

SYNTHÈSE

Le comportement social des urodèles¹

par

Mathieu DENOËL²

SUMMARY : The social behaviour of newts and salamanders

It could be misleading to consider that the social behaviour of newts and salamanders is simple and can be generalized. Indeed, individuals are faced with external and internal conditions which are extremely variable. In response to these factors, they may respond in a particular way. The behavioural variations, called alternative tactics, allow individuals to improve their fitness, i.e. to ensure the survival of their genes. They can be exhibited in reaction to a large range of factors such as the mere presence or density of competitors, the operational sex-ratio, the behaviour and kinship of the other individuals, the abiotic characteristics of the environment, the experience of the individuals involved. These alternative tactics are favoured in urodeles. Indeed, although the main process of fertilization is internal, they breed by means of a spermatophore deposited in the external environment. Each species of newts and salamanders exhibits specific behavioural patterns as they developed and evolved in particular environments which have exerted selective pressures on the individuals and in this way on the species. As a consequence, the understanding of patterns of behaviour requires that we know the environment in which they appeared. The main occurrence of parental care and territoriality in terrestrial environments may be explained by the features of these habitats in which eggs could not survive without protection and in which adults may defend areas of particular interest and communicate by means of pheromones. All of these characteristics show that we have to study the behaviour of individuals of different species under several conditions. Without such an analysis, it would be difficult to understand biodiversity.

Keywords : aggression, kinship, parental care, hybridization, alternative tactics, mate choice, newts and salamanders

Mots clés : aggression, parenté, soins parentaux, hybridation, tactiques alternatives, choix des partenaires, tritons et salamandres

¹ Texte d'un exposé présenté le 4 novembre 1999 aux séminaires d'Ethosociologie animale (Prof. J.-Cl. Ruwet). Reçu le 28.09.99 ; accepté le 03.11.99.

² Doctorant F.R.I.A. à l'Université de Liège, Service d'Ethologie et de Psychologie animale (Prof. J.-Cl. Ruwet), Laboratoire d'Ethologie des Poissons et des Amphibiens (Dr P. Poncin), Quai Van Beneden 22, 4020 Liège, Belgique.
E-mail : Mathieu.Denoel@ulg.ac.be

Introduction

La classe des amphibiens, riche de plus de 4300 espèces, comprend trois ordres : les Gymnophiones, les Anoures et les Urodèles. Plus de 450 espèces d'urodèles ont été décrites à ce jour (FRANK et RAMUS, 1995 ; DUELLMAN, 1999). Mais, comme dans les autres groupes zoologiques, de nouvelles espèces sont régulièrement décrites.

La famille typique européenne est celle des Salamandridés, dont les représentants les plus connus sont les tritons du genre *Triturus* et les salamandres du genre *Salamandra*. D'autres Salamandridés tels les *Cynops* et *Paramesotriton* se rencontrent en Asie et les *Notophthalmus* et *Taricha* en Amérique du Nord. En Afrique, on rencontre uniquement des urodèles (des Salamandridés) au nord de la chaîne de l'Atlas. Les Protéidés sont représentés en Europe par les fameux Protées des grottes des Alpes dinariques et en Amérique du Nord par les Nectures. Les Pléthodontidés, caractérisés par l'absence de poumons, constituent la plus importante famille d'urodèles (29 genres et plus de 224 espèces). Ils ont particulièrement bien réussi sur le continent américain. Ailleurs, on ne peut les rencontrer qu'en Italie et en France. Les Ambystomatidés, auquel appartient le célèbre Axolotl, se rencontrent du Mexique au Canada. Les Dicamptodontidés et les Rhyacotritonidés furent autrefois inclus dans cette famille des Ambystomatidés. Les Hynobiidés, par contre, sont localisés entre le Kamtchatka et le Japon à l'est et l'Oural à l'ouest. En Amérique du Nord, on rencontre également les Sirénidés et les Amphiumidés. Les premiers sont caractérisés par l'absence de membres postérieurs et les seconds par l'extrême réduction des deux paires de membres. Les plus grands représentants de l'ordre des urodèles sont les Cryptobranchidés rencontrés aux Etats-Unis, en Chine et au Japon : certains dépassent un mètre cinquante de longueur (DUELLMAN et TRUEB, 1985 ; GOOD et WAKE, 1992 ; FRANK et RAMUS, 1995 ; SCHLEICH *et al.*, 1996). Parmi les familles d'urodèles, certaines ne comptent que des représentants pédomorphes, c'est-à-dire dont les larves ne se métamorphosent pas complètement. Elles conservent ainsi des fentes branchiales à l'état adulte. Il en est ainsi des Cryptobranchidés, Protéidés, Sirénidés et Amphiumidés (SEMLITSCH et WILBUR, 1989).

