

# Dynamique d'une population de Triton crêté (*T. cristatus*) à l'extrémité sud de son aire de répartition (Arles, Bouches-du-Rhône).

Charles Bravo<sup>1</sup>, Winter Philémon<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup>PNR Camargue <sup>2</sup>AgroParisTech Nancy

ABSTRACT

L'unique population connue de Triton crêté (*Triturus cristatus*) des Bouches-du-Rhône constitue la limite méridionale de l'aire de répartition réalisée de cette espèce. Elle évolue dans un complexe de 3 mares temporaires isolées. Cette population a fait l'objet de plusieurs suivis depuis sa redécouverte à la fin des années 90. Les résultats des deux dernières sessions de suivi réalisées en 2024 et 2025 sont présentées ici. Ces suivis sont réalisés selon un protocole de capture-marquage-recapture par photo-identification. La population reproductrice est considérée fermée, et sa taille est estimée à 91 [67-145]<sub>IC95%</sub> individus en 2024 et 143 [119-185]<sub>IC95%</sub> en 2025, pour des taux de capture moyens compris entre 4% et 5%. Les conditions hydrologiques des mares ont été suivies en 2025, révélant des niveaux d'eau suffisants pour la reproduction mais une salinité élevée. Si cette population connaît un fort déclin depuis les premiers suivis, sa taille reste correcte. La poursuite du suivi annuel de cette population est recommandée.

The southeast great crested newt (*Triturus cristatus*) population known lives in the french department of the Bouches-du-Rhône, in a complex of 3 temporary isolated ponds. Since its end 90's rediscovery, this population was carefully followed. The results from 2024 and 2025 monitoring are presented here. They have been made following a Mark and Recapture design based on photo-identification. The reproductive population has been considered as closed, leading to an estimation of its size of 91 [67-145]<sub>IC95%</sub> individuals in 2024 and 143 [119-185]<sub>IC95%</sub> in 2025, with capture rates between 4% and 5%. The hydrological conditions of the ponds were also followed: the water levels are sufficient for assuring reproduction, but which could be impacted by an observed high salinity level. If this population went through a severe decline by the past, its size is still correct. The continuation of the ongoing monitoring is encouraged.

**Keywords :** *Triturus cristatus*, CMR, mares temporaires, amphibiens, photo-identification

## Introduction

*Triturus cristatus* Laurenti 1768 (Caudata : Salamandridae) est une espèce d'amphibien présente en Europe et dans certaines parties de l'Asie (Wielstra *et al.* 2014). Depuis les années 1940, un déclin de ses populations a été observé dans plusieurs pays européens, en raison de la dégradation de ses habitats (Gent 2001, Denoël 2012, Astruc *et al.* 2021). Le Triton crêté est aujourd'hui une espèce protégée à l'échelle nationale et européenne, notamment au titre de la Directive Habitats-Faune-Flore (Directive 92/43/CEE du 21 mai 1992 modifiée par la directive 97/62/CEE). Elle est classée en danger critique d'extinction sur la Liste Rouge régionale PACA (Marchand *et al.* 2017). La seule population connue subsistant actuellement dans le département des Bouches-du-Rhône se trouve dans une zone enclavée et périurbaine dans le quartier de Trinquetaille, à Arles. Elle constitue de fait la limite méridionale de l'aire de répartition de *T. cristatus* (Sobczak 2021). Depuis sa redécouverte à la fin des années 90 (Olivier et Tatin in Gendre et Rufay 2005), cette population a fait irrégulièrement l'objet de suivi, s'étalant entre 2000 et 2020 (Olivier et Lombardini in Gendre et Rufay 2005, Renet et Olivier 2010, Renet et Olivier 2012, Renet et al. 2014 (non

publié), Pédrone 2019, Duarte 2020). Des conditions climatiques défavorables n'ont pas permis la réalisation de suivi en 2021, 2022 et 2023 (Sobczak 2021, Renet et Keller 2022, C. Bravo, com. personnelle). Les suivis ont pu reprendre en 2024, et ce sont poursuivis en 2025. L'objectif de cet article est de présenter et d'interpréter les résultats obtenus ces deux dernières années.

La population étudiée évolue actuellement dans un complexe de 3 mares séparées d'environ une cinquantaine de mètres, au sein d'une friche industrielle, située au sud-ouest de la municipalité d'Arles. Le site, anciennement occupé par des usines et des entrepôts, occupe une surface d'environ 10 hectares, cloisonné par une route départementale d'une part et une route nationale de l'autre ; et divisé en deux par une petite route bitumée. Les mares se trouvent dans une roselière à *Phragmites australis* (voir fig. 1), progressivement colonisée aux marges par un cortège d'espèces pionnières (*Populus alba*, *Rubus fruticosus*,...). Ce massif jouxte un massif important de Cannes de Provence (*Arundo donax*) sur remblais. La mare principale possède une superficie d'environ 25 m<sup>2</sup>. Les deux mares secondaires sont d'une superficie avoisinant la dizaine de mètre-carré. Ce sont toutes trois des mares temporaires, se remplissant et s'asséchant aux grès des conditions climatiques. Si la pluviométrie est favorable, elles atteignent

leur superficie et leur niveau maximal durant l'hiver, avant de s'assécher rapidement au début de la période estivale. Leur niveau est donc très variable (les précipitations mensuelles des années 2024 et 2025 sont renseignées figure 7). À la connaissance des auteurs, le complexe n'est relié à aucun cours d'eau : les 3 mares peuvent légitimement être considérées comme isolées. Aucune des 3 mares n'est empoissonnée.

Au regard de la spécificité que représente cette population, de sa vulnérabilité liée à son isolement et au fonctionnement de son milieu, ainsi que des pressions d'origine anthropiques qui pourrait s'y appliquer, la poursuite des suivis entrepris à la fin des années 2010 est nécessaire afin d'estimer son état actuel et sa dynamique. Le statut "d'espèce-parapluie" qui lui est parfois conféré, appuie l'importance de sa conservation pour la préservation des zones humides et leur valorisation aux yeux du grand public (Denoël *et al.* 2013), et par conséquent, la légitimité d'un tel suivi. Les méthodes utilisées pour les suivis des années précédentes sont donc remobilisées, et les données produites analysées afin d'estimer le plus fidèlement possible le nombre d'individus reproducteurs de la population de Trinquetaille, fournissant un proxy pertinent de l'état de conservation de cette population. Les résultats présentés sont ensuite discutés, et des perspectives pour la poursuite du suivi sont proposées en conclusion.

## Matériel et Méthodes

Le protocole décrit par la suite est celui qui a été suivi pour les sessions de capture réalisées en 2024 et 2025.

### Capture

Une session de capture est divisée en plusieurs séances, réalisées de façon hebdomadaire, s'étalant généralement de février (si le niveau d'eau est suffisant) jusqu'à l'assèchement complet de chaque mare, généralement mi-juin. Cette période correspond à celle durant laquelle *T. cristatus* est susceptible de s'investir dans la reproduction ((Fasola et Canova 1992, Griffiths 1997, Arntzen et Teunis 1993). La capture se fait à l'aide de pièges Ortman conçus à partir de seaux et d'embouchures de bouteilles en plastique, d'après le modèle "Amphicapt" adapté à *T. cristatus*, préconisé par la Société Herpétologique de France (Maillet 2013). Les seaux font entre 20 et 25 cm de diamètre. Les entrées, au nombre de 3 par piège et larges d'une dizaine de centimètres, se réduisent en un goulot de diamètre compris entre 2,5 et 5 cm. Ces pièges sont déposés en fin de journée sur site, habituellement autour de 17h, si le niveau d'eau est suffisant pour recouvrir l'entièreté des ouvertures (soit une dizaine de centimètres). Lors de la session de 2025 uniquement, le niveau de chaque mare est relevé, ainsi que leur salinité, leur conductivité et leur température respective (conductimètre Hanna HI98192). 5 pièges sont déposés dans la mare principale, 1 dans la secondaire (resp. tertiaire) ; jusqu'à l'assèchement de ces dernières. Les pièges sont



**Figure 1** (A) Mare principale au matin du 02 avril 2025. Cette dernière est totalement entourée par les *Phragmites*. (B) Un individu adulte ♂ au bord de la mare. (C) Pattern ventral d'un individu adulte ♀. Photos : C. Bravo.

