* (2019) sur des populations de Spélerpès de Strinati du Mercantour (Alpes-Maritimes), soit de suivi par radio-tracking, comme cela a été fait sur des populations de tritons dans la mare de Roques-Hautes (Languedoc) (Jakob 2004), seraient utiles dans le cas du secteur de Lacoste. Nos observations montrent que les salamandres sont actives toute l'année et que leurs larves colonisent divers bassins en début de l'hiver.

Cette capacité à investir les drains souterrains, ainsi que ces structures populationnelles en métapopulations fragmentées, pourraient être une bonne réponse aux changements climatiques, ainsi que l'ont étudié Li *et al.* (2013).

Le secteur de Lacoste apparaît donc comme une zone de riche biodiversité aquatique. À la rareté des populations de tritons palmés, vivant parfois en syntopie avec les salamandres tachetées, il convient d'ajouter la présence de l'écrevisse à pattes blanches *Austropotamobius pallipes* (Lereboullet, 1858), espèces classées en France VU (UICN France & MNHN 2014), ainsi que des herbiers d'algues macroscopiques, les Charophyta, dont l'espèce *Chara gymnophylla*, une endémique méditerranéenne rare dans le sud de la

France (Muller *et al.* 2017). Le fort développement d'herbiers de *Chara* est en partie corrélé à l'enrichissement des eaux en matières organiques, eaux qui peuvent être considérées comme mésotrophes.

Les Characées des bassins Lacoste forment des peuplements pérennes (obs. nov. 2019) qui se maintiennent à l'état stérile d'une année sur l'autre. Les herbiers sont composés de milliers de plantes qui occupent le biotope sur presque toute la hauteur d'eau (1 m *cf.* tab. III). Ils jouent ainsi un rôle important comme abri pour les tritons et leurs fraies pendant la saison de reproduction. Indirectement aussi, ils représentent une base de nourriture pour les larves qui, strictement aquatiques pendant deux à trois mois, consomment les invertébrés, dont des microcrustacés (ostracodes, cladocères) toujours associés avec les herbiers de Characées.

Considérant la riche biodiversité du secteur de Lacoste, nous proposons d'ajouter ce système de drains/bassins au zonage de localisation des richesses naturelles (espèces, habitats), témoins d'enjeux patrimoniaux, complément à la délimitation de secteurs nommés de Valeur biologique majeure (VBM), entreprise dans la révision de la charte du Parc naturel régional du Luberon à l'objectif 2020 (Parc naturel régional du Luberon 2009). Ces zonages sont la pierre angulaire des actions de sauvegarde et de mise en valeur de la biodiversité sur le Parc naturel régional du Luberon.

Remerciements – Nous tenons à remercier Aline Salvadon, responsable Biodiversité, Géologie et Ressources naturelles, coordinatrice de la réserve de Biosphère Luberon-Lure, et 1^{ère} adjointe au maire du village de Lacoste, pour l'intérêt qu'elle a porté à notre étude, ainsi que Georges Adrian, Les Mallans, Lacoste, pour nous avoir facilité l'accès aux habitats figurant dans cette étude. Nos remerciements vont aussi au Dr. Ingeborg Soulié-Märsche (Université de Montpellier, Palaeoecology - ISE-M [UMR 5554 CNRS]) pour les déterminations et les indications sur les Characées, ainsi qu'à Jean-Pierre Hébrard (Directeur de Recherches émérite à l'IMBE Aix-Marseille Université) pour l'identification des mousses aquatiques.

