

Bulletin de la Société Herpétologique de France

2^e trimestre 2006

N° 118



ISBN 0754-9962

Bull. Soc. Herp. Fr. (2006) 118

BULLETIN DE LA SOCIÉTÉ HERPÉTOLOGIQUE DE FRANCE

2^e trimestre 2006

N° 118

SOMMAIRE

- **Rôle de la communication interspécifique dans la ségrégation spatiale chez les Urodèles sympatriques *Calotriton (Euproctus) asper* et *Salamandra salamandra* (Salamandridae) [en anglais]**
Olivier GUILLAUME5-16
- **Revue et nouvelles données sur la sensibilité à la lumière et orientation non-visuelle chez *Proteus anguinus*, *Calotriton asper* et *Desmognathus ochrophaeus* (Amphibiens urodèles hypogés)**
Peter A. SCHLEGEL, Wolfgang BRIEGLEB, Boris BULOG
et Sebastian STEINFARTZ17-47
- **Sensibilité au rayonnement solaire global chez les œufs de deux espèces de tritons en sympatrie : le Triton marbré (*Triturus marmoratus*) et le Triton palmé (*Triturus helveticus*)**
Maxime BONHOMME, Laurent BARAILLÉ, Brigitte CROUAU-ROY
et Alexandre RIBÉRON49-55
- **Ténacité au site de reproduction chez la Salamandre tachetée *Salamandra salamandra* : un quart de siècle d'observations dans une métapopulation isolée d'un milieu xérique [en anglais]**
M. R. WARBURG57-74
- **Phénologie et facteurs climatiques de déclenchement de la migration de la Salamandre tachetée *Salamandra s. terrestris***
Stéphane BELLENOUE, Vincent TERNOIS, Carine BRYSELBOUT
et Pierre JOLY75-96
- **Résumé de thèse**97-101
- **Compte rendu**102-104
- **Annonce**105

**BULLETIN DE LA SOCIÉTÉ HERPÉTOLOGIQUE
DE FRANCE**

2nd quarter 2006

No 118

CONTENTS

- **Role of interspecific communication on spatial segregation in the sympatric Salamanders *Calotriton asper* and *Salamandra salamandra* (Amphibia: Salamandridae) [in English]**
Olivier GUILLAUME5-16
- **Review and new data on light sensitivity and non-visual orientation in *Proteus anguinus*, *Calotriton asper* and *Desmognathus ochrophaeus* (Hypogean Amphibian; Urodela)**
Peter A. SCHLEGEL, Wolfgang BRIEGLEB, Boris BULOG
and Sebastian STEINFARTZ17-47
- **Sensitivity to solar radiations in eggs of two sympatric newt species: The marbled newt (*Triturus marmoratus*) and the palmed newt (*Triturus helveticus*)**
Maxime BONHOMME, Laurent BARAILLÉ, Brigitte CROUAU-ROY
et Alexandre RIBÉRON49-55
- **Breeding site tenacity in the fire Salamander *Salamandra salamandra*: a quarter of a century observations in a xeric-inhabiting isolated metapopulation [in English]**
M. R. WARBURG57-74
- **Phenology and climatic factors leading to migration of the Fire Salamander *Salamandra s. terrestris***
Stéphane BELLENOUE, Vincent TERNOIS, Carine BRYSELBOUT
and Pierre JOLY75-96
- **PhD Summary**97-101
- **Report**.....102-104
- **Announcement**105

Role of interspecific communication on spatial segregation in the sympatric Salamanders *Calotriton asper* and *Salamandra salamandra* (Amphibia: Salamandridae)

by

Olivier GUILLAUME

Laboratoire souterrain, 09200 Saint Girons, France
guillaume.olivier-myriam@wanadoo.fr

Summary - *Calotriton asper* and larvae of *Salamandra salamandra* are sympatric in the Pyrenees. However, they are rarely observed together in the same part of the stream. The hypothesis of a spatial segregation between these two species due to interspecific communication was tested. Two choice tests showed that *S. salamandra* larvae avoid *C. asper* adults when these are detectable using vision and/or information carried by water flow. On the other hand, *C. asper* adults were attracted by *S. salamandra* larvae, when they could be detected using vision only, and both vision and information carried by water flow, but *S. salamandra* larvae were not attractive with non visual cues. Furthermore, attraction occurred only when test *C. asper* adults were fasting. I argued that interspecific attraction-avoidance may be linked to predator-prey relationship and competition for food, and that these interactions would lessen the likelihood of co-occurring situations.

Key-words: Competition for food, *Calotriton (Euproctus) asper*, Interspecific communication, Predator-prey relationship, *Salamandra salamandra*, Salamander, Spatial distribution.

Résumé - Rôle de la communication interspécifique dans la ségrégation spatiale chez les Urodèles sympatriques *Calotriton (Euproctus) asper* et *Salamandra salamandra* (Salamandridae). *C. asper* et *S. salamandra* sont sympatriques dans les Pyrénées. Cependant, on les observe rarement dans les mêmes parties du cours d'eaux. L'hypothèse d'une ségrégation spatiale entre ces deux espèces dépendante d'une communication interspécifique a été testée expérimentalement. Des tests à double-choix ont montré que les larves de *S. salamandra* évitent les *C. asper* adultes lorsque ceux-ci étaient détectables par la vision et/ou par l'information véhiculée par l'eau courante. Par ailleurs, les *C. asper* adultes ont été attirés par les larves de *S. salamandra*, qu'ils ont détectés par la vision. Cette attraction ne s'est produite que lorsque les *C. asper* adultes étaient à jeun. Ces mêmes larves ne se sont pas montrées attractives lorsque les *C. asper* n'ont pu recourir qu'à l'information non visuelle. J'argumente l'hypothèse que la combinaison attraction-évitement relève de relations proie-prédateur et d'une compétition alimentaire et que ces interactions interspécifiques limitent la probabilité d'une coexistence des deux espèces en milieu naturel.

Mots-clés : Communication interspécifique, Compétition alimentaire, Distribution spatiale, *Calotriton (Euproctus) asper*, Relation proie-prédateur, *Salamandra salamandra*, Urodèles.

I. INTRODUCTION

The salamander *Calotriton asper* (previously in the genus *Euproctus*, see Carranza & Amat 2005) is endemic to the Pyrenees. Adults and larvae live in piedmont and mountain springs and streams from 250 m to 2500 m altitude (Clergue-Gazeau 1971). *Salamandra salamandra* is a sympatric salamander, which have a larger geographical distribution area that covers France and Iberia (Joly 1989). In the Pyrenees, this salamander can be observed up to 2300 m. Larvae develop in various aquatic habitats, while adults are terrestrial. Therefore, we often found *C. asper* and *S. salamandra* larvae in the same habitats. However, we rarely observe them together in the same part of the stream (Montori 1988, personal data). According to Montori, there is a spatial exclusion, which could be the consequence of a unidirectional predation pressure from *C. asper* adults on *S. salamandra* larvae. The author also showed that *S. salamandra* larvae constitute a tiny part of the *C. asper* adult's diet and both species prey mainly on Diptera and Ephemeroptera larvae. *S. salamandra* larvae and *C. asper* adults may thus interact through both predation and competition.

Many animals, which face predation, respond by prey defence mechanisms to reduce the predation risk (Lima 1998). Prey defences can combine either avoidance mechanisms, which reduce the likelihood of detection by a predator, or antipredator mechanisms, which reduce predator success after the detection has occurred (Sih 1985, Brodie *et al.* 1991). For prey defence, some Amphibians have acquired the ability to detect their predators and subsequently depress their activity, seek shelter or take to flight (Jacobs & Taylor 1992, Whitham & Mathis 2000, Chivers *et al.* 2001, Maerz *et al.* 2001). For example, in the genus *Plethodon*, salamanders avoid cues either from predators or from sufferer conspecifics (Mathis & Lancaster 1998, Madison *et al.* 1999, Maerz *et al.* 2001, Madison *et al.* 2002). Unidirectional species-specific avoidance occurs also between species in competition when one dominates the other (Ovaska & Davis 1992).

Consequences of avoidance mechanisms on spatial distribution of species, which interact through predation and competition, have been shown in some salamanders (Jaeger & Gergits 1979, Ovaska & Davis 1992, Rissler *et al.* 2004). I inferred that predation pressure may not be the only factor which can explain the apparent spatial exclusion between *C. asper* adults and *S. salamandra* larvae, but more complex interspecific relationships during competition and predation including avoidance mechanisms may also be involved in such distribu-

tion. Thus I investigated the ability of both species for interspecific recognition and their subsequent response.

II. MATERIALS AND METHODS

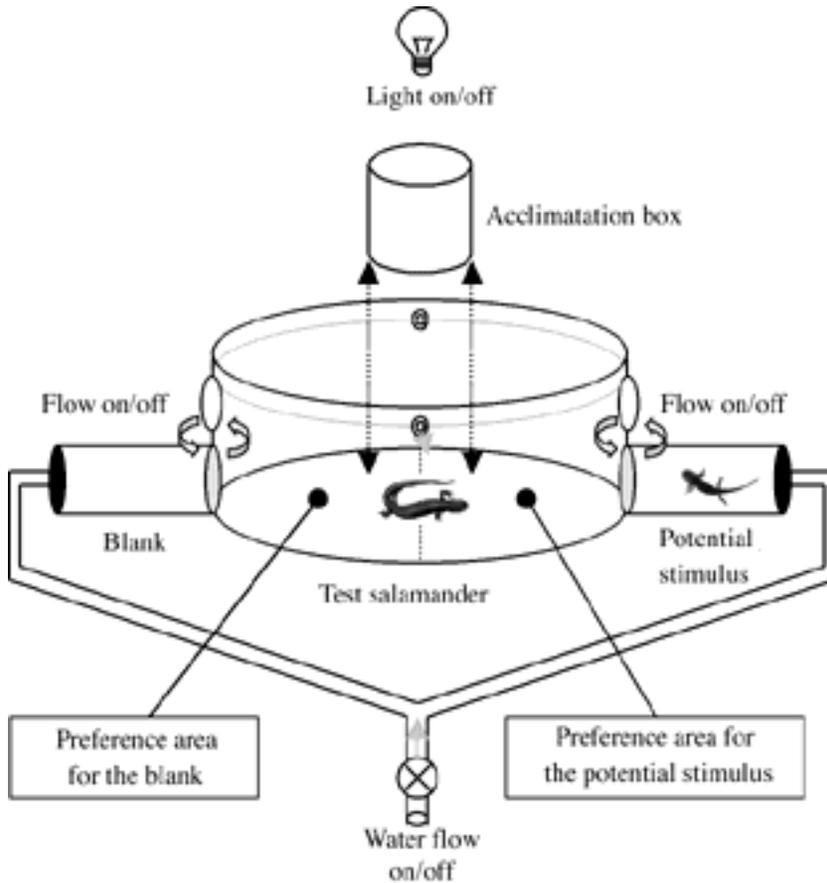


Figure 1 : Conditions expérimentales générales imposées au cours des tests à double choix. Les tests sont réalisés dans un aquarium circulaire d'un diamètre de 45 cm et rempli d'eau sur une profondeur de 10 cm. Aux deux pôles de l'aquarium se connectent des tubes d'un diamètre de 6 cm et d'une longueur de 20 cm. L'accès entre les tubes et l'aquarium circulaire est interdit aux Urodèles par des plaques transparentes. Celles-ci sont perforées de telle sorte que l'eau peut les franchir. Les deux tubes reçoivent un courant d'eau d'un débit de 90 ml/min. Deux trop-pleins sont disposés de façon symétrique selon un axe perpendiculaire à celui sur lequel sont placés les deux tubes. J'ai délimité pour chacun des deux tubes une zone de préférence ; chacune de ces zones recouvrant la moitié de l'aquarium circulaire. Selon les expériences, les tests sont réalisés avec ou sans courant d'eau, sous la lumière naturelle ou à l'obscurité. Pour acclimater les Urodèles testés aux conditions expérimentales, ceux-ci sont maintenus pendant une

heure avant le début du test sous un dispositif de contention amovible transparent et perforé (diamètre 9 cm, hauteur 15 cm) placé au centre de l'aquarium. Le test débute lorsque ce dispositif est levé. On compte alors le temps passé par chaque Urodèle testé dans chacune des deux zones de préférence.

Figure 1: General experimental conditions used in two-choice tests. The experimental apparatus was a circular aquarium with a diameter of 45 cm, and filled with 10 cm of water. Opposite poles of the circular aquarium were connected to tubes, 6 cm in diameter and 20 cm long. The access between the tubes and the circular aquarium was closed by a transparent and perforated wall so that vision and water flow were possible through it. Both tubes could receive a flow of 90 ml/min controlled by a tap. Two pairs of outlets were symmetrically arranged in the circular aquarium on both sides on the axis perpendicular to the axis where the tubes were situated. I defined for every tube a preference area, each covering half of the circular aquarium. According to experiments, tests were conducted with flows on or off, and under a natural light (light on) or in darkness (light off). To acclimate test salamanders to experimental conditions, they were kept for 1 hour before the test, under a removable, transparent and perforated box (diameter 9 cm, height 15 cm) placed in the centre part of the circular aquarium. Then, I removed the box and counted the time spent by test salamanders in the two preference areas.

S. salamandra larvae were collected in the Mondely lake in Ariège (France) during springs 2000 and 2001. Tested individuals were between 4 and 4.5 cm (total length). *C. asper* adults were collected in a tributary of the Garbet River in Ariège in June 1994. Test individuals measured between 6.5 and 7.5 cm (snout-vent length). All salamanders were maintained in breeding in the "Laboratoire Souterrain de Moulis" (Ariège). There were placed in aquaria supply by karstic water ($11.5\text{ }^{\circ}\text{C} \pm 0.5\text{ }^{\circ}\text{C}$). Species were separated. Salamanders were fed once a week with chironomid larvae, except for *C. asper* used in experiments 3, 6, 8, 10, 12, and 14, which were made fast for 4 weeks before being tested.

Two choice tests were conducted in the laboratory (fig. 1). Each test salamander had the choice between a blank and a potential source of stimuli and I counted the time spent by this test salamander in the preference area for the blank and this for the potential stimuli for 1 hour. I computed the difference score for any test salamander. 15 different salamanders were tested and the series was analysed using the Wilcoxon matched-pairs signed-ranks test (Siegel 1965).

14 different experiments were performed each with a sample size of 15 with different individuals. Experiments varied by the nature of the test salamanders (*S. salamandra* larva, *C. asper* adult), the potential stimulation (*S. salamandra* larva, *C. asper* adult, or blank) and the light and water flow conditions (tab. I). In the first third experiments, I controlled there was no position bias and tested salamanders with two blanks.

Table I : Protocoles expérimentaux pour les 14 expériences réalisées qui diffèrent par l’Urodèle testé, la nature des stimuli potentiels, les conditions de lumière (obscurité-light off ; lumière naturelle light on), et l’existence ou non d’un flux d’eau (flow on/off). Pour la première expérience, on maintient un courant d’eau et les tests sont réalisés à la lumière. Pour vérifier qu’il n’y a aucun biais expérimental lié aux positions relatives des stimuli potentiels, les deux tubes sont vides d’Urodèles (blank), et j’ai recherché si les larves de *S. salamandra* peuvent ou non faire acte de discrimination entre ces deux témoins. Des tests dans des conditions identiques sont réalisés en utilisant des Euproctes comme Urodèles testés. Pour l’expérience 2, ces Euproctes sont nourris régulièrement, alors que pour l’expérience 3, ceux-ci sont maintenus à jeun. Les expériences 4 à 6 sont conduits également avec un flux d’eau et sous une lumière naturelle. Pour l’expérience 4, les urodèles testés sont des larves de *S. salamandra*, et l’un des tube renferme un Euprocte adulte alors que l’autre tube reste sans Urodèle (blank) ; leurs positions relatives étant déterminées de façon aléatoire. Pour les expériences 5 et 6, les urodèles testés sont des Euproctes adultes nourris (expérience 5) et à jeun (expérience 6) ; dans les deux cas l’un des tubes reste vide d’Urodèle, l’autre renferme une larve de *S. salamandra*. Au cours des expériences 7 à 10, pour tester si ces Urodèles peuvent exprimer une discrimination interspécifique en utilisant uniquement la vision, le flux d’eau est interrompu, et les plaques perforées interdisant le passage des Urodèles entre les tubes et l’aquarium circulaire renfermant l’individu testé sont remplacées par des plaques transparentes pleines (flow off). Afin de vérifier qu’il n’existe aucun biais de position dans ces conditions expérimentales, les deux tubes restent vides d’Urodèles, et j’ai testé successivement des larves de *S. salamandra*. (expérience 7) et des Euproctes adultes à jeun (expérience 8). Pour l’expérience 9, j’ai testé des larves de *S. salamandra*, l’un des tubes renfermant un Euprocte adulte, l’autre restant vide d’Urodèles. Dans l’expérience 10, des Euproctes adultes à jeun sont testés alors que l’un des tubes renferme une larve de *S. salamandra*, l’autre restant toujours vide d’Urodèles. Au cours des expériences 11 à 14, j’ai recherché si les modèles-Urodèles choisis font preuve d’une discrimination interspécifique par des mécanismes qui n’impliquent pas la vision mais des informations véhiculées par l’eau. Les tests sont en conséquence réalisés avec courant d’eau et à l’obscurité. Les observations sont menées en utilisant une caméra infra-rouge sous une longueur d’onde de 980 nm. Pour vérifier qu’il n’existe aucun biais de position dans ces conditions expérimentales, les deux tubes restent vides, et j’ai testé successivement des larves de *S. salamandra*, (expérience 11) et des Euproctes adultes à jeun (expérience 12). Enfin, j’ai recherché si dans ces conditions les larves de *S. Salamandra*, distinguent les Euproctes adultes du témoin (expérience 13), et si inversement les Euproctes adultes distinguent dans ces conditions les larves de *S. salamandra* du témoin (expérience 14).

Table I: Specific experimental conditions regards to tested salamanders used, potential stimuli, light and flow supply in each 14 experiments. In the first one, tests were conducted with flows on and under a natural light (light on). To control there was no position bias, both tubes were kept without salamanders (blank), and I investigated whether *S. salamandra* larvae discriminate or not between these two blanks. I also tested in the same conditions *C. asper* adults. First these were regularly fed (experiment 2). Then, they were made to fast before the test (experiment 3). In the experiment 4 to 6, tests were also performed with flows activated and light on. However, in the fourth experiment, I placed in one tube (randomly determined for every test) an *C. asper* adult, the second being still unoccupied (blank). Then, I tested *S. salamandra* larvae. In the following experiments, I placed a *S. salamandra* larva in one of the tubes and I successively tested fed (experiment 5) and fasting (experiment 6) *C. asper*. In experiments 7 to 10, to test whether salamanders exhibit an interspecific discrimination using only visual information, I cut off the flows and I replaced the perforated walls which divided the tubes and the circular aquarium, by non-perforated ones (flow off). To control whether in these conditions, there was no position bias, I kept first both tubes blank, and I successively tested *S. salamandra* larvae (experiment 7) and fasting *C. asper* adults (experiment 8). Then, I placed in one of the two tubes an *C.*

asper adult and I tested *S. salamandra* larvae (experiment 9). In experiment 10, I tested whether fasting *C. asper* adults discriminated between a tube enclosing *S. salamandra* larvae and a blank one. In experiments 11 to 14, to determine the importance of the vision on the interspecific discrimination, tests with water flows on were performed in darkness. Observations were conducted using a camera with a 985 nm infra-red light. To control there was no position bias in these experimental conditions, I kept first both tubes blank and successively tested *S. salamandra* larvae (experiment 11) and fasting *C. asper* adults (experiment 12). Then, I examined whether *S. salamandra* larvae discriminated between *C. asper* adult and a blank (experiment 13) and whether fasting *C. asper* adults discriminated between *S. salamandra* larva and a blank (experiment 14).

N° experiment	Flow	Light	Potential stimulus (versus blank)	Test salamanders
1	ON	ON	Blank	<i>S. salamandra</i> larvae
2	ON	ON	Blank	Fed <i>C. asper</i> adults
3	ON	ON	Blank	Fasting <i>C. asper</i> adults
4	ON	ON	<i>C. asper</i> adult	<i>S. salamandra</i> larvae
5	ON	ON	<i>S. salamandra</i> larva	Fed <i>C. asper</i> adults
6	ON	ON	<i>S. salamandra</i> larva	Fasting <i>C. asper</i> adults
7	OFF	ON	Blank	<i>S. salamandra</i> larvae
8	OFF	ON	Blank	Fasting <i>C. asper</i> adults
9	OFF	ON	<i>C. asper</i> adult	<i>S. salamandra</i> larvae
10	OFF	ON	<i>S. salamandra</i> larva	Fasting <i>C. asper</i> adults
11	ON	OFF	Blank	<i>S. salamandra</i> larvae
12	ON	OFF	Blank	Fasting <i>C. asper</i> adults
13	ON	OFF	<i>C. asper</i> adult	<i>S. salamandra</i> larvae
14	ON	OFF	<i>S. salamandra</i> larva	Fasting <i>C. asper</i> adults

In the fourth one, I tested whether *S. salamandra* larvae discriminate between *C. asper* adult and the blank. Then, I tested whether fed *C. asper* discriminate between *S. salamandra* larvae and the blank (experiment 5). To determine whether the response of *C. asper* change when they are hungry, I also tested fasting ones (experiment 6).

In experiments 7 to 10, I tested whether salamanders exhibit an interspecific discrimination using only visual information when any information carried by water was involved. To control there was no position bias in such conditions, I successively tested *S. salamandra* larvae (experiment 7) and fasting *C. asper* adults (experiment 8) with two blanks. Then, I tested whether *S. salamandra* larvae discriminate between *C. asper* and the blank (experiment 9). In experiment 10, I tested whether fasting *C. asper* adults discriminated between *S. salamandra* larvae and the blank.

In experiments 11 to 14, to determine the relative importance of the vision and information carried by water on interspecific discrimination, tests with water flows on were performed in darkness. I controlled there was no position bias in these conditions (experiments 11 and 12). Then, I tested whether *S. salamandra* larvae discriminated between *C. asper* adult and the blank (experiment 13) and whether fasting *C. asper* adults discriminated between *S. salamandra* larva and the blank (experiment 14).

III. RESULTS

When water flow and light were both on (experiment 1 to 6), *S. salamandra* larvae, fed and fasting *C. asper* adults did not discriminate between the two blanks (Wilcoxon, two-tailed, respectively experiment 1: $T = 56, p > 0.05$; experiment 2: $T = 36, p > 0.05$; experiment 3: $T = 58, p > 0.05$). In experiment 4 (fig. 2), *S. salamandra* larvae spent significantly more time in preference area for the blank than in the preference area for *C. asper* (Wilcoxon, one-tailed, $T = 23, 0.1 < p < 0.025$). Regularly fed *C. asper* did not discriminate between the preference area for *S. salamandra* larvae and the blank (experiment 5: Wilcoxon, two-tailed, $T = 57, p > 0.05$, fig. 3). On the contrary, fasting *C. asper* showed a significant choice for the preference area for *S. salamandra* larvae (experiment 6: Wilcoxon, one-tailed, $T = 8, p > 0.005$, fig. 4).

When the flow was off and light remained on (experiment 7 to 10), neither *S. salamandra* larvae nor fasting *C. asper* discriminated between the two blanks (Wilcoxon, two-tailed, respectively experiment 7: $T = 57, p > 0.05$ and experiment 8: $T = 54, p > 0.05$). In experiment 9, *S. salamandra* larvae spent significantly more time in the preference area for the blank to the preference area for *C. asper* (Wilcoxon, one-tailed, $T = 23, 0.01 < p < 0.025$, fig. 5). Fasting *C. asper* spent significantly more time in the preference area for *S. salamandra* -

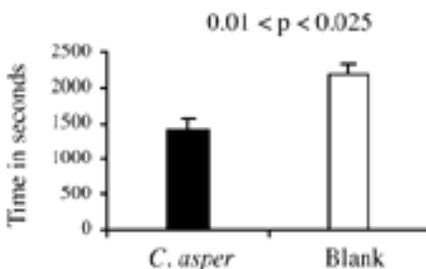


Figure 2 : Temps moyen passé par les larves de *S. salamandra* ($n = 15$) dans la zone de préférence pour les Euproctes adultes et celle du témoin (blank), à la lumière et sous un courant d'eau (expérience 4).

Figure 2: Mean time spent by the test *S. salamandra* larvae ($n = 15$) in the *C. asper* adult's preference area and the blank one, when the flows and light were on (experiment 4).

Figure 3 : Temps moyen passé par les Euproctes adultes régulièrement nourris (n = 15) dans la zone de préférence pour les larves de *S. Salamandra* et celle du témoin, à la lumière et sous un courant d'eau (expérience 5).

Figure 3: Mean time spent by the regularly fed test *C. asper* adults (n = 15) in the *S. Salamandra* larvae preference area and the blank one, when the flows and light were on (experiment 5).

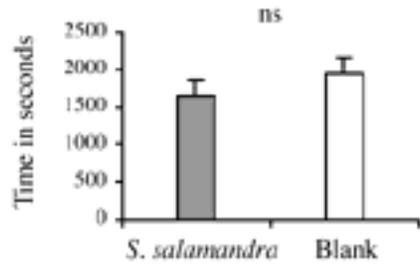


Figure 4 : Temps moyen passé par les Euproctes adultes à jeun (n = 15) dans la zone de préférence pour les larves de *S. Salamandra* et celle du témoin, à la lumière et sous un courant d'eau (expérience 6).

Figure 4: Mean time spent by the fasting test *C. asper* adults (n = 15) in the *S. Salamandra* larvae preference area and the blank one, when the flows and light were on (experiment 6).

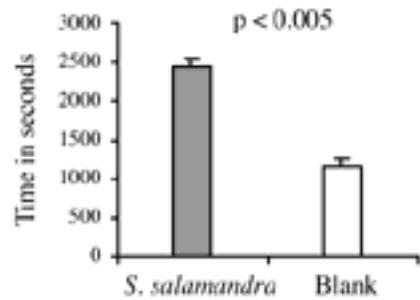


Figure 5 : Temps moyen passé par les larves de *S. Salamandra* (n = 15) dans la zone de préférence pour les Euproctes adultes et celle du témoin (blank), à la lumière et sans courant d'eau (expérience 9).

Figure 5: Mean time spent by the test *S. Salamandra* larvae (n = 15) in the *C. asper* adults preference area and the blank one, when the flows were off and the light remained on (experiment 9).

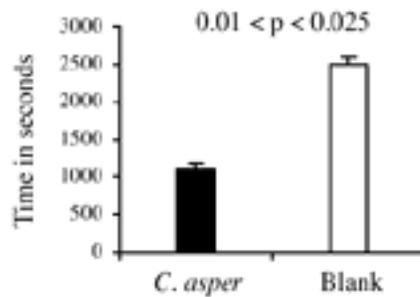
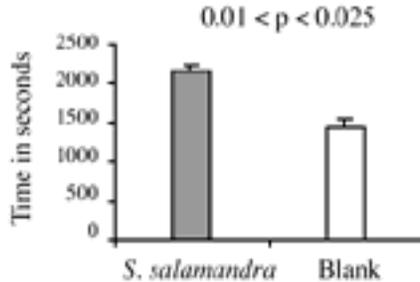


Figure 6 : Temps moyen passé par les Euproctes adultes à jeun (n = 15) dans la zone de préférence pour les larves de *S. Salamandra* et celle du témoin, à la lumière et sans courant d'eau (expérience 10).

Figure 6: Mean time spent by the fasting test *C. asper* adults (n = 15) in the *S. Salamandra* larvae preference area and the blank one, when the flows were off and the light remained on (experiment 10).



dra larvae than for the blank (experiment 10: Wilcoxon, one-tailed, T = 21, 0.01 < p < 0.025, fig. 6).

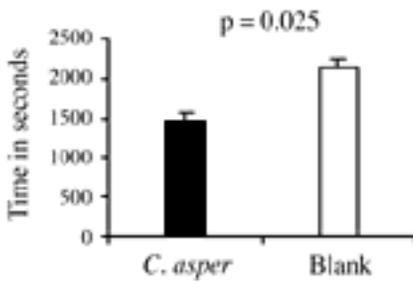


Figure 7 : Temps moyen passé par les larves de *S. Salamandra* (n = 15) dans la zone de préférence pour les Euproctes adultes et celle du témoin, à l'obscurité et sous un courant d'eau (expérience 13).

Figure 7: Mean time spent by the test *S. Salamandra* larvae (n = 15) in the *C. asper* adults preference area and the blank one, when the flows were on and in darkness (experiment 13).

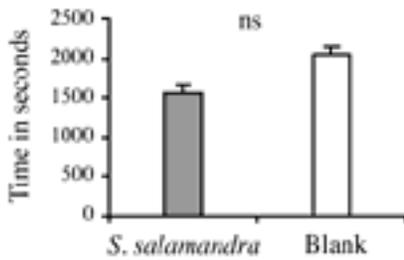


Figure 8 : Temps moyen passé par les Euproctes adultes à jeun (n = 15) dans la zone de préférence pour les larves de *S. Salamandra* et celle du témoin, à l'obscurité et sous courant d'eau (expérience 14).

Figure 8: Mean time spent by the fasting test *C. asper* adults (n = 15) in the *S. Salamandra* larvae preference area and the blank one, when the flows were on and in darkness (experiment 14).

In darkness, when the flow was on (experiment 11 to 14), *S. salamandra* larvae and fasting *C. asper* did not make a choice between the two blanks (Wilcoxon, two-tailed, respectively experiment 11: $T = 60$, $p > 0.05$, and experiment 12: $T = 58.5$, $p > 0.05$). *S. salamandra* larvae again spent significantly more time in the preference area for the blank than in the preference area for *C. asper* (experiment 13: Wilcoxon, two-tailed, $T = 25$, $p = 0.025$, fig. 7). In experiment 14, fasting *C. asper* did not discriminate between the preference area for *S. salamandra* larvae and the blank (Wilcoxon, two-tailed, $T = 52$, $p > 0.05$, fig. 8).

IV. DISCUSSION

Several conclusions can be obtained from these results: First, fed *C. asper* adults did not show interest in *S. salamandra* larvae but when they were hungry *S. salamandra* larvae attract them. They seemed to localise them only by vision. On the contrary, *S. salamandra* larvae avoided *C. asper* adults. Interspecific cues used to detect them were visual and also certainly chemical since they were able to localise them in a flow even in darkness.

What can be the alternative hypothesis, which can explain this attraction-avoidance ? In some other salamanders, apparent attraction to conspecific or congeneric can occur in the

context of territoriality, where the resident might be interested in examining the intruder or the converse (Jaeger 1981, Jacobs & Taylor 1992, Anthony 1993, Jaeger & Gabor 1993; Simons *et al.* 1997). However, there no evidence that *C. asper* exhibit territorial defence using behavioural or chemical cues (Guillaume & Cavagnara 1998, Guillaume 2000). Thus, the attraction-avoidance between *C. asper* and *S. salamandra* larvae do not probably result from a combined territorial assessment-advertisement process.

Ours findings argue for a motivation to feed from *C. asper* adults since they respond to *S. salamandra* larvae stimuli only when they were hungry. An alternative possibility is that attraction-avoidance between *C. asper* and *S. salamandra* result from competition relationships. Indeed, both salamanders feed on Diptera and Ephemeroptera larvae (Montori 1988). The presence of *S. salamandra* larvae may be used as an indicator of Invertebrate food source to *C. asper* adults or these may be interested in examining a potential competitor for food. Inversely, *S. salamandra* larvae may avoid a dominant competitor. Such unidirectional species-specific avoidance has ever been found in salamanders between species in asymmetric competition (Ovaska & Davis 1992).

Furthermore, *C. asper* is known to exert a predation pressure on *S. salamandra* (Montori 1988). The ability of *C. asper* to respond to stimuli from preys has been investigated by Uiblein and co-workers (Uiblein 1992; Uiblein *et al.* 1992). They demonstrated that *C. asper* show directed visually dominated approach behaviour with preys, such as Chironomid larvae, even if they can also locate them using chemical senses. In the present study, *C. asper* respond to visual stimulation from *S. salamandra* larvae but there was no evidence that they used chemical cues to locate them. According to Montori (1988) *S. salamandra* larvae constitute a tiny part of the *C. asper* adult's diet. *S. salamandra* larvae would be thus chance preys for *C. asper* because their chemical detection mechanisms would be inefficient or allocate complex detection mechanism of such preys would be inconsistent. In such context of predation, the avoidance response of *S. salamandra* could be interpreted as an antipredator behaviour. Avoidance mechanisms by preys are well documented for some salamanders like plethodontids. In the genus *Plethodon*, salamanders appears to respond to different types of chemical cues (1) cues exclusively from predators, (2) alarm signals from wounded conspecifics and/or heterospecifics, (3) distress chemicals from stressed, but not injured conspecifics, (4) cues from predators that have recently fed on conspecific preys and (5) cues requiring chemicals from both the predator and the prey (Jacobs & Taylor 1992, Mathis & Lances-

ter 1998, Madison *et al.* 1999, Whitham & Mathis 2000, Chivers *et al.* 2001, Maerz *et al.* 2001, Madison *et al.* 2002). The ability of *S. salamandra* to detect cues from *C. asper* and subsequently take to flight before being detected would be an efficient antipredator process which can explain the tiny rate of *S. salamandra* larvae in *C. asper* diet.

To conclude, this study demonstrates that *S. salamandra* avoid chemical and visual cues from *C. asper*. Further investigations must determine whether this is a species-specific response. Nevertheless, the spatial segregation exhibited by *S. salamandra* larvae inside the habitat by avoiding places occupied by *C. asper* would reduce either the risk of predation and unfavourable asymmetric competition and thus increase its chance of survival. These interactions correlated with a predation pressure on *S. salamandra* larvae by *C. asper* would lessen the likelihood of co-occurring situations in natural habitats.

Acknowledgments - This study was supported by the “Communauté de Travail des Pyrénées - Conseil Régional de Midi-Pyrénées”. I wish to thank the staff of the cave-laboratory in Moulis for research facilities and technical assistance.