Les urodèles montrent un important degré de spécialisation au niveau des interactions sociales, et plus particulièrement sexuelles. Certaines espèces ou genres sont bien définis par la possession de caractères sexuels élaborés qui leur sont propres.

Parmi les familles d'urodèles, trois présentent une fécondation externe : les Hynobiidés, les Cryptobranchidés et probablement les Sirenidés. Ces trois familles sont considérées comme primitives tant par leur mode de reproduction que par leurs caractéristiques morphologiques. Malheureusement, la littérature est très fragmentaire sur le comportement de ces espèces. Les autres familles

présentent une fécondation interne. Toutefois, ces espèces n'ont pas développé d'organes copulateurs. Le transfert de sperme du mâle à la femelle se passe alors via le dépôt d'un spermatophore (paquet de sperme), en général sur le substrat, dont la femelle se saisit au niveau de son cloaque. Les spermatozoïdes migrent alors dans la spermathèque (une chambre ou un groupe de sillons dans le plafond du cloaque) où ils sont conservés jusqu'au moment de la ponte (DUELLMAN et TRUEB, 1986).

Une autre caractéristique séparant les urodèles est le type de contact entre le mâle et la femelle durant la rencontre sexuelle. Chez les tritons européens du genre *Triturus*, il y a une absence totale de contact, à l'exception des petits coups de museau que le mâle peut donner à la femelle, ou la femelle au mâle (ARNTZEN et SPARREBOOM, 1989 ; ANDREONE, 1990 ; RAFINSKI et PECIO, 1992 ; DENOEL, 1996). Par contre, dans d'autres genres, le mâle peut maintenir la femelle en amplexus. Selon les espèces, cet amplexus peut revêtir différentes formes. Ainsi, les mâles *Chioglossa*, *Pleurodeles*, *Salamandra* et *Taricha* agrippent la femelle avec les membres antérieurs lors d'une capture ventrale (*Chioglossa*, *Pleurodeles* et *Salamandra*) ou dorsale (*Taricha* et *Salamandra*) (DAVIS et TWITTY, 1964 ; ARNOLD, 1977 ; ARNOLD, 1987), les *Notophthalmus* le font avec les membres postérieurs (VERRELL, 1982 ; **fig. 1**) et les *Euproctus* avec la queue (AHRENFELDT, 1960). Les mâles d'autres espèces, comme *Ambystoma tigrinum* et *A. talpoideum*, peuvent aussi pousser la femelle du museau, sur de longues distances, jusqu'à un site de dépôt des spermatophores (ARNOLD, 1976 ; VERRELL et KRENZ, 1998).

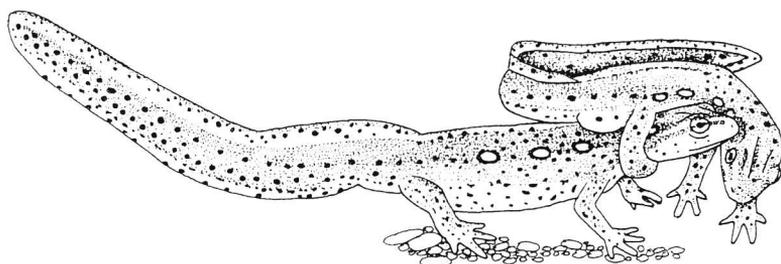


Fig. 1. Amplexus céphalique chez le triton vert (*Notophthalmus viridescens*).
Cephalic amplexus in the red-spotted newt (*Notophthalmus viridescens*).