disposés à des emplacements spécifiques, invariants entre les séances. À intervalles réguliers, des photos des différentes mares sont prises. Le lendemain, les pièges sont relevés en début de journée, ou au maximum 24h après leur installation. Les données du milieu (niveaux d'eau, salinités, conductivités, températures) sont à nouveau collectées. Pour chaque mare, les tritons sont immédiatement sortis des pièges et transférés dans une baignoire en plastique contenant de l'eau de la mare. Les tritons ainsi capturés sont comptés une première fois. La présence de larves

---

ou d'œufs est relevée. Si aucun œuf n'a été observé depuis le début de la saison, une prospection à l'épuisette est réalisée en sondant le fond de la mare. Dans le cas contraire, aucun coup d'épuisette n'est effectué pendant la durée nécessaire aux œufs pour se développer (2-3 semaines d'après Wallace 1987). Les tritons capturés à l'épuisette sont à leur tour comptés et ajoutés à la bassine. Chaque individu de la bassine est pris en photo séparément. Les tritons sont manipulés à la main, sans gant. Un expérimentateur saisi le triton à photographier, et vient le placer entre ses doigts et une plaque de plexiglas, le ventre de l'animal contre celle-ci. Le second expérimentateur prend alors plusieurs photos du ventre de l'animal avec son téléphone portable ou un appareil photo. L'expérimentateur le relâche ensuite rapidement dans la mare dans laquelle il a été capturé. L'ensemble de la manipulation dure rarement plus d'une demi-minute.

### **Saisie des données**

De retour de séance, les données sont stockées dans 2 tableaux différents : l'un contenant les données liées au milieu (une ligne correspondant à une visite sur site), l'autre contenant les données de capture (une ligne correspondant à une séance de relevé de piège). Un identifiant unique de séance permet de faire la jonction entre les deux tableaux. Un premier identifiant provisoire (format  $Tc\_S\#\_DDMMYY$  pour "*T. cristatus*", le sexe, le numéro de l'individu et la date de capture) est attribué à chaque individu capturé, et un dossier contenant les photos prises lui est associé. Un dernier tableau, le tableau "individu" est complété une fois l'identification des individus capturés réalisée.

### **Identification des individus**

La base de données de la session est complétée de façon itérative. Pour chaque individu capturé (qu'on nommera "individu testé"), ses photos sont corrigées à l'aide du logiciel I<sup>3</sup>S Straighthen pour qu'il apparaisse droit. Une première photo est ensuite calibrée sur I<sup>3</sup>S Pattern+ (<https://reijns.com/i3s/>) : l'alignement du triton par 3 points de référence (base de la queue, base de la tête à droite et à gauche), le sexe, la mare et la date de capture ainsi que les contours de l'individu testé sont renseignés à la main, ainsi que quelques points qui définissent les tâches jaunes du fond noir (fig. 1C). Une signature de l'individu testé, composée de 35 points, est calculée par le logiciel. Cette signature est comparée à l'ensemble des signatures de la base de données. Les 20 signatures les plus proches dans la base de données sont juxtaposées à la signature de l'individu testé. Si l'opérateur reconnaît une image similaire, il réalise une comparaison approfondie. Si cette analyse est concluante, l'individu testé est identifié et associé à l'individu déjà renseigné dans la base de données ("individu référence"). Si le dossier de la base de données de l'individu référence contient moins de 4 signatures

différentes, alors la signature de l'individu testé est ajoutée au dossier. Sinon, la correspondance est simplement notée dans un tableau. Dans le cas où aucune des 20 signatures ne semble correspondre à l'individu testé, il est ajouté à la base de données comme individu référence : un identifiant définitif lui est associé (de format ind###) et un dossier est créé. À l'aide des autres photos prises de l'individu testé, 2 autres signatures (max. 3) sont calculées, avant d'être ajoutées au dossier de la base. Ainsi, à la fin de la session de capture, la base de données doit contenir  $M_c$  dossier, correspondant au nombre d'individus différents capturés, chaque dossier contenant au minimum 3 signatures différentes.

### **Saisie des données post-identification**

Le tableau individu peut être complété une fois l'identification des individus capturés pendant la séance réalisée. Chaque ligne représente un individu, et chaque colonne une séance de capture. Les nouveaux individus sont ajoutés à la suite des individus identifiés lors des séances précédentes. La colonne de la séance juste terminée est complétée : si l'individu a été capturé durant la séance, la valeur 1 est renseignée (0 sinon). Ainsi, les nouveaux individus étant ajoutés au fur et à mesure, seule la partie supérieure droite du tableau doit posséder des cellules non-nulles.

### **Analyse des données**

Les tableaux de données sont analysés sous R (R Core Team 2024). Une première vague d'analyses porte sur le calcul de la proportion de nouvelles captures par séance, des cumuls de captures ainsi que les effectifs des individus par nombre de recaptures. Pour chaque individu, une ligne de `data.frame` contenant les informations propres à celui-ci, comme son sexe, sa date de première capture, son nombre de signatures dans la base de données est renseignée. Son historique de capture est formaté sous la forme d'une chaîne de caractères, longue du nombre de séances de capture de la session et composée de 0 (pas de capture) et de 1 (en cas de capture). Cette chaîne de caractères, est appelée "ch". La seconde vague d'analyses porte sur l'estimation de la taille de population, et est réalisée à l'aide de l'extension RMark (Laake 2013), qui permet d'utiliser directement dans R les modèles du logiciel MARK (White et Burnham 1999). Les chaînes "ch" décrites précédemment sont utilisées pour le calcul des modèles.

### **Test de fermeture de la population**

Le logiciel CloseTest (Stanley et Richards 2005) permet de tester l'hypothèse  $H_0$  : "la population étudiée n'est pas fermée" contre l'hypothèse  $H_1$  : "la population étudiée est fermée". Ce logiciel repose sur le test de fermeture proposé par Stanley et Burnham

(Stanley et Burnham 1999) à partir des historiques de captures présentés plus-haut. Les résultats du test sont directement obtenus sous forme d'une valeur de  $\chi^2$  et d'une  $p$ -value. Si cette  $p$ -value est supérieure à 0.05, alors  $H_0$  est rejetée contre  $H_1$ , la population est considérée comme fermée.

### Modèles de Capture-Marquage-Recapture en population fermée

Si l'hypothèse  $H_1$  précédente est validée, l'effectif  $N$  de la population étudiée peut être considéré comme constant durant toute la durée de la session : la population est fermée démographiquement (pas de naissance ou de mort d'individus), et géographiquement (pas de migration ni de recrutement). Cette valeur est donc égale à la somme du nombre d'individus ayant été capturés au moins une fois pendant la session  $M_c$  et du nombre d'individus n'ayant jamais été capturés  $F_0$ . Le modèle vise donc en premier lieu à estimer cette seconde valeur. Les modèles les plus simples (modèle "ClosEd" et "FullHet" de MARK), permettent d'estimer 4 paramètres différents :

- $F_0$
- $\mathbf{p}$ , un vecteur contenant pour chaque session  $k$  la probabilité  $p_k$  pour un individu d'être capturé pour la première fois
- $\mathbf{c}$ , un vecteur contenant pour chaque session  $k$  la probabilité  $c_k$  pour un individu d'être recapturé
- $\pi_A$ , un estimateur de l'hétérogénéité au sein de la population : deux groupes ( $A$  et  $B$ ) sont arbitrairement créés, dans lesquels chaque individu est placé avec une probabilité  $\pi_A$  (resp.  $1 - \pi_A$ ). Les deux groupes peuvent par exemple différencier les individus plus susceptibles d'être capturés de ceux qui se font rarement piéger.