V. REFERENCES

- Brodie E.D. Jr, Formanowicz D.R. & Brodie E.D. III. 1991 - Predator avoidance and antipredator mechanisms: distinct patchways to survival. *Ethol. Ecol. Evol.*, 3: 73-77.
- Carranza S. & Amat F. 2005 - Taxonomy, biogeography and evolution of Euproctus (Amphibia: Salamandridae), with the resurrection of the genus *Calotriton* and the description of a new endemic species from Iberian Peninsula. *Zool. J. Linn. Soc.*, 145: 555-582.
- Chivers D.P., Wildy E.L., Kiesecker J.M. & Blaustein A.R. 2001 - Avoidance response of juvenile Pacific treefrogs to chemical cues of introduced bullfrogs. *J. Chem. Ecology*, 27(8): 1667-1676.
- Clergue-Gazeau M. 1971 - L'Euprocte pyrénéen. Conséquence de la vie cavernicole sur son développement et sa reproduction. *Ann. Spéléol.*, 26(4): 55-960.
- Guillaume O & Cavagnara F. 1998 - Spatial and temporal distribution of *Euproctus asper* from hypogean and epigean populations: experimental and fieldwork studies. *Mém. Biospéol.*, 25: 145-156.
- Guillaume O. 2000 - Importance des communications chimiques dans le comportement social des Urodèles cavernicoles. Comparaison entre un cavernicole strict (*Proteus anguinus*, Proteidae) et un cavernicole facultatif (*Euproctus asper*, Salamandridae) (PhD dissertation). Lyon (France), Claude Bernard University.
- Jacobs A.J. & Taylor D.H. 1992 - Chemical communication between *Desmognathus quadramaculatus* and *Desmognathus monticola*. *J. Herpetol.*, 26(1): 93-95.
- Jaeger R.G. 1981 - Dear enemy recognition and the costs of aggression between salamanders. *Am. Nat.*, 117: 962-974.
- Jaeger R.G. & Gabor C.R. 1993 - Intraspecific chemical communication by a territorial salamander via the postcloacal gland. *Copeia*, 1993(4): 1171-1174.

- Joly J. 1989 - *Salamandra salamandra*. In: Atlas de répartition des Amphibiens et Reptiles de France (Société Herpétologique de France ed), Paris, 41.
- Lima S.L. 1998 - Nonlethal effects in the ecology of predator-prey interactions: what are the ecological effects of anti-predator decision-making? *Bioscience*, 418: 25-34.
- Madison D.M., Maerz J.C. & Mc Darby J.H. 1999 - Optimization of predator avoidance by Salamanders using chemical cues: Diet and Diel effects. *Ethology*, 105: 1073-1086.
- Madison D.M., Sullivan A.M., Maerz J.C., Mc Darby J.H. & Rohr J.R. 2002 - A complex cross-taxon, chemical releaser of antipredator behavior in Amphibians. *J. Chem. Ecol.*, 28(11): 2271-2282.
- Maerz J.C., Panebianco N.L. & Madison D. 2001 - Effects of predator chemical cues and behavioural biorhythms on foraging activity of terrestrial salamanders. *J. Chem. Ecol.*, 27 : 1333-1344.
- Mathis A. & Lancaster D. 1998. Response of terrestrial salamanders to chemical stimuli from distressed conspecifics. *Amphibia-Reptilia*, 19: 330-335.
- Montori F. 1988 - Estudio sobre la biología y ecología del tritón pirenaico *Euproctus asper* en la Cerdanya (PhD dissertation). Barcelona (Spain), University of Barcelona.
- Ovaska K. & Davis T.M. 1992 - Faecal pellets as burrow markers: intra- and interspecific odour recognition by western plethodontid salamanders. *Anim. Behav.*, 43: 931-939.
- Siegel S. 1965 - Nonparametric statistics for the behavioral sciences. New York: McGraw-Hill.
- Sih A. 1985 - Evolution, predator avoidance, and successful predation. *Am. Nat.*, 125: 153-157.
- Simons R.R., Jaeger R.G. & Felgenhauer B.E. 1997 - Competitor assessment and area defense by territorial salamanders. *Copeia*, 1997(1): 70-76.
- Rissler L.J., Wilbur H.M. & Douglas R.T. 2004 - The influence of ecology and genetics on behavioural variation in Salamander populations across the Eastern continental divide. *Am. Nat.*, 164(2): 201-213.
- Uiblein F. 1992. Prey choice behaviour in light and darkness in a facultative cave dweller, the Pyrenean salamander *Euproctus asper*. *Alytes*, 10(4): 131-136.
- Uiblein F., Durand J.P., Juberthie C. & Parzefall J. 1992 - Predation in caves: the effects of the prey immobility and darkness on the foraging behaviour of two salamanders, *Euproctus asper* and *Proteus anguinus*. *Behav. Proc.*, 28: 33-40.
- Whitham J. & Mathis A. 2000 - Effects of hunger and predation risk on foraging behaviour of graybelly Salamanders, *Eurycea multiplicata*. *J. Chem. Ecol.*, 26(1): 1659-1665.

manuscrit accepté le 28 février 2006

**Revue et nouvelles données sur la sensibilité à la lumière
et orientation non-visuelle chez *Proteus anguinus*,
Calotriton asper et *Desmognathus ochrophaeus*
(Amphibiens urodèles hypogés)**

par

Peter A. SCHLEGEL⁽¹⁾⁽²⁾, Wolfgang BRIEGLEB⁽²⁾, Boris BULOG⁽³⁾
et Sebastian STEINFARTZ⁽⁴⁾

⁽¹⁾Laboratoire souterrain, CNRS
09200 Moulis, St. Girons, France

⁽²⁾Department Biologie II, Biozentrum der LMU, Grosshadenerstr. 2
D-82152 Planegg-Martinsried, Germany
schlegel@zi.biologie.uni-muenchen.de

⁽³⁾Department of Biology, Biotechnical Faculty
University of Ljubljana, Vecna pot 111, POBox 2995
1001 Ljubljana, Slovenia
boris.bulog@bf.uni-lj.si

⁽⁴⁾University of Bielefeld
Department of Animal Behaviour, Morgenbreede 45
D-33615 Bielefeld, Germany
Sebastian.Steinfartz@uni-bielefeld.de

Résumé - Cette revue fait le tour d'horizon de quelques systèmes sensoriels dont peuvent se servir certains urodèles troglaphiles et troglobies pour s'orienter de manière "aveugle" dans leur habitat extrême souterrain. Récemment, un nouveau sens, qui permet aux animaux de s'orienter selon le champs magnétique terrestre ou de naviguer à partir de ladite référence primordiale magnétique et en coopération avec le sens de gravité, a été mis en évidence. De plus, travailler expérimentalement avec des stimuli magnétiques permanents permet de découvrir des seuils de tolérance d'intervention en compétition avec d'autres systèmes sensoriels chez ces animaux. L'audition sous-aquatique en particulier et aussi les stimuli visuels et mécaniques ont été étudiés chez le Protée, mais l'odorat et le sens électrique qui sont bien développés chez les urodèles n'ont pas encore été testés avec cette méthode. En général, toutes les capacités sensorielles non-visuelles pourraient faciliter toutes ou certaines stratégies comportementales d'orientation qui compensent l'orientation visuelle exclue en environnement naturel ou pendant les expériences. Quelques tests aux allozymes ont démontré des différences génétiques significatives entre deux populations endémiques pyrénéennes de *Calotriton asper*, provenant d'habitats distincts mais voisins, une des populations testée vivant à la surface, l'autre dans une grotte voisine. Ces différences génétiques sont renforcées par des différences sensorielles relatives aux systèmes élec-

triques et magnétiques. Ces résultats et des considérations éthologiques et écologiques nous amènent à la conclusion que des cavernicoles (et éventuellement des organismes d'océans profonds) sont plus aptes à acquérir et utiliser des sens non-visuels facilitant l'orientation spatiale. En comparaison avec leurs parents épigés, les animaux colonisant des cavernes et des endroits sombres ont conservé et réactivé d'anciennes propriétés sensorielles qui leur permettent de survivre avec succès dans des habitats dépourvus de lumière. Les dites espèces sœurs de surface ne se servent apparemment plus de ces systèmes sensoriels très développés ou les ont perdus seulement depuis peu (Glaciation de Würm il y a 36 000 ans). Le Plethodontidé d'Amérique, *Desmognathus ochrophaeus*, est en partie adapté à la vie souterraine et démontre un sens magnétique bien développé, tandis que ses cousins *D. monticola* et *D. quadrimaculatus*, tous deux épigés et vivant dans des habitats plutôt sombres également n'exposent pas de sens magnétique selon notre méthode expérimentale. L'axolotl (*Ambystoma trigrinum/mexicanum*) provenant de souches de laboratoire, l'ibérique *Pleurodeles waltl* et *Triturus montandoni* des Carpates, tous temporairement vivant dans l'obscurité montrent des alignements aux champs magnétiques, mais il était plus difficile de le démontrer expérimentalement dans chaque cas, car ces espèces ont tendance à s'habituer au contexte expérimental et finissent par ne réagir que peu ou trop peu aux champs magnétiques. Ces diverses observations suggèrent que le sens magnétique chez les urodèles (développé de manière primaire) n'a pas pu être mis en évidence par notre méthode expérimentale ou n'est pas simplement activé ou désactivé en cas de besoin. Dans cette hypothèse, ce sens magnétique serait plutôt une acquisition phylogénique fixée génétiquement de manière éparse dans certaines populations vivant soit en surface, soit dans des cavernes.

Mots-clés: Sensibilité à la lumière, Yeux rudimentaires/peau, Orientation non-visuelle, Urodèles cavernicoles.

Summary - Review and new data on light sensitivity and non-visual orientation in *Proteus anguinus*, *Calotriton asper* and *Desmognathus ochrophaeus* (Hypogean Amphibian; Urodela). A review is given on several sensory systems that enable troglophile and troglobian urodele species to non-visually orient in their extreme hypogean habitat. In particular, recently a new sense was discovered allowing the animals to compass-orient according to the Earth's magnetic field which could serve as a basic and, only in correlation with gravity-perception, would be an always available reference for orientation. Moreover, working with permanent magnetic field stimuli offers a very sensitive experimental method to discover the urodeles' thresholds for light and acoustical stimuli and perhaps other senses in competition to the magnetic one. Olfaction as well as electrical and mechanical senses were not studied yet with this method, but underwater hearing was. In general, all non-visual sensory capabilities may facilitate certain behavioral strategies which compensate for missing visual orientation. Some genetically differentiating tests, comparing two populations of the endemic Pyrenean species, *Calotriton asper* from separated habitats, surface and cave, as well as ethological and ecological considerations led to the conclusion that cavernicoles (and eventually deep sea organisms) are more likely to own and regularly use the sensorial opportunities of a magnetic sense for spatial orientation: Compared to their epigeal relatives, cave animals may have retained phylogenetically older sensorial properties, transformed or improved them, or finally acquired new ones which enable them to successfully survive in dark habitats. Sister species/ populations living at the surface did not necessarily take advantage of these highly evolved sensory systems and orientation strategies of the troglobian species and may have lost them. E.g. *Desmognathus ochrophaeus* is partly adapted to cave life and exhibits good magnetic sensitivity, whereas, *D. monticola* and *quadrimaculatus* are epigeal and, although living in rather dark places at the surface, did not demonstrate magnetic sensitivity with our method used. Axolotl (*Ambystoma tigrinum/mexicanum*) from laboratory bred strains and the Spanish newt, *Pleurodeles waltl*, and *Triturus montandoni*, frequently living in dark habitats, too, showed alignments to magnetic fields eventually, but it was more tedious to obtain significant results. These diverse observations suggest that the primarily developed magnetic sense in urodeles is not simply "switched on or off" if nec-

essary, but may be a basic(ally) phylogenetic acquisition, now only loosely fixed genetically in certain surface/cave populations, or has not shown up by the method used.

Key-words: Light sensitivity, Rudimentary eyes/skin, Non-visual orientation, Hypogean Urodeles

I. INTRODUCTION

D'un point de vue éco-physiologique, on accepte l'hypothèse générale que les animaux cavernicoles ont du, parmi d'autres adaptations à la vie souterraine, développer et améliorer leurs systèmes sensoriels non-visuels pour pouvoir s'orienter dans leurs habitats dépourvus de lumière. La vie souterraine aurait ainsi amené le Protée, en outre, à spécialiser son oreille interne de façon à plutôt garder, voir affûter son audition larvaire, déjà adaptée aux conditions acoustiques sous l'eau, pour toute sa vie aquatique (par exemple Bulog 1989a, 1989b, Bulog et Schlegel 2000). La valeur spécialement adaptée de son labyrinthe otique est basée sur un arrangement complexe des ciliats de cellules sensorielles auditives de sa macula sacculaire, permettant au système nerveux central (CNS) d'analyser la direction d'ondes

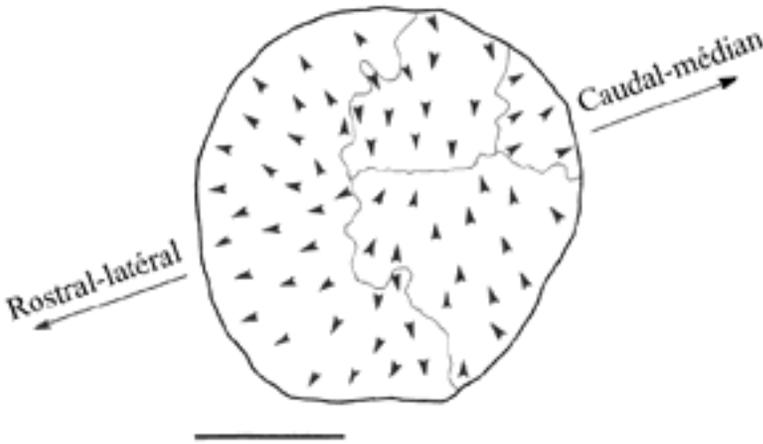


Figure 1 : Complexe morphologico-fonctionnel des cellules sensorielles de la macula sacculaire du Protée, projetée dans un plan. Les flèches indiquent l'orientation morpho-fonctionnelle des cellules sensorielles ciliaires dans les 4 subdivisions de l'organe auditif (dans le sens d'une aiguille d'une montre) : aire rostrale à gauche, aire dorso-médiale en haut, aire caudale à droite et aire ventro-latérale à droite en bas. Les pointes des flèches indiquent les directions dans lesquelles les cellules sont les plus sensibles (= positions de stéréocils des cellules ciliaires, excitatrices) aux ondes sonores (sensibilité aux déplacements de particules). Barre = 100 μm .

Figure 1: Complex functional-morphological orientation pattern (arrows) of sensory hair-cells in the saccular macula of *Proteus anguinus*. Bar = 100 μm .

sonores grâce aux déplacements des bottes de cils, qui réagissent à la vitesse/déplacements des particules/molécules d'eau (voir figs 1 et 2).

Une autre possibilité d'orientation non visuelle, premièrement décrite par Schlegel (1996) a été démontrée chez au moins 3 espèces d'urodèles hypogés cavernicoles, le Protée *Proteus anguinus*, l'Euprocte des Pyrénées *Calotriton asper* (ex *Euproctus asper*) et la salamandre sombre de la montagne d'Allegheny *Desmognathus ochrophaeus*, qui s'alignent spontanément selon les lignes et la polarité du champ magnétique terrestre et même à ses déviations artificielles, ce qui met en évidence un sens magnétique important pour se déplacer dans l'obscurité (Schlegel, données non publiées ; Schlegel et Renner, données non

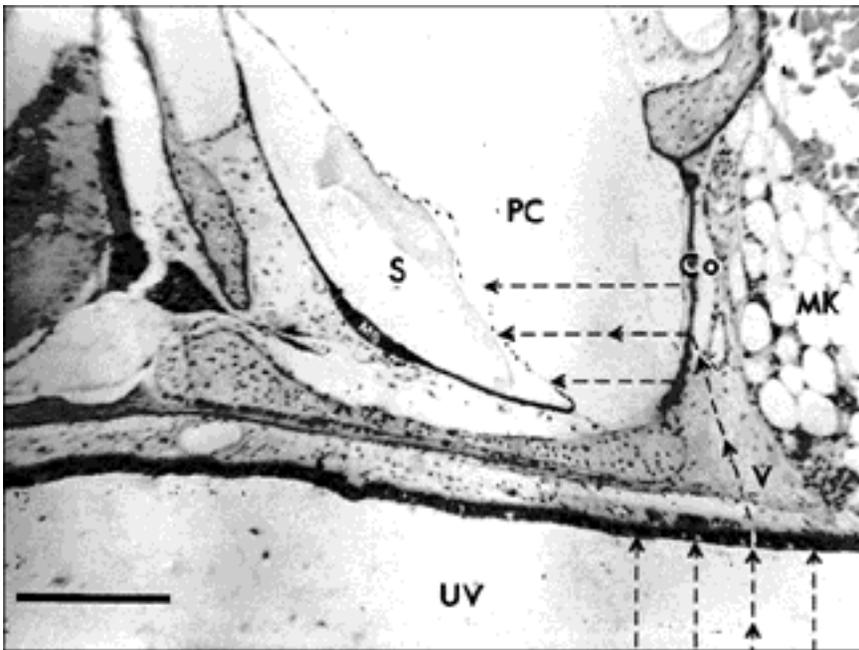


Figure 2 : Coupe transversale du labyrinthe dans la région de la saccule et de la macula sacculaire. La transmission d'ondes sonores est proposée selon les flèches arrivant du plafond de la cavité orale (UV) à travers du tissu connectif fibrillaire vers la columelle (Co) de la fenêtre ovale. La propagation d'ondes sonores continue à travers la citerne périotique (PC) envers la saccule (S) et jusqu'aux épithéliums sensoriels individuels. Barre = 500 μ m.

Figure 2: Cross section of the otic labyrinth in the region of the sacculus and saccular macula. Proposed sound waves transmission (arrows) from the ceiling of the oral cavity (UV) through the fibrillar connective tissue (V) to the columella (Co) of the oval window. The propagation of the sound waves would continue through the periotic cistern (PC) to the sacculus (S) and then proceed to the individual sensory epithelia. Bar = 500 μ m.

publiées). Le mécanisme sensoriel impliqué le plus probable, et les plus souvent suggéré, est le type “magnétite” (particules de matériaux magnétiques permanents ou para-supra-magnétiques), connu pour permettre cette l’orientation magnétique sans lumière (Deuschländer *et al.* 1999, Diebel *et al.* 2000, Fleissner *et al.* 2003, Hanzlik *et al.* 2000, Winklhofer *et al.* 2001).

Si les références non-visuelles connues pour s’orienter sont présentes et disponibles, elles pourraient, ensemble, être suffisantes pour permettre aux animaux cavernicoles de se déplacer efficacement dans leur habitat souterrain. De plus, la thigmotaxie pratiquée sur le substrat, bien connue chez les cavernicoles, se rajoute aux capacités d’orientation générale pour se repérer dans un espace dépourvu de lumière (voir par exemple Briegleb 1962, 1963, 1974). L’orientation magnétique reste une possibilité de mécanismes d’orientation toujours disponible pour les cavernicoles et elle pourrait ainsi servir de référence pour tous les autres moyens d’orientation. Ceci est ainsi bien connu chez de nombreuses espèces d’oiseaux migrateurs où les jeunes qui disposent dès la naissance d’un sens magnétique primordial, doivent cependant apprendre, petit à petit au cours de leur développement, à se servir de celui-ci comme référence pour tous les autres mécanismes d’orientation (Wiltschko et Wiltschko 1995, Wiltschko et Wiltschko 2003).

Le but de ce travail est de présenter une synthèse des travaux réalisés sur la capacité d’orientation non-visuelle chez *Proteus anguinus*, *Calotriton asper* et *Desmognathus ochrophaeus*, effectués au laboratoire souterrain de Moulis (France).

II. MATÉRIELS ET MÉTHODES

A. Espèces étudiés

Les spécimens de *Proteus anguinus* ont été fournis par le Laboratoire de biologie souterraine du CNRS de Moulis grâce à son élevage, entretenu depuis des années 50/60 dans la grotte “laboratoire”. Certains spécimens proviennent directement de résurgences karstiques en Slovénie (étude de l’oreille, l’œil et l’ouïe au laboratoire de la faculté de Biologie de l’Université de Ljubljana). Endémique des Pyrénées, *Calotriton asper* vit dans des ruisseaux de surface à moyenne et haute altitude (jusqu’à 2400 m), mais il y a aussi plusieurs populations isolées dans certains ruisseaux souterrains karstiques. Les spécimens utilisés provien-

ment des élevages comme celui de la grotte laboratoire de Moulis et de l'Institut (et du Muséum) de l'Université de Hambourg (Allemagne), élevage récemment transféré au "Bio-centre" de l'Université de Munich (Allemagne). Les Pléthodontidés d'Amérique de Nord *Desmognathus ochrophaeus*, *D. monticula* et *D. quadrimaculatus* sont issus d'un élevage de l'Université de Bremen (Allemagne). D'autres espèces d'urodèles ont été étudiées occasionnellement si une vie semi-souterraine ou partiellement dépourvue de lumière était vraisemblable écologiquement. Des *Ambystoma mexicanum*, *Triturus montadoni*, *T. alpestris*, *T. vulgaris*, *T. cristatus*, et *Pleurodeles waitl* ont ainsi été testés (dons des collègues Pr. Dr. G. Roth, Dr. U. Dicke, et Pr. Dr. J. Parzefall).

B. Conditions expérimentales

Les expériences ont été effectuées dans la grotte laboratoire de Moulis, dans un milieu semi-naturel (température ambiante de 12°), et au laboratoire de l'Institut de Zoologie de l'Université de Munich (Allemagne), dans une cave avec des températures variant de 14 à 18°C.

À l'exception du seul Protée, les animaux testés ne sont pas aveugles, mais ils étaient tous rendus aveugles expérimentalement car observés sous lumière infrarouge (moins de 50 μ W de luminosité). Leurs déplacements et alignements dans un cristallier de 30 cm de diamètre ont été enregistrés sur bande vidéo avec une camera IR ou bien en temps réel ou en échantillons de 10 secondes par minute, afin de compter le nombre d'arrêts directionnels de l'animal et d'obtenir une estimation de la direction préférée pendant une session de 8 à 24 heures. Les arrêts d'au moins d'une seconde ont été attribués lors du dépouillement des enregistrements dans les 8 secteurs majeurs (N, NE, E, SE, S, SO, O, NO), en prenant la direction de la tête ("heading"), quelle que soit la direction du corps. La direction préférée d'un animal pendant une session sous une condition magnétique constante est estimée par la somme des arrêts classés suivant les 8 classes de direction, et représentée par le calcul du vecteur moyen (Batchelet 1981). La longueur de ce vecteur permet d'estimer la signification statistique de la direction de déplacement. La moyenne des vecteurs calculés sur plusieurs sessions du même animal, enregistré sous des conditions magnétiques identiques à plusieurs reprises (échantillons indépendants) permet d'estimer une grande moyenne par animal. Lorsqu'il existe une direction magnétique préférée commune pour un ensemble d'animaux, un vecteur commun pour tous les animaux testés peut être calculé comme la grande moyenne par espèce. Les dif-

férences entre individus et entre “populations” ont été testées par le test de Wilcoxon (Concepts & Applications of inferential statistics: [http:// faculty.vassar.edu/Lowry/VassarStats.html](http://faculty.vassar.edu/Lowry/VassarStats.html)) et de Watson-Williams (Batchelet 1981, program “Oriana 2”, warrenK@kov-comp.com).

C. Otohistochimie et immunocytochimie

Pour le marquage immunologique sur coupes semi-fines, des coupes frontales à travers les yeux et des coupes sagittales de la glande pinéale (0,7-1,0 μm) ont été faites sur un ultramicrotome (Reichert-Jung Ultracut). Les coupes individuelles d’une série étaient placées sur des lames séparées et numérotées consécutivement. La résine d’inclusion était dissoute avec du méthoxide de sodium, et les coupes ont été rincées de suite avec du benzène de méthanol, du méthanol et de l’eau. Des sites de complémentarité non-spécifique ont été bloqués par incubation des coupes dans 1% de sérum albumine bovin, tamponné au phosphate (BSA/PBS) pendant 30 minutes. Les anticorps primaires ont été appliqués pour 1-18 heures à la température ambiante, les coupes rincées dans du PBS et exposées aux anticorps secondaires biotinylés, dilués 1:250 avec BSA/PBS (4 $\mu\text{g}/\text{ml}$) pendant 1,5 heures. Après avoir été rincées dans du PBS, des groupes de biotinyll ont été détectés par la solution ABC, diluée 1:50 pour 45 minutes. Le Diamminobenzidine (DBA) était utilisé en chromogène (incubation 6 minutes à 20°) en présence de 0.002% peroxyde d’hydrogène. Après rinçage dans l’eau, les coupes ont été montées dans du glycérol pour la microscopie photonique et photographiées avec un photomicroscope Zeiss Axiopot 1, équipé du contraste de phase et de l’interférence différentielle contrastée (optique Nomarsky). Pour comparer la réactivité immunologique de la même cellule réceptrice, des micrographes (lumière) ont été pris sur des régions identiques, ou des coupes consécutives ont été exposées aux différents anticorps primaires (Kos *et al.* 2001).

III. RÉSULTATS

A. Alignements d’animaux selon le champ magnétique permanent

Les urodèles cavernicoles se dirigeaient spontanément et individuellement vers un but imprédictible (Schlegel, 1996), c’est-à-dire dans une direction magnétique particulière sous

le régime du champ magnétique terrestre ($n = \text{naturel}$). Ceci a été vérifié sur le même spécimen avec des champs magnétiques artificiellement imposés, soit renversés ($mN = S$), soit déviés de $\pm 90^\circ$ ou 135° ($mN = E/SE$ par exemple) : les animaux choisissaient toujours une direction géographiquement opposée ou tournée de $90^\circ/135^\circ$ dans le sens magnétique sollicité (fig. 3). Les animaux suivent les lignes du champ tant que les intensités magnétiques verticales et horizontales appliquées restent dans l'ordre du champ magnétique terrestre local

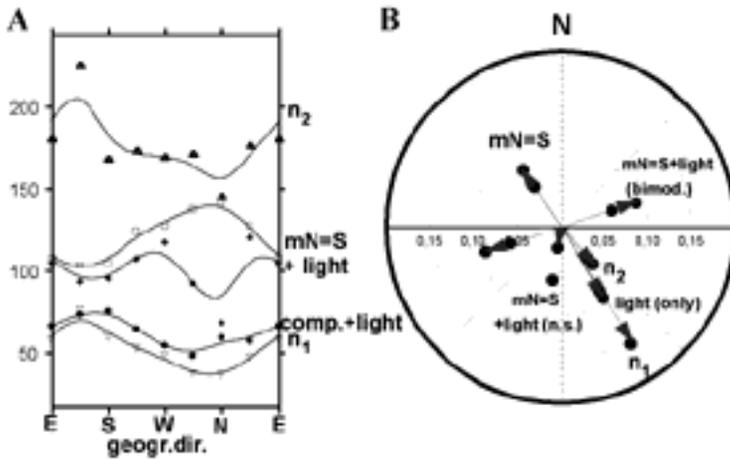


Figure 3 : Réactions d'un Protée aux champs magnétiques naturels et inversés et à une source de lumière dans la salle d'Argile de la grotte de Moulis (Ariège). **A**. Distributions des choix d'animal sous condition magnétique naturelle (n_1 avec lumière supplémentaire et n_2 sans lumière supplémentaire, deux prises de données) et en étant inversée horizontalement sans lumière supplémentaire ($mN = S$). En plus, la réaction positive à la lumière seule, placée au sud, a été enregistrée pendant que le champ magnétique naturel était compensé (comp.). Lorsque la lumière était allumée pendant le régime "mN = S" l'animal réagissait aux deux facteurs d'une manière mixte, donc plutôt bimodale (E/O, à comparer avec la représentation en B). Les données originales (symboles) ont été lissées par un algorithme de spline pour mieux montrer les fonctions sinusoïdales adaptées (lignes). **B**. Somme les résultats de A dans une représentation polaire dont les valeurs du test de Rayleigh étaient pour n_1 , 9,9 ; n_2 , 3,32 ; $mN = S$, 5,9 ; $mN = S + \text{lumière}$, 6,55 bimodales (toutes significatives pour un seuil à 5%).

Figure 3: Reactions of a *P. anguinus* to magnetic field conditions and to a light source at SE (run in the "salle d'argile" of Moulis cave). **A**. Distributions of animal's choices under normal (n_1 and n_2 , two data sets) and reversed horizontal field vectors ($mN = S$). In addition, the reaction to the "light (only)" source while the horizontal field was compensated (comp.) and the result of an experiment with the same light on while the magnetic field vector was reversed are shown ($mN = S + \text{light}$, bimod.): bimodal distribution due to magnetic and light effects. A one-modal circular treatment of that data set did not provide a significant favored direction ($mN = S + \text{light}$ n.s.). As data are drawn with approximating spline routine the sinusoidal nature of the functions is visualized. **B**. Summarizes the results of A in a polar plot: n_1 , Rayleigh-value 9.9; n_2 , Rayleigh-value, 4.32; $mN = S$, Rayleigh-value, 5.9; $mN = S + \text{light}$, bimod, Rayleigh-value 6.55 (all significant at $p < 0.05$).

(horizontalement 220 mGauss et verticalement 340 mGauss environ à Moulis et à Munich, ce qui produit des inclinaisons de 56° et 63°). Les choix sont moins nets avec une intensité horizontale réduite à un demi ou un quart. Les champs augmentés d'un facteur de 2 à 3 par rapport à la normale sont perçus par les animaux, mais des combinaisons localement aberrantes faussent les résultats ou les rendent impossible (voir ci-dessous).

B. Alignements d'animaux selon le champ magnétiques et/ou aux facteurs sensoriels non-magnétiques

Si le vecteur horizontal magnétique naturel est compensé par un champ magnétique artificiel opposé (le vecteur magnétique vertical reste stable, mais ne donne pas d'information magnétique horizontale, inclinaison 90°), les animaux ne sont pas toujours désorientés comme attendu sous l'hypothèse d'une direction aléatoire, mais ils indiquaient souvent une direction autre que celle due au champ. Les animaux avaient trouvé une autre source d'orientation, comme la lumière ou des bruits parasites localisés (qui n'interagissaient pas avec le champ magnétique). Dans quelques cas particuliers, ces sources s'avéraient vraiment effectives. Les animaux ne prenaient pas simplement la résultante de l'information magnétique et de l'autre source, mais ils se dirigeaient alternativement vers l'une ou vers l'autre durant toute la session. Le vecteur moyen calculé traduit cette résultante, et les deux maxima observés dans la distribution des choix reflète cette orientation alternative (fig. 3A, B: $mN = S + \text{lumière}$; comp. + lumière et figs 4/6: distraction par bruits).

Dans certains cas, les spécimens préféraient toujours une direction géographique privilégiée quelque soit le champ magnétique présent. Cette source était peut-être plus facile à localiser et à suivre que le magnétisme. Sous le régime "comp.", ces références compétitives étaient le plus souvent détectables par l'observateur et ont pu être éliminées expérimentalement.

Enfin, un animal, après avoir testé sous la condition "comp.", pouvait ensuite dévier de sa direction magnétique préférée d'origine et s'adaptait à la nouvelle source d'orientation. Ce phénomène peut être observé lorsqu'on introduit un marqueur géographique important comme un tube pour s'y cacher, ce dernier étant toujours très attractif pour les animaux cavernicoles (et de surface). Après avoir éliminé la source compétitrice, un animal a de nouveau suivi le champ magnétique renversé (fig. 3A, B, $mN = S$).

Pour éviter les sources sonores gênantes (sons aléatoires), nous avons diffusé un bruit de fond (bande passante < 3 kHz, de type “cascade”) relativement fort (80- 90 dB SPL), émis par un haut-parleur accroché au-dessus de la camera vidéo et dirigé vers le container d’observation. Ce bruit supprimait effectivement les réactions d’animaux dues aux parasites sonores (fig. 6).

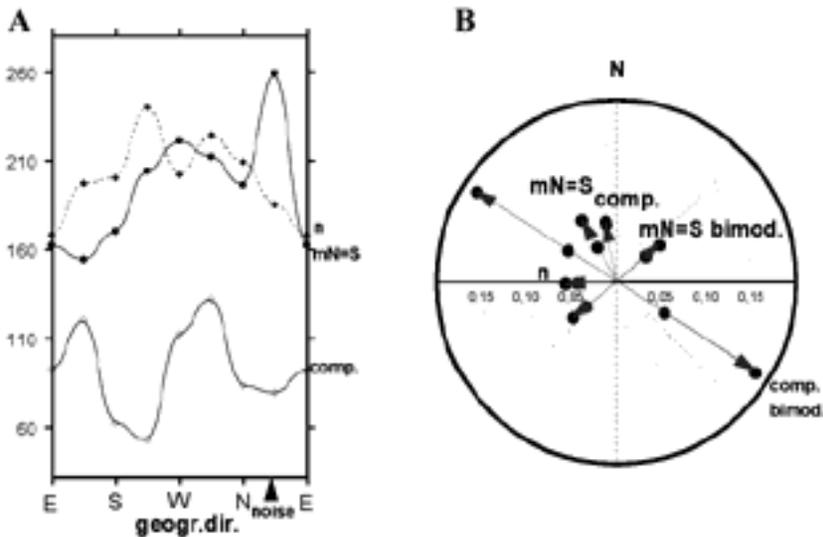


Figure 4 : A. Réaction auditive négative d’un Protée à une source de bruit isolée venant du NE (flèche : eau coulante), pendant que le vecteur magnétique horizontal était compensé artificiellement (comp.). Les maximums des courbes sous des conditions magnétiques opposées (n = naturelle ; mN = S, inversée) tombent bien opposés de 180° aux SO et NE, mais la superposition des deux effets (réactions aux sons et aux champs magnétiques) ne permet pas de calculer de vecteurs polaires nets et appropriés aux conditions bi-factorielles (magnétiques et sonores ; voir représentation polaire en B).