Si, dans la plupart des cas précités, l'accouplement prend place dans l'eau, la rencontre sexuelle peut aussi avoir lieu à terre. Parmi les espèces européennes, cette situation se rencontre chez les salamandres du genre *Salamandra* et *Chioglossa*. Chez la Salamandre tachetée, *Salamandra salamandra*, les femelles retournent alors à l'eau une fois la gestation terminée et y déposent leurs larves. Mais d'autres espèces, telles les salamandres noires (*S. atra* et *S. lanzai*), et même certaines populations et sous-espèces de la salamandre tachetée, se sont totalement affranchies du milieu aquatique, donnant naissance à des petits totalement formés (JOLY, 1968 ; VEITH, 1994 ; DOPAZO et ALBERCH, 1994 ; VEITH *et al.*, 1998).

Tableau I. Espèces citées dans le texte : nom scientifique, nom commun en français, famille, aire de répartition, milieu de reproduction et site de ponte ou de mise bas (THORN, 1968 ; SMITH, 1982 ; STUMPEL-RIENKS, 1992 ; PETRANKA, 1998).

Species cited in the text : scientific name in French, family, distribution, reproductive site, and egg-laying and parturition sites (THORN, 1968 ; SMITH, 1982 ; STUMPEL-RIENKS, 1992 ; PETRANKA, 1998).

| espèce | nom français | famille | répartition | R | P |
|---|--------------------------------|----------------|--------------------|-----|-----|
| <i>Ambystoma gracile</i> | Salamandre du Nord-ouest | Ambystomatidae | Ouest Am. Nord | A | A |
| <i>Ambystoma jeffersonianum</i> | Salamandre de Jefferson | | Est Am. du Nord | A | A |
| <i>Ambystoma laterale</i> | Salamandre à points bleus | | Est Am. du Nord | A | A |
| <i>Ambystoma maculatum</i> | Salamandre maculée | | Est Am. du Nord | A | A |
| <i>Ambystoma opacum</i> | Salamandre marbrée | | Est USA | T | S |
| <i>Ambystoma talpoideum</i> | Salamandre-taupo | | Est USA | A | A |
| <i>Ambystoma texanum</i> | Salamandre à nez court | | Centre USA | A | A |
| <i>Ambystoma tigrinum</i> | Salamandre-tigre | | Am. du Nord | A | A |
| <i>Aneides flavipunctatus</i> | Salamandre noire | Plethodontidae | Ouest USA | T | T |
| <i>Chioglossa lusitanica</i> | Chioglosse portugais | Salamandridae | Pén. Ibér. | T | A |
| <i>Cynops ensicauda</i> | Triton à queue d'épée | Salamandridae | Japon | A | A |
| <i>Cynops pyrrhogaster</i> | Triton japonais | | Japon | A | A |
| <i>Desmognathus carolinensis</i> ^a | Salamandre de Caroline | Plethodontidae | Est USA | T | A/S |
| <i>Desmognathus fuscus</i> | Salamandre bistrée du Nord | | Est Am. du Nord | T | A/S |
| <i>Desmognathus ochrophaeus</i> | Salamandre des montagnes | | Est USA | T | S |
| <i>Desmognathus ocoee</i> ^a | Salamandre de l'Ocoee | | Est USA | T | A/S |
| <i>Euproctus asper</i> | Euprocte des Pyrénées | Salamandridae | Pyrénées | A | A |
| <i>Eurycea bislineata</i> | Salamandre à deux lignes | Plethodontidae | Est Am. du Nord | A/T | A |
| <i>Hemidactylium scutatum</i> | Salamandre à quatre orteils | Plethodontidae | Est Am. du Nord | T | S |
| <i>Notophthalmus viridescens</i> | Triton vert | Salamandridae | Est Am. du Nord | A | A |
| <i>Plethodon cinereus</i> | Salamandre cendrée | Plethodontidae | Est Am. du Nord | T | T |
| <i>Plethodon glutinosus</i> | Salamandre gluante | | Est USA | T | T |
| <i>Plethodon jordani</i> | Salamandre de Jordan | | Est USA | T | T |
| <i>Plethodon ouachitae</i> | Salamandre des Monts Ouachita | | Centre USA | T | T |
| <i>Pleurodeles waltl</i> | Pleurodèle de Waltl | Salamandridae | Pen. Ibér. - Maroc | A | A |
| <i>Salamandra atra</i> | Salamandre noire | Salamandridae | Europe | T | T |
| <i>Salamandra lanzai</i> | Salamandre de Lanza | | France - Italie | T | T |
| <i>Salamandra salamandra</i> | Salamandre tachetée | | Europe | T | T/A |
| <i>Taricha granulosa</i> | Triton à peau rude | Salamandridae | Ouest Am. Nord | A | A |
| <i>Triturus alpestris</i> | Triton alpestre | Salamandridae | Europe | A | A |
| <i>Triturus boscai</i> | Triton de Bosca | | Pén. Ibér. | A | A |
| <i>Triturus helveticus</i> | Triton palmé, helvétique | | Ouest Europe | A | A |
| <i>Triturus italicus</i> | Triton italien | | Sud Italie | A | A |
| <i>Triturus carnifex</i> ^b | Triton crêté italien | | Europe | A | A |
| <i>Triturus cristatus</i> | Triton crêté | | Europe | A | A |
| <i>Triturus marmoratus</i> | Triton marbré | | Ouest Europe | A | A |
| <i>Triturus montandoni</i> | Triton des Carpates | | Carpates | A | A |
| <i>Triturus vittatus</i> | Triton à bande | | Caucase-Asie | A | A |
| <i>Triturus vulgaris</i> | Triton ponctué, lobé, vulgaire | | Europe-Asie | A | A |

