

**UNE POPULATION HYBRIDOGÈNE TRITURUS v. VULGARIS  
L. x T. MONTANDONI BOUL. DU LAC CRĂCURELE  
(MTS. NEMIRA, DÉPART, BACĂU)**

I. E. FUHN, C. ȘOVA, MARGARETA DUMITRESCU

Chez le genre *Triturus* (Amphibia, Caudata), l'hybridisation interspécifique est possible aussi bien dans la nature, qu'artificiellement (Poll, 1909; Wolterstorff 1909, 1910, 1911; Bataillon 1932; Pariser 1935; Hamburger 1935).

L'hybride naturel „*Triturus blasii* de L'Isle“, résultat du croisement *T. cristatus* x *T. marmoratus* (Wolterstorff 1903, 1904; Lantz 1947; Vallée 1959) est l'un des cas bien connus; par contre, il n'y a que deux mentions d'hybrides naturels *T. montandoni* x *T. vulgaris* (Hofman 1908; Fuhn 1963). Geyer (1953) a réussi le croisement de ces espèces en aquarium, dont il a obtenu des descendants féconds jusqu' en F 2. Par ailleurs, Wolterstorff (1914) et Koch (1925) avaient aussi obtenu des hybrides ♂ *T. vulgaris* x ♀ *T. montandoni*, mais les hybrides ne se sont pas reproduit.

Vallée (1959) montre que les hybrides naturels *cristatus* x *marmoratus* ne représentent que 4,7% des 1314 individus appartenant aux espèces parentales. La mortalité des hybrides est très grande et leur sex-ratio est altéré, les mâles étant en proportion de 32%. La fertilité des femelles hybrides est réduite et les mâles sont totalement stériles. Les hybrides se caractérisent par une très grande variabilité; il n'y a pas une type homogène de „*blasii*“. L'effet d'heterosis se manifeste dans la taille plus grande; on constate également des malformations ostéologiques. Des phénomènes similaires se produisent aussi dans le cas des hybridisations artificielles. Benazzi (1956, 1960) remarque que les mâles des hybrides *T. italicus* x *T. vulgaris* et *T. helveticus* x *T. vulgaris* sont rares et stériles, le nombre des oeufs fécondés est réduit (dans le premier cas); dans le second cas; les mâles hybrides présentent des anomalies dans la spermatogenèse, culminant par une mortalité embryonnaire très élevée en F 2.

La présence sympatrique des espèces *T. vulgaris* et *T. montandoni* n'est pas très fréquente, car l'aréal de *T. montandoni* commence à une altitude qui semble être critique pour l'espèce *T. vulgaris* En Roumanie,

la présence sympatrique de *T. vulgaris* et de *T. montandoni* a été signalée de : Sinaia, Lac Sft. Ana, Lacul Roșu, Tinovul Mohoș, Mt. Ciucaș—Vașea Berii, Tarcău, Piatra Neamț, Baia, Vlădiceni, Negulești, Bradu—Potoci, Baia Mare, Baia Sprie (Fuhn 1960; Micluță, 1972, Șova 1973). Toutes ces localités sont situées à une altitude variant entre 500—1400 m; le triton vulgaire s'y trouve en marge de son aréal au delà de sa zone écologique optimale et par conséquent il est beaucoup moins nombreux que *T. montandoni*.

Toutefois, l'un des auteurs (C. Șova) a trouvé dans le lac Crăcurele, dans le Massif Nemira, à 1400 m altitude, deux populations abondantes et sympatriques, de *T. vulgaris* et de *T. montandoni*. Le lac Crăcurele est limnocène, formé par un barrage naturel; la nourriture s'y trouve en abondance (Amphipodes — *Niphargus*). On y trouve ensemble les 4 espèces roumaines du genre *Triturus* (c'est la 6-e localité en Roumanie); mais seulement *T. vulgaris* et *T. montandoni* forment des populations abondantes.

Tandis que la population de *montandoni* se range dans la variabilité habituelle de l'espèce, la population de *vulgaris* diffère nettement des populations normales de la vallée du Trotuș, situées à 6—7 km distance.