Figure 4: A. Reactions of a *Proteus* to a noise source alone (running water pipes, located at NE, arrow) when the horizontal magnetic vector was compensated (comp.) and to the normal (n) and reversed magnetic field (mN = S), as labeled in A: the respective peaks lay 180° out of each other superimposed on phonotaxis. Neither mono- nor bimodal circular statistics in (B) can reproduce the data of (A) properly as averaging over bi-factorial distributions

C. Photo et phonotaxie

En fonction de l’intensité des sources de références compétitives (lumière ou sons), les animaux s’orientaient envers, positivement ou s’en tenaient à l’écart, négativement, par rapport à la source : ils démontraient de la phonotaxie ou de la phototaxie (voir les exemples dans les figs 3 et 4). La lumière, d’une intensité de 1 Lux (environ 0,1 μ W) provoquait des réactions positives, tandis que plus de 10 Lux aboutissaient à des phototaxies négatives. Des

événements sonores attireraient les animaux, ou bien provoquaient leur fuite (Fig. 6). Les Protées sont très sensibles aux déclics de relais et aux bruits produits par la table tournante, utilisée pour supprimer les effets possibles de marques chimiques ou du relief du substrat (capacités thigmotactiques du Protée). Des sonorités naturelles, typiques pour des grottes et habitats aquatiques comme des bruits de gouttelettes ou de ruissellements d'eau, estimées et mesurées dans la grotte de Moulis et dans le laboratoire de la cave à Munich de l'ordre de 30-40 dB SPL (mesurées dans l'air), étaient fort bien détectées par le Protée. Ces excellentes capacités auditives sous l'eau ont été démontrées avec une méthode psycho-acoustique en Slovénie (voir l'audiogramme de la fig. 5, repris de Bulog et Schlegel 2000; après revision, seuils à être rapportés à 40-50 dB rel. $1\mu\text{Pa}$).

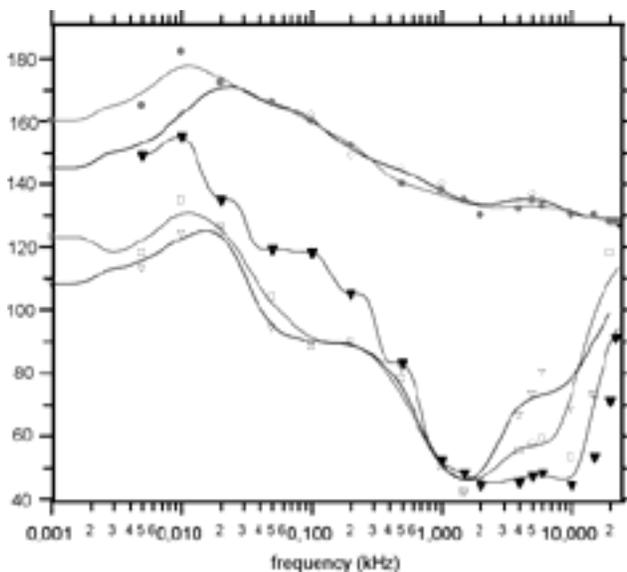


Figure 5 : Audiogrammes enregistrés sous l'eau sur des spécimens de Protée provenant de différentes localités et populations en Slovénie (rectangles, le spécimen blanc avec les meilleurs seuils ; triangles, valeurs moyennes calculées sur tous les "blancs" ; triangles pleins, spécimens noirs). Les symboles et lignes au-dessus des courbes mesurées marquent les niveaux de sons maximaux disponibles du haut-parleur aquatique utilisé (avec une atténuation de 0 dB, mesuré à l'emplacement de l'animal). Axe des ordonnées : niveau sonore en dB relatif à $1\mu\text{Pascal}$ pression prise comme standard conventionnel.

Figure 5: Under water audiogram of specimens of white (squares, white, best specimen, triangles, average over whites) and black (filled triangles) *Proteus* populations of Slovenia. Approximating lines calculated as splines and drawn on the base of the measured points (Axum 6 graphic program). Lines on top of the graph indicate the maximal pressure levels available (two calibrations: ordinate given in dB relative $1\mu\text{Pascal}$) from the under water loud speaker at the position of the animal obtained with 0 dB attenuation; x-axis given in log of frequency (kHz)

Nous n'avons certainement pas détecté toutes les sources non-magnétiques déroutantes (sons, lumière, etc.), mais la direction en devenait apparente par la direction moyenne choisie par l'animal. Le Protée est particulièrement capable de se servir des ces moindres informations. Par exemple, dans le laboratoire à Munich, des sons très faibles venaient du NE (bruits d'eau courante dans la tuyauterie), à peine audibles (fig. 4). Les brouilleurs sonores efficaces devaient être suffisamment forts (voir ci-dessus) pour complètement masquer ces parasites faibles (fig. 6). Ceci démontre encore une fois la très bonne sensibilité directionnelle du système auditif de cet animal (fig. 1, Bulog 1989a, b, Bulog et Schlegel 2000), et met en évidence combien à l'obscurité, les animaux peuvent trouver opportunistiquement des références non-visuelles d'orientation pour remplacer un sens visuel qui est prépondérant dans un autre environnement.

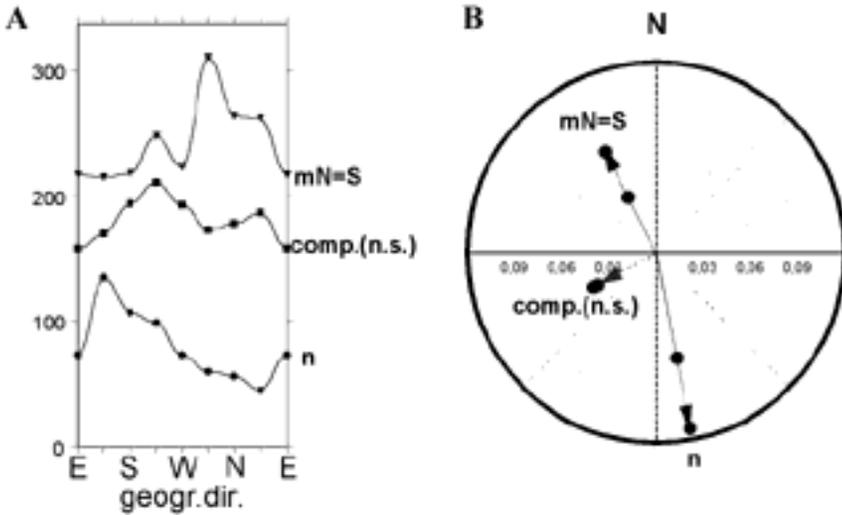


Figure 6 : Réactions de l'animal de la figure 4 au champ magnétique naturel (n), inversé (mN = S) et horizontalement compensé (comp.) lorsque les sons parasites du SE sont masqués par du bruit blanc (bande passante basse, en dessous de 3 kHz, niveau autour de 80 dB SPL) transmis par un haut-parleur monté au-dessus de la camera vidéo. A et B même symboles que les figures précédentes.

Figure 6: A/B, reactions of the same animal as in fig. 4 to the normal (n), (mN= S), and (comp.) magnetic condition when originally disturbing noises at NE were jammed/masked by low frequency continuous noise from the top (around 80 dB SPL). See text for details.

D. Stabilité à long terme de préférences magnétiques et effets de stimulations magnétiques inhabituelles (vecteurs magnétiques grossièrement différents d'habitats usuels)

La stabilité du choix magnétique d'un animal a été étudiée en multipliant les mêmes tests magnétiques sur des mois, voir des années. Les mêmes préférences, avec des fluctuations, ont été observées. Lorsque les animaux, après les tests, ne sont pas remis dans leur aquarium habituel, il y a risque que l'animal ne change de préférence à cause d'un nouvel environnement (l'animal s'adapte à d'autres marqueurs prépondérants, Schlegel et Renner, données non publiées).

Le comportement magnétique d'un Protée a été enregistré sur plusieurs semaines et même des situations magnétiques aberrantes et jamais expérimentées par l'animal ont été appliquées. Dans de tels cas, les animaux alternent typiquement entre deux directions oppo-

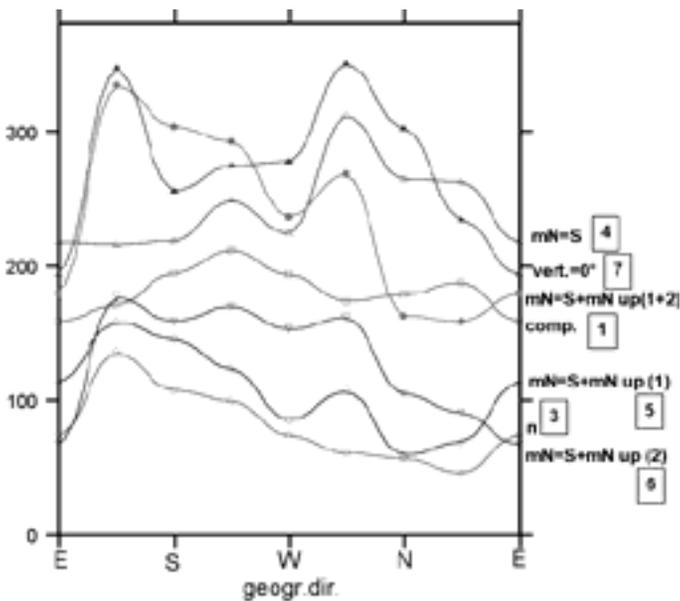


Figure 7 : Succession des réactions au jour le jour du Protée des figs 4-6 aux diverses conditions magnétiques, expérimentées naturellement (n , $mN = S$) et non-expérimentées par l'animal dans son environnement habituel ($mN = S + mN \text{ up}$, appliquées pendant deux jours et somme des deux ($mN = S + mN \text{ up}_{(1+2)}$), puis $\text{vert.} = 0^\circ$ au dixième jour) et suivants (indiqués dans la marge droite, les chiffres encadrés se réfèrent aux jours consécutifs).

Figure 7: Sequence of reactions of the *Proteus* of figs 4-6 to different magnetic conditions as labeled; numbers in boxes refer to days after the first experiment (comp. [1]). Kernel (interpolating) spline smoothing.

sées après un certain temps ou produisent des distributions bi-modales, intercalé d'un jour de "comp." [1] (figs 7-9). Finalement, l'animal revenait à son premier choix (SE, fig. 10). Il s'agissait en effet du même spécimen connu des figs 3/4/6 qui choisissait SE (fig. 7n[3]) et NO sous la condition $mN = S[4]$ (fig. 7). Il préférait SE de nouveau quand tous les deux vecteurs magnétiques étaient renversés (fig. 7, $mN = S + mN$ up (1)[5] et (2)[6]), mais il produisit un deuxième pic mineur à NO déjà (choix légèrement bi-modal comme uni-modal également, $mN = S + mN$ up (1+2)[5+6], les deux sets de données ensemble). L'animal passait au choix purement bi-modal quand le vecteur vertical était compensé (fig. 7, $vert. = 0^\circ$ [7]). Il réagissait de la même façon quand l'intensité totale était exercée horizontalement seule (fig. 8, $vert. = 0^\circ + 430$ mGauss[8]). Lorsque le lendemain, la condition (n) était rappliquée avec le même vecteur horizontal que la veille (fig. 8, $n_2 + 430$ mGauss[11] et $n_1 + 2 + 430$

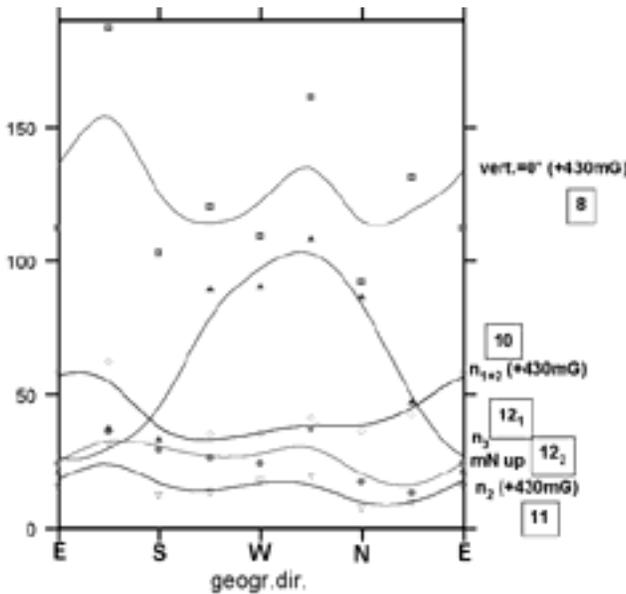


Figure 8 : Suite des réactions après la fig. 7 (routines "approximating spline" appliquées pour montrer les fonctions mathématiques sous-jacentes). Même les renforcements du champ magnétique horizontale (à 430 mG ce qui correspond à l'intensité totale, mais appliquée uniquement dans le plan horizontal : $n_{1+2(+430\text{ mG})}$ et $n_{2(+430\text{ mG})}$; n_1 n'étant pas représenté serait la différence entre ces deux dernières courbes) ne changent pas les réactions basales ni rendent possible un choix uni modal si le vecteur vertical n'est pas disponible pour l'animal, $vert. = 0^\circ$ (+430 mG).

Figure 8: Reactions following Fig. 7: further magnetic conditions as labeled. Approximating spline smoothing was chosen to roughly demonstrate basic mathematical functions (single or double sine waves).

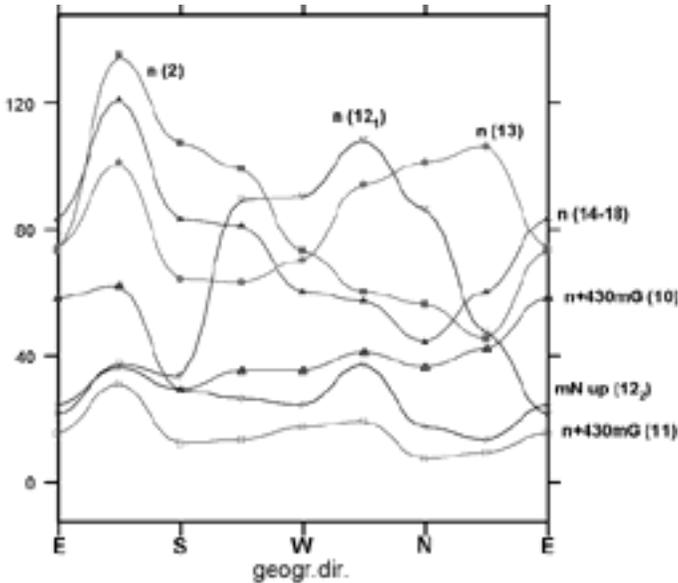


Figure 9 : Suite de réactions du Protée ayant subi des combinaisons magnétiques non- expérimentées par l'animal dans son environnement habituel (figs 7-8, n + 430 mG; mN up). Noter le retour gradué du n(2) en passant n(12) et n(13) au n(14-18).

Figure 9: Further experiments after the series of figs 7-8 showing deviations of n-choices when unnatural magnetic vector combinations were supplied (n+430 mG; mN up) in sequence. Note the gradual return from n(2) over n (12) and n(13) back to n(14-18); Kernel (interpolating) spline smoothing, see text for details.

mGauss[10]) l'animal choisissait légèrement bi-modalement mais encore SE (fig. 8, n1 + 2 [10]). Si par contre, le surlendemain, vecteurs naturels, horizontal et vertical, étaient appliqués, l'animal préférait clairement NO au lieu de SE comme si le champ horizontal était renversé (fig. 8, n3 [121]). Quand, le jour suivant, le vecteur vertical était renversé (fig. 8, mN up [122]) l'animal produisit finalement un choix bi-modal, comme l'avant veille et sous les deux conditions, vert. = 0° (fig. 7, vert. = 0°[7]) et fig. 8 (vert. = 0° + 430 mGauss[8]). Après tant de changements, la nouvelle référence de l'animal semblait être devenue le NO au lieu du SE originalement (fig. 8, n3 [121]). En résumé, l'histoire des conditions magnétiques (en partie non-naturelles) subie sur 12 journées peut amener l'animal à changer son choix. Lorsque la condition naturelle (n) était ramenée pendant les jours suivants (fig. 9, n[121] et [13, 14-18]), l'animal revenait graduellement à son choix initial (fig. 9, comp. n[1], en suite n[121], et finalement n [13, 14-18]), après un intermezzo d'un champ n- renforcé et le vec-

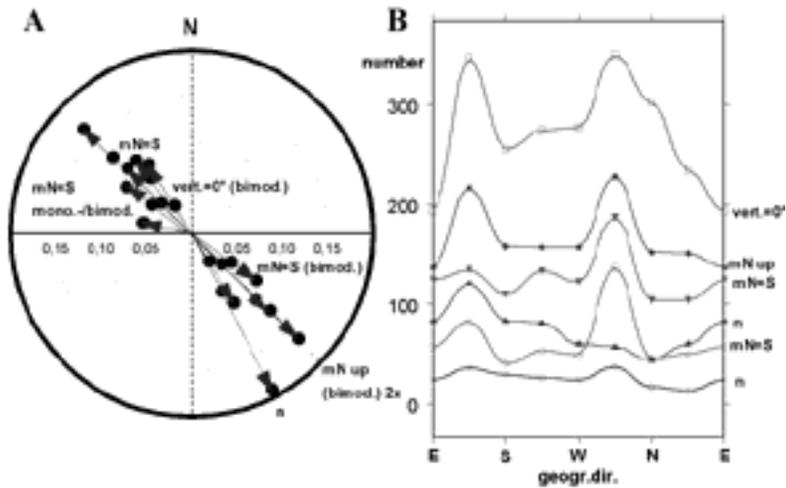


Figure 10 : Synthèse des expériences décrites dans les figures précédentes, en présentation polaire (A) et en distribution (B). Remarquer la stabilité de l’axe générale établie SE/NO, mis en évidence par calculs bi modaux. En B, traitements par “interpolating spline”.

Figure 10: Synthesis of the previous experiments, with view as combined polar plot (A) and distributions (B). Note the stable choices within the SE/NW-axis. In B, Kernel interpolating spline smoothing.

teur vertical, $n + 430$ mGauss (10, 11) et mN up [122] (soit presque exactement le même que deux semaines auparavant).

Des combinaisons magnétiques non-expérimentées par des animaux peuvent atténuer et même changer le choix magnétique, mais le même animal peut aussi conserver sa préférence très longtemps. L’axe primordial reste encore plus stable que la polarité, et le temps et la séquence de conditions magnétiques jouent un rôle à moyen, mais non pas à très long terme (voir la comparaison entre les courbes n1 dans la fig.10 et fig. 11, n[14]).

E. Compétition entre alignements selon des marques géographiques, références extérieures et magnétiques

Contrairement aux références externes (sons), des informations éventuellement présentes dans le container d’expériences (traces olfactives ou gustatives), pouvant provenir de l’odeur propre des animaux testés (Briegleb 1962, O. Guillaume et J. Parzefall, communication personnelle), et très efficaces pour l’orientation des animaux cavernicoles (Briegleb 1962, Durand et Parzefall 1987, Durand *et al.* 1981, 1983, Richard *et al.* 1983), ne jouaient

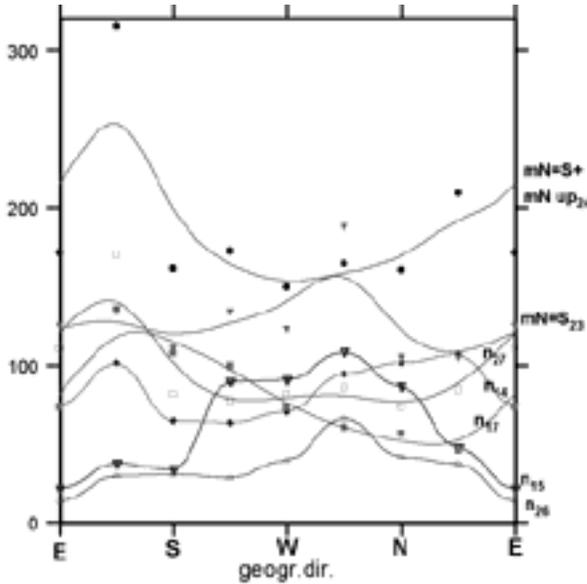


Figure 11 : Reprises des réponses stables et transitoires du même Protée aux trois conditions magnétiques standards (jours sélectionnés comme indiqués par les index). Noter les choix transitoires n_{14} , n_{15} et n_{26} (Données des figures antérieures 7-10). L'approximation "spline smoothing" a été utilisé pour les résultats stables ($mN = S+mN_{up24}$, $mN = S_{23}$, n_{17} , n_{27}), et l'interpolation de Kernel pour les distributions transtoires ($n_{14, 15, 26}$)

Figure 11: Stable and transient preferences of the same animal to the 3 standard magnetic conditions (days of the experiments as labeled in the index). Note the transient choices n_{14} , n_{15} , and n_{26} (data partly redrawn from the last Figs 7-10). Approximating spline smoothing was used for the stable results ($mN = S+mN_{up24}$, $mN=S_{23}$, n_{17} , n_{27}), and Kernel (interpolating) smoothing for the transient distributions ($n_{14, 15, 26}$)

pas ou peu de rôle dans le contexte de notre étude : des expériences avec plusieurs modèles de table tournantes éliminent en principe ces effets.

Une activité motrice quasi-permanente est plutôt typique pour des animaux cavernicoles (Culver 1982, Juberthie et Decu 1994, Juberthie-Jupeau 1983), ce qui permet de récolter beaucoup de données sur un même animal et dans des laps de temps raisonnables. Les animaux observés se déplaçaient souvent et beaucoup dans la situation expérimentale (alors qu'ils restent normalement plutôt immobiles dans leur abri), traduisant un certain stress ou excitation dans les conditions expérimentales. Les espèces de surface (*Desmognathus monticola*, *D. quadrimaculatus*, *Triturus vulgaris*, *T. cristatus*) montraient moins d'activités dans le même type d'expériences et ne réagissaient pas ou trop peu au champ magnétique. Cepen-

dant, *Desmognathus ochrophaeus* et *Triturus alpestris* ont démontré des comportements d'alignements magnétiques semblables à ceux observés chez *Proteus anguinus* (Schlegel et Renner, données non publiées).

F. Expériences sur la sensibilité à la lumière chez le Protée

1. Anatomie des yeux

Bien que la structure rudimentaire des photorécepteurs du Protée suggère plutôt qu'ils ne soient pas fonctionnels, les yeux étudiés montraient des indices de sensibilité à la lumière : la présence de pigments visuels immuno-positifs a été détectée à l'aide d'anticorps anti-Opsin dans des yeux et organes pineaux régressés. Ceci indique la possibilité d'une certaine sensibilité à la lumière, même préservée chez le Protée, cavernicole strict. Pour étudier les différents stades de dégénérescence, nous avons observé les photorécepteurs de différentes populations de *Proteus* en Slovénie, par analyse ultra-structurale des cellules photoréceptrices (Bulog 1992, Kos et Bulog 1996, Kos *et al.* 2001).

L'analyse immuno-cytochimique des pigments visuels nous a permis d'aborder la fonctionnalité des ces photorécepteurs. Ceux d'un œil régressé d'un *Proteus anguinus anguinus* de la "Grotte de Planina" contenaient des segments extérieurs dégénérés, peu de disques spirales et des bouquets irréguliers de membranes (Kos *et al.* 2001). La majorité de ces segments externes démontraient un marquage immunologique pour le cône Opsin sensible au rouge, et ne que peu d'entre eux ont été retrouvés positifs à la rhodopsine. La dégénérescence était encore plus prononcée dans des photorécepteurs d'animaux provenant de la "Doline d'Otovec" qui sont complètement dépourvus de segments externes, et la plupart d'eux ne possèdent même pas de segment interne.

La prédominance de segments externes positifs pour COS-1 dans la rétine de *Proteus* de Planina révèle une forte tendance à changer la proportion de cônes/bâtonnets en faveur de cônes sensitifs au rouge. Cette tendance est davantage prononcée dans les organes pineaux de tous les animaux observés où le seul pigment visuel était le pigment de cône positif pour COS-1 (sensible au rouge), localisé dans des segments externes rudimentaires. COS-1 est un anticorps monoclonal de souris détectant la portion C-terminal du rouge/vert Opsin du cône des amphibiens jusqu'aux primates (Röhlich et Szél 1993). À l'inverse, des animaux d'une autre population ("Doline d'Otovec"), présentant un niveau de dégénérescence plus avancé

de la rétine, démontraient une réactivité immunitaire dans quelques perikarya, sans aucune réaction au COS-1.

Les yeux non-dégénérés du *Proteus anguinus parkelj*, la sous-espèce pigmentée, présentaient toutes les caractéristiques des yeux des vertébrés (Bulog 1992). Le marquage immuno-cyto-chimique avec des anticorps variés d'anti-Opsine nous a permis de classer les différents types de photorécepteurs : la majorité des cônes était marquée par d'anticorps spécifiques pour des pigments visuels sensibles aux longueurs d'ondes longues. Nous avons trouvé, dans la rétine du Protée noir, (i) des bâtonnets principales, marqués d'anticorps AO d'anti-Rhodopsine, (ii) des cônes sensibles au rouge, marqués de mAb COS1 et B2 (des anticorps spécifiques aux pigments visuels de longueur d'ondes longues dans beaucoup d'autres espèces de vertébrés), et (iii) un type de photorécepteur qui devrait représenter un cône sensible au bleu ou aux UV, marqué d'anti-Rhodopsine mAb K55-75C (Kos *et al.* 2001 et voir fig. 14).

Parmi les amphibiens, deux types de bâtonnets et trois types de cônes spécifiques aux couleurs ont été décrits (cônes sensibles aux rouge, bleu et UV chez le Xénope lisse (*Xenopus laevis*) : Röhlich *et al.* 1989, Röhlich et Szél 2000, Witkovsky 2000, Zhang *et al.* 1994, et chez la Salamandre tigre (*Ambystoma tigrinum*) : Sherry *et al.* 1998).

Finalement, des pigments visuels sont encore exprimés dans des photorécepteurs dégénérés des yeux et de la glande pinéale du Protée aveugle. Mais cela ne peut définitivement répondre à la question de la sensibilité à la lumière du Protée, comme confirmé par les études antérieures physiologiques, morpho-fonctionnelles et comportementales. Des expériences électrophysiologies avaient révélé que les photorécepteurs de la rétine du *Proteus anguinus* sont réactifs à la lumière (Gogala *et al.* 1965, Zener, 1973). Le nerf optique est toujours présent (Durand 1971, Hawes, 1946), permettant la transmission des stimuli visuels au système nerveux central.

La découverte que certains pigments visuels sont exprimés même dans les yeux extrêmement régressés est en accord avec des résultats d'études de développement sur l'œil du poisson cavernicole *Astyanax fasciatus*, dont les photorécepteurs ont subi d'une régression similaire à celle du *Proteus*. Des expériences d'hybridation *in situ* sur la transcription du gène Opsin ont révélé qu'un gène structural, nécessaire pour la morphogenèse de l'œil, est toujours exprimé bien que les structures sous-jacentes, les membranes du segment externe, soient différenciées normalement (Langecker *et al.* 1993). Ce résultat confirme l'hypothèse

que la régression de l'œil du poisson cavernicole est causée par une mutation des gènes de contrôle du développement plutôt que par une perte de fonctionnement de gènes de structure (Wilkins 1988, Langecker *et al.*, 1993). Ce résultat pourrait aussi s'appliquer au processus de dégénération des yeux du Protée.

2. Anatomie de la glande pinéale

L'organe pinéal des amphibiens est connu pour contenir des photorécepteurs bien développés (Vigh et Vigh-Teichmann 1999). Un type de bâtonnet large et plus petit ainsi que deux types de cônes, immuno-cyto-chimiquement distincts, ont été décrits par microscopie électronique. Le cône plus large était COS-1- positif alors que le type de cône plus mince restait négatif avec tous les anticorps testés (Vigh et Vigh-Teichmann 1999). En comparant ces résultats avec la cytologie de la glande pinéale du Protée cavernicole, le seul photorécepteur rudimentaire relictuel semble celui du cône sensible au rouge. L'aire de la peau située au-dessus de la glande pinéale du Protée est plus pâle en comparaison avec d'autres parties de la peau, ce qui est dû à l'absence de mélanophores (observée en appliquant un stimulus de lumière avec une source de lumière à fibres optiques). L'illumination de cette aire provoque un fort comportement photo-phobique (observations non publiées).

3. Sensibilité de la peau à la lumière

La colorisation des cellules dans la couche basale de l'épithélium de la peau du Protée blanc avec mAb COS-1 montre la possibilité qu'un pigment photo-sensible soit impliqué dans la photosensibilité de la peau. Récemment, une Opsine a été identifiée, une Mélanopsine dans des cellules dermales mélanophores de *Xenopus laevis* (Provencio *et al.* 1998). Sa conformation est semblable à toutes les Opsines connues et spécialement des Opsines d'invertébrés. La séquence d'acides aminés partage 39% de loci uniques avec la Rhodopsine d'Octopus et 30% de correspondance avec des Opsines de vertébrés. Malgré son origine chez les vertébrés, la mélano-Rhodopsine du Protée est plus homologue aux Opsines d'invertébrés, et spécialement de la Rhodopsine d'Octopus, et moins homologue avec les Opsines typiques pour les vertébrés. Une analyse phylogénique indique que la Mélanopsine et les Opsines des invertébrés ont évolué d'un ancêtre commun. La Mélanopsine est distribuée dans des mélanophores, dans l'iris et dans le cerveau profond, suggérant qu'elle soit utilisée par des photorécepteurs non-visuels (Provencio *et al.* 1998).

4. Observations du comportement par rapport à la sensibilité à la lumière

Les résultats décrits reprennent et complètent des expériences plus anciennes sur le Protée dépourvu d'yeux (Briegleb 1962, 1963 qui lui-même se référait à l'étude de Hawes 1946). Il s'agit ici de l'étude de la sensibilité de la peau à la lumière en fonction de sa longueur d'onde et de l'étude de la projection au CNS de cette réaction épidermique. Des spécimens de Protée, âgés d'environ 50 ans, ont été éclairés directement avec des spots de lumière pour distinguer les réactions dues aux yeux dégénérés et, éventuellement, à l'organe pinéal, et celles lorsqu'on ne stimule que localement la peau. Les observations étaient réalisées sous lumière infrarouge et rouge faible (moins de 1 Lux), et les stimulations par d'étroits spots de lumière d'un diamètre de 0,5 à 2 cm projetés sur une patte, la queue ou le corps d'un individu à mi-couvert d'un abri. Comme précédemment observé par Briegleb (1962), les animaux déplaçaient le membre concerné ou la queue hors du spot de lumière, dans la bonne direction et non pas par essais et erreurs, peu de secondes après avoir été éclairés. Le Protée ne s'habitue pas à la stimulation ni de la peau ni de la tête (ou très peu comme avec la stimulation magnétique). L'animal finissait par s'en aller en se sauvant sous l'abri familier le plus proche dans son bassin habituel (3,5 sur 5,5 m, profondeur d'eau 8 à 75 cm).

Après de multiples tests sur plusieurs animaux, nos résultats montrent que, avec 5 verres de couleur entre 400 et 680 nm de longueurs d'onde, les animaux ne réagissaient plus à des luminosités < 0,5-1 Lux (de l'ordre de grandeur aux observations plus anciennes : Briegleb 1962, J. Durand, communication personnelle). Lorsque la tête seule était illuminée les animaux réagissaient par leur comportement d'alerte typique (levé de la tête, morsure en direction du spot comme décrit par Briegleb 1962). Si les individus entiers sont éclairés pendant quelques secondes, ils ne bougent pas, mais si la lumière est éteinte ils se sauvent immédiatement par une réaction typique de retournement (Hawes 1946).

Les seuils indiqués ne sont probablement pas les seuils absolus mais plutôt des limites de tolérance leur laissant assez d'obscurité pour la vie souterraine. Les animaux perdaient de leur irritation à la lumière lorsqu'ils étaient exposés au cycle jour/nuit et à 500-1000 Lux (Nusbaum 1907, et observations non publiées).

A l'inverse, des animaux testés dans la Grotte de Moulis ("Salle d'Argile") ont révélé une très bonne sensibilité à une source particulière de lumière. Dans une expérience d'alignements magnétiques, 4 individus se dirigeaient tous significativement vers le SE quelque soit la condition magnétique appliquée. Il s'est révélé, après un certain temps, que ces ani-

maux avaient réagi à une ampoule jaune-rouge de 60 Watt chauffante, à une distance de 40-50 m (fig. 3 A, B, mN = S, comp.). La luminosité, à une distance de deux mètres de l'ampoule, mesurée à l'aide d'un optomètre donnait des valeurs justes au-dessus du seuil de sensibilité de l'instrument, à 0,01Lux (0,001 μ W sans le filtre photométrique). La longueur d'ondes émises était entre le bleu et 900 nm environ (IR). Que la réaction observée des animaux soit due aux peu de bâtonnets et cônes dans les yeux et l'organe pinéal dégradés (mais présents dans la population de Protée à Moulis provenant de la "Grotte de Pivka" très proche de celle de Planina) ou bien à la sensibilité de la peau n'est pas encore résolu.

Pendant les expériences avec spots de lumière, nous n'étions pas capables de tester les sensibilités éventuelles à l'IR, car nous ne pouvions pas reconnaître, à l'aide de la Camera IR, les spots d'IR produits (830-100 nm), à une profondeur d'eau de 50-70 cm où les animaux se trouvaient. IR est trop absorbé par l'eau même peu profonde si bien que les intensités d'IR disponibles ne pouvaient pas être contrôlées. Quand la source gênante a été recouverte de métal, les animaux ne s'orientaient plus vers cette lumière, mais s'alignaient exclusivement selon le champ magnétique donné (fig.3, n, mN = S et comp.).

Nous ne savons toujours pas si les animaux sont capables de déterminer la direction de la lumière grâce à leurs yeux ou à l'organe pinéal, mais ils pourraient le faire *via* la sensibilité de la peau en comparant, au niveau du CNS, des intensités de lumière différentes perçues sur différentes portions du corps. La phototaxie négative peut servir à se dissimuler, et le Protée peut vivre avec succès dans des biotopes épigés à condition qu'il n'y ait pas de prédateurs ni de parasites (Hawes 1946, Briegleb 1962, Nusbaum 1907, J. Durand et Ch. Juberthie, communication personnelle).

III. DISCUSSION

La sensibilité de la peau à la lumière est très répandue dans le règne animal (Millot 1968, de la Motte 1964, Steven 1963). Chez les animaux cavernicoles, des individus peuvent, activement ou passivement, venir au grand jour. Pour le Protée, la réaction classiquement décrite est la fuite de la lumière (Hawes 1946 et références ci-dessus). Cette réaction observée dans le milieu souterrain serait une réaction de protection contre les prédateurs/ou parasites préalablement rencontrés dans des ruisseaux et rivières de surface. Nous proposons que la sensibilité élevée pour la lumière aurait pu être une caractéristique ancienne d'an-

cêtres épigés du Protée, qui étaient vraisemblablement déjà néoténiques (Herre 1939). Le Protée n'aurait pas été exclusivement aquatique et aurait pu vivre dans des marécages, comme actuellement *Necturus*, espèce la plus proche de *Proteus* en Amérique du Nord, et qui est également scotophile (cherchant l'obscurité). Les yeux et les mélanophores de la peau du Protée disparaissent pendant la vie souterraine. Les deux sous-espèces de Protée (cavernicole et épigé) disposent des cellules pigmentaires stellates avec des granules dans le derme. Cependant, les promoteurs de mélanophores au-dessous de la lamelle basale sont plus nombreux chez les spécimens pigmentés (Kos 1992, Kos et Bulog 1993).