Nous remercions également Roland Simler (Ingénieur de recherches à l'UMR EHMMA, Université d'Avignon) pour son aide dans les analyses physico-chimiques des eaux des bassins, ainsi que Joffrey Moiroux (Maître de Conférences à l'IMBE, UMR-CNRS 7263, Avignon Université) pour leur relecture critique de l'article. Nous remercions enfin messieurs Claude-Pierre Guillaume (Rédacteur du bulletin de la SHF), Mathieu Denoël (Université de Liège, Belgique), ainsi qu'un rapporteur anonyme, pour leurs commentaires qui ont permis d'enrichir cet article.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Bar-David S., Segev O., Peleg N., Hill N., Templeton A.R., Schultz C.B. & Blaustein L. 2007 – Long-distance movements by fire salamanders (*Salamandra atra*) and implications for habitat fragmentation. *Israel J. Ecol. Evol.*, 53: 143-159.
- Becker C.G., Fonseca C.R., Batista Haddad C.F., Batista R.F. & Prado P.I. 2007 – Habitat split and the global decline of amphibians. *Science*, 318: 1775-1777.
- Bishop P.J., Angulo A., Lewis J.P., Moore R.D., Rabb G.B. & Garcia Moreno J. 2012 – The amphibian extinction crisis – what will it take to put the action into the Amphibian conservation action plan? *Sapiens*, 5(2): 97-111.
- Beltra S., 2013. Actualisation de la liste des amphibiens et reptiles de la région Provence-Alpes-Côte d'Azur. *Nature de Provence, Faune & Flore*, 2: 55-62.

- Blaustein A.R., Han B.A., Relyea R.A., Johnson P.T.J., Buck J.C., Gervasi S.S. & Kats L.B. 2011 – The complexity of amphibian population declines: understanding the role of cofactors in driving amphibian losses. *Ann. N.Y. Acad. Sci.*, 1223: 108-119.
- Brogard J., Cheylan M. & Geniez P. 1996 – Découverte du triton crête *Triturus cristatus* (Laurenti, 1768) (Amphibia, Caudata) dans la région méditerranéenne française. *Bull. soc. Herp. Fr.*, 80: 9-13.
- Cayuela H., Valenzuela-Sanchez A., Teulier L., Martínez-Solano Í., Léna J.-P., Merilä J., Muths E., Shine R., Quay L., Denoël M., Clobert J. & Schmidt B.R. 2018 – Determinants and consequences of dispersal in vertebrates with complex life cycles: a review of pond-breeding amphibians. *PeerJ Preprints*, 6:e27394v1. DOI: [org/10.7287/peerj.preprints.27394v1](https://doi.org/10.7287/peerj.preprints.27394v1)
- Collins J.P. 2010 – Amphibian decline and extinction: What we know and what we need to learn. *Dis. Aquat. Org.*, 92: 93-99.
- Couvet D., Gouyon P., Kjellberg F., Olivieri I., Pomente D. & Valdeyron G. 1985 – De la métapopulation au voisinage : la génétique des populations en déséquilibre. *Génétique, sélection, évolution*, 17(3) : 407-414.
- Cushman S.A. 2006 – Effects of habitat loss and fragmentation on amphibians: a review and prospectus. *Biol. Conserv.*, 128: 231-240.
- Denoël M. 2007. – *Le triton palmé Triturus helveticus (Razoumowski, 1789)*. Pp. 86-95 in *Amphibiens et Reptiles de Wallonie*. Publications d'Aves – Raîenne et du Centre de Recherche de la Nature, des Forêts et du Bois (MRW – DGRNE), Série 'Faune – Flore – Habitats', n°2, Namur, 384 p.
- Denoël M. 2012. – Newt decline in Western Europe: highlights from relative distribution changes within guilds. *Biodiv. Conserv.*, 21: 2887-2898.
- Denoël M. & Ficetola G.F. 2007. – Landscape level thresholds and newt conservation. *Ecol. Appl.*, 17: 302-309.
- Denoël M. & Winandy L. 2015. – The importance of phenotypic diversity in conservation: Resilience of palmate newt morphotypes after fish removal in Larzac ponds (France). *Biol. Conserv.* 192: 402-408.
- Denoël M., Dalleur S., Langrand E., Besnard A. & Cayuela H. 2018. – Dispersal and alternative pond fidelity strategies in an amphibian. *Ecography*, 41: 1543-1555.
- Gamble L.R., McGarigal K. & Compton B.W. 2007 – Fidelity and dispersal in the pond-breeding amphibian, *Ambystoma opacum*: Implications for spatio-temporal population dynamics and conservation. *Biol. Conserv.*, 139: 247-257.
- Gonzalez G. 1992 – *Valorisation des ressources naturelles. Les pierres tendres (molasses provençales)*. Rapport BRGM, R 36294, PAC 4S 92, n° contrat 88/7901, 93 pages + annexes et atlas photographique (*non publié*).
- Grillas C., Ugnon-Coussioz E., Priol P. & Renet J. 2018 – Low occurrence of the great crested newt *Triturus cristatus* at the limits of its range: an alarming preliminary study. *Herpetol. Bull.*, 145: 14-18.
- Hayes T.B., Falso P., Gallipeau S. & Stice M. 2010 – The cause of global amphibian declines: a developmental endocrinologist's perspective. *J. Exper. Biol.*, 213: 921-933.
- Jakob C. 2004 – Déplacements inter mares des tritons. Encadré 33 et figs 26-27. Pp. 61-62 in Grillas P., Gauthier P., Yavercovski N. & Perennou C. (éds). *Les mares temporaires*