Différentes variantes du modèle peuvent ensuite être calculées :

- Un modèle de base, avec  $\mathbf{p}$  et  $\mathbf{c}$  égaux et constant (i.e.  $\forall i, j : p_i = p_j$  et  $\mathbf{p} = \mathbf{c}$ )
- Une seconde variante, en assumant  $\mathbf{p}$  et  $\mathbf{c}$  constant mais non égaux (i.e.  $\forall i, j : p_i = p_j, c_i = c_j$  et  $\mathbf{p} \neq \mathbf{c}$ )
- Une autre en assumant  $\mathbf{p}(t)$  et  $\mathbf{c}(t)$  égaux mais dépendants du temps (i.e.  $\exists i, j | p_i \neq p_j$  mais  $\mathbf{p}(t) = \mathbf{c}(t)$ )
- Une autre variante ajoutant de l'hétérogénéité : les  $p_i$  sont estimés pour le groupe  $A$  et pour le groupe  $B$  :  $\mathbf{p}_{\pi_A} \neq \mathbf{p}_{\pi_B}$ . Le paramètre  $\pi_A$  est en revanche assumé invariant temporellement (un individu ne change pas de groupe au cours de la session).
- et les combinaisons de ces modèles ;  $\mathbf{p}(t) \neq \mathbf{c}(t)$ ,  $\mathbf{p}_{\pi_A}(t) \neq \mathbf{p}_{\pi_B}(t)$  mais  $\mathbf{c}(t) = \mathbf{p}(t)$ ,  $\mathbf{c}_{\pi_A}(t) \neq \mathbf{c}_{\pi_B}(t)$ ...

Pour chaque modèle, un critère d'Akaike est calculé, permettant, en le minimisant, de décider du modèle le plus adéquat. La valeur de  $F_0$  est extraite, ainsi que les intervalles de confiance,

ce qui permet de donner une estimation finale de la taille de la population.

### Évaluation de la base de données

Lorsque la base de données contient plus de 30 individus par sexe, l'algorithme d'I<sup>3</sup>S réalisant les associations entre signature test et signatures de référence peut être évalué. Le logiciel extrait alors une base de données "test", composé de  $d$  signatures par individu (paramètre précisé au logiciel par l'opérateur). L'algorithme tourne ensuite sur le reste de la base de données, qui constitue la base d'apprentissage, réalisant  $n$  itérations. Une fois l'apprentissage terminé, chaque signature test est évaluée. Les pourcentages d'associations correctes sont ensuite renvoyés, et permettent d'estimer si les signatures de la base sont suffisamment distinctes pour pouvoir différencier les individus.

### Historique de captures sur plusieurs sessions

Certains individus ont pu être capturés au cours de différentes sessions. Pour vérifier cela, les bases de données de sessions différentes doivent être comparées. Le logiciel I<sup>3</sup>S Pattern+ permet de créer automatiquement un tableau contenant, pour chaque signature de la base testée, les 20 premières signatures appartenant à la base de références et étant les plus proches des individus testés. Lorsque les deux bases contiennent entre 3 et 4 signatures par individu, il est aisé d'identifier visuellement sur le tableau quelles sont les correspondances entre deux sessions. Si l'une des deux bases contient seulement une signature par individu, un programme R peut être utilisé pour traiter le tableau de résultat fourni par I<sup>3</sup>S : si toutes les signatures d'un même individu de la base de référence ne sont pas retrouvées parmi les 20 associées à l'individu testé, elles sont écartées. En résulte un tableau épuré, avec au maximum trois individus de référence associés à un individu testé. Chaque association peut ensuite être vérifiée à la main. Ici, les bases de données de signatures disponibles sont celles complétées en 2024 et 2025, ainsi que celle réalisée lors de la session de 2020.

## Résultats

### Capture

#### Session 2024

14 épisodes de capture ont pu être conduits en 2024 (du 15 février au 21 juin). Les pièges ont été installés dans la mare principale et la mare secondaire à chaque séance sans interruption. La troisième mare a été équipée à partir du 30 avril, après une prospection à l'épuisette fructueuse (i.e. au moins un individu a été capturé) la séance précédente. Aucun œuf n'a été trouvé lors de cette session. Au total, 62 captures ont été réalisées, parmi lesquels 1/3 d'individus femelles (cf. tableau 1).

**Table 1** Effectifs des séances de capture menées en 2024

	<b>N<sub>tot</sub></b>	<b>N<sub>♀</sub></b>	<b>N<sub>♂</sub></b>	<b>N<sub>epuis.</sub></b>	<b>M<sub>c</sub></b>	<b>M<sub>c♀</sub></b>	<b>M<sub>c♂</sub></b>
Valeurs	<b>62</b>	<b>20</b>	<b>42</b>	<b>27</b>	<b>47</b>	<b>17</b>	<b>30</b>
%	100	32	68	43	100	36	64

### Session 2025

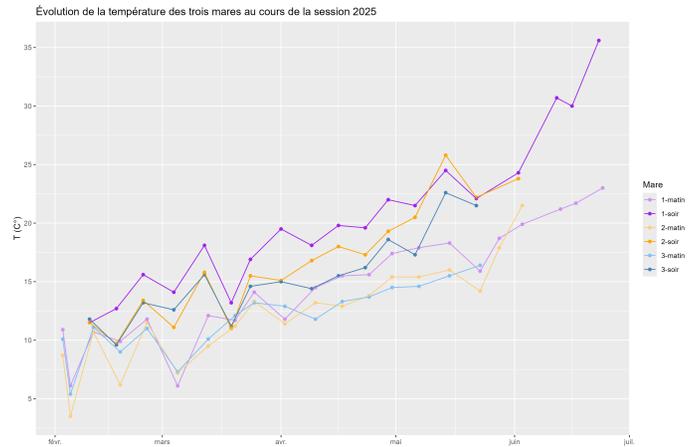
21 épisodes de capture ont pu être conduits en 2025 (du 05 février au 25 juin). Les pièges ont été installés dans la mare principale à chaque séance sans interruption. La seconde mare a été équipée du 05 février au 03 juin. La troisième mare a été équipée du 18 février au 23 mai. Une quarantaine d'œufs a été observée pour la première fois le 20 mars dans la mare principale et dans la mare secondaire. Les coups d'épuisette ont donc été interrompus du 25 mars au 15 mai. Au total, 130 captures ont été réalisées, dont autant de mâles que de femelles. (cf. tableau 2)

**Table 2** Effectifs des séances de capture menées en 2025

	<b>N<sub>tot</sub></b>	<b>N<sub>♀</sub></b>	<b>N<sub>♂</sub></b>	<b>N<sub>epuis.</sub></b>	<b>M<sub>c</sub></b>	<b>M<sub>c♀</sub></b>	<b>M<sub>c♂</sub></b>
Valeurs	<b>130</b>	<b>64</b>	<b>66</b>	<b>38</b>	<b>87</b>	<b>40</b>	<b>47</b>
%	100	46	54	29	100	47	53

### Suivi du milieu (session 2025 uniquement)

Les données du milieu ont été relevées à 41 reprises durant la session (21 fois en début de journée, 20 fois en fin de journée), et à 7 reprises de façon préliminaire, entre novembre 2024 et janvier 2025, soit 48 relevés au total. Le niveau maximal a été enregistré le 07 mai dans la mare principale, avec plus de 52cm, avant de chuter graduellement jusqu'à son assèchement total. Les mares secondaires et tertiaires suivent relativement le même profil de niveau, bien qu'elles se soient asséchées plus tôt. Au total, la mare principale a été en eau du 31 octobre au 25 juin, soit au minimum durant 236 jours, la mare secondaire du 20 janvier au 3 juin (durant 135 jours) et la mare tertiaire durant 109 jours (à partir du 03 février jusqu'au 23 mai). D'après les suivis préliminaires réalisés. Les températures des mares ont augmentés linéairement de février à juin, la température minimale de l'eau ayant été enregistrée dans la mare 2 début février (3.5°C), et la maximale (37°C) à la fin du mois de juin lors du dernier relevé avant assèchement dans la mare principale. La salinité dans la mare principale a atteint un premier pic début mars, avec plus de 8.7 ppt, puis est redescendue aux alentours de 6 ppt pendant plusieurs semaines, avant de remonter à partir de mi-juin, jusqu'à atteindre des valeurs similaires à celles enregistrées en mars. Sans surprise, la conductivité suit globalement le même profil, avec un premier pic à plus de 14 mS dans la mare principale début mars, et un second à presque 15,5 mS fin juin. (cf. fig 2 et 3)



**Figure 2** Évolution de la température de l'eau des mares au cours de la session 2025, durant les relevés du matin (en pastel) et du soir.