La scotophilie ne prévient cependant pas la prédation par les écrevisses et les Salmonidés, comme dans grotte Pivka près de Postojna en Slovénie (Briegleb 1962, 1963, 1974). Dans la partie fluviale de la grotte de Pivka une population dense d'écrevisses (*Astacus*) perd graduellement sa pigmentation noire vers l'aval pour une colorisation rouge et bleu. Le *Proteus* n'y a jamais été rencontré bien que l'habitat principal de la population de Protée soit, par son hydrologie, pleinement connectée avec la rivière souterraine de Pivka (Briegleb 1962, 1963, 1974). Le Protée, à l'origine néoténique, aurait pu récemment (pendant le dernier interglaciaire), colonisé les grottes du Karst Dinarien, alors disponibles. Il a pu profiter de proies installées antérieurement (crustacés *Troglocaris*, *Niphargus*, *Assellus* et vers aquatiques Turbellariés), et s'adaptera par évolution régressive (yeux) au milieu entièrement hypogé.

A. Comportement général du Protée dans l'obscurité

Un Protée, après avoir lâché dans un habitat inconnu, se met à marcher le long de la limite externe du nouvel habitat pendant environ 20 minutes puis explore la partie centrale du container jusqu'à ce qu'il trouve un abri entre pierres et cailloux. Après d'autres prospections, un abri définitif est sélectionné et n'est plus abandonné pour des mois, même des années. Dans un habitat habituel, le Protée inspecte le substrat, d'une façon apparemment aléatoire, cherchant des proies avec son museau dans le sédiment et l'argile. La repérage des proies et la capture sont réalisées grâce aux systèmes mécano, chimico et d'électroperception (Schlegel 1997). Les proies sont des crustacés *Troglocaris*, *Niphargus* et *Assellus*, mais aussi des petits poissons, grenouilles et larves d'urodèles.

A l'occasion d'une rencontre entre deux individus, les interactions finissent presque toujours par une fuite d'un des participants. Il y a des comportements agonistiques entre les

mâles pour établir une hiérarchie (Briegleb 1962). Deux mâles adultes ensemble dans un aquarium relativement petit (35 x 20 x 20 cm sous lumière du jour) finissent par se blesser sérieusement dans leurs combats qui peut mener à la mort d'un des rivaux.

Un Protée posé sur de l'argile humide hors de l'eau peut se mettre à marcher sur quatre pattes, le corps surélevé sans contact avec le sol. Dans le laboratoire de l'Institut Zoologique de Munich, un Protée a passé des semaines sur une rampe de ciment sortant de l'eau. Le Protée est capable de se déplacer même en sortant de l'eau (M. Aljancic, observations réalisées à la grotte de Planina).

L'observation du comportement de phototaxie positive (cf. fig. 3) pour des sources de faible lumière provient de la sortie, souvent en grande quantité, de Protée par l'ouvertures de certaines grottes et siphons en Slovénie, en particulier pendant la pleine lune (documenté sur une bande vidéo de B. Bulog et J. Parzefall (communication personnelle). Recherche de proies plus abondantes à l'extérieur ou de partenaires sexuels, la raison du synchronisme de ce comportement n'est pas élucidée.

B. Caractérisation génétique d'Euproctes de grottes et de surface

Pendant les expériences dans un champ magnétique, décrites pour le seul Protée et mentionné pour *Desmognathus ochrophaeus* précédemment, nous avons observé que les Euproctes de populations hypogées se comportaient comme les Protées, contrairement à ceux des populations de surface. De plus, les individus des populations de grotte présentaient une sensibilité jusqu'à 30 dB supérieure à ceux des populations de surface (fig. 12, Schlegel 1997, Schlegel et Bulog 1997). Ce caractère pourrait avoir un contrôle génétique, arguant alors pour une séparation complète des populations. Nous avons analysé la variabilité de l'ADN mitochondrial (région de contrôle) et de 22 loci nucléaires codant pour des protéines (le détail des méthodes utilisées est décrit dans Steinfartz *et al.* 2000 et Steinfartz *et al.* 2002) chez des individus provenant de (i) l'élevage de la grotte de Siech près de Saurat ramenée dans la grotte de Moulis, (ii) l'élevage d'une autre colonie entretenue à Moulis qui venait de surface (ruisseau d'Aulus les Bains, à une distance de 20 km à vol d'oiseau, mais géographiquement et hydrologiquement bien séparé de la grotte de Siech), et (iii) des échantillons préservés d'une population plus distante du ravin de Castelmouly près du Col Tourmalet, à 150 km à ouest des autres localités (Euprocte décrit comme *E. a. castelmouliensis* par Wolterstorff 1925). À partir du séquençage d'un fragment de 597 paires de bases, un caractère

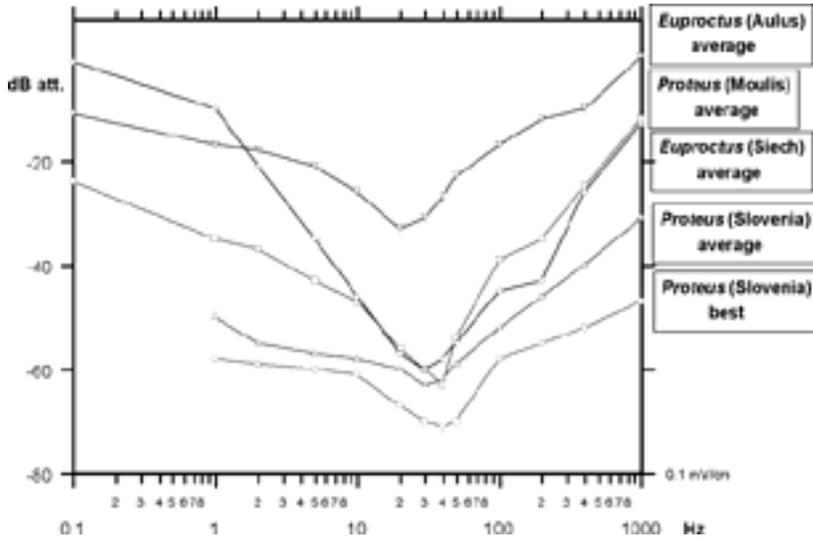


Figure 12 : Sensibilités chez *Calotriton (Euproctus) asper* des Pyrénées et *Proteus anguinus* de Slovénie aux stimulus électriques sinusoïdaux en fonction de la fréquence (axe des abscisses, Hz, échelle logarithmique). L'ordonnée est donnée pour les seuils d'intensité nécessaires pour une réaction liminaire de l'animal en dB relatif (atténuation : 0 dB att. = 1V/cm ; - 80 dB att. = 0,1 mV/cm, comme indiqué sur la marge de droite).

Figure 12: Sensitivity of *Calotriton (Euproctus) asper* (Pyrénées) and *Proteus anguinus* (Slovenia) to sinusoidal electrical stimuli as a function of frequency (abscissa, Hz, log.-scale). Ordinate, threshold amplitudes for just noticeable behavioral reactions in rel. dB (attenuation; 0 db att. = 1V/cm; -80 db att = 0.1 mV/cm, as indicated at the right margin).

diagnostique a pu être assigné aux animaux de la grotte de Siech (fig. 13). Tous les loci (protéines), à l'exception du locus Albumin étaient identiques pour les individus de la grotte de Siech et du ruisseau d'Aulus. La faible différenciation pour les marqueurs mitochondriaux et nucléaires suggère une séparation récente des populations grotte de Siech et ruisseau d'Aulus (par exemple depuis la fin de la glaciation du Würm dans les Pyrénées). Bien que des caractères morphologiques externes ne se soient pas encore différentes entre populations hypogée et épigée, les caractéristiques comportementales observées (alignement par rapport au champ magnétique) apparaissent différentes : la capacité à s'aligner sur des paramètres magnétiques serait une adaptation de l'Euprocte cavernicole. La sensibilité magnétique n'a rien à voir avec la sensibilité du système électrosensoriel de la ligne latérale (Schlegel 1996, 1997). La tendance à la décroissance parallèles des seuils de sensibilité dans ces deux systèmes sensoriels pourrait ne pas être une simple coïncidence, mais pourrait démontrer des

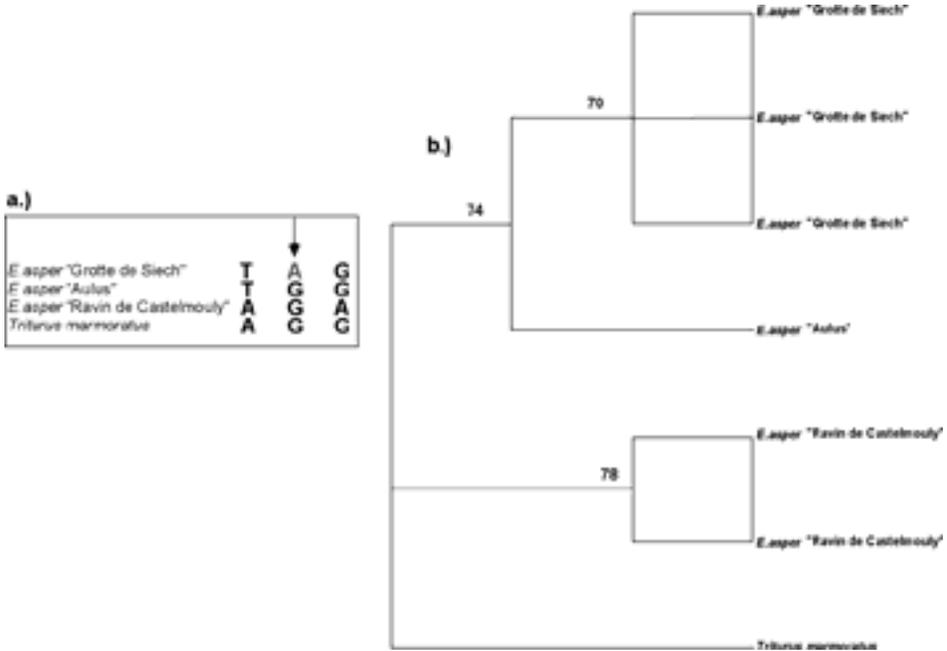


Figure 13 : Distances génétiques chez des *Calotriton (Euproctus) asper* de diverses localités. a) Variabilité de la région de contrôle de l'ADN mitochondrial (597 paires de bases) chez des individus d'une population souterraine de la grotte de Siech (Saurat, Ariège) et deux populations de surface (Aulus les Bains et de Ravin de Castelmouly), avec *Triturus marmoratus* comme groupe externe. Le site diagnostique pour *C. asper* de la grotte de Siech est marqué par une flèche. b) Arbre consensus (bootstraps calculés pour 1000 répliquas) pour *C. asper* (*T. marmoratus* comme groupe externe). Les chiffres sur les dichotomies donnent les pourcentages de support pour cette dichotomie et les taxa terminales correspondantes.

Figure13: Genetic distances in *Calotriton (Euproctus) asper* from diverse localities. a) DNAm variability (D-loop, 597 bp) in individuals from one cave (Grotte de Siech) and two surface populations (Aulus and Ravin de Castelmouly), with *Triturus marmoratus* as outgroup. The only diagnostic site for *C. asper* from the "Grotte de Siech" is marked by an arrow. b.) Bootstrap consensus tree based on 1000 bootstraps replicates for *C. asper* (*Triturus marmoratus* as outgroup). Numbers above nodes indicate percentage support for this node and its corresponding terminal taxa.

modifications des systèmes sensoriels des individus migrant entre des habitats épigés et hypogés ou vice versa (cf. fig. 12).

La capacité à s'orienter dans le champ magnétique terrestre, observée chez l'Euprocte cavernicole est perdue lorsque les individus sont élevés un an hors de leur milieu d'origine. D'autre part, les Euproctes élevés dans la grotte de Moulis et capturés à Aulus il y a plus de 10 ans, ainsi que leur descendants nés dans la grotte, ne deviennent pas sensibles au champ

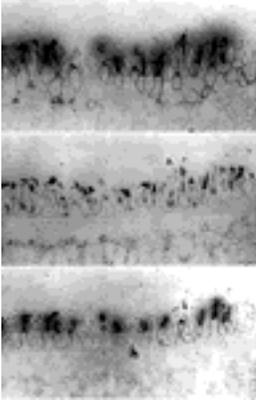


Figure 14 : Marquage immunologique de coupes semi-fines adjacentes de la rétine chez *Proteus anguinus* ssp. *parkelj* X580 (modifiée d'après Kos, Bulog, Szél & Röhlich 2001). MAb OS2 colore toutes cellules photoréceptrices, mAb B2 colore des cônes sensibles au rouge. L'anticorps anti-Rhodopsin AO marque les segments rod externes (photos microscopiques du haut en bas).

Figure 14: Immunolabelling of adjacent semithin sections of the retina in the *Proteus anguinus parkelj* X580 (modified from Kos, Bulog, Szél & Röhlich 2001). mAb OS2 stains all photoreceptor cells, mAb B2 stains red-sensitive cones. Anti-rhodopsin antibody AO labels rod outer segments (photographs from up to down)

magnétique, malgré une vie complètement cavernicole. La capacité d'alignement sur le champ magnétique serait absente de cette population, et ne pourrait être récupérée ou réactivée au besoin ou de novo sous des conditions d'obscurité.

V. CONCLUSION

Toutes les observations sur l'orientation magnétique des urodèles ont montré que des animaux en milieu souterrain se servent de tous leurs systèmes sensoriels, incluant la sensibilité à la lumière des yeux (même réduits), de la glande pinéale et de la peau. L'odorat et le goût, certainement très important, n'ont pas été traité ici (voir Briegleb 1962, 1963, Durand *et al* 1981 1982 1983, Papi et Ioalè 1988, Richard *et al.* 1983, O. Guillaume et J. Parzefall, communication personnelle), tout comme les sens mécaniques (Durand et Parzefall 1987). Les aptitudes décrites, probablement améliorées jusqu'à un certain degré pendant l'évolution récente ont permis aux populations (pré-adaptées) de coloniser les grottes comme nouvel habitat permanent. L'orientation et la navigation dans l'environnement (Fisher *et al.* 2001, Phillips *et al.* 1995) est toujours basée sur une combinaison des informations sensorielles disponibles, et incluant la mémoire topographique pour son propre habitat proche.

La discussion sur la date de colonisation de l'habitat hypogé par le *Proteus*, et la perte secondaire de la fonctionnalité des yeux reste d'actualité. À la découverte de la sous-espèce *Proteus anguinus parkelj* décrite par Sket et Arntzen (1994), et à partir des études génétiques sur les populations de morphe noir et blanc, la perte de la vision et la séparation des populations de cette région apparaissent avoir eu lieu plutôt récemment, pendant la glaciation de Würm, qui s'est terminait à - 15 000 ans en Slovénie (avec de fort effets de gouleau d'étran-

blement évolutif). Les différences remarquables de structure et d'immunocytochimie observées entre les populations de Planina et d'Otovec en Sloveenie devraient être fixées génétiquement : ces animaux appartiennent à deux groupes de populations distinctes, comme l'a montré l'analyse d'allozymes (Sket & Arntzen 1994). La dégénérescence des yeux dans d'autres populations de morphe blanc de Protée apparaît également fixée génétiquement mais argumenterait plutôt pour une perte de la vision datant de la glaciation de Mindel et de Riss il y a plus de 300 000 ans.

Remerciements : Les stages d'un auteur (P.S.) à Moulis ont été sponsorisés en partie par le programme PROCOPE et le Centre de coopération universitaire franco-bavarois. P.S. doit énormément aux directeurs du CNRS-Moulis coopérants de ces programmes d'échanges scientifiques, Ch. Juberthie, J. Durand et A. Mangin, qui l'ont invité à ces stages et qui l'ont aidé essentiellement avec leurs connaissances professionnelles et le support du Laboratoire souterrain. Nous remercions, en particulier, pour des discussions et suggestions valables, les docteurs J. Durand, M. Beblo (qui a procuré deux bobines Helmholtz pour la grotte laboratoire et son expertise géo-physique), et G. et G. Fleissner, R. et W. Wilschko (tous les quatre Francfort/Main) pour les commentaires de toute sorte. Les spécimens de *Desmognathus* ont été donnés par les Pr. Dr. G. Roth, Dr. U. Dicke et Dr. W. Grunwald de l'Université de Bremen et par le Pr. Dr. J. Parzefall de l'Université de Hambourg. Finalement nous remercions M. Diesener, M. Dupuis et K. Schmidt pour la maintenance des animaux. Le résumé en Français a été aimablement corrigé et rédigé par M. Sala.

V. RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Batchelet E. 1981 - Circular statistics in biology. London: Academic Press.
- Briegleb W. 1962 - Zur Biologie und Ökologie des Grottenolms (*Proteus anguinus* Laur. 1768). *Z. Morphol. Ökol. Tiere*, 51: 271-334.
- Briegleb W. 1963 - Zur Kenntnis eines Ökotopt von *Proteus anguinus* Laur. 1768. *Acta Carsol.*, 3: 149-196.
- Briegleb W. 1974 - Der Extrembiotop Höhle als Informationslieferant für die allgemeine Physiologie am Beispiel des Grottenolms (*Proteus anguinus* Laur.). *Acta Carsol.*, 6: 287-297.
- Bulog B. 1989a - Tectorial Structures of the inner ear sensory epithelia of *Proteus anguinus* (Amphibia, Caudata). *J. Morphol.*, 201: 59-68.
- Bulog B. 1989b - Differentiation of the inner ear sensory epithelia of *Proteus anguinus* (Urodela, Amphibia). *J. Morphol.*, 202: 325-338.
- Bulog B. 1992 - Ultrastructural analysis of the retina of *Proteus* sp. - Dark pigmented specimens (Urodela, Amphibia). *Electron Microscopy*, Vol. 3, Biological Sciences: 659-660, EUREM 92, Proceedings, Granada, Spain.
- Bulog B. & Schlegel P. 2000 - Functional morphology of the inner ear and underwater audiograms of *Proteus anguinus* (Amphibia, Urodela). *Eur. J. Physiol.*, 439 (suppl.) 3: R165-R167.
- Culver C.C. 1982 - Cave life. Harvard University Press, Cambridge, Mass. and London, England.
- Deutschlander M.E., Borland S.C. & Phillips J.B. 1999 - Extra ocular magnetic compass in newts. *Nature*, 400: 324-325.

- Diebel C.E., Proksch R., Green C.R., Neilson P., & Walker M.M. 2000 - Magnetite defines a vertebrate magnetoreceptor. *Nature*, 406: 299-302.
- Durand J.P. 1971 - Recherches sur l'appareil visuel du Protée, *Proteus anguinus* Laurenti, Urodèle hypogé. *Ann. Spéléol.*, 26(3) : 497-824.
- Durand J.P., Parzefall J. & Richard B. 1981 - Proteidae prey detection and the sensory compensation problem. Proc. VIII^e Int. Cong. Spéléol., 31-34, Bowling Green, USA.
- Durand J.P., Parzefall J. & Richard B. 1982 - Etude comparée de la détection chimique des proies par *Proteus anguinus*, cavernicole, et son parent de surface *Necturus maculosus* (Proteidae, Urodela). *Behav. Process.*, 7 : 123-134.
- Durand J.P., Bouillon M. & Parzefall J. 1983 - Réponse de *Proteus anguinus* L., amphibien cavernicole à des stimuli chimiques provenant de la ponte. *Mém. Biospéol.*, 10 : 395-399.
- Durand J.P. & Parzefall J. 1987 - Comparative study of rheotaxis in the cave salamander *Proteus anguinus* and its epigean relative *Necturus maculosus*. *Behav. Process.*, 15: 285-291.
- Fleissner G., Holtkamp-Rötzler E., Hanzlik M., Winklhofer M., Fleissner G., Petersen N. & Wiltshko W. 2003 - Ultrastructural analysis of a putative magnetoreceptor in the beak of homing pigeons. *J. Comp. Neurol.*, 458: 350-360.
- Fisher J.H., Freake M.J., Borland S.C. & Phillips J.B. 2001 - Evidence for the use of magnetic map information by an amphibian. *Anim. Behav.*, 62: 1-10.
- Gogala M., Michieli B. & Zener B. 1965 - Electrophysiological investigations of the reduced eye of *Proteus anguinus*. Act. IV Congr. Int. Speleol., Ljubljana, 78-79.
- Hanzlik N., Heunemann C., Holtkamp-Rötzler E., Winklhofer M. & Fleissner G. 2000 - Super paramagnetic magnetite in the upper beak tissue of homing pigeons. *Biometals*, 13: 325-331.
- Hawes R.S. 1946 - On the eyes and reactions to light of *Proteus anguinus*. *Quart. J. Micr. Sci.*, 86: 1-53.
- Juberthie-Jupeau L. 1983 - Etude expérimentale de la présence de Coléoptères Bathysciinae souterrains autour de substances alimentaires. *Mém. Biospéol.*, 10 : 439-444.
- Juberthie C. & Decu V. 1994 - Encyclopaedia Biospeleologica. Société de Biospéologie, Moulis, France and Bucarest, Rumania.
- Kos M. 1992 - Fine structure of the skin of *Proteus anguinus* Laurenti (Urodela, Amphibia) and comparison of the skin of the pigmentless and the pigmented specimen. Graduation thesis, Ljubljana, Slovenia.
- Kos M. & Bulog B. 1993 - Differences between the fine structure of *Proteus anguinus* (Urodela, Amphibia) skin and the black pigmented *Proteus* sp. Proceedings Multinational Congress on Electron Microscopy: 439-440. Parma, Italy.
- Kos M. & Bulog B. 1996 - Pineal and retinal photoreceptors of *Proteus anguinus* (Amphibia: Proteidae). *J. Comput. Assist. Micr.*, 8: 239-240.
- Kos M., Bulog B., Szél A., & Röhlich P. 2001 - Immunocytochemical demonstration of visual pigments in the degenerate retinal and pineal photoreceptors of the blind cave salamander (*Proteus anguinus*). *Cell Tissue Res.*, 303: 15-25.
- Langecker T.G., Schmale H., & Wilkens H. 1993 - Transcription of the opsin gene in degenerate eyes of cave-dwelling *Astyanax fasciatus* (Teleostei, Characidae) and of its conspecific epigean ancestor during early ontogeny. *Cell Tissue Res.*, 273: 183-192.

- Millott N. 1968 - The dermal light sense. *Symp. Zool. Soc. Lond.*, 23: 1- 36.
- Motte I. de la 1964 - Untersuchungen zur vergleichenden Physiologie der Lichtempfindlichkeit gebledeter Fische. *Z. Vergl. Physiol.*, 49: 58-90.
- Nusbaum J. 1907 - Ein Fall von Viviparität bei *Proteus anguinus*. *Biol. Zbl.*, 27: 370-375.
- Papi F. & Ioalè P. 1988 - Pigeon navigation: new experiments on interaction between olfactory and magnetic cues. *Comp. Biochem. Physiol.*, 91A: 87-89.
- Phillips J.B., Adler, K. & Borland S.C. 1995 - True navigation by an amphibian. *Anim. Behav.*, 50: 855-858.
- Provencio I., Jiang G., De Grip W.J., Hayes W.P. & Rollag M.D. 1998 - Melanopsin: an opsin in melanophores, brain, and eye. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 95: 340-345.
- Richard B. Parzefall J., & Durand J.P. 1983 - Communications chimiques chez deux Proteidae, *Proteus anguinus* et *Necturus maculosus*. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 107 : 597-605.
- Röhlich P., Szél Á., & Papermaster D. 1989 - Immunocytochemical reactivity of *Xenopus laevis* retinal rods and cones with several monoclonal antibodies to visual pigments. *J. Comp. Neurol.*, 290: 105-117.
- Röhlich P. & Szél Á. 1993 - Binding sites of photoreceptor-specific antibodies COS-1, OS-2 and AO. *Curr. Eye Res.*, 12: 935-944.
- Röhlich P. & Szél Á. 2000 - Photoreceptor cells in the *Xenopus retina*. *Micr. Res. Techn.*, 50: 327-337.
- Schlegel P. 1996 - Behavioral evidence and possible physical and physiological mechanisms for earth-magnetic orientation in the European Blind Cave Salamander, *Proteus anguinus*. *Mém. Biospéol.*, 23 : 5-16.
- Schlegel P. A. 1997 - Behavioral sensitivity of the European Blind Cave Salamander, *Proteus anguinus*, and a Pyrenean Newt, *Euproctus asper*, to electrical fields in water. *Brain Behav. Evol.*, 49: 121-131
- Schlegel P. & Bulog B. 1997 - Population-specific electro sensitivity of the European blind cave salamander, *Proteus anguinus*. *J. Physiol. (Paris)*, 91(2): 75-79.
- Sherry D.M., Bui D.D. & DeGrip W.J. 1998 - Identification and distribution of photoreceptor subtypes in the neotenic salamander retina. *Vis. Neurosci.*, 15 : 1175-1187.
- Sket B. and Arntzen J.W. 1994 - A black, non-troglophobic amphibian from the karst of Slovenia: *Proteus anguinus parkelj* n.ssp. (Urodela: Proteidae). *Bijdragen tot de Dierkunde*, 64(1): 33-53
- Steinfartz S., Veith M. & Tautz D. 2000 - Mitochondrial sequence analysis of Salamandra taxa suggests old splits of major lineages and postglacial recolonizations of Central Europe from distinct source populations of *Salamandra salamandra*. *Mol.Ecol.*, 9: 397-410.
- Steinfartz S., Hwang U. W., Tautz D., Öz M. & Veith M. 2002 - Molecular phylogeny of the salamandrid genus *Neurergus*: evidence for an intrageneric switch of reproductive biology. *Amphibia-Reptilia*, 23: 419-431.
- Vigh B. & Vigh-Teichmann I. 1999 - Comparative morphophysiology of the pineal organs of vertebrates. In: Joy KP, Krishna A, Haldar C (eds) Comparative endocrinology and reproduction, 479-506, Narosa Publishing House, New Delhi.
- Wiltshcko R. & Wiltshcko W. 1995 - Magnetic orientation in animals. *Zoophysiology* (vol. 33), Springer, Berlin.
- Wiltshcko, W. and Wiltshcko, R. 2003 - Magnetic orientation and magnetoreception in birds and other animals. *J. Comp.Physiol. A*, 191: 675-693

Winklhofer M., Holtkamp-Roetzler E., Hanzlik M., Fleissner G., & Petersen N. 2001 - Clusters of super paramagnetic particles in the upper-beak skin of homing pigeons: evidence of a magneto receptor? *Eur. J. Mineral.*, 13: 659-669.

Witkovsky P. 2000 - Photoreceptor classes and transmission at the photoreceptor synapse in the retina of the clawed frog, *Xenopus laevis*. *Micr. Res. Techn.*, 50: 338-346

Wolterstorff W. 1925 - Über mehrere Lokalformen des Pyrenäenmolches, *Euproctus asper* Dugès. *Abh. Ber. Mus. Nat. Heimatk. Magdeburg*, 4(1): 61-76.

Zener B. 1973 - The light sensitivity of the cave salamander *Proteus anguinus* Laur. *Period. Biol.*, 2: 16.

Zhang J., Kleinschmidt J., Sun P. & Witkovsky P. 1994 - Identification of cone classes in *Xenopus retin* - *na* by immunocytochemistry and staining with lectins and vital dyes. *Vis. Neurosci.*, 11 : 1185-1192.

manuscrit accepté le 25 février 2006

Sensibilité au rayonnement solaire global chez les œufs de deux espèces de tritons en sympatrie : le Triton marbré (*Triturus marmoratus*) et le Triton palmé (*Triturus helveticus*)

par

Maxime BONHOMME, Laurent BARAILLÉ, Brigitte CROUAU-ROY
et Alexandre RIBÉRON

*Laboratoire Évolution et Diversité biologique,
UMR CNRS 5174, Université Paul Sabatier
118 Route de Narbonne, 31062 Toulouse CEDEX 4
riberon@cict.fr*

Résumé - Les approches combinées inter et intraspécifiques de la sensibilité des amphibiens au rayonnement solaire et tout particulièrement les radiations des ultraviolets B (UV-B) sont encore peu développées. Nous avons étudié la sensibilité au rayonnement solaire global chez les œufs de deux espèces de tritons en sympatrie : le Triton marbré (*Triturus marmoratus*) et le Triton palmé (*Triturus helveticus*), provenant de 3 sites fortement contrastés quant à l'ensoleillement annuel. Les œufs fraîchement pondus sont exposés avec ou sans la feuille protectrice à un rayonnement solaire identique. Pour les 2 espèces, le taux de survie à l'éclosion ne dépend ni de la provenance ni de la présence ou non de la feuille autour de l'œuf, mais une meilleure survie des œufs à l'éclosion est observée chez le triton palmé.

Mots-clés : Radiations ultraviolets, Mortalité embryonnaire, Protection.

Summary - **Sensitivity to solar radiations in eggs of two sympatric newt species: The marbled newt (*Triturus marmoratus*) and the palmed newt (*Triturus helveticus*).** Few studies have examined for interspecific and intraspecific eggs and embryos sensitivity with regard to solar radiation. We compared survivorship of embryos of two sympatric newt species (palmate newt: *Triturus helveticus* and marbled newt: *Triturus marmoratus*) from three pristine locations. Eggs were exposed with and without leave to ambient solar radiation. For each species, the mortality of eggs was similar for the both location. For the both species, the mortality of eggs wrapped in leaves was similar to that to unwrapped eggs. The embryos of *Triturus helveticus* show a high survival rate.

Key-words: UV radiation, Egg wrapping, Newts embryos, Mortality.

I. INTRODUCTION

Le déclin des amphibiens est un phénomène global qui affecte aussi bien des zones fortement anthropisées que des régions qui semblent relativement peu perturbées par l'homme (revue dans Alford & Richards 1999). L'une des hypothèses proposées pour expliquer ce déclin à l'échelle mondiale est que l'augmentation des radiations ultraviolets et principale-

ment de type B (UV-B, 280-320 nm) a un impact négatif sur les amphibiens (Blaustein *et al* 1994). De nombreuses études ont montré l'effet néfaste des radiations UV-B sur les amphibiens principalement aux stades embryonnaires (revue dans Blaustein *et al.* 2003). Cependant si les radiations UV-B augmentent la mortalité ou le taux de malformations tant aux stades embryonnaire que larvaire chez plusieurs espèces, d'autres semblent plus tolérantes (revue dans Blaustein *et al.* 1998 ; Blaustein & Belden 2003).

Peu d'études se sont attachées à traiter de la sensibilité au rayonnement solaire en combinant l'approche intra et interspécifique (Häkkinen *et al.* 2001) et à notre connaissance aucune étude de ce type n'a été conduite chez des Amphibiens Urodèles. Nous avons choisi de travailler sur deux espèces sympatriques de tritons, le Triton marbré (*Triturus marmoratus*) et le Triton palmé (*T. helveticus*), provenant de différentes localités du Sud de la France. Les œufs de ces deux espèces se distinguent facilement par la taille et la couleur (Miaud & Muratet 2004). Les tritons ont un comportement de ponte particulier. Les femelles déposent les œufs un à un en les enveloppant dans un pli fait avec une feuille de plante aquatique grâce à des mouvements des membres postérieurs (Miaud 1994). Une précédente étude menée sur des œufs de *T. marmoratus* exposés à des UV a montré que le comportement d'enveloppement des œufs jouent un rôle favorable pour la protection des œufs vis-à-vis du rayonnement UV (Marco *et al.* 2001). Cependant, cette étude n'a pas porté sur l'ensemble du développement embryonnaire.

Cette présente étude a pour but (1) de tester le rôle de l'enveloppement dans la protection aux rayonnements UV et (2) de comparer le succès à l'éclosion des œufs de deux espèces sympatriques de tritons soumis au rayonnement solaire.

II. MÉTHODE

A. Échantillonnage

Les œufs sont prélevés (dans les 24 heures maximum après leur ponte) avec leur feuille protectrice dans 3 stations du Sud-ouest de la France (Roquehaute, Parc naturel régional du Quercy, zone non cultivée en Ariège ; tab. I). Ces trois stations se différencient par le rayonnement solaire reçu. Bien qu'il n'y ait pas de mesure précise du taux annuel du rayonnement UV B sur ces sites, il est établi que la proportion d'UV B augmente avec l'altitude et le taux d'ensoleillement (Blumthaler *et al.* 1992). A partir des données disponibles de Météo France

(ensoleillement annuel et indice d'UV), il apparaît que le rayonnement UV B serait plus faible dans le Quercy que dans les 2 autres stations. Seule la réserve de Roquehaute a une station météo propre mais les données ne sont que partiellement dépouillées.

Tableau I : Localisation et caractéristiques des sites d'échantillonnage.

Table I : Location and main characteristics of the sample sites.

	Quercy	Ariège	Roquehaute
Localisation	44°40'N, 1°38'E	43°03'N, 1°16'E	43°18'N, 3°22'E
Altitude (m)	470	730	30
Ensoleillement (heures/an)	2000	2100	2600
Superficie des mares (m ²)	10	8	7
Profondeur moyenne (m)	0,6	0,6	0,3

Les œufs enveloppés de leur feuille sont conservés quelques heures (12 heures maximum) au laboratoire dans des aquarium avec l'eau de leur mare d'origine avant d'être placés en conditions expérimentales.

Le nombre d'œufs prélevés est faible (tab. II) en raison des effectifs réduits des femelles présentes sur site et de la difficulté à récolter des œufs malgré un suivi régulier. La faiblesse de la ponte observée dans les différentes stations en 2002 est probablement due à une mise en eau peu importante des mares cette année là.