Dans un ouvrage précédent (Șova 1973), l'étude de la population de *T. vulgaris* du lac Crăcurele a démontré que parmi les 16 caractères considérés, 7 sont communs avec *vulgaris*, 5 caractéristiques pour l'espèce *T. montandoni* et 4 caractères intermédiaires.

Les traits distinctifs de la population de *vulgaris* du lac Crăcurele sont :

1. *Dimensions plus grandes*, qui s'approchent des caractéristiques métriques de *montandoni*. Habitus et membres robustes. Le tableau suivant compare les dimensions moyennes des mâles (en mm) :

Caractères	<i>vulgaris</i> -Nemira	<i>vulgaris</i>	<i>montandoni</i>
Longueur totale	76 — (86) — 92	95	77
Longueur museau-cloaque	36 — (39) — 42	41,5	35,3
Longueur de la queue	40 — (46) — 51	47	43
Longueur du pied antérieur	13 — (15,5) — 18	16	14,5
Longueur du pied postérieur	12 — (13,5) — 15	16	16

De même, la longueur moyenne museau-cloaque chez 28 ♂♂ de Brăila est de 26,28 mm; chez 68 ♀♀ de Brăila — 54,47 mm; chez 80 ♂♂ de Vlădiceni — 32,32 mm; 108 ♀♀ de Vlădiceni — 63,26 mm; 29 ♂♂ de Brătulești — 34,72 mm; 21 ♀♀ de Brătulești — 70,76 mm.

2. *Tête grande et large* (caractère de *montandoni*). Ce caractère est très frappant lorsque l'on compare les *vulgaris* du lac Crăcurele avec des individus provenant d'autres localités.

Les dimensions comparées des crânes sont :

	(Nemira) <i>vulgaris</i>		<i>vulgaris</i>	<i>montandoni</i>
Lg	♂ 8,35	♀ 8,25	♂♂ 6,96—7,02	♂♂ 7,12—8,72
Largeur	5,12	5,09	4,29—4,61	5 —6,07
Ouverture maximum de la maxille	5,45	4,81	4,54—4,97	5,46—6,24

3. Les doigts des pieds postérieurs chez les ♂♂ en rut ne sont pas lobés ; parfois ils sont légèrement élargis.

4. Certains mâles ont des bourrelets dorso-latéraux évidents.

5. La crête vertébrale est basse (2 mm), faiblement denticulée, parfois presque absente.

6. Le coloris dorsal est foncé ; la zone médiane du ventre est rouge-orangé intense chez les deux sexes ; l'abdomen avec de grandes taches noires, chez certains exemplaires uniforme, avec quelques taches latérales. La tranche inférieure de la queue des ♂♂ en rut est bleue et rouge. Le cloaque des mâles est noir.

7. Le coefficient de prolificité est 30,45 chez *vulgaris* ; 98,7 chez *montandoni* et 97,8 chez la population de *vulgaris* du lac Crăcurele (Șova, 1973).

8. Le crâne des exemplaires de *vulgaris* du lac Crăcurele ressemble à celui de *montandoni* par l'aspect de la région paroccipitale et la forme du ptérygoïde et du squamosal.

La population de *T. vulgaris* de Crăcurele est abondante, le sex-ratio normal ; elle est toutefois moins nombreuse que la population de *T. montandoni*.

Chez les hybrides naturels *vulgaris* x *montandoni* décrits par Hofmann (1908), la crête dorsale était basse, l'habitus de *vulgaris*, le ventre rouge-orangé, avec des taches latérales noires ; la queue pourvue d'un filament. Les mâles hybrides obtenus par Geyer (1951) ont un rudiment de crête dorsale (1,5 mm), le filament caudal de type *montandoni*, les doigts postérieurs non-lobés, le tronc pourvu de bourrelets dorso-latéraux, le cloaque et la partie plantaire des pieds postérieurs noirs, les flancs verdâtres. Les 2 mâles hybrides récoltés de Valea Berii (Fuhn, 1963) ont les dimensions de *vulgaris* (73 mm), de même les proportions de la tête (long. 7,5 mm, larg. 6,5 mm), la crête dorsale basse (1 mm) ou représentée par une carène vertébrale comme chez *montandoni* ; les doigts postérieurs non-lobés, la queue pourvue de filament, le coloris dorsal jaune-brun ou jaune-vert ; des taches foncées sur les flancs ; le ventre rouge-orangé, taché ou non.