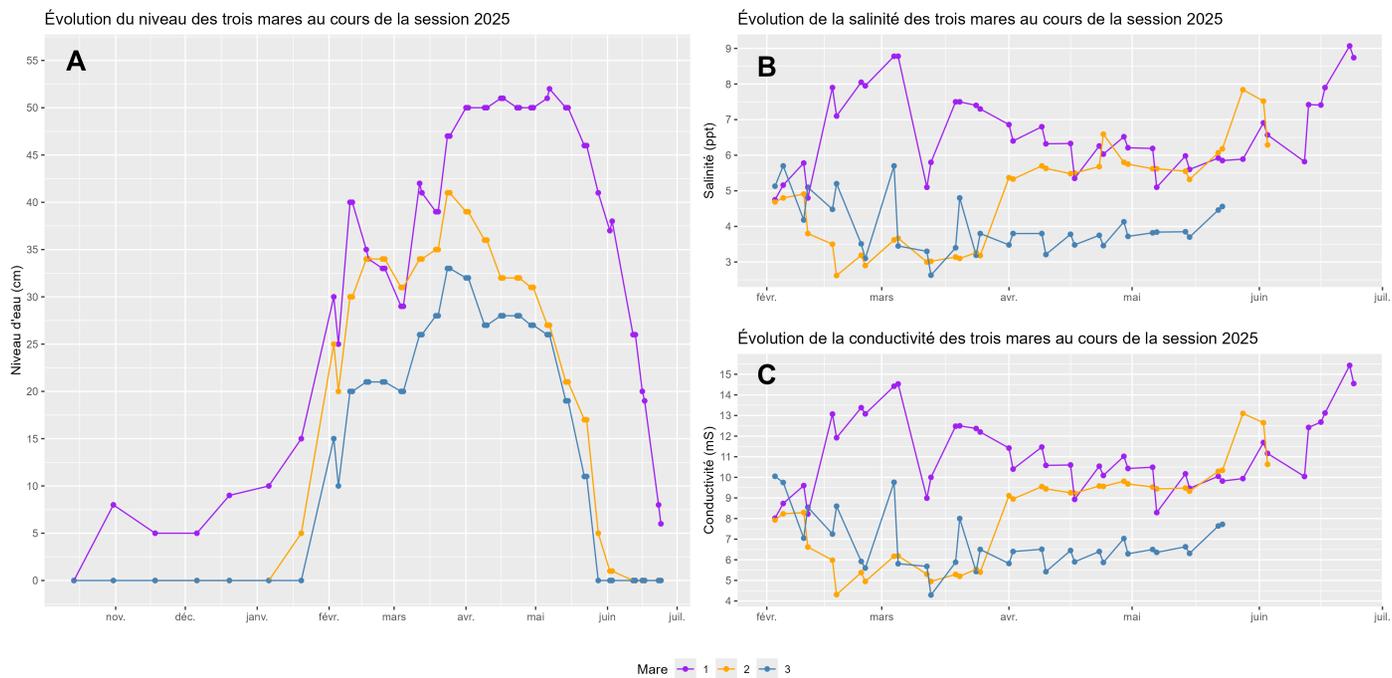
### Identification

#### Session 2024

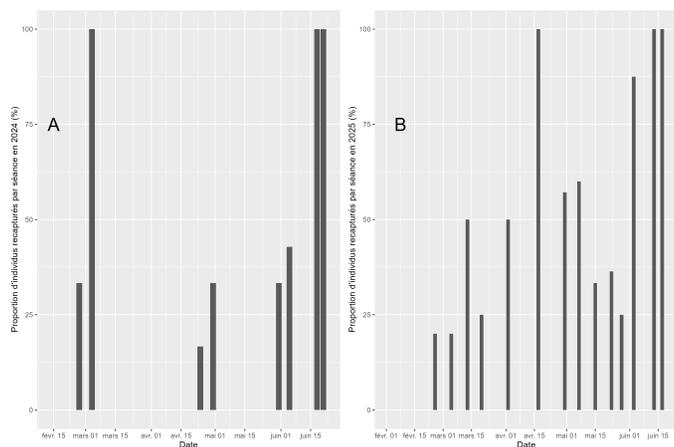
47 individus ont été identifiés à partir des 62 captures réalisées en 2024, 30 mâles et 17 femelles (tableau 1). La base de données constituée contient 151 signatures. Toutes les séances de capture ont été fructueuses, exceptée celle du 11 mars. L'effectif de capture le plus important a été atteint fin mai avec 15 captures. Globalement, le nombre de captures est plus important en fin de saison, entre fin avril et début juin. Cette tendance se retrouve sur la capture de nouveaux individus. Plusieurs séances toutefois n'ont pas permis la capture de nouveaux individus. 12 individus ont été recapturés au moins une fois, dont 3 à deux reprises (voir fig. 5). La proportion d'individus recapturés semble augmenter en fin de session (fig.4), ce qui était attendu.

#### Session 2025

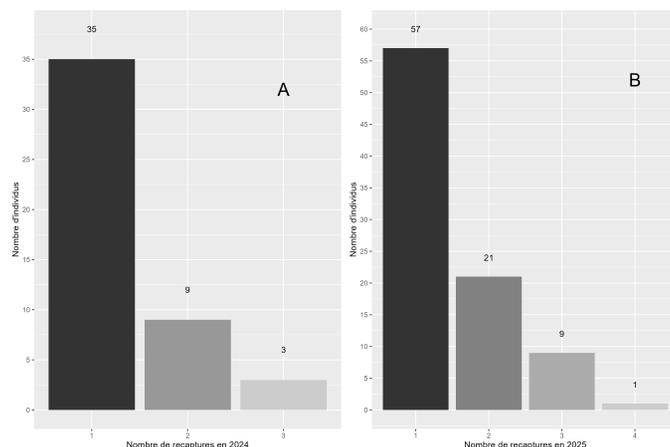
87 individus ont été identifiés à partir des 130 captures réalisées en 2025, 47 mâles et 40 femelles (tableau 2). La base de données constituée contient 228 signatures. Une femelle capturée lors de la première séance n'a pas pu être identifiée du fait de la mauvaise qualité des photos. Toutes les séances de capture ont été fructueuses, excepté celle du 24 juin. L'effectif le plus important de capture a été atteint fin mai avec 23 captures. Globalement, le nombre de captures est à nouveau plus important en fin de saison. Cette tendance se retrouve sur la capture de nouveaux individus. Comme en 2024, plusieurs séances n'ont pas permis la capture de nouveaux individus. 31 individus ont été recapturés au moins une fois, dont 9 à 3 reprises et 1 à 4 (fig. 5). La proportion d'individus recapturés augmente en fin de session (fig.4).



**Figure 3** Évolution des données caractéristiques du milieu au cours de la session 2025. La figure A représente l'évolution du niveau d'eau à partir d'octobre 2024, soit dès les premières séances préliminaires. La figure B (resp. C) représentent l'évolution de la salinité (resp. de la conductivité) durant la session 2025 (relevés préliminaires exclus)