Abréviations : R = milieu de reproduction, P = site de ponte, A = aquatique, S = oeufs déposés sur terre, mais larves aquatiques, T = terrestre, Am. = Amérique, Pén. Ibér. = péninsule Ibérique, ^a = membre du complexe de *Desmognathus ochrophaeus*, ^b = membre du complexe de *Triturus cristatus*.

Bien d'autres caractéristiques du comportement social distinguent les espèces d'urodèles. Quoique le terme de comportement social soit parfois uniquement utilisé pour désigner les comportements altruistes et les interactions à l'intérieur d'un groupe, nous nous sommes référés ici à sa définition prise au sens large : toute interaction comportementale manifestée entre des individus appartenant à la même espèce (BLAUSTEIN et WALLS, 1995). Nous avons ainsi autant développé les aspects de la reconnaissance des proches et des soins parentaux, que ceux de la communication chimique, mécanique ou visuelle, de la territorialité, des livrées nuptiales, des parades sexuelles, de l'habitat et du mode de transfert du sperme. La majorité des études pertinentes s'étant portée sur les Salamandridés, les Pléthodontidés et les Ambystomatidés, la suite du texte sera focalisée sur des exemples issus de ces familles. Le **tableau I** reprend, par ordre alphabétique, les différentes espèces citées en latin dans le texte en précisant le nom commun en français, la famille à laquelle elles appartiennent, l'aire de répartition, le milieu de reproduction et le site de ponte ou de mise bas (THORN, 1968 ; SMITH, 1982 ; STUMPEL-RIENKS, 1992 ; PETRANKA, 1998).

Communication chimique, visuelle et mécanique

L'olfaction est le mode le plus important de communication sexuelle chez les urodèles. La communication chimique peut impliquer un contact direct entre les partenaires sexuels, le mâle appliquant des glandes spécialisées sur le museau de la femelle (HALLIDAY, 1990). Dans la seule famille des Pléthodontidés, plusieurs types de transfert direct ont été mis en évidence. Les mâles des espèces possédant une grande glande sur le plancher buccal, tel *Plethodon jordani*, la frottent contre le museau de la femelle (ARNOLD, 1976) tandis que d'autres, possédant des dents prémaxillaires sexuellement dimorphiques, tels *Eurycea bislineata* (ARNOLD, 1977) et les différentes espèces du genre *Desmognathus* (VERRELL, 1999), mordent la femelle et lui injectent directement les phéromones. Plusieurs types de contact direct ont également été observés chez les Salamandridés. Ainsi, les mâles *Notophthalmus* frottent leur joue contre le museau de la femelle (ARNOLD, 1977 ; VERRELL, 1982) et ceux de *Taricha granulosa* font de même avec leur glande sous-mandibulaire (ARNOLD, 1977). Mais chez de nombreuses espèces de cette famille, en particulier celles des genres *Triturus* (les tritons européens, *sensu stricto*) et *Cynops*, l'échange de phéromones se fait à distance. En effet, la plupart des mâles de ces espèces, toutes aquatiques à la période de reproduction, génèrent un courant d'eau en direction de la femelle, en faisant vibrer leur queue parallèlement à leur corps et en direction de leur partenaire. Ce comportement caractéristique de ces espèces est dénommé l'éventail (DENOEL, 1996 ; SPARREBOOM et FARIA, 1997 ; **fig. 2**). Les phéromones libérées sont spécifiques des espèces. Ainsi les femelles de *Cynops pyrrhogaster* ne réagissent pas aux phéromones de *C. ensicauda*, et inversement (KIKUYAMA *et al.*, 1995).