Tableau II : Taux de survie à l'éclosion chez *T. marmoratus* et *T. helveticus* provenant de 3 sites. (n) nombre d'œufs

Table II : Hatching success in *T. marmoratus* and *T. helveticus* from three ponds. (n) number of eggs

Provenance	<i>T. marmoratus</i>			<i>T. helveticus</i>		
	Quercy	Ariège	Roquehaute	Quercy	Ariège	Roquehaute
Œufs avec feuille	13 % (46)	26,7 % (30)	20 % (15)	80 % (20)	96 % (50)	96 % (25)
Œufs sans feuille	11,5 % (96)	22 % (50)	20 % (15)	78 % (50)	92 % (50)	100 % (20)

B. Dispositifs expérimentaux

Des enclos fabriqués à partir de bouteilles plastiques de 5 L coupées aux deux extrémités et dont l'une est fermée par un filet de type moustiquaire sont placés dans des aquariums individuels contenant de l'eau de la mare d'origine (prélevée en surface) et dont le niveau est maintenu constant. Les enclos munis de flotteurs maintiennent les filets à une profondeur de

10 cm. Les œufs reposent sur ces filets. Ce système permet d'espacer les œufs les uns par rapport aux autres et d'assurer une bonne circulation de l'eau. Pour chaque espèce et chaque site, deux lots d'œufs sont constitués : (1) les œufs complètement enveloppés dans leur feuille et (2) les œufs dégagés du pli de la feuille. La feuille est enlevée délicatement juste avant le placement dans les enclos expérimentaux. L'opération étant conduite sur des œufs fraîchement pondus, l'élimination de la feuille est facile et ne provoque normalement pas de lésions de la gangue (Marco *et al.* 2001). Les aquariums sont placés sur le toit du bâtiment du laboratoire à Toulouse afin d'avoir des conditions climatiques identiques et d'exposer les œufs au maximum de rayonnement solaire (taux annuel d'ensoleillement 2200 heures).

Des analyses physico-chimiques ont été réalisées (température, pH, oxygène dissout noté DO et conductivité) dans les mares d'origine et dans les aquariums au cours de nos expériences.

Les expériences ont consisté à estimer le succès à l'éclosion et donc la survie embryonnaire. Les œufs morts sont retirés chaque jour et conservés dans de l'alcool à 70°. Chaque jour, deux visites, l'une vers 9 h et l'autre vers 17 h, sont effectuées.

III. RÉSULTATS

Au cours des 16 jours de l'expérience, il y a eu 12 jours de très beau temps, 3 jours nuageux et 1 jour pluvieux (temps habituel sur Toulouse fin mars début avril). Le pH s'est maintenu autour de 7,6 dans les aquariums. L'oxygène dissout est toujours resté supérieur à 7 mg/L. Toutes ces valeurs sont similaires à celles observées dans les mares d'origine. La température est identique dans l'ensemble des aquariums.

La proportion d'œufs éclos varie entre les 3 populations de 11,5 % à 26,7 % chez le Triton marbré et de 78 % à 100 % chez le Triton palmé (tab. II). Pour les deux espèces de tritons étudiés, le taux de survie à l'éclosion ne dépend ni de la provenance ni de la présence ou non de la feuille autour de l'œuf (Test du Chi² ; *T. marmoratus*, $\chi^2 = 0,39$ avec 5 ddl, $p = 0,99$; *T. helveticus* $\chi^2 = 8,48$ avec 5 ddl, $p = 0,13$).

Par contre, la proportion d'œufs éclos est significativement plus forte chez le Triton palmé par rapport au Triton marbré (Test de Wilcoxon $z = 2,21$ et $p = 0,03$).

IV. DISCUSSION

Dans notre étude, la mortalité des œufs est similaire que l'œuf soit enveloppé ou non pour les deux espèces et quelque soit le site d'origine. L'enveloppement de l'œuf ne confère donc pas de protection à ce dernier contrairement à ce qui avait été précédemment décrit chez *T. marmoratus* (Marco *et al.* 2001). Des tests identiques mais menés à faible profondeur (1 cm) pour l'Ariège confirment nos résultats (données non publiées). L'obtention de résultats contradictoires entre études est fréquent (exemple historique sur *Bufo boreas*, Blaustein *et al.* 1994 ; Corn, 1998). Plusieurs explications peuvent être données pour expliquer cette contradiction : les différences observées correspondent à des phénomènes d'adaptations locales des populations (Belden & Blaustein, 2002). Dans notre cas, une adaptation locale est peu probable. En effet, malgré des conditions de rayonnement relativement différentes entre les 3 stations, toutes les populations et les 2 espèces étudiées réagissent de la même façon quand elles sont soumises à des conditions d'ensoleillement similaire (Toulouse). Les dispositifs expérimentaux différents entre les études induisent des conditions environnementales très variables d'une étude à l'autre (Pahkala *et al.* 2003). La grande différence entre les deux études sur le Triton marbré est la durée de l'expérimentation. Marco *et al.* (2001) reconnaissent que la courte durée de l'expérience (5 jours) a tendance à surestimer la survie. Il est possible que la sensibilité aux UV soit différente selon le stade embryonnaire. La feuille jouerait alors un rôle protecteur en début de développement puis la protection serait moindre lors de la croissance de l'embryon.

La mortalité des œufs chez le triton marbré est dans tous les cas très élevée. Le succès à l'éclosion est compris entre 11,5 % et 26,7 %. Cette forte mortalité s'explique en partie par le syndrome d'arrêt du développement qui frappe les grands tritons, *T. marmoratus* et *T. cristatus* (Macgregor & Horner 1980 ; Horner & Macgregor 1985). L'arrêt du développement embryonnaire est la conséquence de la présence de deux chromosome 1 de même type (homomorphisme). Seuls survivent les individus qui portent les deux type de ce chromosome. Ce phénomène affecte 50 % des œufs. La mortalité observée pendant l'expérience est de 75 %. L'augmentation de la mortalité des œufs de *T. marmoratus* pourrait provenir de l'exposition aux UV. Par contre la sensibilité au rayonnement solaire des œufs de triton palmé est faible, la survie étant supérieure à 78 %. La couleur est très différente entre les œufs des deux espèces : blanche chez le triton marbré et brun gris chez le triton palmé (Miaud & Muratet 2004). La

pigmentation et tout particulièrement la mélanine aurait une action protectrice sur les œufs spécialement lors de la neurulation (Jablonski 1998). Il serait intéressant d'étudier la quantité de mélanine en fonction de l'ensoleillement (par exemple en altitude) chez les Tritons. Le comportement de ponte (profondeur, type de feuilles sélectionné,...) peuvent influencer sur la résistance aux UV (Blaustein *et al.* 1994 ; Smith *et al.* 2002). Cependant nos observations sur le terrain ne nous ont pas permis de mettre en évidence ni une ségrégation spatiale des pontes des 2 espèces ni un choix du support de ponte.

L'approche intra et interspécifique n'a pas permis de mettre en évidence le rôle protecteur du comportement d'enveloppement des œufs de tritons contre le rayonnement UV. Les défenses des amphibiens contre le rayonnement UV sont nombreuses, complexes et encore mal connues (Blaustein & Belden 2003). Les différences interspécifiques observées dans ce travail devraient être approfondies en prenant en compte les aspects cellulaires et moléculaires de la protection aux UV.

Remerciements - Les auteurs remercient Sandrine Angelibert et Nicole Ferroni pour leur aide sur le terrain.

V. RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Alford R.A. & Richards S.J. 1999 - Global Amphibian declines: a problem in applied ecology. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 30 : 133-165.

Belden L.K. & Blaustein R.A. 2002 - Population differences in sensitivity to UV-B radiation for larval long-toed salamanders. *Ecology*, 83 : 1586-1590.

Blaustein A.R., Hoffman P.D., Hokit D.G., Kiesecker J.M., Walls S.C. & Hays J.B. 1994 - UV repair and resistance to solar UV-B in amphibian eggs: a link to population declines ? *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 91 : 1791-1795.

Blaustein A.R., Kiesecker J.M., Chivers D.P., Hokit D.G., Marco A., Belden L.K. & Hatch A. 1998 - Effects of ultraviolet radiation on amphibians: field experiments. *Am. Zool.*, 38 : 799-812.

Blaustein R.A. & Belden L.K. 2003 - Amphibian defenses against ultraviolet-B radiation. *Evol. Dev.*, 5 : 89-97.

Blaustein A.R., Romansic J.M., Kiesecker J.M. & Hatch A.C. 2003 - Ultraviolet radiation, toxic chemicals and amphibian population declines. *Diversity Distrib.*, 9 : 123-140.

Blumthaler M. Ambach. W & Rehwald W. 1992 - Solar UV-A and UV-B radiation fluxes at two alpine stations at different altitudes. *Theor. Appl. Climatol.*, 46 : 39-44.

Corn P.S. 1998 - Effects of ultraviolet radiation on boreal toads in Colorado. *Ecol. Appl.*, 8 : 18-26.

Häkkinen J., Pasanen S. & Kukkonen J.V.K. 2001 - The effects of solar UV-B radiation on embryonic mortality and development in three boreal anurans (*Rana temporaria*, *Rana arvalis* and *Bufo bufo*). *Chemosphere*, 44 : 441-446.

- Horner H.A. & Macgregor H.C. 1985 - Normal development in newts (*Triturus*) and its arrest as a consequence of an unusual chromosomal situation. *J. Herpetol.*, 19 : 261-270.
- Jablonski J.G. 1998 - Ultraviolet light-induced neutral tube defects in amphibian larvae and their implications for the evolution of melanized pigmentation and declines in amphibian population. *J. Herpetol.*, 32 : 455-457.
- Macgregor H.C. & Horner H.A. 1980 - Heteromorphism for chromosome I, a requirement for normal development in crested newts. *Chromosoma*, 76 : 11-122.
- Marco A., Lizana M., Alvarez A. & Blaustein A.R. 2001 - Egg-wrapping behaviour protects newt embryos from UV radiation. *Animal Behav.*, 61 : 639-644.
- Miaud C. 1994 - Analyse quantitative du comportement de ponte du triton palmé (*Triturus helveticus*) et du triton alpestre (*Triturus alpestris*) (Amphibia, Urodela). *Bull. Soc. Herp. Fr.*, 71-72 : 23-31.
- Miaud C. & Muratet J. 2004 - Identifier les œufs et les larves des amphibiens de France. INRA éditions, 200 p.
- Pahkala M., Laurila A & Merilä J. 2003 - Effects of ultraviolet-B radiation on behaviour and growth of three species of amphibian larvae. *Chemosphere*, 51 : 197-204.
- Smith A.M. Berril M. & Krapon C.M. 2001 - Photolyase activity of the embryo and ultraviolet absorbance of embryo jelly for several Ontario amphibian species. *Can J. Zool.*, 80 : 1109-1116.

manuscrit accepté le 20 novembre 2005

Breeding site tenacity in the fire Salamander *Salamandra salamandra*: a quarter of a century observations in a xeric-inhabiting isolated metapopulation

by

M. R. WARBURG

*Dept. of Biology, Technion,
Haifa 32000
warburg@tx.technion.ac.il*

Summary - A population of *Salamandra salamandra infraimmaculata* was studied on Mt. Carmel, during 25 consecutive annual breeding seasons. A large number of salamanders was recaptured several times (up to 40 times in males) over the years at the same site surrounding the breeding ponds. Some visited the ponds for several years (17 in females, 19 in males) some on a number of consecutive years (five in females, 10 in males), and some were recaptured after intervals of several years (up to 10 years in females, eight in males). Some salamanders came to the ponds time and again during the same breeding season (especially males up to seven times). Consequently, it appears that these salamanders shows site tenacity. Since some of the female salamanders visit the ponds on consecutive years, this may indicate a possible lack of need to store sperm. It may also indicate multiple mating and fertilization by spermatophores of different paternal origin. Consequently, sperm mixing can not be ruled out. On the other hand, the long periods that sometimes elapse between visits may be an indication that several ponds far apart are being visited. This suggests that the salamander is not necessarily tenacious to a single pond.

Key-words: Long-term study, Pond fidelity, Recapture, *Salamandra*, Amphibian reproduction.

Résumé - Ténacité au site de reproduction chez la Salamandre tachetée *Salamandra salamandra* : un quart de siècle d'observations dans une métapopulation isolée d'un milieu xérique. Une population *Salamandra salamandra infraimmaculata* a été étudiée sur le mont Carmel, pendant 25 années de reproduction successives. Un grand nombre de salamandres a été repris plusieurs fois au cours des années (jusqu'à 40 fois chez les mâles) au même emplacement à proximité des mares de reproduction. Certaines ont visité les sites pendant plusieurs années (17 chez les femelles, 19 chez les mâles), et d'autres plusieurs années consécutives (5 chez les femelles, 10 chez les mâles). Des individus ont été repris après des absences de plusieurs années (jusqu'à 10 ans chez les femelles, huit chez les mâles). Des salamandres viennent plusieurs fois pendant la même saison de reproduction sur le même site (particulièrement les mâles, jusqu'à sept fois). Ces salamandres montrent une nette ténacité au site. Comme certaines salamandres femelles visitent les plans d'eau au cours d'années consécutives, ceci pourrait indiquer qu'il n'y a pas besoin de stockage spermatique. Il peut également se réaliser des accouplements multiples et des fécondations par des spermatophores d'origine paternelle différente. En conséquence, le mélange de sperme ne peut pas être exclu. D'une part, les longues périodes qui s'écoulent parfois entre les visites peuvent être une indication que plusieurs plans d'eau éloignés sont visités. Ceci suggère alors que les salamandres ne soit pas nécessairement fidèles à un seul plan d'eau.

Mots-clés : Etude à long terme, Fidélité à la mare, Recapture, Salamandre, Reproduction, Amphibien.

I. INTRODUCTION

The salamander, *Salamandra salamandra infraimmaculata*, is a rare and protected subspecies found solely in northern Israel and is limited in its distribution to three disjunct populations. The main population is located in the mountains of the Western and Central Galilee (Degani & Warburg 1978). In addition there are two smaller disjunct areas at about 50 km distance from the main one: one to the northeast and the other to the southwest of the main area. The first of these is located in the north-eastern part of Israel at Tel Dan at the foot of Mt. Hermon (Degani & Mendelssohn 1982). The other is located south of the main one in the northern part of Mt. Carmel (Warburg 1986a, b, 1992, 1994).

Annual rainfall on Mt. Carmel ranged between 440-1160 mm averaging 690 mm over the last 25 years. About 47% of the average annual rains fall during October-December which is the main breeding season.

The population of these salamanders on Mt. Carmel is at the southeastern limit of the species' Palearctic distribution. Therefore, it is a fringe population inhabiting an area where conditions are suitable for only part of the time. This situation is not encountered by other populations inhabiting more favourable environments in the Galilee Mountains in Israel, or in the center of the species' distribution (in Central Europe, Joly 1968; Klewen 1985).

The adult salamander is a terrestrial animal returning to the ponds only when mature, possibly when 3-4 years old. Only the females actually enter the water for a few hours to breed. Females are ovoviviparous, laying eggs that hatch upon contact with water (Warburg *et al.* 1978/79). Males usually remain out of water. Aquatic life lasts only 3-4 months during the larval period. Since as an adult, the female enters water only for a few hours, its aquatic life totals a little over 1% of its lifetime.

This subspecies is unique in that:

1. It occupies a fringe habitat at the edge of the species' Palearctic distribution.
2. It has to survive the weather in a xeric Mediterranean region characterized by a short rainy season unpredictable in its duration and magnitude, followed by eight months of hot-dry weather. Thus it seems conceivable that salamanders in this area may have to cope, at times, with unsuitable conditions not otherwise encountered by their conspecifics that inhabit more favourable environments in the Galilee Mountains (Degani & Warburg 1978, Dega-

ni & Mendelssohn 1982, Warburg 1992), or in the center of the species' distribution (see above Joly 1968, Feldmann & Klewen 1981, Klewen 1985, 1988).

Philopatry or site tenacity (or fidelity) implies the tendency of an individual to return to its home. Many vertebrates show philopatry. What then is the difference between 'homing' and site tenacity? By homing we mean the ability of an animal to return to its home range. More specifically its return to a particular site which is used for feeding and other activities. This site is located within its home range, the area within which the animal normally lives, forages and spends most of its time. Site tenacity refers to return to a more limited area within the home range, such as wintering quarters or breeding ponds. In the present study site tenacity to the area around the ponds implies the faithful return (fidelity) of a salamander to a certain breeding pond. Even one record (visit of a salamander to the pond) may be an indication of pond fidelity as it could be the last of many previous visits. However, an individual salamander may also visit other ponds, thus showing fidelity towards more than one pond even during the same breeding season.

This long-term study was not planned as such but started as a family project during which the salamanders were observed in their breeding rock-pools on Mt Carmel, on cold rainy nights. It developed into this long-term study as ever-more questions arose regarding different aspects of their life history.

The main objective of this study was to follow breeding pond tenacity in salamanders over a long period (25 years). The present study is an analysis based on these long-term observations on the activities of individual adult salamanders

II. MATERIALS AND METHODS

The study area was south of Haifa at the top of Mt.Carmel located towards its western slopes. The study site (about 60 x 100 m) surrounds four shallow rock-pools which are one of the main breeding areas for the salamanders in this area. The study period lasted from 1974 to 1998 with the exception of one breeding season in 1990.

Adult salamanders were observed near their breeding sites on stormy winter nights throughout the entire breeding season each year for 10-12 weeks starting at the onset of the rainy season (October or November), continuing till mid-January.

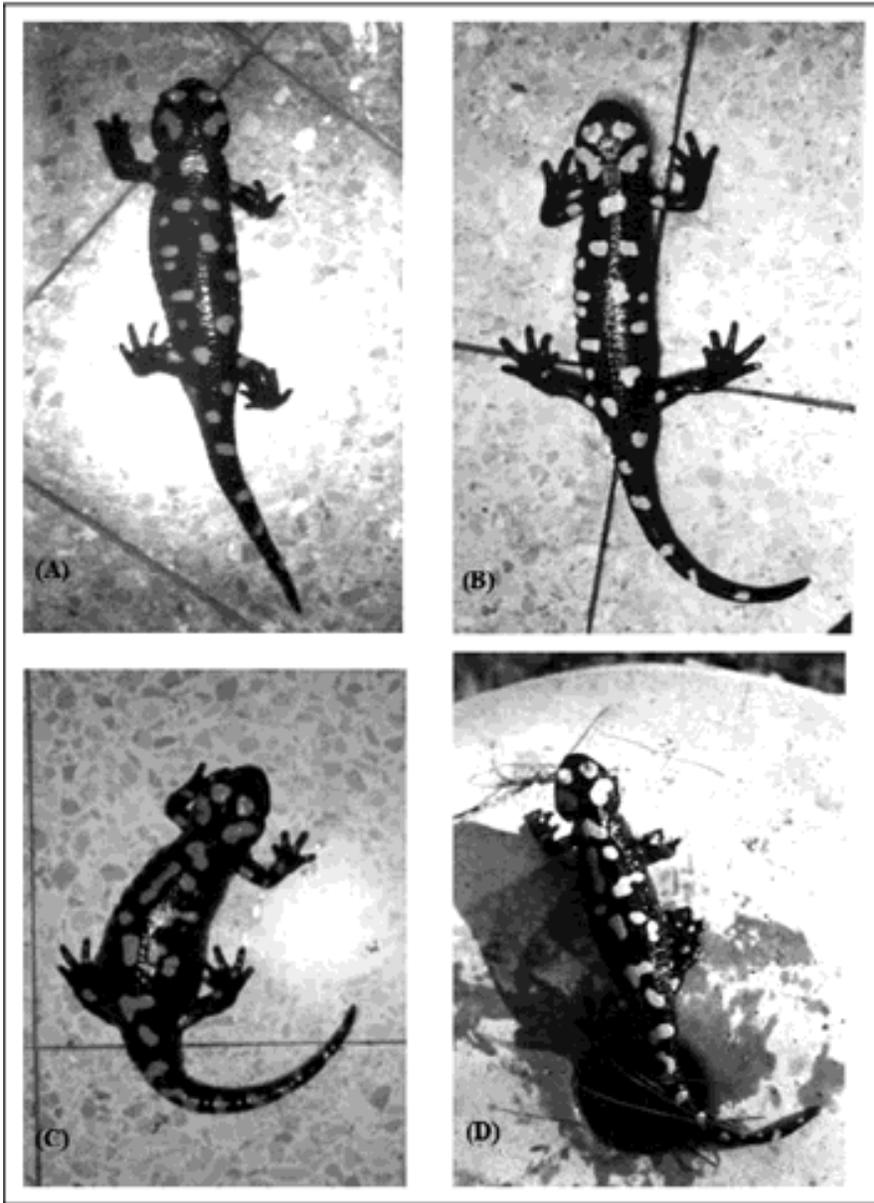


Figure 1 : Patterns de coloration dorsale de Salamandre tachetée utilisés pour la reconnaissance individuelle. (A) Mâle N° 109 photographié en 1985 ; (B) Mâle N° 109 photographié en 1999 ; (C) Femelle N° 102 photographié en 1984 ; (D) Femelle N° 102 photographié en 1998.

Figure 1: Dorsal patterns used as individual identification in the fire Salamander. (A) Picture of male N°109 in 1985 ; (B) Picture of male N° 109 in 1999 ; (C) Picture of female N° 102 in 1984 ; (D) Picture of female N° 102 in 1998.

The animals were identified individually by their typical yellow patterns on a black background on the dorsal side (fig. 1). These hardly change throughout its lifetime. Thereby, the salamanders could easily be identified individually by their photographs throughout the entire study period. (Marking animals by toe clipping is adequate only for short-term monitoring due to the high rate of regeneration in amphibians especially in urodeles). Their sex was determined by cloacal examination (see Degani & Warburg 1978, Warburg *et al.* 1978/79), they were weighed, measured, photographed and finally released back to their habitat either during the same or on the following night.

III. RESULTS

A total of 315 visits were made to the breeding ponds over a period of 25 years (excluding one year: 1990). During that period 160 days were successful in the sense that salamanders were found (51.4% of success). A total of 136 salamanders were captured of these 245 were recaptured. Altogether 5.7 new salamanders were captured per year, 0.43 new salamanders per visit. Males were recaptured more often than females, thereby indicating greater activity than the females, during the breeding season ($p \leq 0.01$, see Warburg 1986).

This study reveals two new phenomena: first, pond fidelity by individual salamanders over a very long period and second, some female salamanders breed every year. Both males and females have exhibited site tenacity.

During the study period, (23) females and (43) males reappeared consistently. Several males appeared up to seven times, some even 22 and one outstanding individual 40 times (tab. I). Several females appeared up to five times one was captured nine times. Two individual females were frequently recaptured over a period of 17 years and three males visited the site over a period of 19 years (tab. II).

Tableau I : Nombre de recapture de la même salamandre dans la même mare.

Table I : No. of times the same salamander visited the same pond.

No. of visits	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	...	20	21	22	...	40
No. of males	8	5	2	5	2	4	1	1	2	2	2		1	1	3		2		1		1
No. of females	9		4	6		3		1													

Tableau II : Nombre d'années de recapture de la même salamandre dans la même mare.

Table II : No. of years the same salamander visited the same pond.

No. of years	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
No. of males	6	2	4	2	3	3	2	7		2	1	1	2	2	1	1	2	3
No. of females	4		2	3		2	2	1	3			1		2	1	2		

On some years certain adult salamanders were not observed. Thus 11 females and 35 males visited the ponds after two years had elapsed between visits, five females and 18 males visited the ponds after three years had elapsed, in four females and six males four years had elapsed, and in two females even 10 years had elapsed, whereas in one male eight years elapsed between visits to the breeding ponds (tab. III).

Tableau III : Nombre d'années écoulées entre les fréquentations successives à une mare par la même salamandre.

Table III: Number of years elapsing between visits to one pond by the same salamander.

No. of years elapsing	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
No. of Females		11	5	4	4		2	2	2	2
No. of Males		35	18	6	5	5	1	1		

Some of the females (18), and males (37) visited the ponds during consecutive years (tab. IV). Thus, 10 females and 21 males during two consecutive years, five females and three males during three consecutive years and one female even during five consecutive years. One male visited the ponds even during 10 consecutive years.

Tableau IV : Nombre de salamandres individuelles visitant la même mare pendant des années consécutives.

Table IV: No. of same individual salamanders visiting the same pond during consecutive years.

No. of consecutive years	2	3	4	5	6	7	8	9	10
No. of Females	10	5	2	1					
No. of Males	21	3	3	6			1	2	1

Several salamanders (especially males) visited the breeding ponds more than once during the same breeding season (tab. V). Thus, 53 males visited twice, 23 males visited

Tableau V : Nombre de fois ou la même salamandre visite la même mare pendant la saison de reproduction en cours.

Table V: No. of times the same salamander visited the same pond during the ongoing breeding season.

No. of visits during the same year	2	3	4	5	6	7
No. of Females visiting	5	2				
No. of Males visiting	53	23	10	2	1	1

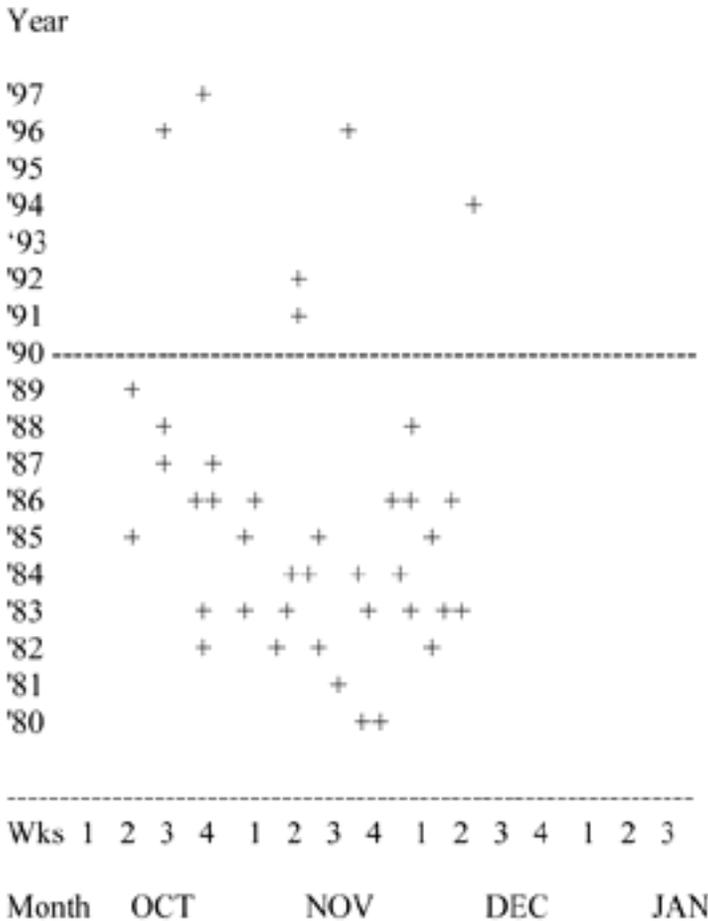


Figure 2 : Succession des visites d'un site par le mâle n° 60 au cours de la période 1980-97.

Figure 2: Successive visits to the ponds by male no. 60 during the period 1980-97.

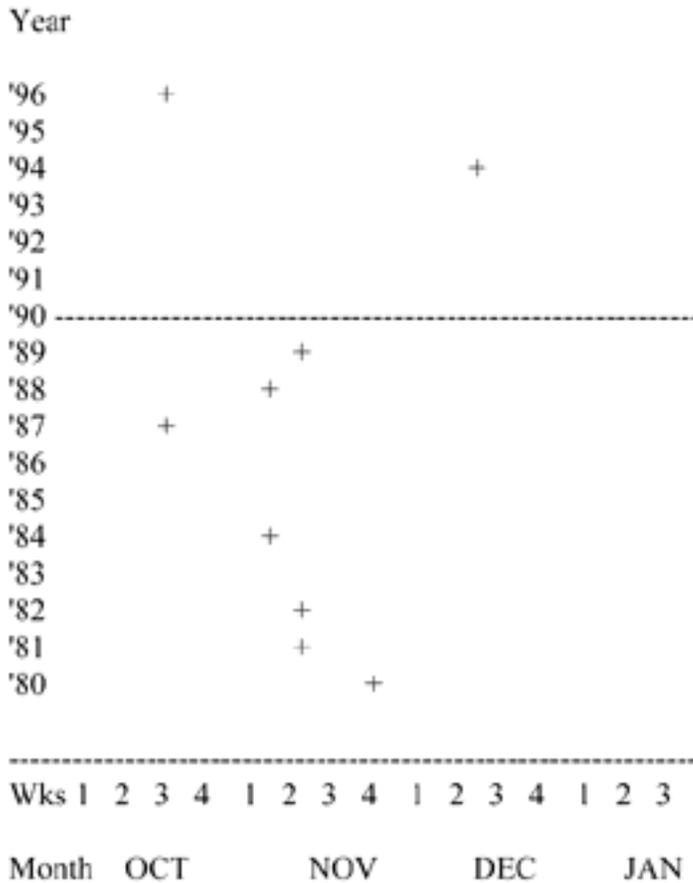


Figure 3 : Succession des visites d'un site par la femelle n° 65 au cours de la période 1980-96.

Figure 3: Successive visits in one place by female no. 65 during the period 1980-96.

three times and one male visited the breeding ponds seven times during the same breeding season. On the other hand, most females did not visit the breeding ponds more than once. Only five females visited twice and three females visited the breeding ponds three times during the same breeding season.

The long-term pattern of visits to the ponds by male number 60 who visited the ponds for 17 years, and female number 65 who was observed during a period of 16 years, are depicted in figures 2 and 3. Both of these illustrate the fact that salamanders (mostly males) visit the breeding sites on consecutive years, but sometime miss visiting these particular ponds and years can elapse between visits (mostly in females).

IV. DISCUSSION

All studies on site tenacity in animals depend on three main aspects: capture-mark-recapture techniques, the duration of the study and on the longevity of the animal.

Capturing techniques vary in the time between one capture and the next. This may range between hours, days, months or even years. Many things can happen to the animal before it is captured again. The longer the duration of the study period the greater is the time interval between captures. The ways in which animals are marked in order to be identified again vary. Most techniques used involve some handling, in some even molesting by toe clipping (with possible infection setting in). Finally, the chance of recapturing a marked animal increases with its longevity. Klewen (1985) found that recapture rate of Salamandra ranged between 18.7-23.9%. During 25 years of studies on a salamander population near its breeding site, recapture rate ranged between 3.6% during the first four years increasing to 78.6% in later years (tab. VI).

Tableau VI : Nombres de captures, recaptures et taux de recapture calculés par périodes de quatre années.

Table VI: Captures, recaptures & recapture rate calculated for 4-year periods.

Year period	(Yrs studied)	New Captures	Recaptures	Recapture rate (%)
I. 1974-77	4	27	1	3.6
II. 1978-81	8	24	17	41.5
III. 1982-85	12	31	57	64.8
IV. 1986-89	16	23	77	77.0
V. 1991-94	20	15	55	78.6
VI. 1995-98	24	16	39	70.9

“Immigration” is the movement of breeding adults towards an aquatic breeding site, whereas “emigration” is the movement away from the aquatic breeding sites largely by young post-metamorphs. Philopatry means site tenacity or the faithful re-use of natal sites. Whether to return to the natal pond to breed may depend on past success or failure. It is not

absolute as can be seen in newly created ponds that are soon colonized (Semlitsch & Ryan 1999).

Many amphibians species are philopatric to their natal ponds (Pechmann *et al.* 2001). Joly & Miaud (1989) described fidelity in a great majority of newts for their site of origin. Pond fidelity was demonstrated in: *Triturus vulgaris* (Czeloth 1931), *Plethodon jordani* (Madison 1969), *Taricha rivularis* (Twitty 1959), and *Salamandra* (Joly 1963). Heusser (1969) followed individually marked toads *Bufo bufo* that remained true to the same breeding places for five years. Between 79-96% of adult *Bufo* returned to the original breeding pond (Reading *et al.* 1991). *Salamandra atra* showed strong fidelity from year to year (Bonato & Fracasso 2003). Anthony *et al.* (2002) found that 23.8% of the Plethodons returned to their original cover. Rebelo & Leclair (2003) describing site tenacity in *Salamandra* distinguished between residents and floaters. Sinsch (1992b) reviewed homing in Amphibia, whereas Mathis *et al.* (1995) reviewed some of the data on site tenacity.

Altogether 72 studies of proven site fidelity are cited here. Of these, 19 are studies on anuran species and 22 on urodele species (tab. VII). Most studies (30) lasted between 1 5-years, 27 studies were long-term extending for five years or more, and 15 studies were short-term lasting a few weeks or months.

Several amphibian species proved that they return more than once to the same site generally males more often than females (tab. VIII). Thus, Marvin (2001) in a seven year long study on site tenacity in *Plethodon kentucki* recaptured 48% males and 38% females. Shepard (2004) found that site tenacity in *Rana clamitans* increased during the breeding season. Generally, the recapture rate drops as time passes.

In all the studies on site tenacity the recapture rate indicates that a certain number of amphibians were never recaptured again. Trenham *et al.* (2000) estimates that less than 50% of the amphibians returned to the breeding sites a second time. This may be due to chance of capture, death or migration. It may also be due to the length of time elapsing between two visits to the breeding ponds as was shown in the present study. Thus, intervals between captures (of *A. maculatum*) were up to three years (Blackwell, Cline & Marion 2004). In the present study up to ten years elapsed between visits of some females and eight years in some males.

The fact that time elapses between two visits to the breeding ponds, may imply spermatophore storing by the female (Sever 2002, Sever & Brizii 1998). On the other hand, the fact

Tableau VII : Durée de la ténacité au site chez les amphibiens.

Table VII: Site tenacity duration in Amphibians. Duration is the proven time the same animal returned to the original site i.e. proven fidelity.