**Figure 4** Proportions d'individus recapturés par séance en 2024 (A) et en 2025 (B).



**Figure 5** Effectifs d'individus recapturés  $x$  fois au cours de la session 2024 (A) et 2025 (B).

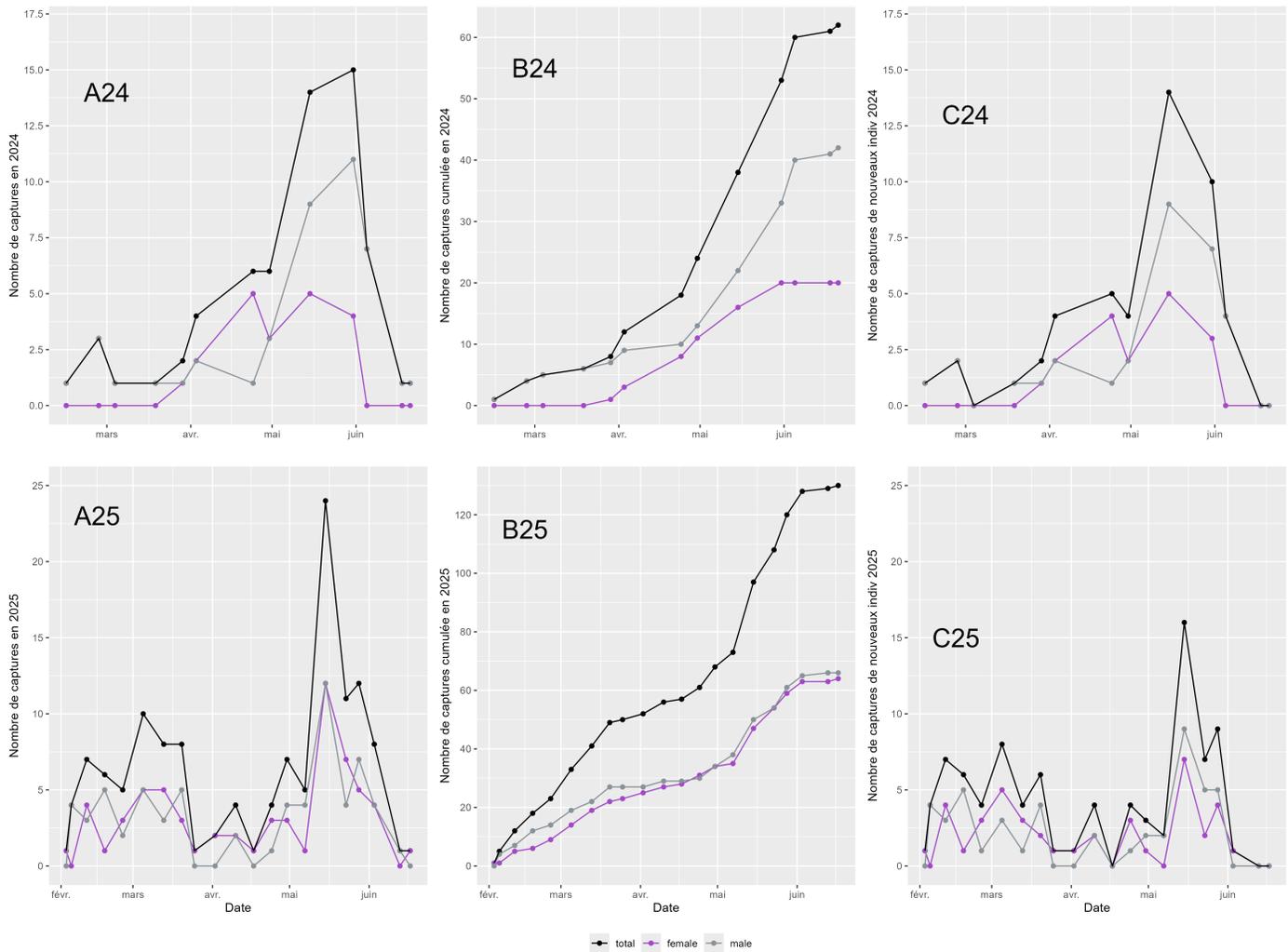
### Hypothèse de fermeture et estimation de la valeur de $N$

#### Session 2024

Le test de fermeture de Stanley et Burnham conduit sur CloseTest donne  $\chi^2 = 13.62$ , 12 degrés de liberté pour une  $p$ -valeur de  $0.326 \gg 0.05$  :  $H_0$  est rejetée ; l'hypothèse d'une population fermée peut-être validée.

Un total de 10 modèles ont été ajustés ( $p, c(\pi, t); F_0$ ). Parmi eux,

4 ont fourni des estimations d' $F_0$  raisonnablement interprétables (les modèles ( $p, F_0 ; p(t), F_0 ; p(\pi), F_0 ; p(\pi, t), F_0 ; i.e.$  ceux qui ne requéraient pas d'estimation de  $c \neq p$  ou de  $c(t)$ ). La valeur d' $F_0$  est estimée à 44 par le modèle avec l'AICc le plus faible, soit  $N=91$  [67-145]<sub>IC95%</sub> (cf. tableau 3). Le second modèle par AICc donne les mêmes valeurs. Les taux de capture sont estimés entre 1% et 16% par le premier modèle, pour une moyenne de 5,2 %.



**Figure 6** Évolution du nombre de captures durant les sessions 2024 en 2025. Les figures A représentent l'évolution du nombre de captures réalisées en 2024 (resp. 2025) ; les figures B le nombre de captures en cumulé et les figures C le nombre d'individus capturés pour la première fois de la session par séance. Les valeurs totales sont illustrées, ainsi que celle en fonction du sexe des individus.

La valeur de  $\pi_A$  est très proche de 0 ( $\approx 10^{-9}$ ) pour les modèles avec hétérogénéité.

**Table 3** Valeurs d' $F_0$  et de  $N$  estimées à partir des captures 2024 pour les 3 modèles (parmi les 4 conservés) avec les valeurs d'AICc les plus faibles.

Modèle	AICc	$F_0$	$F_{0IC-}$	$F_{0IC+}$	$M_c$	$N$	$N_{IC-}$	$N_{IC+}$
$p(t), F_0$	64.9	44	20	98	47	91	67	145
$p(\pi, t), F_0$	69.1	44	20	98	47	91	67	145
$p, F_0$	95.5	51	23	110	47	98	70	157

#### Session 2025

Le test de fermeture donne  $\chi^2 = 34.9$ , 23 degrés de liberté pour une  $p$ -valeur de  $0.053 > 0.05$  :  $H_0$  est rejetée ; l'hypothèse d'une population fermée peut-être validée.

10 modèles ont été ajustés ( $p, c(\pi, t); F_0$ ). Parmi eux, 6 ont fourni des estimations d' $F_0$  raisonnablement interprétables (les modèles  $(p, F_0)$  ;  $(p, c, F_0)$  ;  $(p(c, t), F_0)$  ;  $(p(t), F_0)$  ;  $(p(\pi), F_0)$  ;  $(p(\pi, t), F_0)$  ; *i.e.* ceux qui ne requéraient pas d'estimation de  $c \neq p$ ). La valeur d' $F_0$  est estimé à 56 par le modèle avec l'AICc le plus faible, soit  $N=143$  [119-185]<sub>IC95%</sub>. (*cf.* tableau 4). Le troisième modèle par AICc donne les mêmes valeurs. Les taux de capture sont estimés entre  $\approx 1\%$  et  $16\%$  par le premier modèle, pour une moyenne de  $4,3\%$ . La valeur de  $\pi_A$  est très proche de 0 ( $\approx 10^{-7}$ ) pour les modèles avec hétérogénéité.

**Table 4** Valeurs d' $F_0$  et de  $N$  estimées à partir des captures 2025 pour les 3 modèles (parmi les 6 conservés) avec les valeurs d'AICc les plus faibles.

Modèle	AICc	$F_0$	$F_{0IC-}$	$F_{0IC+}$	$N$	$N_{IC-}$	$N_{IC+}$
$p(t), F_0$	226.4	56	32	98	143	119	185
$p(c, t), F_0$	228.2	113	4	3460	200	117	3573
$p(\pi, t), F_0$	230.5	56	32	98	143	119	185

### Évaluation des bases de données

#### Session 2024

Pour rappel, la base de données de la session 2024 recoupe 47 individus distincts pour 151 signatures. La base de référence est constituée de 2 signatures par individus, soit 94 signatures. Avec  $n = 1000$ , 57000 ((151-94)×1000) tests sont donc réalisés. La quasi-totalité (99.7%) des tests sont réussis sous le seuil des 20 propositions (*i.e.* au moins une des signatures de la base de références se trouve dans les 20 premiers résultats de la comparaison de l'individu-test avec celle-ci). (*cf.* tableau 5)

#### Session 2025

La base de données de la session 2025 recoupe 87 individus distincts pour 228 signatures. La base de référence est constituée au mieux de 2 signatures par individus (parfois 1), pour un total de 156 signatures. 72000 ((228-156)×1000) tests sont réalisés ( $n=1000$ ). Une majorité (96.8%) des tests sont réussis sous le seuil des 20 propositions. (*cf.* tableau 5)

**Table 5** Résultat des évaluations de bases de données de 2024, 2025, et 2024-2025

Base de données	Signatures	$n_{test}$	Top #1	Top #5	Top #20
<b>2024</b>	151	57000	<b>52070</b>	<b>56173</b>	<b>56828</b>
2024 (%)			91	99	100
<b>2025</b>	228	72000	<b>60051</b>	<b>63565</b>	<b>69752</b>
2025 (%)			83	91	97
<b>2024-2025</b>	336	113000	<b>94403</b>	<b>104587</b>	<b>109405</b>
2024-2025 (%)			84	93	97

### Individus retrouvés entre 2020, 2024 et 2025

La comparaison des deux bases de données a permis d'identifier 14 individus ayant été capturés en 2024 et recapturés en 2025, parmi lesquels 5 femelles. Une nouvelle base de données, résultante de la fusion des deux précédentes, a ainsi pu être constituée en prenant soin d'exclure les doublons et en ajoutant des signatures aux individus concernés (ceux en possédant moins de 4 dans leur dossier). En résulte une base composée de 120 individus et de 336 signatures. Cette dernière a été évaluée comme les précédentes, et les résultats de son évaluation sont présentés dans le tableau 5 : une majorité (96.8%) des tests sont réussis sous le seuil des 20 propositions.