De l'étude mentionnée il résulte :

1. Les caractères morphologiques de la population du Lac Crăcurele plaident en faveur de sa nature hybride. Ils concordent avec ceux des hybrides naturels connus jusqu'ici.

2. Cette population est formée d'individus à caractères très homogènes.

Pour vérifier le point 1 — nous avons aussi procédé à l'étude électrophorétique des protéines totales provenant de 3 lots (de 15—20 individu chacun) de *T. vulgaris*, *T. montandoni* et des „hybrides“ *vulgaris* x *montandoni* du lac Crăcurele.

Les extraits pour l'électrophorèse ont été obtenus par le broyage intégral de chaque individu à part après la congélation à  $-6^{\circ}\text{C}$ .

La solution d'extraction était un tampon Tris-borate pH 8,2. L'analyse électrophorétique a été effectuée en polyacrilamide 7,5 en tampon Tris-borate pH 8,2. Le temps de migration a été de 180 v/tube et l'intensité de 5 MA/tube. Le temps de migration a été de 80 minutes. Pour développer les électrophorégrammes, on a utilisé une solution d'amidoschwartz, 10%.

Les analyses électrophorétiques ont confirmé la nature hybride de la population „*T. vulgaris* du lac Crăcurele“ par les données suivantes :

1. Certains individus de cette population présentent 2 fractions albuminiques (Fig. 1) /2/ dont l'une est caractéristique pour les individus de *T. montandoni* /3/ et l'autre pour les individus de *T. vulgaris* /1/. D'autres individus présentent exclusivement la fraction albuminique caractéristique pour l'un des géniteurs. La fraction albuminique même chez *T. vulgaris* peut être dédoublée chez quelques individus, mais en ce cas les deux fractions ont des mobilités plus petites que les fractions albuminiques de *T. montandoni*.

2. Certains individus de „*T. vulgaris* du lac Crăcurele“ ont une fraction de double largeur et plus forte intensité que la fraction correspondante de *T. montandoni* (Fig. 1 et schème 1). Cette fraction peut être considérée une expression phénotypique de deux gènes fonctionnelles chez le hybride au lieu d'une seule gène homologue chez chaque géniteur.

3. Chez certains individus de „*T. vulgaris* du lac Crăcurele“ une fraction sarcoplasmatique à grande mobilité (Fig. 1 et 2) a été mise en évidence. Après la conservation prolongée des extractions, cette fraction apparaît comme une zone diffuse chez tous les individus de *T. montandoni* et seulement après une coloration prolongée chez certains individus de *T. vulgaris*.

4. Les fractions 1 et 2 peuvent apparaître parfois chez les individus de „*T. vulgaris* du lac Crăcurele“, mais elles sont toujours présentes chez les individus de *T. montandoni*.

Les résultats des analyses électrophorétiques confirment donc la nature interspécifique de „*T. vulgaris* du lac Crăcurele“.

En ce qui concerne le point 2 il faut souligner le fait que tandis que tous les types d'hybrides connus jusqu'ici sont rares en comparaison avec leur populations parentales de beaucoup plus abonantes, dans le cas des hybrides du lac Crăcurele nous nous trouvons devant une population abondante d'individus hybrides à caractères phénotypiques homogènes qui a remplacé probablement totalement l'une des espèces parentales (*T. vulgaris*).