méditerranéennes, Vol. 1 – Enjeux de conservation, fonctionnement et gestion. Life – Tour du Valat (Le Sambuc, 13200 Arles). 122 p.

Jouen T., Clément R., Hénine H., Chaumont C., Vincent B. & Tournebize J. 2014 – Localisation de réseau de drainage agricole par tomographie de résistivité électrique en mode de suivi temporel. 9^e colloque GEOF-CAN, Orsay, France. 4 p.

Kloas W., Urbatzka R., Opitz R., Würtz S., Behrends T., Hermelink B., Hofmann F., Jagnytsch O., Kroupova H., Lorenz C., Neumann N., Pietsch C., Trubiroha A., Van Ballegooy C., Wiedemann C. & Lutz I. 2009 – Endocrine disruption in aquatic vertebrates. Trends in Comparative Endocrinology and Neurobiology: *Ann. N.Y. Acad. Sci.*, 1163: 187-200.

Knoepffler L.-P. 1961a – Contribution à l'étude des amphibiens de Provence. 1. Généralités. *Vie Milieu*, 12(1) : 67-76.

Knoepffler L.-P. 1961b – Contribution à l'étude des amphibiens de Provence. 1. Généralités (2^e note). *Vie Milieu*, 12(3) : 517-528.

Kopecký O., Vojar J. & Denoël M. 2010. – Movements of Alpine newts (*Mesotriton alpestris*) between small aquatic habitats (ruts) during the breeding season. *Amphibia-Reptilia*, 31: 109-116.

Kottek M., Grieser J., Beck C., Rudolf B. & Rubel F. 2006 – World map of the Köppen-Geiger climate classification updated. *Meteorol. Z.*, 15(3): 259-263.

Levins R.A. 1969 – Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bull. Entomol. Soc. Amer.*, 15: 237-240.

Li Y., Cohen J.M. & Rohr J.R. 2013 – Review and synthesis of the effects of climate change on amphibians. *Integr. Zool.*, 8: 145-161.

Lombardini K. & Cheylan M. 2004 – *Triturus cristatus*. Pp. 113-115 in Grillas P., Gauthier P., Yavercovski N. & Perennou C. (éds). *Les mares temporaires méditerranéennes. Vol. 2 Fiches espèces*. Station biologique de la Tour-du-Valat, 130 p.

Manenti R., Ficetola G.F., Bianchi B. & de Bernardi F. 2009. – Habitat features and distribution of *Salamandra salamandra* in underground springs. *Acta Herpetologica*, 4: 143-151.

Martel A., Spitzen-van der Sluijs A., Blooi M., Bert W., Ducateelle R., Fischer M.C., Woeltjes A., Bosman W., Chiers K., Bossuyt F. & Pasmans F. 2013 – *Batrachochytrium salamandrivorans* sp. nov. causes lethal chytridiomycosis in amphibians. *PNAS*, 110(38): 15325-15329.

Matz G. 1987 – Systématique et répartition de la salamandre, *Salamandra salamandra* (Urodela, Salamandridae) en France. *Bull. soc. Herp. Fr.*, 42: 10-11.