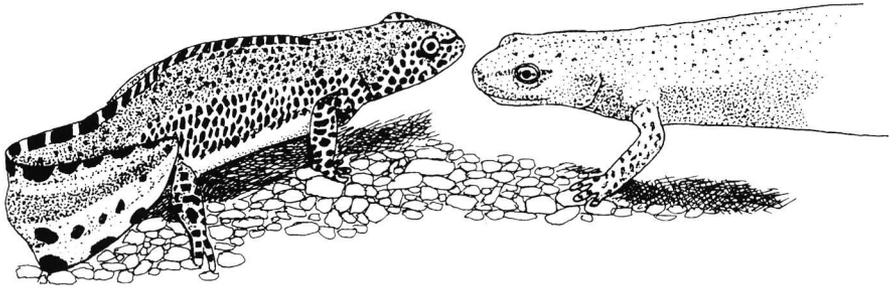


Fig. 2. Parade d'éventail chez le triton alpestre *Triturus a. alpestris*.
Fanning display in the Alpine newt Triturus a. alpestris.

Les phéromones mâles stimulent probablement l'activité endocrine des femelles et donc augmentent leur réceptivité aux mâles (HALLIDAY, 1990). Chez *Taricha granulosa*, les femelles n'ovulent que si elles ont été exposées à la cour des mâles (MOORE *et al.*, 1979). Chez *Triturus vulgaris*, la cour prolongée des mâles a un effet tonique sur les femelles, augmentant leur réceptivité (TEYSSÉDRE et HALLIDAY, 1986). Les femelles de *Desmognathus ocoee* (HOUCK et REAGAN, 1990) et de *Plethodon jordani* (HOUCK *et al.*, 1998 ; ROLLMANN *et al.*, 1999) se montrent plus rapidement réceptives suite à l'émission de phéromones mâles. En plus de l'exécution de comportements permettant une communication chimique, les mâles de plusieurs des espèces communiquant à distance possèdent différents caractères sexuels secondaires susceptibles d'attirer les femelles. Le caractère épigamique le plus manifeste est la crête des mâles. Chez les grands tritons (complexe de *Triturus cristatus*, *T. marmoratus*, *T. vittatus*), elle est particulièrement haute. Ces espèces n'exécutent précisément pas la parade d'éventail durant la rencontre sexuelle (ARNTZEN et SPARREBOOM, 1989). La communication entre ces animaux est ainsi principalement visuelle, mais aussi mécanique : les mâles effectuent des mouvements amples de leur corps, propulsant par moment des courants d'eau violents en direction de la femelle. Les parades amples des mâles pourraient aussi servir à attirer les femelles dans des systèmes en arène (ZUIDERWIJK et SPARREBOOM, 1986 ; RAXWORTHY, 1989 ; HEDLUND et ROBERTSON, 1989). A l'inverse, les espèces de tritons à crête basse (*T. helveticus*, *T. boscai*, *T. italicus*, *T. montandoni*) utilisent principalement la parade de l'éventail associée à une structure morphologique, un sillon creusé dans les flancs qui canalise le courant d'eau en direction de la femelle (HALLIDAY, 1975b ; PECIO et RAFINSKI, 1985 ; GIACOMA et SPARREBOOM, 1987 ; RAFINSKI et PECIO, 1992). Dans un même ordre d'idée, *Triturus alpestris* et *T. italicus*, deux espèces mettant l'accent sur l'éventail, peuvent détecter à distance des phéromones de cour, contrairement à *T. carnifex*, une espèce du complexe *cristatus* (BELVEDERE *et al.*, 1988).