## DISCUSSION

Le lac Crăcurele ou plus exactement les deux lacs reliés par un chenal souterrain, est apparu après qu'une avalanche de rochers a créé un barrage naturel du cours d'un torrent, offrant une excellente place pour la reproduction des 4 espèces de Caudata de la zone respective. De même ont été créés des conditions d'isolement relatif des populations du lac Crăcurele, empêchant les contacts avec les populations de la vallée du Trotuş. L'étude morphologique de la population de *T. vulgaris* de Crăcurele (Nemira) a signalé un nombre important de différences en comparaison avec les populations voisines. Enfin, l'étude électrophorétique des protéines totales a mis en évidence des caractères intermédiaires entre *T. vulgaris* et *T. montandoni*; le polymorphisme de la fraction 9 marquant un rapprochement de *T. vulgaris*, tandis que celui de la fraction 10 marque l'influence de *T. montandoni*.

Il n'est pas facile d'interpréter avec certitude l'origine et le statut taxonomique de la population de *T. vulgaris* du lac Crăcurele (Mt. Nemira), à caractères hybrides (interspécifiques), assez homogènes, comprenant de nombreux individus des deux sexes, sympatrique avec l'une des populations présumées parentales (*T. montandoni*) et ne contenant aucun individu à caractères de *T. vulgaris* typique. Ceci mène à l'hypothèse que la population parentale initiale de *T. vulgaris* a été totalement remplacée par la population hybride. Il ne s'agit ici ni d'hybrides (d'habitude peu nombreux, variables et en présence des deux espèces parentales), ni d'un „essaim d'hybrides“ (hybrid swarm), qui suppose „que la barrière entre deux espèces sympatriques soit si complètement écartée, localement ou sur des zones étendues, de sorte que les deux espèces parentales soient remplacées par une essaim hybride jouant le rôle de trait d'union continu entre les deux extrêmes parentales (Mayr, 1963, p. 118)“. Dans le cas étudié, l'une des espèces parentales est encore présente et dans le voisinage vivent les deux espèces parentales, souvent sympatriques, mais sans hybridation en masse. Nous ne pouvons parler ni d'une hybridation introgressive, car d'après Mayr (1963, p. 428) les effets en sont insignifiants: „Quand une introgression se produit, ses résultats sont malgré tout faibles à cause de la forte contre-sélection agissant contre les combinaisons dysharmoniques de gènes“. Le même auteur ajoute ensuite (p. 430) „Si deux espèces parentales sont si peu isolées reproductivement qu'elles produisent des hybrides, leur isolement reproductif envers les hybrides qui résulteront sera d'autant plus faible. Le problème sera alors qu'une telle population d'hybrides soit séparée et la ségrégation maintenue jusqu'à ce qu'elle ait réalisé son isolement reproductif“. Il est évident que la population de *T. vulgaris* du lac Crăcurele, quoique provenant probablement d'un croisement initial avec *T. montandoni*, possède évidemment un isolement reproductif, qui lui permet de se maintenir nettement différenciée envers la population sympatrique de *T. montandoni*. L'explication la plus plausible de la population „hybride“ de *T. vulgaris* du lac Crăcurele, sympatrique avec seu-

lement l'une des espèces parentales, est le procès reproductif récemment découvert, dénommé *hybridogénèse*. Ce terme a été forgé par Schultz (1969) pour désigner le mécanisme reproductif qui maintenait une population d'hybrides de la famille Poeciliidae (Pisces). Par la suite, le procès d'hybridogénèse a fourni l'explication pour le problème apparemment insoluble de la présence des population du hybride „*Rana esculenta*“ avec une seule espèce parentale — *Rana lessonae*. Tunner (1973, 1974) précise qu'à l'origine de l'hybridogénèse se trouve un mécanisme chromosomal dont le rôle est d'empêcher la distribution au hasard des chromosomes maternels et paternels pendant la méiose, dans le sens qu'il y a élimination sélective du complément chromosomal de l'un des parents (*Rana lessonae*, dans le cas étudié par Tunner, *Triturus montandoni* chez les *vulgaris* hybridogènes du lac Crăcurele). Par ce fait, les gamètes des hybrides ne contiennent que le complément chromosomal de l'espèce *Rana ridibunda*, respectivement de *Triturus vulgaris*. Tunner (1974) considère cette transmission par delà les générations suivantes comme clonale, d'autant plus que les grenouilles hybridogènes sont en grande majorité des femelles, la reproduction étant du type „back-cross“. Toutefois, Hotz (1974) signale des systèmes populationnels *R. ridibunda*—*R. esculenta* et même des populations de *R. esculenta* pures, donnant une descendance de type *esculenta* et *lessonae*, ce qui lui fait supposer l'existence de deux types d'*esculenta* hybridogènes, dont l'un élimine à la méiose le génome de *lessonae* et l'autre celui de *ridibunda*.