Muller S.D., Rhazi L. & Soulié-Märsche I. 2017 – Diversity and distribution of Characeae in the Maghreb (Algeria, Morocco, Tunisia). *Cryptogam., Algol.*, 38(3): 201-251.

Norris D.O. 2011 – Endocrine disruption of reproduction in amphibians, Pp. 203-211 (Chapter. 11) in Norris D.O. (éd.), *Hormones and Reproduction of Vertebrates, Vol. 2 Amphibians, 1st edition*, Academic Press, 240 p.

Orton F. & Tyler C.R. 2015 – Do hormone-modulating chemicals impact on reproduction and development of wild amphibians? *Biol. Rev.*, 90: 1100-1117.

- Paccard M. 1964 – La grotte de Combe-Buisson (Lacoste, Vaucluse). *Cahiers rhodaniens*, 11: 5-29.
- Paccard M. 1970 – Vestiges humains provenant de la grotte de Combe-Buisson (commune de Lacoste, Vaucluse). *Cahiers rhodaniens*, 15: 152-156.
- Parc naturel régional du Luberon 2009. – *Les secteurs de valeur biologique majeure*. VBM Objectif 2020. Révision de la charte, Avis final, 326 pages.
- Pedrono J. 2019 – *Actualisation des données de présence du triton crêté, Triturus cristatus (Laurenti, 1768), en basse vallée du Rhône, à l'extrémité sud de son aire de répartition mondiale, et suivi de la population la plus méridionale connue, à Arles (13)*. Rapport Master 2, Université d'Angers, 46 pages (non publié).
- Peel M.C., Finlayson B.L. & McMahon T.A. 2007 – Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. *Hydrol. Earth Syst. Sci.*, 11: 1633-1644.
- Peyre O., Oliosio G., Joubert V. 2005 – Atlas préliminaire de répartition des reptiles et amphibiens du Vaucluse. *Vaucluse Faune (bulletin du CROP)*, 1: 68-95.
- Renet J. & Olivier A. 2012 – Le triton crêté *Triturus cristatus* Laurenti, 1768 (*Caudata: Salamandridae*) en région Provence-Alpes-Côte-d'Azur: enjeux et problèmes de conservation de l'unique population connue. *Nature de Provence, Revue du CEN PACA*, 1: 15-20.
- Renet J., Leprêtre L., Champagnon J. & Lambret P. 2019. – Monitoring amphibian species with complex chromatophore patterns: a non-invasive approach with an evaluation of software effectiveness and reliability. *Herpetol. J.*, 29(1): 13-22.
- Rödger D., Kielgast J. & Lötters S. 2010 – Future potential distribution of the emerging amphibian chytrid fungus under anthropogenic climate change. *Dis. Aquat. Organ.*, 92(2-3): 201-217.
- Santos X., Llorente G.A., Montori A., Carretero M.A., Franch M., Garriga N. & Richter-Boix A. 2007 – Evaluating factors affecting amphibian mortality on roads: the case of the common toad *Bufo bufo*, near a breeding place. *Anim. Biodiv. Conserv.*, 30(1): 97-104.
- Scher O. 2005 – *Les bassins d'eau pluviale autoroutiers en région méditerranéenne : Fonctionnement et biodiversité. Évaluation de l'impact de la pollution routière sur les communautés animales aquatiques*. Thèse Doctorat, Université de Provence - Aix-Marseille I., 168 pages + annexes A-H.
- Scher O. & Thiéry A. 2004 – Communautés d'amphibiens des bassins d'eau de pluie autoroutiers du sud-est de la France. *Bull. soc. Herp. Fr.*, 111-112: 25-36.
- Scher O. & Thiéry A. 2005 – Odonata, Amphibia and environmental characteristics in motorway stormwater retention ponds (Southern France). *Hydrobiologia*, 551: 1-15.
- Scher O., Chavaren P., Despreaux M. & Thiéry A. 2004 – Highway stormwater detention ponds as biodiversity islands? *Arch. Sci.*, 57: 121-130.
- Schmidt B.R., Schaub M. & Steinfartz S. 2007 – Apparent survival of the salamander *Salamandra salamandra* is low because of high migratory activity. *Front. Zool.*, 4: 19. Doi: 10.1186/1742-9994-4-19.
- Smith M.A. & Green D.M. 2005 – Dispersal and the metapopulation paradigm in amphibian ecology and conservation: are all amphibian populations metapopulations? *Ecography*, 28: 110-128.