Species	Duration (mo or yr)	Source
I. Anura		
<i>Bufo bufo</i>	4 yr	Heusser 1969
<i>Bufo bufo</i>	-	Jungfers 1943 (in Sinsch 1992)
<i>Bufo bufo</i>	4 yr	Reading <i>et al.</i> 1991
<i>Bufo bufo</i>	12 yr	Schlupp & Podloucky 1994
<i>B. marinus</i>	2 mo	Carpenter & Gillingham 1987
<i>B. woodhousei fowleri</i>	4 yr	Breden 1987
<i>B. viridis</i>	-	Sauer 1988 (<i>in</i> Sinsch 1992)
<i>B. calamita</i>	4 yr	Sinsch 1992
<i>B. terrestris terrestris</i>	5 mo	Bogert 1947
<i>B. woodhousei fowleri</i>	4 yr	Breden 1987
<i>Dendrobates pumilio</i>	0.25 mo	McVey <i>et al.</i> 1981
<i>D. pumilio</i>	< 1 mo	Forester <i>et al.</i> 1993
<i>Hyla squirella</i>	-	Buchanan 1988 (<i>in</i> Mathis <i>et al.</i> 1995)
<i>Ascaphus truei</i>	5 yr	Daugherty & Sheldon 1982
<i>Gastrophryne carolinensis</i>	5 yr	Dodd 1995
<i>Scaphiopus holbrooki</i>	2 yr	Pearson 1955
<i>Pelobates syriacus</i>	5 yr	Gafny 1986
<i>Rana temporaria</i>	6 yr	Heusser 1960
<i>R. temporaria</i>	7 yr	Haapanen 1970
<i>R. arvalis</i>	7 yr	Haapanen 1970
<i>R. clamitans</i>	2 yr	Martof 1953
<i>R. clamitans</i>	3 mo	Shepard 2004
<i>R. sylvatica</i>	3 yr	Bellis 1965
II. Caudata		
<i>Ambystoma opacum</i>	7 mo	Douglas & Monroe 1981
<i>A. opacum</i>	2 yr	Stenhouse 1985
<i>A. maculatum</i>	5 yr	Husting 1965
<i>A. maculatum</i>	4 yr	Shoop 1968
<i>A. maculatum</i>	7 mo	Douglas & Monroe 1981
<i>A. maculatum</i>	2 yr	Stenhouse 1985
<i>A. maculatum</i>	2 yr	Phillips & Sexton 1989
<i>A. talpoideum</i>	4 mo	Hardy & Raymond 1980
<i>A. macrodactylum</i>	< 2 mo	Beneski <i>et al.</i> 1986
<i>Desmognathus fuscus</i>	4 mo	Barthalmus & Bellis 1972
<i>D. fuscus</i>	2 yr	Ashton 1975
<i>D. ochrophaeus</i>	2 yr	Forester 1977, 1979
<i>D. ochrophaeus</i>	5 mo	Holomuzki 1982
<i>Aneides aeneus</i>	2 mo	Gordon 1952, 1961
<i>Plethodon jordani</i>	4 mo	Madison 1969

Tableau VII : Suite.

Table VII: Continued.

Species	Duration (mo or yr)	Source
<i>P. jordani</i>	3 yr	Nishikawa 1990
<i>P. teyahalee</i>	3 yr	Nishikawa 1990
<i>P. kentucki</i>	7 yr	Marvin 2001
<i>P. ouachitae</i>	2 yr	Anthony <i>et al.</i> 2002
<i>Batrachoseps attenuatus</i>	4 yr	Hendrickson 1954
<i>B. pacificus</i>	2 yr	Cunningham 1960
<i>Triturus cristatus</i>	2 yr	Wenzel <i>et al.</i> 1995
<i>T. cristatus</i>	7 yr	Sinsch <i>et al.</i> 2003
<i>T. alpestris</i>	2 yr	Joly & Miaud 1989
<i>T. vulgaris</i>	2 yr	Wenzel <i>et al.</i> 1995
<i>T. cristatus</i>	7 yr	Kupfer & Kneitz 2000
<i>Notophthalmus viridescens</i>	2 yr	Gill 1979
<i>Taricha rivularis</i>	5 yr	Twitty 1959
III. In Salamandra		
<i>Salamandra salamandra</i>	6 yr	J. Joly 1968
<i>S. salamandra</i>	6 yr	Rebelo & Leclair 2003
<i>S. salamandra</i>	5 yr	Martinez-Solano <i>et al.</i> 2003
<i>S. s. taeniata</i>	2 yr	J. Joly 1959
<i>S. s. terrestris</i>	3 yr	Feldmann 1967
<i>S. s. terrestris</i>	7 yr	Feldmann 1971
<i>S. s. terrestris</i>	13 yr	Feldmann 1978
<i>S. s. terrestris</i>	19 yr	Feldmann 1987
<i>S. s. terrestris</i>	17 yr	Feldmann & Klewn 1981
<i>S. s. terrestris</i>	5 yr	Klewen 1985
<i>S. s. quadrivirgata</i>	2 yr	J. Joly 1963
<i>S. s. infraimmaculata</i>	6 yr	Warburg 1986a
<i>S. s. infraimmaculata</i>	7 yr	Warburg 1986b
<i>S. s. infraimmaculata</i>	12 yr	Warburg 1992
<i>S. s. infraimmaculata</i>	14 yr	Warburg 1994
<i>S. s. infraimmaculata</i>	16 yr	Warburg 1996
<i>S. s. infraimmaculata</i>	21 yr	Present study

that salamanders visit the ponds on consecutive years, may be an indication that the female salamander does not have to store sperm in its spermatheca (Joly *et al.* 1994) since it can mate every year. Thus, the salamander gets more than one chance to mate. Moreover, it could mean that multiple mating and insemination may take place resulting perhaps in sperm mixing (Rafinsi & Osikowski 2002). The variability in intra-cohort larval size supports this contention (Cohen *et al.* 2005). Also, perhaps consecutive breeding of individual females is

Tableau VIII : Taux de recapture (%) chez les amphibiens. (1) Haapanen 1970, (2) Heusser (1960), (3) Hendrickson (1954), (4) Cunningham (1960), (5) Brandon & Huheey (1971), (6) Brandon & Huheey (1971), (7) Husting (1965), (8) Hardy & Raymond (1965), (9) Feldmann & Klewen (1981), (10) Klewen (1968), (11) Feldmann (1987), (12) Joly (1985).

Table VIII: Recapture rate (%) in amphibians. Nb in brackets refer to authors.

No. of recaptures	<i>R. temporaria</i> (1)		<i>R. arvalis</i> (1)		<i>R. temporaria</i> (2)	
					Males	Females
1st	27.7	28.6			43.3	20.0
2nd	5.7	7.2			32.4	16.1
3rd	3.6	14.7			17.0	18.8
4th	3.8	13.4			7.2	
5th	1.0	2.9			2.6	
6th	9.7	13.8				
7th	23.3	17.0				

	<i>Batrachoseps attenuatus</i> (3)	<i>B. pacificus</i> (4)	<i>Desmognathus monticola</i> (5)	<i>D. quadrimaculatus</i> (5)
1st	51	43.7	60.0	44.5
2nd	49.0	22.4	10.0	33.3
3rd		17.3	20.0	
4th		14.9	10.0	
2nd		9.9		
5th				22.0

	<i>Ambystoma maculatum</i> (6)		<i>A. talpoideum</i> (7)	
	Female	Male	Male	Female
1st	36	51.3	51.3	36.0
2nd	15.2	23.5	23.3	15.2
3rd	3.2	9.8	9.8	3.2
4th	6.4	1.7	13.7	6.4

	<i>Salamandra salamandra</i>
	(8) (9) (10) (11) Present study
1st	29.9 21.4 15.9 41.0 25.7
2nd	18.2 18.7 10.6 22.9 7.6
3rd	12.0 23.2 10.6 8.2 9.1
4th	11.4 23.9 6.9 6.5 16.7
5th	7.7 5.0 3.3 3.0
6th	6.2 4.6 10.0
7th	1.8 2.4 1.5
8th	3.7 1.1 3.0
9th	2.2 2.1 3.0
10th	1.5 1.9 3.0
11th	0.9 2.1 3.0
12th	1.8 1.1
13th	1.2 0.8 1.5
14th	0.9 1.1 1.5
15th	0.3 0.5 1.5
16th	0.5 4.5
20th	3.0
21th	1.5
22th	1.5

necessary because fertilization triggers ovulation? (see Sharon *et al.* 1997). For the male it implies production of more than one spermatophore during the same breeding season (to be discussed elsewhere).

The number of times an individual amphibian was captured in the place where it was originally found, depends to a certain extent on the length of the study. Thus, in a two year study Cunningham (1960) recaptured *Batrachoseps* spp five times, Brandon & Huheey 1971 recaptured *Desmognathus* spp five times, Husting (1965) recaptured *Ambystoma* spp four times. *Salamandra* was recaptured four times by Klewen (1985) five times by Joly (1968), 15 times by Feldmann & Klewen (1981), 16 times by Feldmann (1987) and 22 times in the present study. The relationship between number of times a *Salamandra* is recaptured depends on duration of the study (tab. VIII).

Likewise, the number of years an individual amphibian was captured in the place where it was originally found, depends too on the length of the study as well as longevity. (This subject will be discussed separately). In long-term studies the animal was recaptured over a longer period of time. Thus, Elmberg (1990) recaptured individually marked adult *Rana temporaria* for nine years, *S. salamandra* was recaptured after seven years (Feldmann 1987), whereas Joly (1968) and Klewen (1988) found that site fidelity was up to six years, or up to 15 years in females and 19 years in males (Warburg 1996).

V. REFERENCES

- Anthony C.D., Wicknick J.A. & Jaeger R.G. 2002 - Site tenacity and homing in the Rich Mountain salamander, *Plethodon ouachitae* (Caudata: Plethodontidae). *Southwest. Nat.*, 47: 401- 408
- Ashton R.E. 1975- A study of movement, home range, and winter behavior of *Desmognathus fuscus* (Rafinesque). *J. Herpetol.*, 9: 85-91
- Barthalmus G.T. & Bellis E.D. 1972 - Home range, homing and the homing mechanism of the salamander, *Desmognathus fuscus*. *Copeia*, 1972: 632-642.
- Beneski J.T., Zalisko E.J. & Larsen J.H. 1986 - Demography and migratory patterns of the eastern long-toed salamander, *Ambystoma macrodactylum columbianum*. *Copeia*, 1986: 398-408.
- Bellis E.D. 1965 - Home range and movements of the wood frog in northern bog. *Ecology*, 46: 90-8.
- Blackwell, E.A., Cline, G.R. & Marion, K.R. 2004- Annual variation in population estimators for a southern population of *Ambystoma maculatum*. *Herpetologica*, 2004: 304-311.
- Bonato, L. & Fracasso, G. 2003 - Movements, distribution pattern and density in a population of *Salamandra atra aurorae* (Caudata: Salamandridae). *Amphibia-Reptilia*, 24: 251-260.
- Bogert C.M. 1947 - A field guide of homing in the Carolina toad. *Am. Mus. Novit.*, 1355, 1-24.

- Brandon R.A. & Huheey J.E. 1971 - Movements and interactions of two species of *Desmognathus* (Amphibia: Plethodontidae). *Am. Midl. Nat.*, 86: 86-92.
- Breden F. 1987 - The effect of post-metamorphic dispersal on the population genetic structure of Fowler's toad, *Bufo woodhousi fowleri*. *Copeia*, 1987: 386-393.
- Carpenter C.C. & Gillingham J.C. 1987 - Water hole fidelity in the marine toad, *Bufo marinus*. *J. Herpetol.*, 21: 158-161.
- Cohen M., Flam R., Sharon R., Ifrach H., Yeheskely-Hayon D & Warburg M.R. 2005 - The evolutionary significance of intra-cohort cannibalism in larvae of a xeric habitat salamander: an inter-cohort comparison. *Curr. Herpetol.*, 24: 55-66.
- Cunningham J.D. 1960 - Aspects of the ecology of the Pacific slender salamander, *Batrachoseps paci-ficus*, in southern California. *Ecology*, 41: 88-99.
- Czeloth H. 1931 - Untersuchungen über die Raumorientierung von Triton. *Z. Vergl. Physiol.*, 13: 74-163.
- Daugherty C.H. & Sheldon, A.L. 1982 - Age-specific movement patterns of the frog *Ascaphus truei*. *Herpetologica*, 38: 468 - 474.
- Degani G. & Menelssohn H. 1982 - Seasonal activity of *Salamandra salamandra* (L.) (Amphibia: Urodela: Salamandridae) in the headwaters of the Jordan River. *Isr. J. Zool.*, 31: 77-85.
- Degani G. & Warburg M.R. 1978 - Population structure and seasonal activity of the adult *Salamandra salamandra* (L.) (Amphibia, Urodela, Salamandridae) in Israel. *J. Herpetol.*, 12: 437-444
- Dodd C.K. 1995 - The ecology of sandhills population of the eastern narrow-mouthed toad, *Gastrophryne carolinensis*, during a drought. *Bull. Fla. Mus. Nat. Hist. Biol. Sci.*, 38, Pt. I: 11-41.
- Douglas M. E. & Monroe B.L. 1981 - A comparative study of topical orientation in *Ambystoma* (Amphibia: Caudata). *Copeia*, 1981: 460-463.
- Elmberg J. 1990 - Long-term survival, length of breeding season, and operational sex ratio in a boreal population of the common frog, *Rana temporaria* L. *Can. J. Zool.*, 68: 121-127.
- Feldmann R. 1967- Nachweis der Ortstreue des Feuersalamanders, *Salamandra salamandra terrestris* Lacepede, 1788, gegenüber seinem Winterquartier. *Zool. Anz.*, 178, 42-48.
- Feldmann R. 1971- Felduntersuchungen an westfälischen Populationen der Feuersalamanders, *Salamandra salamandra terrestris* Lacepede, 1788. *Dortmunder Beitr. Landesk. Naturwiss. Beitr.*, 5: 37-44.
- Feldmann R. 1978 - Überwinterungsverhalten des Feuersalamanders *Salamandra salamandra terrestris* Lac. Ergebnisse einer Langstudie. *Praxis d. Naturwiss. Biol.*, 20: 246-248.
- Feldmann R. 1987 - Überwinterung, Ortstreue und Lebensdauer des Feuersalamanders, *Salamandra salamandra terrestris*. Schlussbericht einer Langzeituntersuchung. *Jb. Feldherpetol.*, 1: 33-44.
- Feldmann R. & Klewen R. 1981- Feuersalamander. In: Die Amphibien und Reptilien Westfalens. (ed. R. Feldmann). *Abhandl. Landsmus. Naturk. Münster*, Heft 4: 30-161.
- Forester D.C. 1977- Comments on the female reproductive cycle and philopatry by *Desmognathus ochrophaeus* (Amphibia, Urodela, Plethodontidae). *J. Herpetol.*, 11: 311-316.
- Forester D.C. 1979 - Homing to the nest by female mountain dusky salamanders (*Desmognathus ochrophaeus*) with comments on the sensory modalities essential to clutch recognition. *Herpetologica*, 35: 330-335.

- Forester D.C., Cover J. & Wisnieski A. 1993 - The influence of time residency on the tenacity of territorial defense by the dart-poison frog *Dendrobates pumilio*. *Herpetologica*, 49: 94-98.
- Gafny S. 1986 - The biology and ecology of *Pelobates syriacus syriacus*. Unpublished M.Sc. Thesis, Tel-Aviv University, 164 p.
- Gill D.E. 1979 - Density dependence and homing behavior in adult red-spotted newt *Notophthalmus viridescens* (Rafinesque). *Ecology*, 60: 800-813.
- Gordon R.E. 1952 - A contribution to the life history and ecology of the plethodontid salamander *Aneides aeneus* (Cope and Packard). *Am. Midl. Nat.*, 47: 666-701.
- Gordon R.E. 1961 - The movement of displaced green salamanders. *Ecology*, 42: 200-202.
- Haappanen A. 1970 - Site tenacity of the common frog (*Rana temporaria* L.). *Ann. Zool. Fenn.*, 7: 61-66.
- Hagström T. 1979 - Population ecology of *Triturus cristatus* and *Triturus vulgaris* (Urodela) in SW Sweden. *Holarctic Ecol.*, 2: 108-114.
- Hardy L.M. & Raymond, L.R. 1980 - The breeding migration of the mole salamander, *Ambystoma talpoideum*, in Louisiana. *J. Herpetol.*, 14: 327-335.
- Hendrickson J.R. 1954 - Ecology and systematics of salamanders of the genus *Batrachoseps*. *Univ. Calif. Publ. Zool.*, 54: 1-46.
- Heusser H. 1960 - Ansiedlung, Ortstreue und Populationsdynamik des Grassfrosches (*Rana temporaria*) an einem Gartenweiher. *Salamandra*, 6: 80-87.
- Heusser H. 1969 - Die Lebensweise der Erdkröte, *Bufo bufo* (L.). Das Orientierungsproblem. *Rev. Suisse Zool.*, 76: 443-518.
- Holomuzki J.R. 1982 - Homing behavior in *Desmognathus ochrophaeus* along a stream. *J. Herpetol.*, 16: 307-309.
- Husting E.L. 1965 - Survival and breeding structure in a population of *Ambystoma maculatum*. *Copeia*, 1965: 352-362.
- Joly J. 1959 - Données sur l'écologie de la salamandre tachetée: *Salamandra salamandra taeniata* Düringen (1897). *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 84: 208-215.
- Joly J. 1963 - La sédentarité et le retour au gîte chez la salamandre tachetée *Salamandra salamandra quadrivirgata*. *C. R. Acad. Sci.*, 256: 3510-3512.
- Joly J. 1968 - Données écologiques sur la salamandre tachetée *Salamandra salamandra* (L.). *Ann. Sci. Nat. Zool. & Biol. Anim.*, 12 sér., 10: 310-366.
- Joly, J., Chesnel, F. & Boujard, D. 1994 - Biological adaptation and reproductive strategies in the genus *Salamandra*. *Mertensiella*, 4: 255-269.
- Joly P. & Miaud C. 1989 - Fidelity to the breeding site in the alpine newt *Triturus alpestris*. *Behav. Processes.*, 19: 47-56.
- Klewen R. 1985 - Untersuchungen zur Ökologie und Populationsbiologie des Feuersalamanders (*Salamandra salamandra terrestris* Lacepede 1788) an einer isolierten Population im Kreise Paderborn. *Abh. Westfal. Mus. Naturk.*, 47: 1-51.
- Klewen R. 1988 - Die Landsalamander Europas. Die Gattung *Salamandra* und *Mertensiella*. 184 p. Die Neue Brehm Bucherei, Ziemsen Verlag, Wittenberg.

- Kupfer A. & Kneitz S. 2000 - Population ecology of the greta crested newt (*Triturus cristatus*) in an agricultural landscape: dynamics, pond fidelity and dispersal. *Herpetol. J.*, 10: 165-171.
- Madison D.M. 1969 - Homing behavior of the red-cheeked salamander, *Plethodon jordani*. *Anim. Behav.*, 17: 25-39.
- Martof B. 1953 - Home range and movements of the green frog, *Rana clamitans*. *Ecology*, 34: 529-543.
- Martinez-Solano I., Bosch J. & Garcia-Paris M. 2003- Demographic trends and community stability in a montane amphibian assemblage. *Conserv. Biol.*, 17: 238-244.
- Marvin G.A. 2001- Age, growth, and long-term site fidelity in the terrestrial plethodontid salamander *Plethodon kentucki*. *Copeia*, 2001: 108-117.
- Mathis A., Jaeger R.G., Keen W.H., Ducey P.K., Walls S.C & Buchanan B.W. 1995 - Aggression and territoriality by salamanders and a comparison with territorial behaviour of frogs. Chap. 6 pp 634-76, in: H. Heatwole (ed) Amphibian Biology vol. 2. Social Behaviour. Surrey Beatty & Sons, Sydney.
- McVey M.E., Zahary R.E., Perry D. & MacDougal J. 1981 - Territoriality and homing behavior in the poison dart frog (*Dendrobates pumilio*). *Copeia*, 1981: 1-8.
- Nishikawa K.C. 1990 - Intraspecific spatial relationships of two species of terrestrial salamanders. *Copeia*, 1990: 418-426.
- Pearson P.G. 1955 - Population ecology of the spadefoot toad, *Scaphiopus h. holbrooki* (Harlan). *Ecol. Monogr.*, 25: 233-267.
- Pechmann J.H.K., Estes R.A., Scott D.E. & Gibbons J.W. 2001 - Amphibian colonization and use of ponds created for trial mitigation of wetland loss. *Wetlands*, 21: 93-11.
- Phillips C.A. & Sexton O.J. 1989- Orientation and sexual differences during breeding migrations of the spotted salamander, *Ambystoma maculatum*. *Copeia*, 1989: 17-22.
- Rafinski J. & Osikowski, A. 2002 - Sperm mixing in the alpine newt (*Triturus alpestris*). *Can. J. Zool.*, 80: 1293-1298.
- Reading C.J., Loman J. & Madsen T. 1991 - Breeding pond fidelity in the common toad, *Bufo bufo*. *J. Zool. Lond.*, 225: 201-211.
- Rebelo R. & Leclair M.H. 2003 - Site tenacity in the terrestrial salamandrid *Salamandra salamandra*. *J. Herpetol.*, 37: 440-445.
- Schlupp I. & Podloucky R. 1994 - Changes in breeding site fidelity - a combined study of conservation and behavior in the common toad *Bufo bufo*. *Biol. Conserv.*, 69: 285-291.
- Semlitsch R.D. & Ryan T.J. 1999 - Migration, amphibians. pp. 221-226. In: E. Knobil & J.D. Neill eds. Encyclopedia of Reproduction vol.3. Acad Press San Diego.
- Sever D.M. 2002 - Female sperm storage in amphibians. *J. Exp. Zool.*, 292: 165-179.
- Sever D.M. & Brizzi R. 1998 - Comparative biology of sperm storage in female salamanders. *J. Exp. Zool.*, 282: 460-476.
- Sharon R., Degani G. & Warburg M.R. 1997 - Oogenesis and the ovarian cycle in *Salamandra sala-mandra inframaculata* Martens (Amphibia; Urodela; Salamandridae) in fringe areas of the taxon's distribution. *J. Morphol.*, 231: 149-160.
- Shepard D.B. 2004 - Seasonal differences in aggression and site tenacity in male green frogs, *Rana clamitans*. *Copeia*, 2004: 159-164.

- Shoop C.R. 1968 - Migratory orientation of *Ambystoma maculatum*: movements near breeding ponds and displacements of migrating individuals. *Biol. Bull.*, 135: 230-238.
- Sinsch U. 1992 - Sex-biased site fidelity and orientation behavior in reproductive natterjack toads (*Bufo calamita*). *Ethol. Ecol. Evol.*, 4: 15-32.
- Sinsch U., Lang V., Wiemer R. & Wirtz S. 2003 - Dynamik einer Kammolch Metapopulation (*Triturus cristatus*) auf militärischen Übungsgelände (Schmittenhohe, Koblenz). 1 Phänologie, Wettereinfluss und Ortstreu. *Z. Feldherpetol.*, 10: 193-210.
- Stenhouse, S.L. 1985 - Migratory orientation and homing in *Ambystoma maculatum* and *Ambystoma opacum*. *Copeia*, 1985: 631-637.
- Trenham P.C., Shafer H.B., Koenig W.D. & Stromberg M.R. 2000 - Life history and demographic variation in the California tiger salamander (*Ambystoma californiense*). *Copeia*, 2000: 365-377.
- Twitty V.C. 1959 - Migration and speciation in newts. *Science*, 130: 1735-1743.
- Warburg M.R. 1978/79 - Ovoviviparity in *Salamandra salamandra* (L.) (Amphibia, Urodela) from northern Israel. *Vie Milieu*, 28/29: 247-257.
- Warburg M.R. 1986 - A relic population of *Salamandra salamandra* on Mt. Carmel: a ten-year study. *Herpetologica*, 42: 174-179.
- Warburg M.R. 1986b - Observations on a relic population of *Salamandra salamandra* on Mt. Carmel during eleven years. *Studies in Herpetology* (ed. Rocek, Z.), p. 389-394.
- Warburg M.R. 1992 - Breeding pattern in a fringe population of fire salamanders, *Salamandra salamandra*. *Herpetol. J.*, 2: 54-58.
- Warburg M.R. 1994 - Population ecology, breeding activity, longevity and reproductive strategy of *Salamandra salamandra* during an 18-year long study of an isolated population on Mt. Carmel, Israel. *Mertensiella Monogr.*, 4: 399-421.
- Warburg, M.R. 1996 - Pond fidelity in *Salamandra s. infraimmaculata* in a xeric environment. pp. 617-618. *In*: Preservation of our world in the wake of change. vol. VI A/B ed. Y. Steinberger.
- Wenzel S., Jagla W. & Henle K. 1995 - Abundanzdynamik und Laichplatztreue von *Triturus cristatus* und *Triturus vulgaris* in zwei Kleigewässern einer Auskiesung bei St. Augustin Nord-Rhein-Westfalen. *Salamandra*, 31: 209-230.

manuscrit accepté le 24 février 2006

Phénologie et facteurs climatiques de déclenchement de la migration de la Salamandre tachetée *Salamandra s. terrestris*

par

Stéphane BELLENOUE⁽¹⁾, Vincent TERNOIS⁽¹⁾,
Carine BRYSELBOUT⁽²⁾ et Pierre JOLY⁽³⁾

⁽¹⁾Centre permanent d'initiatives pour l'environnement du pays de Soulaines
10200 Soulaines-Dhuys

⁽²⁾Agence nationale de gestion des déchets radioactifs, BP7
10200 Soulaines-Dhuys

⁽³⁾UMR 5023 d'Ecologie des Hydrosystèmes fluviaux
Université Claude Bernard Lyon 1
69622 Villeurbanne CEDEX

Résumé - Une population de salamandre tachetée *Salamandra s. terrestris* a été étudiée par Capture Marquage Recapture, du printemps 1999 à l'automne 2003, de part et d'autre d'une route en milieu forestier. Ce suivi a permis de mettre en évidence un effet de lisière attractif à l'automne, l'absence de pause hivernale pour le dépôt des larves qui débutent dès septembre pour atteindre un maximum dans le courant du mois de mars, une sédentarité acquise à la maturité et une conjonction de paramètres climatiques corrélés aux déplacements. Ces données sont comparées à celles de la littérature et replacées dans le contexte de la protection de l'espèce.

Mots-clés : *Salamandra*, Aube, Phénologie, Transpondeur, Reproduction, Migration.

Summary - Phenology and climatic factors leading to migration of the Fire Salamander *Salamandra s. terrestris*. A population of fire salamander *Salamandra S. terrestris* was studied by Capture Marking Recapture from spring 1999 to autumn 2003, on both sides of a road in forest landscape. This study highlighted an attractive effect of forest edge in autumn, the absence of winter sleep for the deposit of larvae which begin in September to reach a maximum in the current of March, a sedentari-ness acquired with maturity and a conjunction of climatic parameters correlated with displacements. These data are compared with those of the literature and are replaced in the context of species conser-vation.

Key-words: *Salamandra*, Aube, Phenology, Transpondor, Reproduction, Migration.

I. INTRODUCTION

En détruisant ou en dégradant les habitats naturels, certaines activités humaines ont un impact négatif sur la biodiversité. Pour évaluer cet impact, plusieurs types de suivi sont envisageables selon le niveau d'intégration recherché. Un suivi de composition des communautés biologiques peut satisfaire à des impacts à grande échelle alors que des suivis de dynamique de population conviennent mieux à des niveaux locaux. Dans ce dernier cas, le choix de l'espèce étudiée revêt une grande importance. Ses traits biologiques (cycles vitaux, relations avec l'environnement) doivent en effet conférer une sensibilité particulière aux variations des conditions physico-chimiques de l'environnement. À cet égard, les amphibiens sont souvent considérés comme d'intéressants indicateurs car leur respiration cutanée et leurs mœurs terrestres les exposent naturellement aux dégradations de l'habitat, tels que les déficits hygrométriques, les pollutions ou les altérations de connectivité (Joly et Plenet 2002).

L'efficacité d'un suivi dépend aussi de la fiabilité des méthodes d'investigation. L'échantillonnage doit en effet permettre de capturer la majorité des individus de la population suivie pour permettre d'évaluer à long terme les variations de la mortalité. La pause de barrières-pièges est une méthode d'échantillonnage dont l'efficacité a été démontrée de longue date en Europe (Frey 2000). Elle est particulièrement fiable pour les espèces les moins agiles comme le Crapaud commun et la Salamandre tachetée. Nous avons choisi de focaliser notre travail sur cette dernière espèce, particulièrement abondante localement, pour un suivi d'aménagements dans une zone principalement forestière.

Nous sommes partis du principe que la Salamandre tachetée pouvait être considérée comme une espèce sentinelle (Joly P. com. pers.), le suivi d'une population pouvant ainsi traduire les modifications affectant ses milieux de vie.

La Salamandre tachetée se rencontre principalement dans les forêts de feuillus ou mixtes de plaine et d'altitude (Duguet *et al.* 2003) de l'Europe tempérée à l'Afrique du Nord. Cette espèce est fréquente en Champagne-Ardenne dans toutes les zones forestières humides. Les massifs forestiers dominés par le Chêne et le Charme de la région naturelle de la Champagne Humide constituent les principaux bastions de populations de cette espèce, les parcelles de feuillus traitées en taillis sous futaie correspondant à leur optimum (Kuhn J. com. pers.). D'après l'Atlas des Reptiles et Amphibiens de Champagne-Ardenne (Grangé 1995), la Sala-

mandre tachetée est localement en déclin dans certaines régions. Elle a ainsi quasiment disparu de la Champagne crayeuse suite aux grands déboisements des années 1950. Günther (1996) énumère les principales causes de régression locales de l'espèce. Il s'agit de destruction directe (collision routière, déboisement) et de perturbations affectant les sites de dépôt des larves (pollution, calibrage et drainage des rus ; empoisonnement,...) et les sites de développement et de vie des imagos (diminution d'hygrométrie par les "coupes à blancs" et les plantation de conifères).

Plusieurs sous-espèces de *Salamandra salamandra* sont distinguées. Notre étude portera sur la sous-espèce *S. s. terrestris*, à l'est de son aire de répartition, son comportement en milieu naturel ayant été relativement peu décrit en France à l'exception des travaux de Joly (1968). Dans la plupart des études comportementales et phénologiques effectuées sur la Salamandre tachetée, les sous-espèces ne sont pas distinguées (par exemple dans Thiesmeier (1990) et Catenazzi A. (1998), qui bien qu'ayant étudié *S. s. salamandra*, l'auteur compare ses données avec celles d'autres auteurs sans que ne soit prise en compte la distinction de sous-espèce).

Motivé initialement par une démarche de sauvegarde de population vis-à-vis du trafic routier, ce travail a évolué vers un suivi de population par capture/marquage/recapture (CMR) à la suite des observations faites sur le terrain et des interrogations formulées sur l'activité et les déplacements de cette espèce. Les résultats concernant la sédentarité de l'espèce et la phénologie de la migration (comparaison printemps /automne) font l'objet de la première partie de cette étude.

Les conditions d'activités relevées par les différents auteurs cités précédemment apparaissent trop variables pour pouvoir être extrapolées de manière fiable au contexte climatique du Grand Est français. Aussi, la présente étude propose une analyse des paramètres climatiques au titre de paramètres externes déclencheurs de l'activité de la Salamandre tachetée *S. s. terrestris*.

II. MATÉRIELS ET MÉTHODES

A. Contexte géographique et climatique

La zone d'étude se situe dans la région naturelle de la Champagne humide, dépression correspondant aux affleurements argileux et sableux du Crétacé inférieur et caractérisée par

un vallonnement de faible amplitude à une altitude moyenne de 130 mètres. Sur ces sols hydromorphes, de vastes forêts de feuillus se sont développées où domine le chêne pédonculé. Les écoulements de surface sont prépondérants, engendrant la présence de très nombreux rus forestiers temporaires et de plans d'eau d'origine anthropique (mares, étangs et lacs réservoirs).

La zone d'étude appartient au canton de Soulaines, canton rural du département de l'Aube se caractérisant par sa faible densité de population (11 hab./km²) et éloigné de 50 km à l'est de la ville de Troyes et de tout axe de communication important.

La Champagne constitue une zone de transition entre les influences océaniques du Bassin parisien et le climat plus continental de l'est de la France. La région de Troyes jouit d'un climat océanique frais et humide atténué par le relatif éloignement de la mer. La température moyenne est de 10°C avec d'importantes variations mensuelles (3°C en moyenne en janvier et 19°C en juillet), mais également journalières, traduisant la tendance continentale du climat. Les précipitations, apportées par les vents dominants provenant de l'ouest, ne sont pas très importantes : environ 644 mm d'eau par an en moyenne sur la période 1986-1998. Elles sont bien réparties sur l'année, même en été. Ainsi le mois de Juillet est un mois très humide du fait d'orages fréquents. Les mois les plus secs sont généralement février et mars.

B. Secteur d'étude

Le dispositif expérimental est basé sur un site forestier présentant des zones potentiellement favorables au refuge diurne, à l'accouplement ou au dépôt des larves, et isolé par une route. Cette route est un accès à un site industriel peu fréquentée (6 véhicules en moyenne pendant l'ensemble de la phase nocturne) caractérisée par une sur largeur de près de 20 m entre la bordure de la chaussée et la lisière forestière. La circulation sur la route provoque une mortalité très réduite sur la population de Salamandre, néanmoins difficilement appréciable ; elle semble ne toucher que quelques femelles se déplaçant au cours de la phase de parturition (0 à 2 individus écrasés pour environ 200 individus contactés en moyenne par soirée d'observation sur le site d'étude). Ainsi, comme présenté par la suite, c'est l'effet de lisière que nous avons considéré comme significatif dans notre étude.

Cette voie a été créée à la fin des années 1980 dans un environnement forestier parsemé d'étangs piscicoles privés créés au XII^e siècle. Ils sont pêchés au filet à l'occasion d'une vidange annuelle, en octobre/novembre pour les plus vastes et en février/mars pour les plus

petits (carpières). Tous les 5 ans généralement, chaque étang est mis en assec durant la période estivale pour favoriser la minéralisation des vases et entretenir les ouvrages.