Dans la population de „*vulgaris*“ hybridogène du lac Crăcurele, le sex-ratio paraît normal ; les observations n'ont pas encore pu préciser si les ♀♀ *vulgaris* sont fécondées par les ♂♂ *montandoni* si les ♂♂ *vulgaris* s'accouplent aux ♀♀ *montandoni* ou bien si les accouplements entre *vulgaris* produisent une descendance fertile. La solution de ces problèmes présente une importance capitale pour la validation de l'hypothèse sur l'origine hybridogène de la population de *Triturus vulgaris* du lac de Crăcurele.

#### BIBLIOGRAFIE

1. BATAILLON E. et TCHERNIAKOVSKY P., 1932, C. R. Acad. Sci. Paris 195 : 432.
2. BENAZZI M., 1956, Atti II Reun. Asoc. gener. ital., suppl. Ricerc. sci. 26 : 1—11.
3. CHEN P. S., 1967, Experientia 23, 483—485.
4. ENGELMANN W. E., 1973, Zool. Jb. Syst. 100 : 183—196.
5. FACHBACH G., 1974, Z. zool. Syst. Evol.forsch. 1, 22—30.
6. FREYTAG G. E., 1950, Abh. Ber. Naturk. u. Vorgesch. Magdeburg 8(2) : 93—102.

7. FUHN I. E., 1963, Acta Soc. Zool. Bohemoslov. 27(1) : 70—73.
8. GEYER H. et FREYTAG G. E., 1953, Abh. Ber. Naturk. u. Vorgesch. Magdeburg.
9. HOTZ H., 1974, *Natur u Museum*, (104 (9) : 262—272.
10. KIORTSIS V., KIORTSIS M., 1960, Rev. Suisse Zool. 67, 119—127.
11. LANTZ L. A., 1934, Bl. Aquar. u. Terrarienk 45(2) : 23—32.
12. \* \* \* 1947, Proc. Zool. Soc. 117(1) : 247—258.
13. MICLUȚĂ H., 1971, Bul. Ști. Inst. ped. Baia Mare, 2, 39—42.
14. MONTANUCCI, R. R., 1974, Copeia 1 : 87—101.
15. PARISER K., 1936, Rev. Esp. Biol. 5 : 11.
16. POLL H., 1909, Biol. Zbl. 29 : 30.
17. SCHULTZ R. J., 1969, Amer. Natural. 103 : 605—619.
18. ȘOVA C., 1973, Stud. Com. Muz. ști. nat. Bacău, 6 : 85—286.
19. TESIO C., Com. ref. Muz. ști. Nat. Ploiești 377—381.
20. TUNNER H. G., 1970, Verh Dtsch. Zool. Ges. 352—358.
21. \* \* \* 1973, Z. Zool. Syst. Evolut.forsch. 11 : 219—233.
22. \* \* \* 1974, Z. Zool. Syst. Evolut.forsch. 12 : 309—314.
23. VALLEÉ L., 1959, Recherches sur *Triturus blasii* de l'Isle hybride naturel de *Triturus cristatus* Laur.  $\times$  *Triturus marmoratus* Latr. 1—95.
24. WOLTERSTORFF W., 1903, Zool. Jb. 19 : 647.
25. \* \* \* 1904, Zool. Anz. 28 : 82.
26. WOLTERSTORFF W. et G. E. FREYTAG, 1951, Abh. Ber. Naturk. u. Vorgesch. Magdeburg, 8(4) : 137—190.