Stuart S.N., Chanson J.S., Cox N.A., Young B.E., Rodrigues A.S.L., Fischman D.L. & Waller R.W. 2004 – Status and trends of amphibian declines and extinctions worldwide. *Science*, 306: 1783-1786.

Tatin D. 2010 – Les mares et amphibiens de la vallée du Calavon et du pays d’Apt : études et premières mesures de gestion conservatoire. *Courrier sci. Parc régional du Luberon*, 9: 88-100.

Ugnon-Coussioz E. 2017 – *Le triton crêté en basse vallée du Rhône. Recherche de populations, méthodes de suivi et caractérisation des habitats*. Rapport Master 2, Lyon 1 Université, 68 p. + annexes.

UICN France & MNHN 2014 – *Liste rouge des espèces menacées en France – Chapitre Crustacés d’eau douce de France métropolitaine*. Paris, France, 24 p.

UICN France, MNHN & SHF 2015 – *Liste rouge des espèces menacées en France – Chapitre Reptiles et Amphibiens de France métropolitaine*. Paris, France, 12 p.

Van Rooij P., Martel A., Haesebrouck F. & Pasmans F. 2015 – Amphibian chytridiomycosis: a review with focus on fungus-host interactions. *Vet. Res.*, 46: 137.

Woodward C. 2018 – La salamandre tachetée. *Luberon Nature*, 133: 9- 10.

Winandy L., Darnet E. & Denoël M. 2015. – Amphibians forgo aquatic life in response to alien fish introduction. *Anim. Behav.*, 109: 209-216.

Zouaïdia H., De Bélair G., Benslama M., Soulié-Märsch I. & Muller S.D. 2015 – Intérêt des *Characeae* comme bioindicateurs de la qualité des eaux : le cas des zones humides de Numidie (Nord-Est Algérien). *Rev. Écol. - Terre Vie*, 70(2): 121-133.

Manuscrit accepté le 26 février 2020



Triton palmé mâle dans le bassin du ‘Passet’, 9 avril 2019, zone peu profonde sur fond de Bryophytes *Platyhypnidium riparioides*, et herbier à *Chara gymnophylla* dans la zone plus profonde (à droite). Noter ses pieds arrière, palmés noirs, caractéristiques des mâles. Photo : Crystal Woodward.

*Male Palmate Newt in the ‘Passet’ pool, April 9, 2019, in the shallow part of the pool with Bryophytes *Platyhypnidium riparioides*, and in deeper water (at right), near the *Chara gymnophylla* bed; Note the black palmate posterior feet, characteristic of the male. Picture: Crystal Woodward.*



Larve de salamandre nageant dans le bassin 6, Combe-Buisson, 16 mai 2020 ; cette larve a encore ses branchies externes, et ses taches jaunâtres à la base de ses pattes. Photo : Crystal Woodward.

Swimming Fire salamander larva in the pool 6, Combe-Buisson, May 16, 2020; this larva still has her external gills, and her yellow patches on basal part of its legs. Picture: Crystal Woodward.



Salamandre tachetée, 13 octobre, 2018, dans le ruisseau des Mallans. C'était étonnant de voir comment elle maîtrisait la nage dans le courant du ruisseau et même dans les tourbillons des cascades, pour ensuite entrer dans le trou dans le calcaire. Photo : Crystal Woodward.

Fire salamander, October 13, 2018, in the Mallans brook. It was striking how she mastered swimming along in the brook and even the turbulent water as she went over several waterfalls, then to enter a small pit in the limestone deposit. Picture: Crystal Woodward.