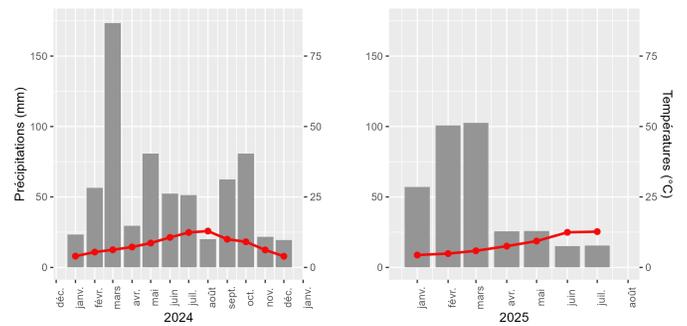
La base de données issue de la session de 2020 a alors pu être comparée à celle nouvellement constituée. 4 individus ont été identifiés comme ayant été capturés durant la session 2020, puis en 2024-2025. 2 ( $\sigma$ ) d'entre eux ont été recapturés uniquement en 2025, 1 ( $\sigma$ ) uniquement en 2024, et un dernier ( $\varphi$ ) a été recapturé à deux reprises durant les deux dernières sessions.

### Discussion

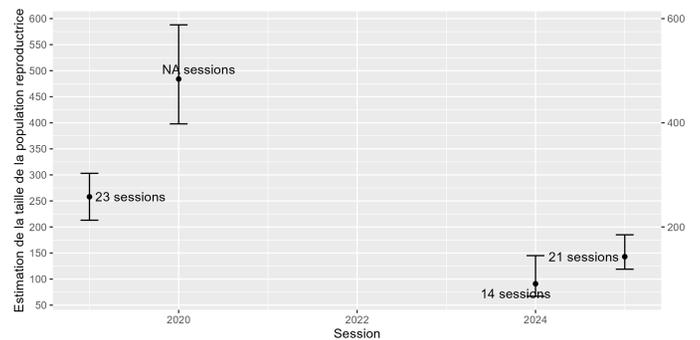
Le protocole de capture-marquage-recapture (CMR) utilisé est reconnu comme étant l'une des méthodes les plus fiables pour le suivi de *T. cristatus* dans son habitat (Arntzen et Teunis 1993). Elle a été utilisée à plusieurs reprises avant 2024 pour l'étude de cette population précise (Olivier et Lombardini in Gendre et Rufay 2005, Renet et Olivier 2010, Renet et Olivier 2012, Renet et al. 2014 (non publié), Pédrone 2019, Duarte 2020). La pression exercée sur la mare principale (5 pièges pour environ 25 m<sup>2</sup> de surface) assure que l'entièreté de celle-ci soit prospectée plus qu'efficacement (Drechsler et Bock 2010). La Société Herpétologique de France recommande en effet un minimum d'1 piège pour 10m<sup>2</sup> (Maillet 2013). Les prospections au troubleau viennent grossir significativement le nombre de captures (tab. 1 et 2). La différence du nombre de captures entre 2024 et 2025 peut s'expliquer par un plus faible nombre de séances de capture, causé par (1) un faible taux de précipitations en début d'année, impliquant une mise en eau plus tardive (voir les diagrammes ombrothermiques fig. 7) ; (2) le manque de disponibilités des opérateurs et opératrices au cours de la session (C. Bravo, com. personnelle). La session de capture a donc *de facto* été écourtée, induisant un nombre de captures plus faible qu'en 2025, alors même que les taux de captures sont relativement similaires entre les deux années (5,3 % en 2024, 4,6% en 2025 en moyenne). Ce nombre de séances de capture plus faible pourrait aussi expliquer le sex-ratio inhabituel de la session 2024. Les tritons crêtés, comme la plupart des urodèles européens du genre *Triturus*, ont habituellement un sex-ratio d'1:1 (Jehle *et al.* 2001). Aucune estimation d' $N_{\varphi}$  n'a été réalisée, le nombre de captures d'individus femelles en 2024 étant inférieur à 30, limite à partir de laquelle il est pertinent de réaliser une modélisation (Kwak et Kim 2017). Toutefois, le sex-ratio des captures de 2025 est quant à lui bien d'1:1. Il est raisonnable de penser que le déséquilibre de 2024 est dû simplement au faible nombre de captures. Le suivi des niveaux d'eau réalisé en 2025 croisé aux pics de nombre de captures vont dans le sens de la littérature : *T. cristatus* apprécie les eaux légèrement profondes, entre 50cm et 1 m (Beebee 1973, Cooke et Frazer 1976, Schoorl et Zuiderwijk 1980). La mare principale semble suffisamment en eau dès mars et jusqu'à juin, période qui se superpose correctement avec celle de reproduction du triton, allant de mars à mai (Fasola et Canova 1992, Griffiths 1997, Arntzen et Teunis 1993) : de ce point de vue, l'hydrométrie n'a pas été un problème au cours de l'année 2025. Toutefois, elle l'a été par le passée (2021/2022/2023) (Sobczak 2021, Renet

et Keller 2022, C. Bravo, com. personnelle). Dans un contexte d'augmentation de la durée et de l'intensité des phénomènes de sécheresse, le manque de précipitations et l'abaissement précoce des niveaux de nappes pourraient constituer un vrai frein à la reproduction et, par conséquent, une vraie menace pour la survie de cette population. La température semble sans surprise corrélée négativement avec l'avancement temporel de la session et le niveau d'eau, schéma typique du fonctionnement des mares temporaires (Griffiths 1997). L'influence de la température de l'eau de la mare sur le comportement et le succès reproductif de *T. cristatus* est plutôt mal documenté. Néanmoins, pour les populations au Nord, des températures de l'air élevé ont tendance à avancer les dates de reproduction, laissant plus de temps aux larves pour se développer (Dervo *et al.* 2016). La salinité de l'eau dépasse quant à elle le seuil de 12 mmol/L à partir duquel un retardement du développement embryonnaire est observé (Wallace 1991). Une étude menée par la Tour du Valat (partenaire scientifique du parc, Anthony Olivier, com. personnelle) a montré que les mares étudiées se situent sur un substrat salé (comme de nombreuses stations dans la région). Par conséquent, cette salinité élevée présente certainement une contrainte à long terme pour *T. cristatus* dans cet habitat, qu'un suivi continu de la salinité des mares permettrait d'évaluer au mieux. L'évolution passée de cette donnée pose aussi question, étant donné que le milieu aurait été fréquenté il y a 20 ans par une population de taille 20x supérieure à celle actuelle : la population avait en effet été estimée à plus de 2900 [2283-3739]<sub>IC95%</sub> individus adultes (Renet et Keller 2022) en 2014. Un changement du fonctionnement hydrologique de la mare pourrait être à l'origine de la dégradation de la qualité du milieu pour la reproduction. Les intervalles de confiance des estimations du nombre d'individus reproducteurs se chevauchant, il est difficile de statuer sur une réelle augmentation de la taille de la population actuelle. Toutefois, les conditions abiotiques semblent avoir été plus propices à la reproduction en 2025, et la présence d'œufs a été notée durant cette dernière session, ce qui n'avait pas été le cas en 2024. Comparé aux données des derniers suivis réalisés en 2019 et en 2020, le bilan est moins favorable : la population semble avoir diminuée de moitié (voir fig 8), quand bien-même ces valeurs sont bien inférieures aux estimations de 2014 (Pédrono 2019, Duarte 2020). Si cette diminution de près de 97% de la population initiale peut paraître spectaculaire, la taille actuelle de la population reste en réalité plutôt dans la norme (Hagström 1979, Arntzen et Teunis 1993, Kupfer et Kneitz 2000, Jehle *et al.* 2001, Schwizer 2007, Bogdan *et al.* 2012, Warwick 2021). La plupart des suivis décrits dans la littérature évoquent des populations d'une taille variant entre une et trois centaines d'individus reproducteurs. La dynamique de la population serait alors plutôt celle d'une transition d'une taille extraordinaire à une taille commune. La littérature fait état de plusieurs cas où les populations de Triton crêté oscillent entre des périodes de stabilité et des périodes de déclin (Hagström

1979, Arntzen et Teunis 1993, Baker 1999, Kupfer et Kneitz 2000), qui peuvent être corrélés à l'enchaînement d'années sèches, le processus d'assèchement diminuant significativement la production et les chances de survie des juvéniles chez la plupart des amphibiens (Kupfer et Kneitz 2000). Par ailleurs, des modélisations réalisées à la fin des années 90 suggèrent qu'une population serait viable à partir d'un seuil de 40 femelles (Halley *et al.* 1996) : le nombre de captures de femelles suffit à confirmer que la population de Trinquetaille est au niveau de ce seuil (40 captures de femelle exactement en 2025).