Une étape cruciale de la reproduction chez diverses espèces de salamandres et de tritons est celle précédant le dépôt du spermatophore. En effet, à ce moment le mâle ne voit plus la femelle et ne peut ainsi percevoir ses réactions, qu'elles soient positives ou non. La femelle peut alors communiquer son consentement en donnant un coup de museau sur la queue du mâle, comme chez les Salamandridés du genre *Triturus* (HALLIDAY, 1990) et des Ambystomatidés, tel *Ambystoma tigrinum* (ARNOLD, 1976).

Agression et territorialité

Les exemples de territorialité se rencontrent principalement chez les espèces terrestres de la famille des Pléthodontidés. Cette territorialité est révélée à plusieurs niveaux. Les salamandres, requérant un milieu humide pour vivre, sont cantonnées uniquement dans des recoins humides lorsque l'habitat est relativement sec. Ces micro-habitats — et particulièrement les plus favorables d'entre eux — étant limités, seule une fraction de la population pourra en profiter. On observe ainsi chez nombre d'espèces que de tels refuges ne sont occupés que par un seul individu (MATHIS *et al.*, 1995). Des expériences consistant à retirer des résidents (*Plethodon cinereus*) de leurs abris ont montré que ces habitats étaient plus vite recolonisés que ceux déjà occupés (MATHIS, 1990). Ces salamandres possèdent aussi des domaines vitaux très étroits (quelques mètres carrés) et sont capables d'y retourner lors d'expériences de retour au gîte (MADISON, 1969 ; KLEEBERGER et WERNER, 1982). Une évidence plus directe de territorialité est l'avertissement au moyen de phéromones déposées à même le sol (DAWLEY, 1984 ; HORNE et JAEGER, 1988). Les Pléthodontidés sont particulièrement bien équipés pour ce type de communication car ils possèdent une structure morphologique qui leur est propre : le sillon nasolabial (DAWLEY et BASS, 1989). Des expériences ont montré que les Pléthodons (*Plethodon cinereus*), tant mâles que femelles, préféraient les cachettes contenant leur propre odeur que celle d'un autre individu (JAEGER *et al.*, 1986 ; HORNE et JAEGER, 1988). En réaction à l'odeur de conspécifiques, ces salamandres (*Plethodon cinereus*) peuvent même adopter des postures agressives ou de soumission (JAEGER *et al.*, 1986 ; HORNE et JAEGER, 1988). Il a également été montré que, face à des phéromones familières émanant de sujets voisins, les pléthodons étaient moins agressifs (JAEGER, 1981). Cette caractéristique peut être avantageuse car, bien que l'exhibition de patrons agressifs puisse avoir en elle-même un coût négligeable (chez *Desmognathus carolinensis* : BENNETT et HOUCK, 1983), le temps perdu dans la défense du territoire coûte métaboliquement cher : jusqu'à 50 % d'énergie ingérée (chez *Plethodon cinereus* : JAEGER *et al.*, 1983). Néanmoins, chez *Plethodon cinereus*, les phéromones du mâle résident ne semblent pas décourager les intrus. Elles permettraient plutôt au résident d'identifier les limites de l'aire à défendre et à l'intrus les caractéristiques du résident (SIMONS *et al.*, 1997). Les mâles (*Plethodon cinereus*) peuvent aussi tolérer l'intrusion de femelles non gravides dans leur territoire. Ce comportement permissif aurait pu évoluer dans la mesure où les femelles se