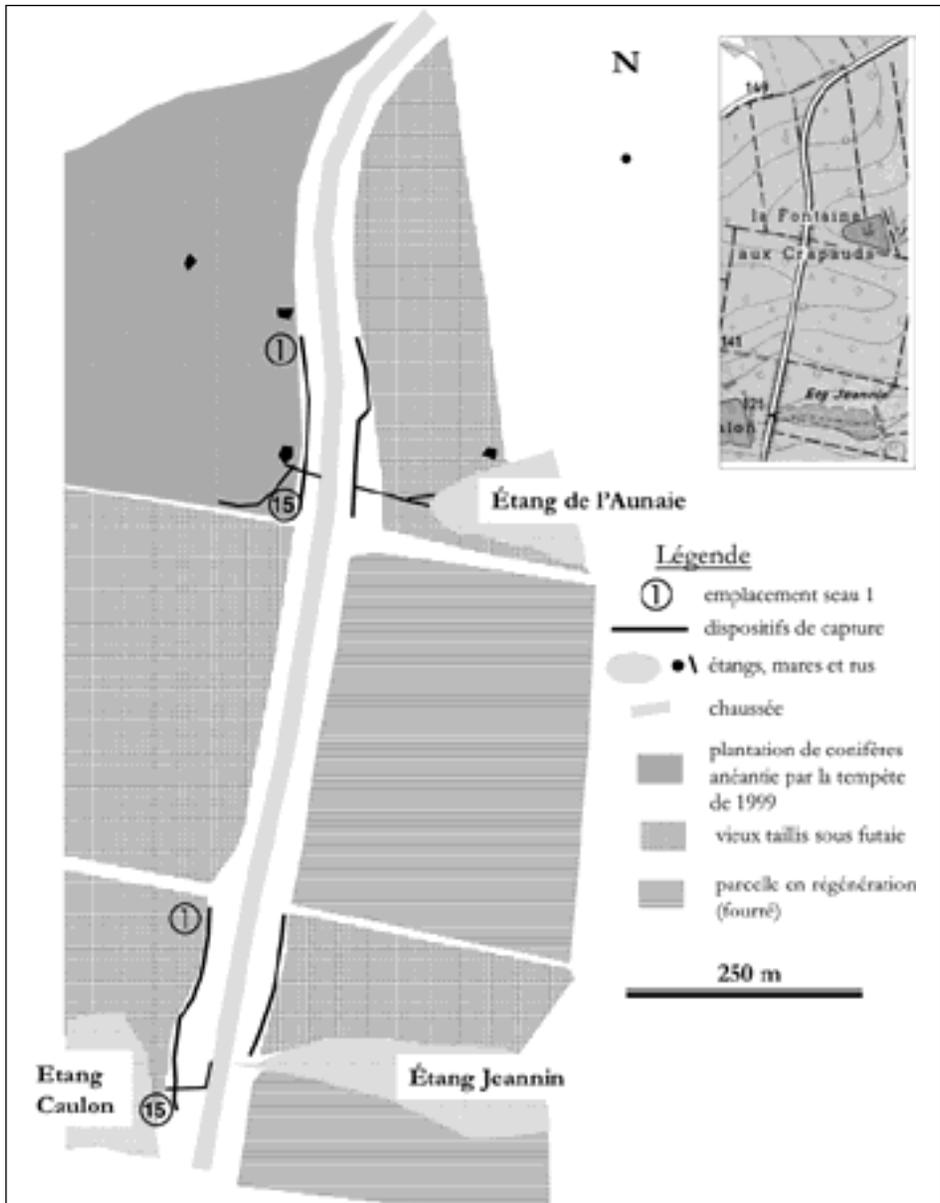


Figure 1 : Secteur d'étude.

Figure 1: Study site.

Au cours des périodes d'observations, nous avons pu constater des variations importantes d'effectifs pour les populations d'anoures et de tritons en relation avec les assècs des étangs.

En ce qui concerne la Salamandre tachetée, aucune baisse du nombre d'adultes observés n'a été constatée entre 1999 et 2003. L'espèce n'est nullement affectée par la gestion des étangs piscicoles. Ce constat est à mettre en relation avec la biologie de l'espèce puisqu'elle affectionne pour le dépôt des larves tout particulièrement les rus forestiers, les mares et les ornières et délaisse les étangs et les cours d'eau favorables à la faune piscicole (Günther 1996).

Deux zones ont été privilégiées pour l'étude (fig. 1). Il s'agit des abords de la route traversant deux petits vallons en amont de l'étang de l'Aunaie (site de la Fontaine aux Cra-pauds) pour le premier et entre les étangs du Caulon et de Jeannin pour le second (site de Jeannin). Les lieux de dépôt des larves sont d'un nombre limité et relativement bien identifiés. Il s'agit d'un ru forestier temporaire traversant la route et alimentant l'Étang de l'Aunaie, de deux mares forestières et d'ornières le long d'un chemin.

C. Méthode de suivi

1. Dispositif de capture

Le suivi des populations d'amphibiens est effectué par capture des animaux dans un système temporaire composé d'une barrière et de seaux pièges installé le long d'un axe routier.

Le dispositif de capture se décompose de 4 tronçons de 200 m comprenant chacun 15 seaux pièges.

Campagnes de capture	Période de suivi
1999	du 22/09 au 10/11
	du 05/02 au 14/05
2000	du 16/09 au 03/11
	du 09/02 au 30/04
2002	du 02/10 au 20/11
2003	du 25/02 au 09/05

Tableau I : Dates de mise en place des dispositifs de captures.

Table I: Setting date of the capture devices.

Tous les individus capturés dans le dispositif aux printemps 99, automne 99 et printemps 2000 ont été systématiquement transportés de l'autre côté de la chaussée, sans distinction d'âge ou de sexe. Par la suite, ces déplacements provoqués ont été exclusivement réalisés au

printemps pour permettre le déplacement des femelles vers les zones de dépôt des larves. À l'automne, aucun individu n'a été déplacé à l'exception de quelques femelles gravides.

Les dispositifs ont été mis en place durant 394 nuits réparties de manière discontinue (printemps et automne) sur une période de 4 années (tab. I).

Parallèlement aux captures à l'aide des dispositifs, les nuits très propices aux déplacements des salamandres (température observée supérieure ou égale à 10°C, précipitations), des prospections à la lampe torche ont été menées à proximité de la zone de capture essentiellement en début de nuit, pour retrouver des individus marqués. Les zones de lisières ont été privilégiées.

2. Acquisition des données

À chaque manipulation, les animaux sont sexés, mesurés (réglet à butée à 0,5 mm près) et pesés (balance Pesolat à ressort avec résolution à 0,5 g) puis relâchés. Si la distinction des femelles gestantes et des mâles de plus de 16 cm en période d'accouplement est fiable, l'absence de critères n'a pas permis de sexer avec certitude les individus de taille moyenne (12 à 14,5 cm). La prise de longueur du museau au bout de la queue est la moins précise des données recueillies. Les contorsions des animaux lors de la manipulation engendrent en effet une approximation de la mesure. Il arrive rarement que le bout de la queue soit amputé entre deux captures.

La caractérisation du stade de maturité est essentiellement basée sur la longueur totale. La désignation de la classe d'âge s'inspire des travaux de Seifert (1991) sur *S. s. salamandra* (tab. II). Trois catégories ont été retenues dans le cadre de cette étude : les juvéniles (taille inférieure à 6,5 cm), les immatures (taille comprise entre 6,6 et 14,5 cm) et les adultes (longueur totale supérieure à 14,6 cm).

Tableau II : Classes d'âges des Salamandres établies en fonction de la taille (d'après Seifert D., 1991).

Table II: Age classes of Salamanders according to body length (from Seifert D., 1991).

	Juvénile	Immature			Adulte	
		1 an	2 ans	3 ans	4 ans	5 ans
Longueur totale en cm	5,5 à 6,5	6,6 à 10,5	10,6 à 12,5	12,6 à 14,5	14,6 à 15,7	+ 15,7

Les paramètres climatiques sont suivis à une altitude relative de 10 mètres par rapport à la station étudiée, à partir d'une station météorologique située à proximité immédiate de la zone d'étude (825 à 1450 mètres selon le dispositif). La température de l'air est mesurée au moyen d'une sonde PT 100 T01 5312 A-110 avec une incertitude de 0,1°C, le taux d'humidité par un hygromètre VAISALA HMP 35DE d'une résolution de 0,1 % et d'une incertitude de 6 %, la pluviométrie avec un pluviomètre R01 3030 d'une résolution de 0,2 mm/h et d'une incertitude de 3 à 12 % et la mesure de la vitesse du vent a été réalisée en continu à l'aide d'un anémomètre TAVID 87 (sur un pas de temps de 6 minutes) avec une résolution de 0,5 m/s. Afin de cerner au mieux les exigences des salamandres, nous avons privilégié une analyse sur la période horaire 21h00-24h00 conformément aux travaux de Günther (1996). Celui-ci précise que les salamandres sortent de leur retraite diurne entre 21 h et 24 h pour y retourner progressivement en fin de nuit.

Ainsi, l'analyse des effets de la pluviométrie est réalisée à partir de la hauteur d'eau totale précipitée dans la journée précédant la capture.

Les différentes variables climatiques explicatives sont la pluviométrie totale de la journée précédente (pluie), les températures nocturnes minimale, maximale et moyenne (T_{min}, T_{max}, T_{moy}), les taux d'humidité nocturnes minimale, maximale et moyenne (H_{min}, H_{max} et H_{moy}) et les vitesses de vent nocturnes minimale, maximale et moyenne (V_{min}, V_{max} et V_{moy}).

3. Marquage

La technique du marquage par injection d'une puce électronique (transpondage) a été utilisée dans le cadre de ce suivi. Le transpondage consiste à injecter, après anesthésie dans un bain de phénoxy-éthanol, une puce électronique appelée "transpondeur" sous la peau au niveau du flanc de l'animal. Incorporé dans un verre médical de la taille d'un grain de riz, le transpondeur (TROVAN ID 100) correspond à une puce électronique passive activée par le champ électrique envoyé par le lecteur-récepteur du message numérique de la puce. L'identification individuelle de l'animal n'est donc possible qu'après sa recapture. Le lecteur portable doit être appliqué directement sur l'animal pour permettre son identification. Il ne permet pas sa recherche.

L'injection sous-cutanée de puces électroniques à code individuel est une méthode assez lourde à mettre en œuvre et certainement stressante pour les animaux. L'implantation de la

puce (anesthésie et injection de la puce) pourrait blesser, voire conduire à la mort de l'individu chez certaines espèces de petites tailles. Afin de limiter les risques de mortalité, nous avons choisi de marquer uniquement les Salamandres capturées dans le dispositif (donc toujours en lisière) et d'une longueur de 10 cm et plus. Les individus juvéniles et immatures d'un an n'ont pas été marqués.

Aucune mortalité n'a été constatée pendant la manipulation bien que 6 individus présentaient des saignements importants. Deux individus considérés dans un état sanitaire défavorable lors du relâché ont cependant été retrouvés par la suite.

4. Analyses statistiques

L'indépendance entre les différents paramètres externes (variables continues) utilisés pour expliquer le déclenchement des déplacements des salamandres est testée par l'intermédiaire du calcul du coefficient de corrélation (r) par confrontation deux à deux des paramètres analysés (au risque α de 5 % de juger à tort que deux paramètres sont dépendants). Les barres d'erreurs présentées sur les histogrammes correspondent aux intervalles de confiance calculés pour chaque classe de paramètre (risque d'erreur $\alpha = 5 \%$).

L'analyse multifactorielle des effectifs capturés par rapport aux facteurs climatiques identifiés comme explicatifs est réalisée à partir du logiciel StatSoft STATISTICA (version 6). Les plans multifactoriels de l'analyse en composante principale sont constitués par les paramètres explicatifs, les effectifs capturés étant considérés comme paramètre supplémentaire. L'analyse est basée sur les corrélations entre paramètres.

III. RÉSULTATS

A. Effet de lisière et phénologie de la migration

1. Pourcentage de reprises et effet de lisière

Depuis le début de l'opération au printemps 1999 jusqu'à la fin de l'année 2003, 171 Salamandres marquées sur les 441 individus marqués (soit 38,7 %), ont été retrouvées au moins une fois. L'estimation de la taille de la population (à l'aide de la méthode décrite par Joly 1968) donne une valeur de 832 à 1079 individus d'une longueur totale supérieure à 10 cm sur la zone d'étude.

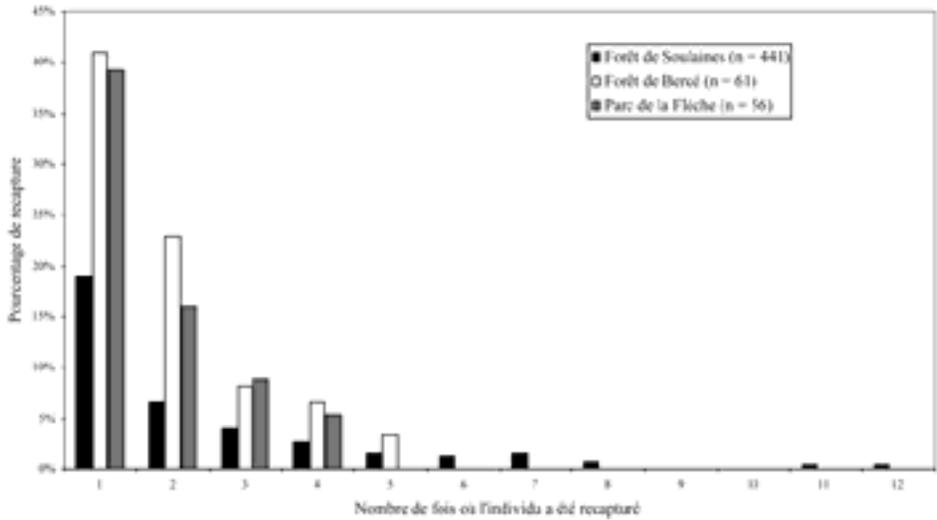


Figure 2 : Pourcentages de recapture de salamandres marquées en forêt de Soulaines (et comparaison avec les 2 sites étudiés par Joly J. (1968) en forêt de Bercé et dans le parc de la Flèche, Sarthe)

Figure 2: Recapture rates (%) of salamanders marked in forest of Soulaines (and comparison with the 2 sites studied by Joly J. (1968) in forest of Bercé and in the park of la Flèche, Sarthe)

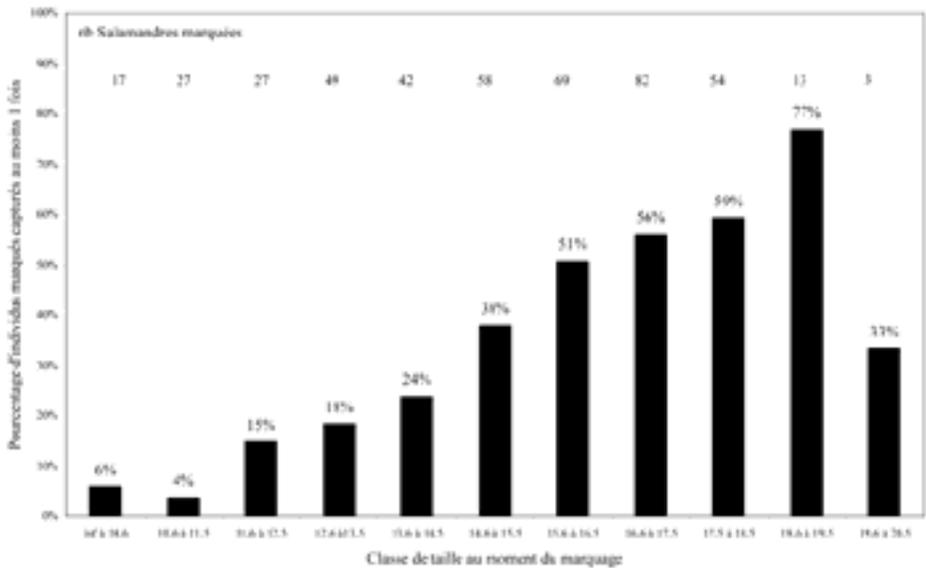


Figure 3 : Taux de recapture de salamandres transpondées selon la taille initiale de l'animal au moment du marquage.

Figure 3: Recapture rate of marked salamanders according to their initial size at the time of marking.

Le nombre de contrôles ou recapture est très variable d'un individu à l'autre ; certains individus ont été recapturés plusieurs fois au cours de la période du marquage puis n'ont jamais été contactés ensuite, alors que certains ont été observés en 2003 après plusieurs années infructueuses, d'autres enfin sont régulièrement contactés depuis 1999.

La quasi totalité des reprises est effectuée en lisière soit par capture dans les seaux piège soit lors de prospections nocturnes. L'analyse des recaptures par classe de tailles lors du marquage permet de préciser ce constat (fig. 3). Ainsi, ce sont les individus les plus petits au cours de leur marquage qui sont le moins recontactés : au bout de trois ans d'étude, les campagnes de suivis ont permis de retrouver une infime proportion des individus marqués en 1999 et 2000 au stade immature (fig. 3).

Afin de rechercher ces individus qui auraient pu disperser, des prospections ont été réalisées notamment sur les lisières forestières et les chemins d'un périmètre élargi, en vain. Aucun individu immature marqué à l'âge d'un an (taille proche de 10 cm) n'a été observé aux alentours des dispositifs de capture.

Sur les 17 Salamandres marquées pour une taille inférieure à 10,6 cm, 1 seul individu a été contrôlé par la suite, 7 jours plus tard. De même, sur les 27 Salamandres marquées pour une taille comprise entre 10,6 et 11,5 cm, 1 seul individu a été contrôlé par la suite 46 jours plus tard.

Sur les 27 Salamandres marquées pour une taille comprise entre 11,6 et 12,5 cm, 4 contrôles ont été effectués dont 2 individus retrouvés les saisons et années suivantes parmi lesquels 1 individu marqué au printemps 1999 à 12,2 cm pour un poids de 13,5 g, repris à l'automne 1999 (13,5 cm et 18,5 g) et observé à nouveau à plusieurs reprises toujours dans le même secteur, à quelques mètres près depuis l'automne 2002, à une taille de 16,5 cm et un poids avoisinant les 40 grammes.

Sur les 49 Salamandres marquées pour une taille comprise entre 12,6 et 13,5 cm, 9 contrôles ont été effectués, 6 les jours suivants et seulement 3 les années suivantes à une taille adulte.

On constate donc une disparition des individus immatures après marquage les saisons suivantes à l'exception de quelques individus redécouverts généralement 2 ans plus tard à une taille mature sur le site de marquage, en lisière.

L'analyse des rares reprises d'immatures sur notre secteur d'étude en lisière montre que les individus repris après une "longue période de disparition" présentent des tailles com-

prises entre 14,8 et 16,5 cm, soit des animaux matures. Ainsi, l'hypothèse la plus vraisemblable est de considérer que les individus immatures restent relativement confinés sur des secteurs restreints. La localisation de notre site d'observation correspond vraisemblablement à une zone de rassemblement des adultes en période d'accouplements ou de transit en période de dépôt des larves. C'est donc uniquement à ces occasions que nous contactons à nouveau, à leur maturité sexuelle, les individus marqués à un stade immature.

2. Phénologie des migrations d'automne et de printemps

Au printemps (tab. III), les captures concernent essentiellement des femelles adultes (57 % en moyenne contre 16 % de mâles adultes). Les captures de juvéniles d'un an sont nulles ou anecdotiques.

Tableau III : Répartition des captures en fonction du sexe lors des campagnes de printemps 1999/2000/2003.

Table III: Capture distribution according to sexes during spring 1999/2000/2003 samplings.

	Printemps 99		Printemps 00		Printemps 03		Moyenne
	Effectifs	%	Effectifs	%	Effectifs	%	%
Mâles	41	17,5	30	17,6	39	11,9	16
Femelles	103	43,8	117	68,8	192	58,7	57
Indéterminés*	91	38,7	23	13,5	96	29,4	27
Total	235	100	170	100	327	100	100

*absence de critère fiable de détermination du sexe des individus de taille moyenne (12,5 à 14,5 cm)

À l'automne, 27 % des captures concernent des mâles (tab. IV). Les effectifs de jeunes mâles et d'immatures indéterminés sont élevés. Lors des prospections nocturnes, il a été constaté des regroupements importants de mâles, d'immatures (ou de jeunes mâles) et de femelles en moindre effectif sur des secteurs de lisières forestières (dans les trois premiers mètres) ou des clairières dégagées sans végétation herbacée haute.

La baisse significative du nombre de captures d'immatures au printemps 2000 pourrait s'expliquer par les faibles précipitations du printemps 1998 qui ont conduit à l'assèchement précoce des sites de dépôt des larves et donc à une mauvaise reproduction.

Tableau IV : Répartition des captures en fonction du sexe lors des campagnes d'automne 1999 à 2002.

Table IV: Capture distribution according to sexes during autumn 1999 to 2002 samplings.

	Automne 99		Automne 00		Automne 02		Moyenne 99-02
	Effectifs	%	Effectifs	%	Effectifs	%	%
Mâle	134	33,2	213	81,9	103	20,1	27
Femelle	47	11,6			55	10,7	11
Indéterminés	223	55,2	47	18,1	354	69,2	62
Total	404	100	260	100	512	100	100

La faible proportion des femelles capturées à l'automne est étonnante, puisqu'à cette période les femelles sont réputées être actives (phase d'accouplement), et pourrait laisser penser à un déséquilibre du sex-ratio au profit des mâles. En comparant les effectifs des mâles à l'automne et ceux des femelles au printemps, le sex-ratio paraît cependant équilibré. Cela peut s'expliquer par le comportement particulier des femelles à l'automne et des mâles au printemps. Si les mâles peuvent féconder plusieurs femelles au cours de la saison automnale, ceux-ci resteront plus longtemps sur la zone d'accouplement au contraire des femelles qui viennent uniquement sur ces zones pour s'accoupler et repartent ensuite sur leurs quartiers d'hiver. De plus, les femelles ne sont pas toutes actives en même temps (voir plus loin).

Au printemps, c'est l'inverse. Dès que les conditions sont favorables, les femelles rejoignent massivement les zones de dépôt, au contraire des mâles qui n'ont, pour la grande majorité d'entre eux, plus de comportement reproducteur.

Les femelles capturées au printemps sont généralement gravides ou de retour de dépôt des larves (peau des flancs distendue). Le marquage individuel nous a permis de suivre certaines de ces femelles vers les zones de dépôt. C'est le cas de la salamandre 3 (fig. 4).

Capturée pour la première fois le 2 mars 1999, elle sera retrouvée le 27 mars suivant avec une perte de masse de 8 g. Au printemps 2000, cette salamandre répète le même scénario à des dates et selon un parcours quasi identique à l'année précédente. En analysant l'évolution du poids, on remarque que celle-ci dépose ces larves entre la fin mars et les premiers jours d'avril exclusivement. Elle reprend du poids ensuite rapidement. Les quartiers d'esti-

vage et d'hivernage sont identiques et très localisés et sont distincts de la zone de dépôt des larves qui se trouve de l'autre côté de la chaussée.

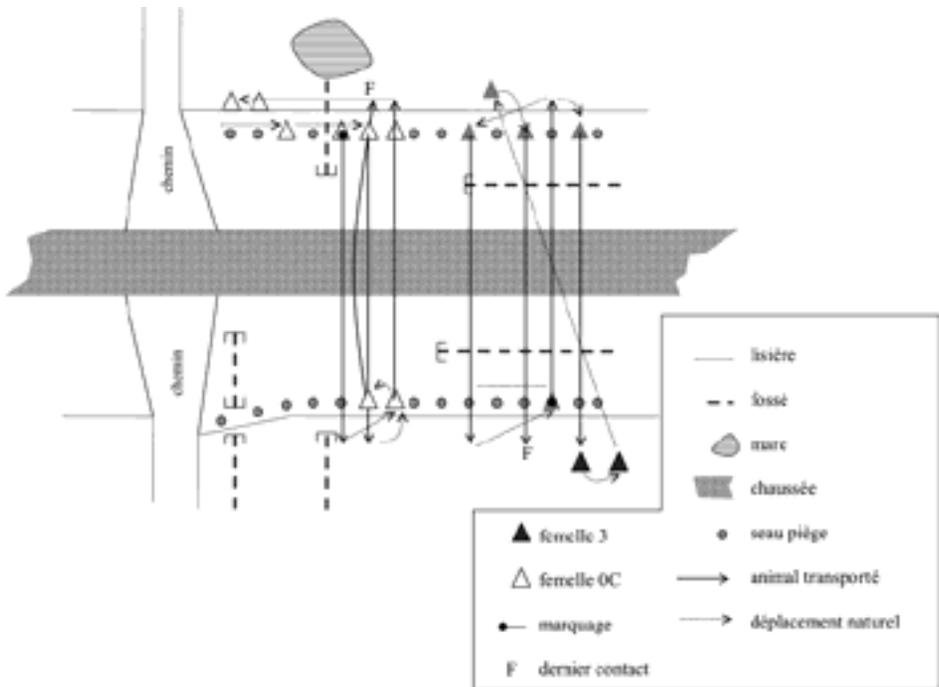


Figure 4 : Exemples de déplacements de femelles de Salamandre tachetée (schéma, échelle modifiée).

Figure 4: Examples of female displacements in the Fire Salamander (schematic view, modified scale).

La femelle OC (fig. 4) a été marquée à un stade immature (taille de 12,2 cm) au printemps 1999 sur le dispositif puis traversée manuellement. Elle a été retrouvée quelques semaines plus tard sur le dispositif de l'autre côté de la chaussée et a été à nouveau traversée. À maturité, elle a été retrouvée en 2002 lors de prospections nocturnes à proximité du dernier contact de 1999. Au printemps 2003, une perte de masse de 8,5 g par rapport à l'automne précédent signale le dépôt des larves.

3. Un dépôt des larves également en période hivernale

Le dispositif et les campagnes de prospections nocturnes sur les zones de pontes et d'accouplement montrent que si la majorité des femelles déposent leurs larves au printemps, certaines le font exclusivement à l'automne. Certaines femelles marquées ont montré une gran-

de fidélité à la période de dépôt dont 3 à l'automne. Les données sur la masse permettent de confirmer ce phénomène comme on peut l'observer pour la salamandre C6 qui dépose ces larves à la fin septembre (fig. 5).

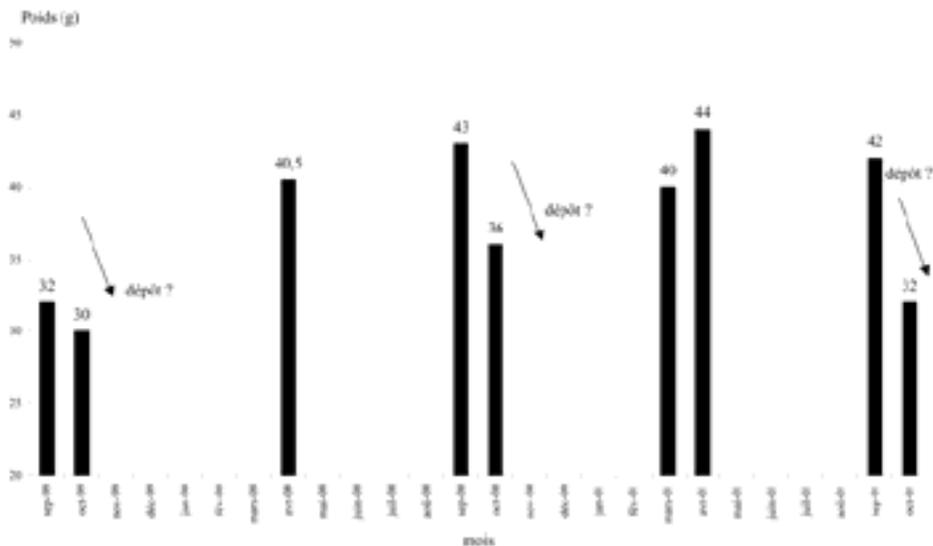


Figure 5 : Variations pondérales d'une femelle salamandre laissant supposer un dépôt des larves en automne.

Figure 5: Ponderal variations of a female salamander which supposes a deposit of the larvae in autumn.

Au cours de nos prospections, nous avons pu observer des dépôts en novembre, décembre et janvier. Il suffit que les conditions météorologiques soient favorables (température et pluie). Il n'y a donc pas de dépôt hivernal systématique dans ce secteur de l'Est de la France.

4. Des mâles adultes très fidèles

En procédant à un déplacement systématique de tous les individus capturés dans les dispositifs au printemps 1999 et 2000 et à l'automne 1999, nous avons pu tester le retour des mâles sur leur site initial. C'est le cas, par exemple, pour la salamandre mâle CF contrôlée à 12 reprises sur un secteur limité à quelques dizaines de m² entre l'automne 1999 et l'automne 2002 (fig. 6).

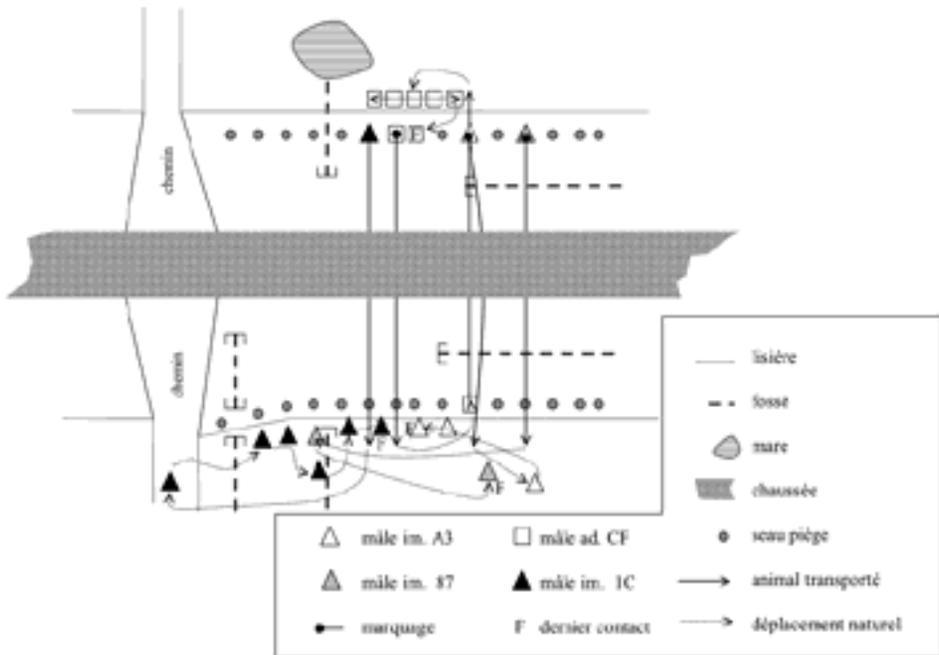


Figure 6 : Exemples de déplacements de mâles de Salamandre tachetée (schéma, échelle modifiée).

Figure 6: Examples of male displacements in the Fire Salamander (schematic view, modified scale).

Cette fidélité au refuge diurne serait moins forte pour les individus “plus jeunes”. C’est le cas du mâle 1C (fig. 6) capturé le 11 mai 1999 d’un côté de la route et qui restera à l’endroit où nous l’avons déplacé. Un comportement similaire a été constaté chez deux autres mâles déplacés au stade immature : 87 et A3 (fig. 6).

Pour les individus déplacés, le temps mis pour retourner sur le site d’origine dépend le plus souvent des conditions météorologiques. Si elles sont favorables les jours suivant la traversée, l’animal sera retrouvé rapidement, le lendemain dans certains cas, sur la zone où il a été capturé à quelques mètres près.

Si les femelles témoignent d’une grande mobilité, elles restent aussi attachées à leurs sites de dépôt de larve et d’hivernage.

B. Influence des paramètres externes sur les déplacements

1. Influence des paramètres climatiques

Les déplacements associés à la reproduction apparaissent fortement liés au contexte climatique local. Il est généralement admis qu'ils s'effectuent la nuit au bénéfice de températures douces (8 à 14°C), par temps humides ou pluvieux, en l'absence de vent et de halo lunaire (Duguet *et al.* 2003, Günther 1996).

L'analyse des captures réalisées entre 1999 et 2003 met en évidence que l'absence de pluie n'est pas rédhibitoire au déplacement des salamandres (fig. 7). Toutefois, une pluie abondante au cours de la période de prospection multiplie par 30 la probabilité de capture durant la campagne.

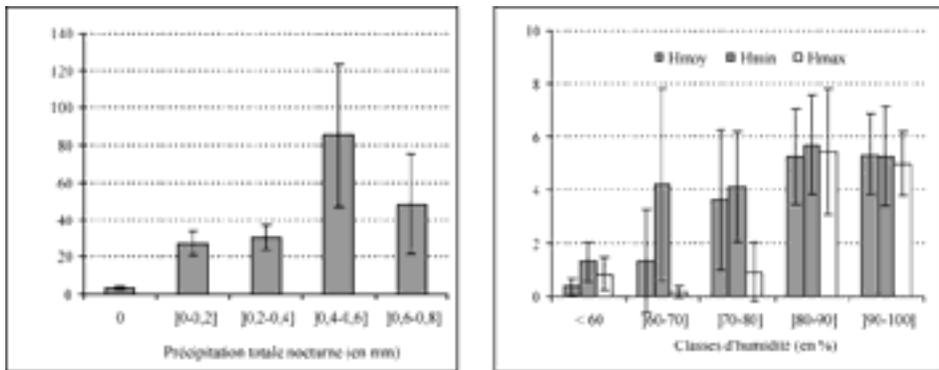


Figure 7 : Distribution des captures moyennes de salamandres en fonction de la pluviométrie et du taux d'humidité nocturne.

Figure 7: Distribution of average captures of salamanders according to pluviometry and moisture during the night.

Les déplacements des salamandres sont soumis à une humidité minimale supérieure 60 % (Hmin à partir desquelles le nombre moyen de capture par jour est supérieur à 1) mais surtout à une humidité maximale atteinte dans la nuit d'au moins 85 % (fig. 7). Ainsi, la variable explicative la plus pertinente apparaît être l'humidité maximale observée durant la nuit de capture, une humidité maximale de 85 à 90 % permettant d'espérer un taux de capture maximal.

L'analyse monofactorielle des distributions des taux de capture moyen en fonction de la température nocturne montre que celles-ci sont relativement semblables avec un décalage de quelques degrés (fig. 8). Le choix de l'expression de la variable ne semble donc pas avoir

d'importance dans le cas de la température. Pour une plus grande commodité d'utilisation, Tmoy a été choisie comme variable explicative pour la suite de l'étude. La température moyenne nocturne permettant le taux de capture le plus élevé est comprise entre 10 et 12 °C. La température la plus basse permettant une capture est de 1,3°C.

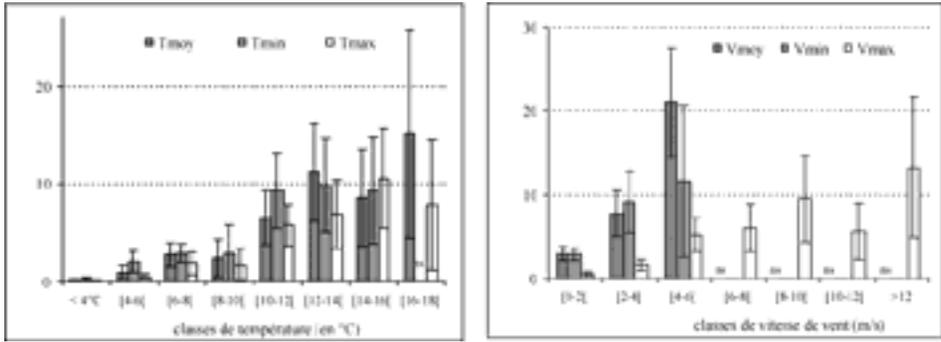


Figure 8 : Distribution des captures moyennes de salamandres en fonction de la température et de la vitesse du vent nocturne.