**Figure 7** Diagrammes ombrothermiques allant de janvier 2024 à décembre 2024 (gauche) puis de janvier 2025 à juillet 2025 (droite), soit la fin de cette seconde session. Les précipitations sont plus faibles en 2024 en début d'année, mais globalement la pluviométrie est plus importante qu'en 2025. *Données Météo France.*



**Figure 8** Évolution des estimations du nombre d'individus investis dans la reproduction au cours des 4 dernières sessions réalisées. D'après Pédrono 2019 (resp. Duarte 2020) pour les données de 2019 (resp. 2020)

Les identifications croisées entre 2020, 2024 et 2025 ont permis d'estimer au moins l'âge du plus vieux individu à  $8 \pm 1$  an. Les individus capturés dans l'eau sont ceux qui s'investissent dans la reproduction, soit minimum 2 ans après leur naissance (Francillon-Vieillot *et al.* 1990, Arntzen et Teunis 1993), et maximum 4 (Miaud 1991). Les individus trouvés en 2020 et retrouvés

en 2025 ont donc au minimum 7 ans. *T. cristatus* est une espèce de grande longévité, généralement de plus de 10 ans (Francillon-Vieillot *et al.* 1990, Miaud 1991, Arntzen et Teunis 1993, Warwick 2021). Un suivi en 2026 permettrait de constituer une première ébauche de la pyramide des âges de la population.

Concernant l'identification via l'<sup>3</sup>S et la comparaison des bases de données, cette méthode se révèle toujours particulièrement adaptée pour ce suivi. Cet aspect du présent travail évoqué ici est à destination des gestionnaires et des collectivités qui pourraient vouloir reproduire ou adapter ce protocole. Le logiciel étant en open-source et gratuit, il est aisé de se le procurer et est particulièrement adapté pour l'identification de *T. cristatus*, comme le montre les résultats présentés dans le tableau 5. Une des limites de cette méthode est qu'elle peut produire un nombre important de faux négatifs (Sannolo *et al.* 2016), notamment lorsque les individus possèdent trop peu de signatures ou que les photos sont de mauvaises qualités, comme c'est le cas pour la base de 2020. Ainsi, il y existe une certaine probabilité que des individus capturés en 2020 et recapturés en 2024/2025 n'aient pas été identifiés comme tel. Il est toutefois peu probable que les bases de données de 2024 et 2025 possèdent des doublons, chaque individu ayant au minimum 2 signatures (pour 2024, cela est impossible, pour 2025, la probabilité est de  $0.03^2 = 0.0009$ , soit 1‰). Le nombre de faux positifs, dépendant de l'opérateur humain qui réalise l'association visuelle finale de deux signatures au même individu, est quant à lui toujours très faible. L'utilisation d'<sup>3</sup>S Straighten permet aussi une meilleure identification lorsque certaines photos prises sur le terrain montrent des individus courbés (Rosa *et al.* 2020). La dernière limite ayant été constatée lors des comparaisons 2020 - 2024/2025 est la très légère variation de la taille des tâches des individus, un phénomène déjà remarqué par Arntzen et Teunis 1993 et appuyé par Warwick 2021 dans sa thèse. Sur des très longues périodes, ces petites variations pourraient venir diminuer la fiabilité du programme, et potentiellement augmenter à nouveau le nombre de faux négatifs lors des comparaisons entre sessions consécutives.

Si la taille de la population et son âge ne sont donc pas forcément préoccupants, l'isolation génétique de celle-ci pourrait représenter une réelle menace : un axe de développement pourrait être d'évaluer la diversité génétique de la population, et de comparer sa taille de population effective  $N_e$  à  $N$ , comme proposé par Jehle *et al.* 2001 ; tout en recherchant les potentiels goulets d'étranglements génétiques passés ou actuel. L'excentricité de cette population vis-à-vis de son aire de répartition justifierait aussi une étude génétique : la probabilité que cette population ait été isolée suffisamment longtemps pour posséder certaines spécificités évolutives augmentant chez les populations en limite d'aire de distribution (Schoorl et Zuiderwijk 1980).

## Conclusion & Perspectives

La population de triton crêté de Trinquetaille se distingue par sa localisation à l'extrême-sud de son aire de répartition et par son développement fortement lié à l'hydrologie de mares temporaires. Après 3 années d'impossibilité de suivi, un protocole CMR a à nouveau été mis en place en 2024 et en 2025. Les deux sessions de capture réalisées ont mis en évidence la présence d'œufs. Un suivi des conditions du milieu réalisé en 2025 a permis de s'assurer que l'hydrométrie des mares ne mettait pas en péril un renouvellement de la population, mais a mis en lumière que leur salinité dépassait un seuil impactant le développement embryonnaire. Bien que faible, l'évolution du nombre de captures n'a pas montré de défaut dans le protocole suivi, et l'évaluation des bases de données constituées pointent elle aussi la fiabilité du processus de photo-identification. L'utilisation de modèles de population fermée a été confirmée pour les deux sessions par des tests statistiques. Ces modélisations ont permis d'évaluer la taille de la population d'adultes reproducteurs à environ une centaine d'individus. Comparé aux estimations des années précédentes, ce nombre peut paraître faible ; mais au regard des tailles de populations recensées dans la littérature, cette valeur est plutôt conforme. Elle dépasse même de justesse le seuil de 40 femelles reproductrices nécessaire à la viabilité d'une population évoqué par Halley *et al.* 1996. L'ancienneté des données disponibles ne permet pas encore d'estimer si la population souffre d'une mortalité précoce, mais un suivi d'une année supplémentaire permettrait de s'assurer que certains individus dépassent bien la longévité moyenne.

De façon générale, les résultats présentés ici tendent à étayer la nécessité de poursuivre le suivi de cette population. Une année supplémentaire d'étude permettrait l'utilisation de modèles plus complexes, prenant en compte des phases d'ouvertures de la population (de type robust design par exemple, déjà utilisé en 2014 (P. Priol, com. personnelle)). Ce type de modèles permettraient de mettre en évidence le renouvellement de la population. Un suivi des caractères morphologiques (taille, poids), pourrait aussi s'avérer pertinent. En 2024, un triton malade a été retrouvé, certainement touché par un problème d'osmorégulation dû à des taux de salinité trop élevés. En 2025, un individu ayant du mal à nager et restant en surface a été capturé à l'épuisette à deux reprises. Un suivi de ces caractères aurait donc un double enjeu : elle permettrait d'attester de la menace effective que représente la salinité sur cette population, et de potentiellement mettre en évidence des caractères phénotypiques inédits qui laisseraient penser soit à une spécificité génétique de cette population, soit à une dégradation de leur état de santé. Enfin, des prospections menées de nuit, avec d'autres méthodes, permettraient peut-être de pallier au problème du faible nombre de captures, et d'effectuer un suivi des juvéniles. L'établissement de connaissances plus poussées sur cette population permettrait de mieux estimer la

---

pyramide des âges, le sex-ratio et la dynamique actuelle de cette population, et ainsi son état de conservation et ses vulnérabilités.

## Remerciements

Les auteurs remercient chaleureusement Julien Renet (Fauna Studium) et Pauline Priol (StatiPOP) pour leurs conseils précieux pour l'analyse et l'interprétation des données, Anthony Olivier et son équipe de la Tour du Valat pour leur collaboration et leur investissement, ainsi que Lucie Schaeffer pour la réalisation du suivi 2024.

La manipulation des individus a nécessité l'obtention d'une autorisation de capture à des fins scientifiques d'espèces animales protégées.