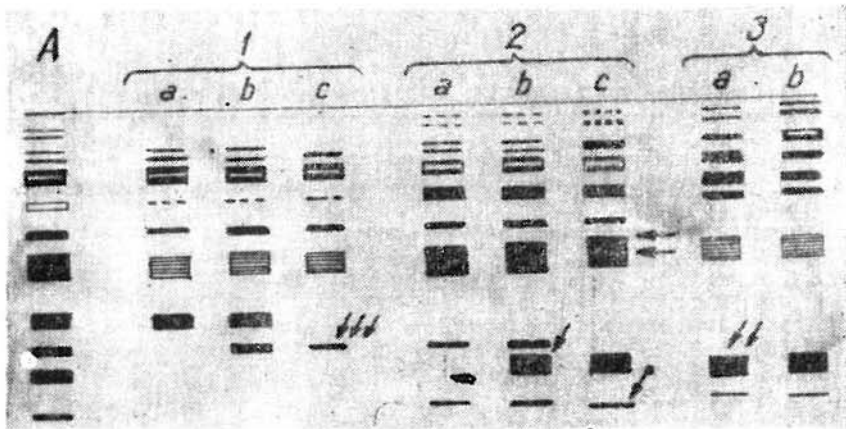


Fig. 1. Electrophoréogrammes des protéines totales (extraits) chez les espèces du genre *Triturus*

A. Schéma synthétique comprenant toutes les fraction pouvant apparaître chez les différentes espèces : 1. *T. v. vulgaris* ; 2. *T. vulgaris* du lac Crăcurele ; 3. *T. montandoni*

- • • fractions pouvant être présentes ou absentes
- ▨ bandes peu intenses
- ▬ bandes intenses
- ↓ fractions albuminiques du type *vulgaris* — Crăcurele
- ↓ ↓ fractions albuminiques du type *montandoni*
- ↓ ↓ ↓ fractions albuminiques du type *vulgaris*
- ↓ protéine sarcoplasmatique

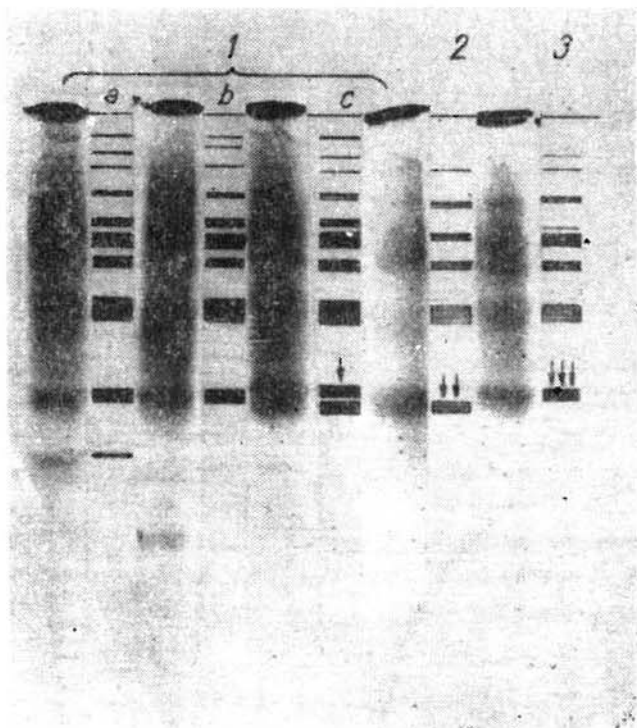


Fig. 2. Electrophoréogrammes des protéines totales (extraits) chez le genre *Triturus*

1. *T. v. vulgaris* ; 2. *T. vulgaris* du lac Crăcurele ; 3. *T. montandoni*  
fraction protéique intense sarcoplasmatique