Figure 8: Distribution of average captures of salamanders according to temperature and wind speed during the night.

Le même traitement statistique de la distribution des captures met en évidence un effet significatif et positif de la vitesse du vent sur les déplacements des salamandres (fig. 8). Ainsi, si les déplacements des salamandres ne sont pas soumis à un Vmin minimal, l'augmentation de la valeur de cette variable augmente le nombre de captures moyen : une vitesse de vent minimale observée de 4 à 5 m/s multiplie par quatre les chances de captures par rapport à une campagne réalisée par absence de vent. L'effet de Vmax a pu être observé sur une gamme plus étendue de valeurs. Il apparaît qu'une vitesse maximale de vent inférieure à 2 m/s limite fortement les déplacements des salamandres (probabilité de capture inférieure à 1 individu par campagne). Une vitesse maximale de vent observée de 8 à 9 m/s conduit à une probabilité de capture moyenne de 10 individus par campagne. Cette classe de vitesse de vent semble être optimale pour le déplacement des Salamandres ; au-delà de ces vitesses les probabilités de captures sont plus faibles. Le faible nombre de répétitions relatives à des Vmax supérieures à 12 m/s rendent toutefois les résultats peu significatifs au-delà de cette valeur.

Les salamandres sont donc actives lors de nuits très humides à partir de 85 % d'humidité maximale. Néanmoins, ce paramètre n'est pas suffisant à l'activité des Salamandres : Malgré

la présence de nuits humides avec des taux supérieurs à 90 %, les mouvements ne sont pas systématiquement constatés. La baisse constatée des effectifs moyens capturés entre 95 et 100 % d'humidité à 4,7 salamandres proviendrait de l'influence d'autres paramètres comme la température moyenne (optimum constaté entre 10 et 12°C pour Tmoy), la vitesse du vent (optimum constaté pour Vmax [8-10] m/s), la présence de pluie, la luminosité nocturne ou encore la biologie de l'animal (fin de la période des déplacements en mai).

2. Analyse multifactorielle de l'influence des paramètres climatiques

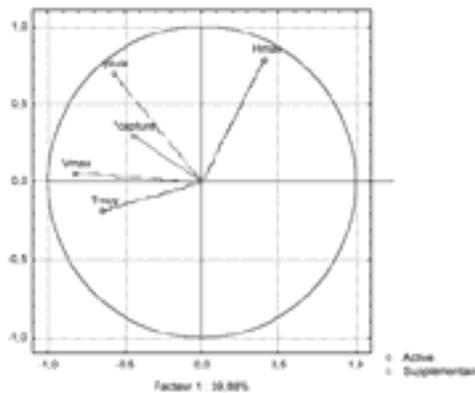


Figure 9 : Analyse multifactorielle des effectifs capturés en fonction des paramètres climatiques.

Figure 9: Multifactorial analysis of the capture numbers according to climatic parameters.

Les variables explicatives identifiées comme les plus pertinentes dans l'analyse de la distribution des captures en fonction des paramètres climatiques (pluie, Hmax, Tmoy et Vmax) ont fait l'objet d'un test d'indépendance. Ce test montre que ces quatre variables sont toutes dépendantes les unes des autres en tant que variables explicatives des taux de captures, et c'est donc la combinaison de tous ces facteurs qui est important. L'analyse de la distribution des captures de salamandres sur le plan multifactoriel composé par les paramètres : Humidité maximale, Température moyenne, Vitesse de vent maximale et pluie totale permet de hiérarchiser l'influence des paramètres climatiques testés sur les déplacements des salamandres (fig. 9). Les paramètres climatiques étudiés ne permettent d'expliquer que 30 % de la variabilité des captures observée au cours des campagnes de suivi. Pour la part de variabilité expliquée, il apparaît que le niveau de précipitations précédant la période de capture est

le paramètre le plus important (43 % de la variabilité expliquée), suivi à parts relativement égales par la température moyenne (35 %) et la vitesse maximale du vent (33 %), l'humidité maximale nocturne ne jouant qu'un rôle limité (10 %).

Le rôle du vent apparaît comme une nouveauté. Toutefois, il conviendra dans les années à venir de tester d'autres paramètres puisque les mesures de vent sont prises à une hauteur de 10 mètres et qu'elles ne prennent pas en compte l'effet protection réalisé par le couvert végétal.

Tableau V : Conditions météorologiques favorables à la sortie des Salamandres *S. salamandra* (Catenazzi A., 1998).

Table V: Favourable weather conditions for Salamanders *S. salamandra* activity (from Catenazzi A., 1998).

Localité (Pays)	Conditions d'activité		Référence
	Température	Humidité	
Empertal (Allemagne)	>2°C	>85%	Klewen, 1985
Ostturingen (Allemagne)	>1°C	>67%	Seifert, 1991
Pays d'Herve (Belgique)	>3°C	-	Denoel, 1996
Galicia (Espagne)	6-12°C	>90% (pluie)	Bas Lopez, 1982
Ukraine	9-26°C	65-96%	Kuzmin, 1995
Israël	4-14°C	>90% (pluie)	Degani & Medelsohn, 1979
Israël	2-20°C	>90% (pluie)	Degani & Warburg, 1978

IV. DISCUSSION

L'étude de l'activité des Salamandres tachetées *Salamandra salamandra terrestris* met en évidence le comportement original de cette espèce comparé à d'autres amphibiens (anoues, tritons), avec notamment des déplacements massifs à l'automne, cette particularité s'expliquant par son ovoviviparité.

La quasi totalité des reprises a été effectuée en lisière (capture dans les seaux piège ou lors de prospections nocturnes). La localisation de la zone d'étude et donc des reprises expliquent probablement les différences constatées avec les pourcentages de recapture de Joly (1968) dans la Sarthe, au moins deux fois supérieures. En effet, l'étude de J. Joly visait à

démontrer la sédentarité de l'espèce et à déterminer les dimensions des domaines vitaux en forêt par une recherche des individus marqués sur le site de leur première découverte. On notera qu'il est peu fait référence de l'existence de zone privilégiée pour se rassembler en période d'accouplement dans la littérature (Joly 1968, Thiesmeier 1992, Catenazzi 1998).

L'étude des facteurs individuels déclenchant l'activité des Salamandres tachetées fait apparaître des différences comportementales en fonction du sexe et de la maturité sexuelle des individus. Ainsi, la pulsion reproductive semble le principal facteur individuel déclencheur de l'activité. Les déplacements des mâles adultes sont observés à l'automne vers des zones de lisière pour l'accouplement. Les femelles adultes réalisent des déplacements sur de plus longues distances lors des périodes de dépôts des larves essentiellement au printemps mais aussi à l'automne (Thiesmeier 1992). L'ovulation et la fécondation ont lieu en juin /juillet (Joly 1968, Duguet *et al.* 2003), et le dépôt des larves interviendrait entre janvier et mai dans le nord et l'est de la France, et parfois en hiver, notamment dans des sources chaudes en Belgique. Dans l'ouest de la France, le dépôt des larves aurait plutôt lieu de septembre à mai avec un pic en octobre/novembre. La période de gestation dure quelques mois puis s'interrompt (août/septembre). Contrairement à Thiesmeier B. (1992), nous avons constaté une activité importante des immatures (sexes indéterminés) au printemps.

Ces résultats ont également mis en évidence certaines limites des opérations de sauvetage des amphibiens, consistant à faire traverser les individus capturés en bordures de routes, sur les populations de Salamandres tachetées. Quelques précautions doivent être prises : s'éloigner des lisières boisées, ne pas traverser les mâles adultes, traverser les femelles systématiquement au printemps et ponctuellement à l'automne pour les femelles gravides.

L'analyse statistique des effets de paramètres climatiques sur les déplacements des individus montre une influence positive des événements pluvieux, de la vitesse du vent ou de la température nocturne. Le taux d'humidité maximal nocturne expliquant relativement peu ces déplacements. Il est généralement admis que les mouvements de la Salamandre tachetée s'effectuent la nuit au bénéfice de températures douces (8 à 14°C), par temps humides ou pluvieux, en l'absence de vent et de halo lunaire (Duguet *et al.* 2003, Günther 1996). L'étude a également mis en évidence l'importance d'autres paramètres externes à déterminer (pression atmosphérique, bruit, direction du vent par rapport au couvert forestier et surtout luminosité). Ainsi une étude similaire tenant compte d'un éventuel effet négatif de la luminosité nocturne sur les déplacements des salamandres serait à envisager.

Le suivi des Salamandres par photographie du pattern a été utilisée pour la premières fois au printemps 2003. Les premiers résultats confirment la facile reproductibilité de cette méthode sur le site, même si la morphologie et les contorsions des individus empêchent une exploitation informatique des clichés (principe des recherches d’empreintes). L’analyse des photographies est réalisée par comparaison. Les limites actuelles de cette technique de suivi sont essentiellement liées aux conditions météorologiques (difficultés d’utilisation d’un appareil numérique sous la pluie et dans le froid) et à la durée d’analyse des photographies. Le suivi par transpondage reste donc une valeur sûre même si elle exige une logistique importante et une accréditation pour l’implantation du transpondeur.

V. REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Duguet R. et Melki F. eds. 2003 - Les Amphibiens de France, Belgique et Luxembourg. Collection Parthénope, Editions Biotope, Mèze (France), 480 p.

Catenazzi A. 1998 - Écologie d’une population de Salamandre tachetée au Sud des Alpes. Travail de diplôme. Institut de Zoologie, Faculté des Sciences, Université de Neuchâtel, 106 p. + 11 annexes.

Frey E. 2000 - Baumaterialien für den Amphibienschutz an Strassen. Staatliche Naturschutzverwaltung Baden-Württemberg, Naturschutz-Praxis Artenschutz 3, 159 p.

Grange P. 1995 - Atlas de répartition des amphibiens et reptiles de Champagne-Ardenne. *L’Orfraie*, numéro spécial, 83 p.

Gunther R. 1996 - Die Amphibien und Reptilien Deutschlands. Gustav Fischer Verlag, 826 p.

Joly J. 1963 - La sédentarité et le retour au gîte chez la Salamandre tachetée *Salamandra salamandra quadri-virgata*. Note de M. Jean Joly transmise par Pierre-P. Grassé, Académie des Sciences, pp. 3510-3515.

Joly J. 1965 - Sur l’éthologie de *Salamandra salmandra* (L.). Laboratoire d’évolution des êtres organisés. Paris, pp. 8-27.

Joly J. 1968 - Données écologiques sur la Salamandre tachetée *Salamandra salamandra* (L.). *Annales des Sciences Naturelles, Zoologie*, Paris 12^e Série, Tome X, pp. 301-366.

Joly P. et Plenet S. 2002 - Le déclin généralisé des amphibiens et le changement global. In Gestion et Protection des Amphibiens : de la connaissance à la prise en compte dans les aménagements. Publications de l’AFIE, pp. 37-48.

Seifert D. 1991 - Untersuchungen an einer ostthüringischen Population des Feuersalamanders (*Salamandra salamandra*). Artenschutz report, Heft 1/1991, pp 1-16.

Thiesmeier B. 1992 - Ökologie des Feuersalamanders. Westarp Wissenschaften, 125 p.

Thiesmeier B. et Gunther R. 1996 - Feuersalamander - *Salamandra salamandra* (Linnaeus, 1758) In Gunther R. : Die Amphibien und Reptilien Deutschlands. Gustav Fischer Verlag, pp. 82-104.

manuscrit accepté le 16 juin 2006

- Résumé de thèse -

Olivier Scher, 2005 - **Les bassins d'eau pluviale autoroutiers en région Méditerranéenne : évaluation de l'impact de l'activité routière sur leur biodiversité.**

I. Contexte de l'étude

Le xx^e siècle a connu, dans les pays industrialisés, une artificialisation sans précédent des milieux naturels dont un développement très important du réseau routier et autoroutier. Ce dernier a stimulé la croissance d'un parc automobile d'importance au cours de la même période, conduisant à l'augmentation de nombreuses nuisances (pollution de l'air, des sols et de l'eau, bruit).

La directive européenne 91/271/CEE, adoptée le 21 mai 2001, s'est particulièrement intéressée au problème du traitement des eaux urbaines résiduaires et s'est donnée pour principal objectif la protection de l'environnement contre une détérioration due aux rejets de ces eaux (Art. 1). Cette directive a été transcrite en droit français par la loi sur l'eau du 3 janvier 1992 (Loi n° 92-3) qui entend assurer "la protection de l'eau contre toute pollution et la restauration de la qualité des eaux superficielles et souterraines [...]". Dans le contexte autoroutier, l'application de cette loi s'est traduite par la construction de bassins de protection des eaux (ou bassins d'eau pluviale) le long des axes de circulation afin de capter les ruissellements de chaussées. Les deux objectifs de ces bassins étant (i) de limiter les risques de pollution (accidentelle ou chronique) et (ii) de réduire les risques de perturbations hydrauliques.

Or, si ces bassins ont été construits en très grand nombre le long des autoroutes (environ 1 bassin créé tous les 2 km de réseau), ces milieux restent méconnus du point de vue de la biodiversité qu'ils hébergent. De nombreuses études attestent néanmoins de leur contamination (eau et sédiments) par un grand nombre de résidus de l'activité routière (métaux lourds, hydrocarbures et herbicides).

II. Objectifs

Les bassins d'eau pluviale autoroutiers répondent à la définition reconnue pour les mares, à savoir des systèmes aquatiques de petite taille (1 m² à 2 ha), de faible profondeur (< 3 m), temporaires ou permanents et d'origine naturelle ou artificielle. Or, en région méditerranéenne, les mares sont très majoritairement temporaires et présentent une forte valeur patrimoniale (habitat prioritaire au niveau européen). Notre premier objectif a donc été de caractériser les communautés animales et végétales des bassins autoroutiers afin de déterminer quelle était leur contribution à la biodiversité régionale.

L'examen de la littérature indique une contamination importante de ces bassins par les résidus de l'activité routière. Cependant toutes ces études sont situées hors de la région méditerranéenne, cette dernière se caractérisant par des épisodes pluvieux violents mais très irréguliers. Notre deuxième objectif a donc été de déterminer si nous observions une contamination similaire de la colonne d'eau et des sédiments en se concentrant sur les contaminants

présentés comme majeurs par la littérature (cadmium, cuivre, plomb, zinc, hydrocarbures et glyphosate).

Ces premières approches, plutôt descriptives, ont servi de base à l'analyse des interactions entre biodiversité et contamination des bassins. Les besoins en outil de bio-monitoring sont en effet de plus en plus importants dans des contextes de suivi de la contamination des milieux récepteurs. Notre troisième objectif a été de déterminer si les impacts de la pollution générée par l'activité routière sur les communautés animales permettaient la mise au point d'un outil de diagnostic de la qualité de ces bassins.

III. Choix méthodologiques

Après l'identification d'un grand nombre de bassins en Provence (départements du Vaucluse et des Bouches-du-Rhône), le choix définitif s'est porté sur 6 d'entre eux, représentant les deux types de substrats rencontrés, à savoir naturel (bassin creusé directement dans un sol argileux) et artificiel (fond du bassin recouvert par une géo-membrane en polyéthylène ou PEHD). L'ensemble de cette zone a également été prospectée afin de trouver une mare naturelle témoin non impactée mais cette recherche est restée infructueuse (mares à caractère trop temporaire pour le suivi envisagé).

Le suivi des paramètres biologiques et chimiques s'est déroulé sur une année (entre mars 2002 et mars 2003), à raison d'une visite par site toutes les 4 semaines. Ce pas de temps a été choisi de façon à identifier de manière fine les variations de ces paramètres au cours du temps, et en particulier les impacts ponctuels de contaminants potentiels.

A. Caractérisation de la biodiversité

La flore a été identifiée de façon qualitative sans mise en place de suivi spécifique.

En ce qui concerne la faune, ce sont trois groupes faunistiques (de valeur taxonomique et de valeur numérique inégales) qui ont été étudiés en raison de la place qu'ils occupent au sein des zones humides. Il s'agit d'une part de l'ensemble des invertébrés aquatiques (présents dans tous les milieux aquatiques, à la base de l'alimentation de nombreuses espèces, souvent utilisés comme indicateurs de l'état biologique des cours d'eau) et d'autre part de l'ordre des odonates (adultes) (cycle amphibiotique, larves et adultes prédateurs, forte capacité de dispersion, sensibles à la qualité d'un site) et de la classe des amphibiens (cycle amphibiotique, vertébrés prédateurs, considérés comme très sensibles aux perturbations anthropiques).

Invertébrés aquatiques : au total, 2 ou 3 quadrats d'environ 5 x 3 m tirés au sort ont été sélectionnés toutes les 4 semaines dans chacun des bassins. Dans chaque quadrat, 2 prélèvements (un dans la colonne d'eau et un dans le sédiment) ont été réalisés. Le protocole utilisé a consisté en un prélèvement au filet troubleau (diamètre de 21 cm, maille de 125 μ m) de la colonne d'eau, complété par un prélèvement du dépôt vaseux (quand il était présent) sur environ 3 cm d'épaisseur et sur une surface de 0,8 m². Les invertébrés, fixés sur le terrain au formaldéhyde (8 %) ont été triés, comptés et identifiés au laboratoire au niveau taxonomique le plus précis. Les échantillons de sédiments ont été triés grâce à une méthode de flottaison

complétée par un tamisage sur colonne.

Odonates adultes : les individus volants ont été identifiés au cours de chaque sortie de terrain. Les identifications ont été effectuées à vue, avec des jumelles, ou par capture au filet.

Amphibiens : les adultes ont été activement recherchés de jour et de nuit. Une estimation de leur abondance relative dans chaque bassin a été réalisée à partir du comptage des males chanteurs (anoures) ou des individus capturés (urodèles).

Diverses approches statistiques ont été mises en œuvre pour caractériser ces communautés et se sont appuyées sur les notions de diversité alpha, bêta et gamma. Ainsi courbes de raréfaction et estimateurs de richesse non paramétriques ont permis d'estimer la richesse maximum attendue. Les relations entre bassins ont été explorées au moyen de l'indice de similarité de Sørensen et du test de Mantel ainsi que par l'utilisation d'une méthode d'intelligence artificielle (Self Organizing Map - SOM). L'étude comparative de l'évolution de la structure de la communauté d'invertébrés a été étudiée à l'aide de modèles rang/abondance suivant la méthode proposée par Tokeshi.

B. Caractérisation de la contamination chimique

Des échantillons ont été prélevés dans l'eau (métaux lourds dissous (cadmium, cuivre, plomb et zinc), hydrocarbures totaux, ions, glyphosate et apparentés) et dans les sédiments (métaux lourds et hydrocarbures) toutes les 4 semaines (eau) et tous les 3 mois (sédiments) à un point fixe dans chaque bassin. Lors de chaque campagne de terrain, des mesures in situ sont également venues compléter ces prélèvements à savoir conductivité, température, pH, transparence et oxygène dissous à la fois au point fixé et dans chaque quadrat d'échantillonnage de la faune.

Les faciès de ces eaux ont été comparées à l'aide du diagramme de Stiff puis les données analysées grâce la méthode des cartes SOM. Corrélations de Pearson et analyses de régression ont également été employées pour déterminer les liens entre contamination et paramètres abiotiques (climat et trafic).

IV. Principaux résultats

A. Biodiversité des bassins autoroutiers

Les bassins prospectés lors de notre étude ont révélé une richesse surprenante démontrant l'utilisation de ces milieux par une faune caractéristique des zones humides.

Cependant, les macro-invertébrés aquatiques sont représentés par un faible nombre de taxa et par des espèces très généralistes. De plus, l'absence d'espèces rares ou patrimoniales est à noter quand on compare ces bassins aux mares temporaires naturelles méditerranéennes qui en abritent un grand nombre. Les dynamiques saisonnières observées correspondent à ce qui est classiquement constaté dans ce type d'habitat, à savoir un petit nombre d'espèces résidentes dominantes, pouvant présenter plusieurs cohortes au cours de la même année et des espèces migrantes, présentes soit de manière saisonnière pour se reproduire soit de manière très ponctuelle au cours de l'exploration de nouveaux sites. Ainsi, ces ségrégations

temporelles permettent la coexistence d'un grand nombre d'espèces aux exigences écologiques proches.

Les odonates présentent des résultats beaucoup plus surprenants. Au total, 29 espèces ont été identifiées ce qui représente près de 60 % du pool d'espèces présentes dans les milieux lentiques à l'échelle de la région d'étude. De plus, si la majorité des espèces les plus fréquentes dans la région le sont également dans les bassins, certaines (4 espèces) y sont très largement favorisées tandis que d'autres (2 espèces) y sont défavorisées. La création d'habitats présentant une mise en eau permanente, dans un contexte de mares temporaires, est certainement à l'origine de ces observations.

En ce qui concerne, les amphibiens, deux résultats importants sont à noter : (1) les espèces observées sont majoritairement des espèces opportunistes, à caractère pionnier, capables de s'adapter à des milieux très variables ou perturbés et (2) certaines populations présentent une taille importante (*P. punctatus* et *T. helveticus*) ce qui souligne également le rôle que jouent les bassins autoroutiers pour la reproduction de certaines espèces d'amphibiens.

B. Contamination chimique

Les bassins prospectés sont finalement beaucoup moins contaminés que prévu.

Colonne d'eau : des métaux trace (cadmium et plomb) n'ont été détectés qu'à deux reprises sous forme dissoute mais à des concentrations inférieures à la fois à celles constatée dans la littérature et aux valeurs seuil recommandées par le décret 2001-1220 relatif aux eaux destinées à la consommation humaine. Néanmoins, des pics importants de chlorures sont notés en hiver, ce qui correspond à l'activité de salage des routes. De plus, glyphosate et AMPA (acide aminométhylphosphonique, son produit de dégradation) ont été détectés presque toute l'année dans tous les bassins ce qui rejoint les résultats obtenus par l'Institut français de l'environnement (IFEN) pour les eaux superficielles en France. En outre, huit produits phytosanitaires dont 2 prioritaires au sens de la Directive cadre sur l'eau ont également été trouvés ce qui reflète la forte relation existant entre la mare et son environnement direct (la zone d'étude supporte en effet une forte activité viticole).

Sédiments : zinc et cuivre y sont les métaux dominants, ce qui est conforme à ce qui a été observé dans d'autres bassins. Comparées au fond géochimique français les concentrations de métaux relevées indiquent un enrichissement important du sol mais restent inférieures aux valeurs seuil autorisées pour l'épandage sur sols agricoles (arrêté du 08/01/98). L'intensité du trafic semble jouer un rôle important sur la distribution des hydrocarbures et du zinc dans les sédiments.

Le vent, qui souffle majoritairement dans l'axe des routes, doit avoir un rôle essentiel dans la dispersion des polluants, beaucoup plus important que celui de la pluie (peu de périodes de lessivage possibles). Il semble donc, qu'en région méditerranéenne, une grande partie de la contamination de ces bassins pourrait avoir comme origine des retombées atmosphériques.

C. Impact de la pollution d'origine routière sur les communautés animales

Notre étude a mis en évidence le caractère plus ou moins ponctuel des impacts anthropiques mesurés. L'examen de la structure des communautés d'invertébrés a révélé une forte

dynamique saisonnière peu influencée par les intrants chimiques détectés. Néanmoins, une relation négative entre conductivité et richesse a été relevée, démontrant un impact négatif du salage en hiver.

Le type de substrat (naturel ou bâché) joue un rôle important sur la structure des communautés observées. Ce dernier conditionne en effet l'installation des macrophytes aquatiques (installation plus difficile sur les bâches) et par conséquent l'attractivité exercée envers les espèces migrantes (hétéroptères, coléoptères, odonates principalement). La surface du bassin est également à l'origine de différences de richesse observées, en particulier pour les odonates. L'occupation du sol autour des bassins, et plus spécifiquement l'importance des surfaces bâties, a un impact très négatif sur l'occupation des mares par les amphibiens qui ont besoin de sites terrestres et aquatiques de qualité pour survivre.

Un outil de diagnostic de la qualité biologique des bassins autoroutiers basé sur les communautés d'invertébrés n'a pu être développé au vu de la faible contamination des bassins étudiés. Cependant, les bassins autoroutiers semblent sélectionner des espèces plutôt généralistes, opportunistes et à caractère pionnier ou très sensibles à la durée de l'hydropériode.

V. Perspectives

Notre étude, novatrice dans la connaissance des bassins d'eau pluviale autoroutiers, a permis de démontrer une utilisation importante de ces derniers par une faune variée. Cependant, les conditions climatiques particulières observées en région méditerranéenne semblent induire une contamination limitée de ces bassins, transformant ces derniers en véritables îlots de biodiversité. Il serait donc opportun d'échantillonner des bassins partageant le même usage dans d'autres régions afin de vérifier si la même utilisation est en faite par la faune ou si un lessivage plus régulier des chaussées entraîne des impacts plus importants sur la faune dans des régions plus pluvieuses.

Il serait également très intéressant de déterminer si des échanges existent entre populations de mares naturelles et de bassins routiers (méthodes de capture-marquage-recapture), si ces milieux sont utilisés de la même manière que des milieux naturels par le vivant (manipulation sur des mésocosmes), si les espèces présentes dans ces habitats présentent des caractéristiques particulières en terme de traits biologiques (cycle de reproduction, mode d'alimentation, mode de colonisation, etc.).

Des études récentes ont montré que les mares étaient les milieux aquatiques qui contribuaient le plus à la biodiversité régionale. Du point de vue de la conservation de cette biodiversité, il est donc important de préciser la relation existant entre usage humain des mares et richesse biologique qui en découle. Peut-on en effet concilier usages anthropiques de ces milieux et maintien d'une certaine qualité biologique ?

Remerciements : Ce travail a été réalisé dans le cadre d'une thèse financée par une bourse CIFRE (n° 609/2001) en collaboration avec les Autoroutes du Sud de la France (ASF).

Thèse de l'Université de Provence, dir. Alain Thiery, Laboratoire de biologie animale, E.R. Biodiversité et environnement, 3 place Victor Hugo, 13331 Marseille CEDEX 3.

Résumé communiqué par l'auteur

- Compte rendu -

Compte rendu sur le V^e Congrès Mondial d'Herpétologie

19-24 juin 2005, Stellenbosch, Afrique du Sud



Après l'Angleterre (1989), l'Australie (1993), la République Tchèque (1997), le Sri Lanka (2001), le V^e Congrès Mondial d'Herpétologie s'est tenu du 19 au 24 juin 2005 en Afrique du Sud, dans la ville de Stellenbosch (environ 40 km au nord du Cap). C'est la première fois que ce Congrès avait lieu sur le continent africain.

Les congressistes avaient rendez-vous le dimanche 19 juin à 14 h au Conservatoire de Musique de l'Université de Stellenbosch, site du Congrès. Après quelques mots de bienvenue du Pr. Albert van Jaarsveld, Doyen de la Faculté des Sciences de l'Université de Stellenbosch, et l'un des leaders des biologistes de la conservation d'Afrique du Sud, le secrétaire général du SWCH, le Dr. Ulrich Joger, déclarait l'ouverture du Congrès.

Le programme scientifique commençait le lundi matin par l'une des quatre lectures plénières (Dr. Simon Stuart, Miguel Vences, Claude Miaud et Scott Keogh).

Le Congrès se déroula ensuite sur quatre jours et demi, avec des présentations orales et des sessions poster, jusqu'à six sessions en parallèle. Le strict respect des horaires et la proximité des salles et amphithéâtres où avaient lieu ces sessions ont grandement facilité le passage des participants de l'une à l'autre.

Un après-midi libre le mercredi a permis de faire une pause, suivie le soir par une réception au "Oude Libertas Centre". Les congressistes furent ensuite accueillis au "Moyo Restaurant" dans le Spier Wine Estate, juste à la sortie de Stellenbosch, pour le banquet.

Deux WCH Meeting Executives, au cours desquels un nouveau Comité Herpétologique International a été élu, et un "Declining Amphibian Populations Task Team Business Meeting" furent tenus durant la semaine du Congrès.

Le V^e Congrès Mondial d'Herpétologie a réuni 400 participants, ce qui est assez remarquable du fait de la distance, du coût et de la période de l'année (hiver dans l'hémisphère sud).

Les participants se répartissaient ainsi : USA (84), Afrique du Sud (50), Australie (49), Royaume Uni (36), Allemagne (19), Brésil (13), Japon (10), France (9), Nouvelle-Zélande (8), Portugal (8), Israël (7), Taiwan (6), Canada (6), République Tchèque (6), Pays-Bas (5), Belgique (4), Thaïlande (4), Colombie (3), Grèce (3), Espagne (3), Hongrie (3), Argentine (2), Inde (2), Italie (2), Kenya (2), Malaisie (2), Danemark (2), Autriche (2), Irlande (2), Ouzbékistan (2), Suède (2), Singapour (1), Chine (1), Iran (1), Iles Vierges (1), Corée du Sud (1), Niger (1), Philippines (1), Cameroun (1), Tanzanie (1), Mexique (1), Venezuela (1), Pakistan (1) Chili (1), Egypte (1), Slovénie (1), Zimbabwe (1), Ouganda (1), Côte d'Ivoire (1), et Pologne (1).

Le détail du programme ainsi que le résumé des communications sont disponibles sur le site internet de la SHF (<http://www.societeherpetologiquedefrance.asso.fr/>), et le tableau ci-dessous donne un aperçu de sa diversité.

La délégation française (voir photo ci-dessous élargie à la francophonie...) a présenté une lecture plénière, sept communications orales et cinq posters.



La délégation francophone. De gauche à droite : Vance Trudeau, Olivier Lourdais, Pauline Teillac, Mathieu Denöel, Claude Miaud, Michel Laurin, Marc Girondot. Manquent Jean-Marie Exbrayat et Marie-Thérèse Laurent sur la photographie.

Le Dr. Walter Hödl, le nouveau secrétaire général du WCH, et l'ancien secrétaire, le Dr. Ulrich Joger, annonçaient la fin du Congrès le vendredi à 17 h. Une proposition pour le prochain congrès est parvenu au secrétariat : Le VI^e Congrès Mondial pourrait avoir lieu à Manaus, au Brésil.

Remerciements : nous remercions M. Ernst Baard, responsable du comité d'organisation du Congrès, pour nous avoir fourni les éléments chiffrés de ce rapport.

Claude MIAUD
 UMR CNRS 5553
 Laboratoire d'écologie alpine
 Université de Savoie
 73376 Le Bourget-du-Lac
claude.miaud@univ-savoie.fr

Marc GIRONDOT
 UMR 8079
 Laboratoire d'écologie, systématique et évolution
 Université Paris-Sud-Orsay
 91405 Orsay CEDEX
marc.girondot@ese.u-psud.fr

Tableau résumé du programme. Les numéros renvoient aux titres et auteurs des communications orales (auteurs francophones).

Lund 20	Lecture plénière 1 : Stuart S., Chanson J., Cox N. & Young B.				
	Symposium 1 : Amphibian declines	Symposium 2 : African Herpetological Diversity (1)	Symposium 3 : Sex determination & alcoholism Reptiles (2)	Chelon Biology	Squamate Ecology & Behaviour
Mard 21	Lecture plénière 2 : Veron M. Symposium 4 : Techniques for studying the Ecology of Freshwater turtles (3)	Symposium 5 : Biology of Anopheles	Symposium 6 : Lizard visual ecology and singing	Symposium 7 : South American Anuran diversity	Thermal Biology
Mercred 22	Lecture plénière 3 : Maud C. & Marquis O. Amphibian & Reptiles Communities (4)	Communication/ Behaviour	Comanagation, Phylogeny & medicine	Chelonian-conservation	Falschreptologie (5)
Jed 23	Lecture plénière 4 : Pough B. Symposium 8 : Recent advances in the study of foraging modes	Symposium 9 : Quantifying the ecology of surviving herpetofauna	Reptile reproduction, social behaviour & disease (7)	Workshop 1 : African Amphibian Systematics	Reptile Phylogeny & taxonomy
Vendred 24	Symposium 10 : Reptilian diversity (8)	Symposium 11 : Cacillaria: symposium in honour of Herndon	Phylogeography & genetics (9)	Biogeography/ regional faunas	Amphibian ecology & life history (10)

- (1) Girondot M., Delmas V. and Privat-Julien A.C.
- (2) Zani M., Irsch J. and Dubois A.
- (3) Tella S., Carl A., Gimrot M. and Privat-Julien A.C.
- (4) Claude Miaud & Olivier Marquis
- (5) Delprat J-J
- (6) Laurin M., Steurer F., Gershin D.
- (7) Girondot M., Georges H., Rivkin P. & Privat-Julien A.C.
- (8) Lourdes O., Delard D. and Heulin S.
- (9) Ueberbacher S.
- (10) Denot M., Whitman H. and Weisiger S.

- Annonce de publication -

Vient de paraître

Les batraciens sur nos routes, par Christiane PERCSY, Brochure technique n° 1, 2^e édition (2005) Région Wallone, 61 p.

Cette brochure présente les divers types de migrations d'amphibiens et les problèmes qui se posent lorsque les voies migratoires sont coupées par des routes. Les solutions qui peuvent y être apportées sont décrites : de la pose de panneaux routiers d'avertissement à la mise en place de crapauducs, en passant par les opérations de ramassage manuel d'animaux le long des routes... Les problèmes créés par les infrastructures liées aux routes ou voies ferrées sont également abordés : ouvrages de collecte des eaux, bordures de trottoirs, murets...

La brochure est organisée en deux parties. La première oriente vers le choix de la (ou des) meilleure(s) solution(s) au problème rencontré : les avantages et inconvénients des divers moyens qui peuvent être mis en œuvre sont décrits. La seconde partie donne une description technique précise des diverses solutions.

Cette publication de 61 pages, illustrée de photos et schémas en couleur, est une réédition revue et augmentée de la version parue en 1994. Elle peut être obtenue auprès de l'Administration de la Région wallonne : Service Sensicom de la DGRNE, Avenue Prince de Liège, 15 - B-5100 Jambes, 00 32 81 33 51 80, <http://environnement.wallonie.be>

ou être téléchargée (format pdf) à partir de :

http://www.natagora.be/images/stories/docu/batraciens_route.pdf