## Contact

Pour toute demande ou question : Charles Bravo, Chargé de mission Natura 2000 sites Rhodaniens Rhône Aval - Petit Rhône - Marais de l'Île Vieille - c.bravo@parc-camargue.fr

---

## References

- Arntzen, J. et Teunis, S. 1993. A six year study on the population dynamics of the crested newt (*Triturus cristatus*) following the colonization of a newly created pond. *Herpetological Journal* .
- Astruc, G., Miaud, C., Besnard, A. et Barrioz, M. 2021. Le déclin alarmant des amphibiens de France: L'exemple étayé de la Normandie. *Bulletin de la Société herpétologique de France* , 57–74.
- Baker, J. M. 1999. Abundance and survival rates of great crested newts (*Triturus cristatus*) at a pond in central England monitoring individuals. *Herpetological Journal* **9**, 1–8.
- Beebee, T. J. 1973. Observations concerning the decline of the British amphibia. *Biological Conservation* **5**, 20–24.
- Bogdan, H. V., Badar, L. et Popovici, A. M. 2012. Population dynamics of *Triturus cristatus* and *Lissotriton vulgaris* (Amphibia) in an aquatic habitat from Banat region, Romania. *Herpetologica Romanica* .
- Cooke, A. et Frazer, J. 1976. Characteristics of newt breeding sites. *Journal of Zoology* **178**, 223–236.
- Denoël, M. 2012. Newt decline in western Europe: highlights from relative distribution changes within guilds. *Biodiversity and Conservation* **21**, 2887–2898.
- Denoël, M., Perez, A., Cornet, Y. et Ficetola, G. F. 2013. Similar local and landscape processes affect both a common and a rare newt species. *PLoS One* **8**, e62727.
- Dervo, B. K., Bærum, K. M., Skurdal, J. et Museth, J. 2016. Effects of temperature and precipitation on breeding migrations of amphibian species in southeastern Norway. *Scientifica* **2016**, 3174316.
- Drechsler, A. et Bock, D. 2010. Ortmann's funnel trap—a highly efficient tool for monitoring amphibian species. *Herpetology notes* **3**, 13–21.
- Duarte, P. 2020. *Estimations des paramètres démographiques d'une population de Triton crêté (Triturus cristatus) dans les Bouches du Rhône (13)*. Mémoire de Master, Université Rennes 1.
- Fasola, M. et Canova, L. 1992. Residence in water by the newts *Triturus vulgaris*, *T. cristatus* and *T. alpestris* in a pond in northern Italy. *Amphibia-Reptilia* **13**, 227–233.
- Francillon-Vieillot, H., Arntzen, J. et Geraudie, J. 1990. Age, growth and longevity of sympatric *Triturus cristatus*, *T. marmoratus* and their hybrids (Amphibia, Urodela): a skeletochronological comparison. *Journal of Herpetology* , 13–22.
- Gendre, T. et Rufray, X. 2005. Confirmation de la présence d'une population de tritons crétes *Triturus cristatus* à la capelle-et-masmolène (Gard). *Bulletin Meridionalis* **7**, 64–71.
- Gent, T. 2001. The conservation of the great crested newt *Triturus cristatus* in the UK. *Rana* **4**, 295–305.
- Griffiths, R. A. 1997. Temporary ponds as amphibian habitats. *Aquatic Conservation: Marine and freshwater ecosystems* **7**, 119–126.
- Hagström, T. 1979. Population ecology of *Triturus cristatus* and *T. vulgaris* (Urodela) in SW Sweden. *Ecography* **2**, 108–114.
- Halley, J., Oldham, R. et Arntzen, J. 1996. Predicting the persistence of amphibian populations with the help of a spatial model. *Journal of applied ecology* , 455–470.
- Jehle, R., Arntzen, J., Burke, T., Krupa, A. et Hödl, W. 2001. The annual number of breeding adults and the effective population size of syntopic newts (*Triturus cristatus*, *T. marmoratus*). *Molecular Ecology* **10**, 839–850.
- Kupfer, A. et Kneitz, S. 2000. Population ecology of the great crested newt (*Triturus cristatus*) in an agricultural landscape dynamics, pond fidelity and dispersal. *Herpetological Journal* .
- Kwak, S. G. et Kim, J. H. 2017. Central limit theorem: the cornerstone of modern statistics. *Korean journal of anesthesiology* **70**, 144.
- Laake, J. 2013. RMark: An R interface for analysis of capture-recapture data with MARK. AFSC Processed Rep. 2013-01, Alaska Fish. Sci. Cent., NOAA, Natl. Mar. Fish. Serv., Seattle, WA.
- Maillet, G. 2013. Protocole commun de suivi des Amphibiens des mares à l'aide d'Amphicaps. Tech. rep., Réserve Nationale de France, Groupe "Amphibiens et Reptiles" - En partenariat avec la Société Herpétologique de France.
- Marchand, M.-A., Roy, C., Renet, J., Delauge, J., Meyer, D. et Hayot, C. 2017. Liste rouge régionale des amphibiens et reptiles de Provence-Alpes-Côte d'Azur. *Conservatoire d'espaces naturels Provence-Alpes-Côte d'Azur, Aix-en-Provence, France* **14**.
- Miaud, C. 1991. Essai de synthèse sur les caractéristiques démographiques des tritons du genre *Triturus*. *Bulletin de la Société herpétologique de France* , 1–18.
- Pédrono, 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)*. Mémoire de Master, Université d'Angers.
- R Core Team 2024. R: A language and environment for statistical computing. *R Foundation for Statistical Computing*. (Accessed 24-07-2024).

- Renet, J. et Keller, L. 2022. Rapport d'activité Triton crêté - Étude de distribution des populations en basse vallée du Rhône et paramètre démographique de la population de Trinquetaille. Tech. rep., Conservatoire d'espaces naturels de Provence-Alpes-Côte d'Azur.
- Renet, J. et Olivier, A. 2010. Suivi d'une population de Triton crêté *Triturus cristatus* dans les Bouches-du-Rhône (commune d'Arles). Tech. rep., Conservatoire-Études des Écosystèmes de Provence-Alpes du Sud/Tour du Valat, Aix-en-Provence.
- Renet, J. et 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. *Revue du CEN PACA*, 15–20.
- Rosa, G., Guillaud, F., Priol, P. et Renet, J. 2020. Parameter affecting the i3s algorithm reliability: how does correcting for body curvature affect individual recognition? *Wildlife Research* **48**, 38–43.
- Sannolo, M., Gatti, F., Mangiacotti, M., Scali, S. et Sacchi, R. 2016. Photo-identification in amphibian studies: a test of i3s pattern. *Acta Herpetologica* **11**, 63–68.
- Schoorl, J. et Zuiderwijk, A. 1980. Ecological isolation in *triturus cristatus* and *triturus marmoratus* (amphibia: Salamandridae). *Amphibia-Reptilia* **1**, 235–252.
- Schwizer, T. 2007. *Population dynamics of a subdivided population of the crested newt (Triturus cristatus)*. Mémoire de Master, University of Zurich.
- Sobczak, L. 2021. *Synthèse bibliographique sur l'état de conservation du Triton crêté (Triturus cristatus) dans la zone aval de la basse vallée du Rhône*. Mémoire de Master, Université Claude Bernard - Lyon 1.
- Stanley, T. R. et Burnham, K. P. 1999. A closure test for time-specific capture-recapture data. *Environmental and Ecological Statistics* **6**, 197–209.
- Stanley, T. R. et Richards, J. D. 2005. Software review: a program for testing capture-recapture data for closure. *Wildlife Society Bulletin* **33**, 782–785.
- Wallace, H. 1987. Abortive development in the crested newt *triturus cristatus*. *Development* **100**, 65–72.
- Wallace, H. 1991. The development of *triturus cristatus* under osmotic stress. *Roux's archives of developmental biology* **200**, 58–60.
- Warwick, T. 2021. *Population dynamics of a breeding population of great crested newts (Triturus cristatus) in Lincolnshire, UK*. Thèse de Doctorat, University of Lincoln.
- White, G. C. et Burnham, K. P. 1999. Program mark: survival estimation from populations of marked animals. *Bird study* **46**, S120–S139.
- Wielstra, B., Sillero, N., Vörös, J. et Arntzen, J. W. 2014. The distribution of the crested and marbled newt species (amphibia: Salamandridae: *Triturus*)—an addition to the new atlas of amphibians and reptiles of europe. *Amphibia-Reptilia* **35**, 376–381.