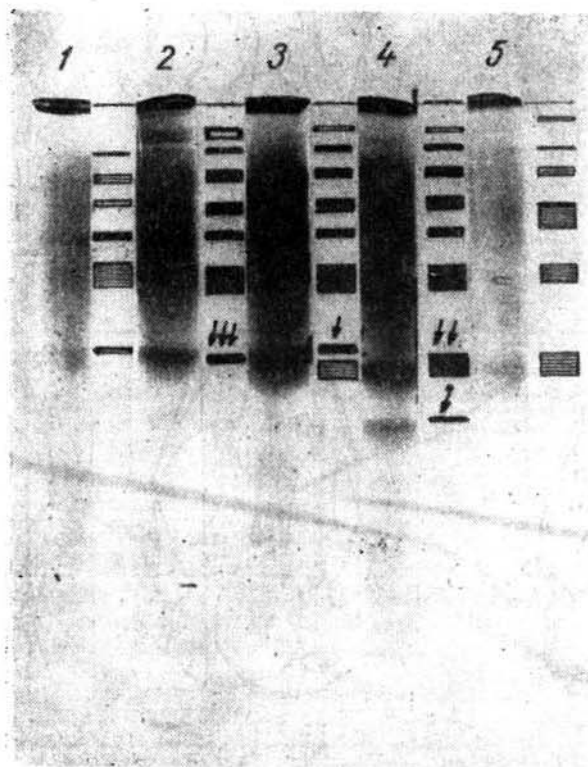
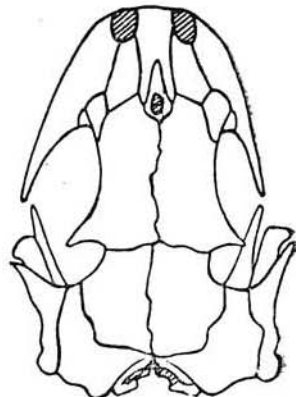
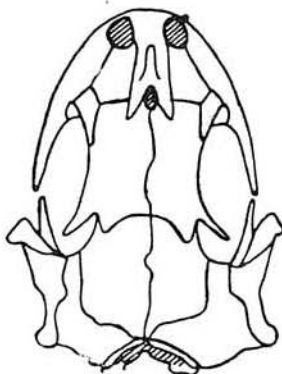
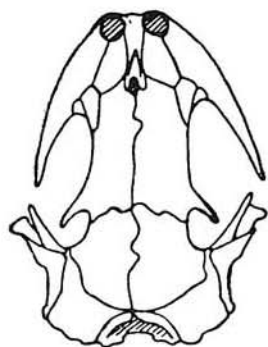
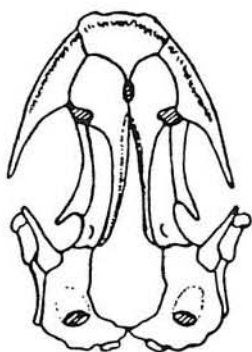


Fig. 3. Electrophoréogrammes des protéines totales  
(extraits) chez le genre *Triturus*  
1. *T. v. vulgaris* ; 2, 3, 4. *T. vulgaris* du lac Crăcurele ;  
5. *T. montandoni*

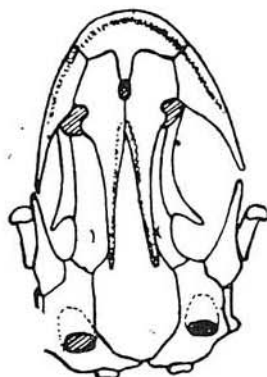
DORSAL



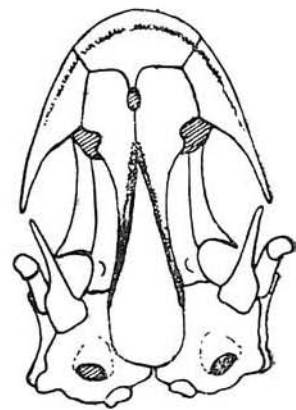
VENTRAL



nr. 141  
Bijghir  
7. 04. 1969



nr. 349  
Nemira  
21. 06. 1969

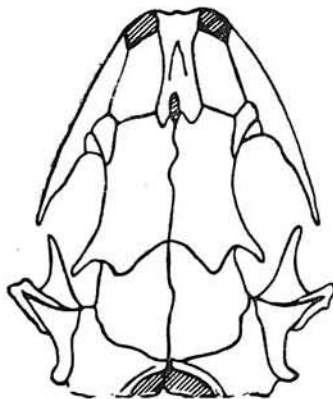
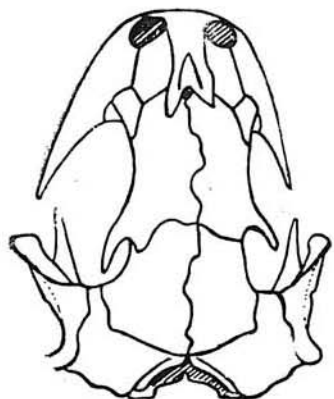


nr. 117  
Nemira  
21. 06. 1969

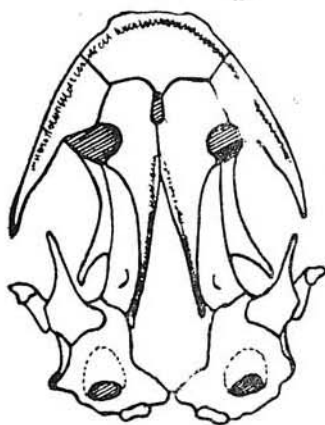
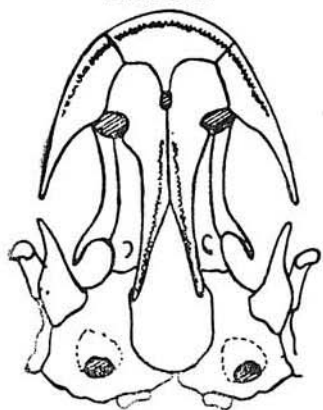
Fig. 4. Crânes des 3 populations du triton vulgaire :

A. *Triturus v. vulgaris* ; B. *Triturus vulgaris* hybridogènes du lac Crăcurele (Nemira) ; C. *Triturus montandoni*

DORSAL



VENTRAL



nr. 338  
Nemira  
21. 06. 1969

nr. 2166  
Kürov  
15. 04. 1969



Fig. 5/a. *Triturus v. vulgaris*;

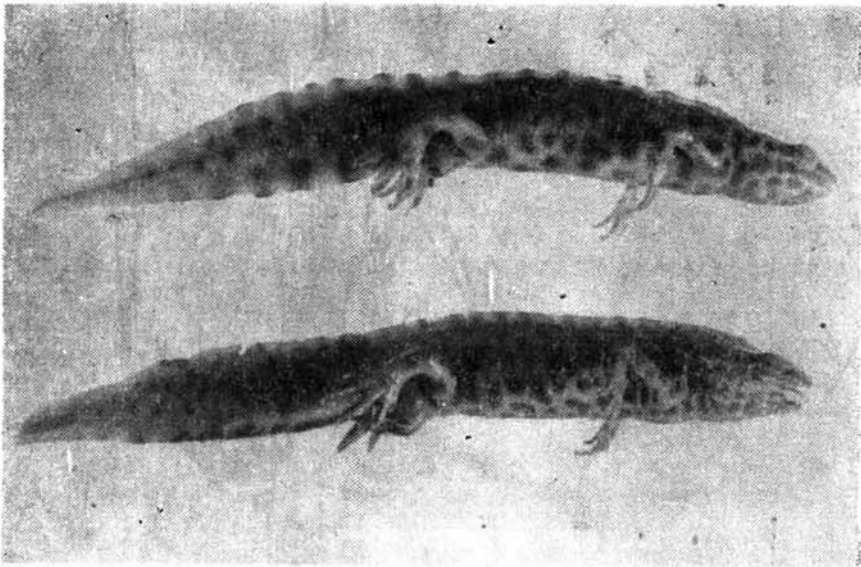


Fig 5/b. *Triturus vulgaris* hybridogènes  
du lac Crăcurele (Nemira);



Fig. 5/c. *Triturus montandoni*