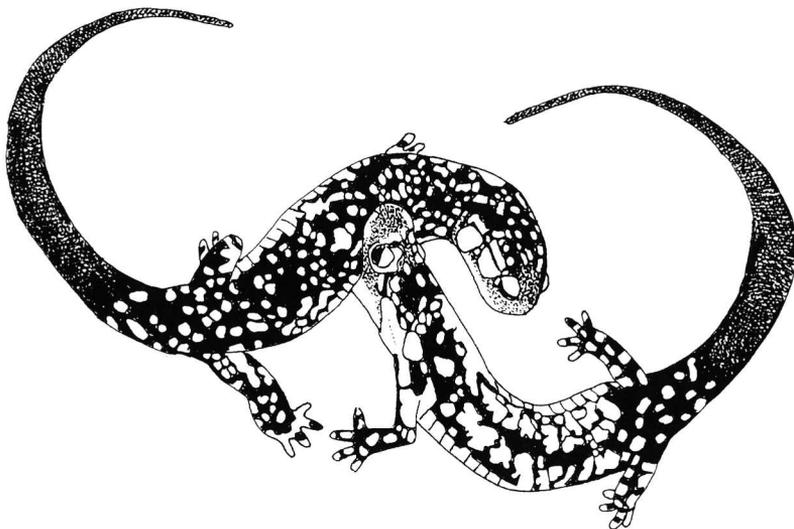


Fig. 3. Morsure chez la salamandre des monts Ouachita *Plethodon ouachitae* (redessiné d'après une photographie in Anthony *et al.*, 1997).
*Biting in the Rich Mountain salamander *Plethodon ouachitae* (redrawn from a picture in Anthony *et al.*, 1997).*

montreraient ainsi plus réceptives à ces mâles une fois sexuellement actives (HOM *et al.*, 1997). Les phéromones déposées par les mâles peuvent également être détectées par les femelles qui peuvent même, dans une certaine mesure, choisir les phéromones d'un mâle de « meilleure qualité », c'est-à-dire ayant par exemple ingéré des proies hautement énergétiques tels des termites (WALLS *et al.*, 1989). En plus des signaux et des avertissements phéromonaux, les salamandres peuvent se battre activement : certains résidents de l'espèce *Plethodon ouachitae* peuvent même infliger plusieurs dizaines de morsures à l'intrus en l'espace de quinze minutes (ANTHONY et WICKNICK, 1993 ; **fig. 3**). En plus des morsures, le comportement agonistique peut impliquer des menaces et des postures de soumission comme chez *Plethodon cinereus* (JAEGER et SCHWARZ, 1991). Ces patrons comportementaux peuvent même s'avérer très complexes chez certaines espèces tel *Aneides flavipunctatus* qui présente 5 types d'attaques et 7 de menaces (STAUB, 1993). Les morsures sont souvent dirigées vers la queue ou le sillon nasolabial de l'opposant (JAEGER *et al.*, 1982). Elles ont des effets non négligeables car la perte d'une partie de la queue correspond à une réduction des réserves de graisse (MAIORANA, 1977) et une blessure au sillon nasolabial mène à une diminution de l'effectivité de la détection des proies et des partenaires (JAEGER, 1981). Lorsqu'un intrus pénètre sur un territoire et se fait agresser et mordre, il fuit généralement, évitant de la sorte un tel coût (GERGITS et JAEGER, 1990). Même des espèces de petite taille comme *Plethodon ouachitae* peuvent être compétitivement supérieures à de plus grandes espèces tel *P. (glutinosus) albagula* du fait de leur extrême agressivité (ANTHONY *et al.*, 1997). Le domaine vital est particulièrement défendu s'il présente des ressources nutritives intéressantes, tels des termites chez *Plethodon cinereus* (GABOR et JAEGER, 1995). Face à une faible quantité de proies, les

Ambystomes en phase terrestre se montrent plus agressifs (DUCEY et HEUER, 1991). Ainsi, selon les composantes de l'environnement, différents patrons d'agression peuvent être observés. Ceci expliquerait peut-être les agrégations de salamandres observées dans une population de *Plethodon cinereus* (QUINN et GRAVES, 1999). Une attitude défensive est aussi particulièrement appropriée et adaptative chez la plupart des Pléthodontidés car ils pondent leurs oeufs sur terre et s'en occupent jusqu'à l'éclosion.

Les tritons du genre *Triturus* peuvent manifester des comportements agressifs, voire de la territorialité. Ainsi, les mâles des grandes espèces du genre *Triturus* (complexe de *T. cristatus*, *T. marmoratus*, *T. vittatus*) se postent en des endroits bien définis où ils exhibent des parades en direction des femelles, mais aussi des mâles (ces parades étant alors aussi associées à des morsures). Mais il n'y a pas de réelle fidélité à un site de rassemblement et de compétition (arène), les mâles n'y restant qu'un ou quelques jours avant d'en occuper un nouveau (ZUIDERWIJK et SPARREBOOM, 1986 ; HEDLUND et ROBERTSON, 1989 ; RAXWORTHY, 1989).

Il est beaucoup plus vraisemblable d'observer de la territorialité dans des habitats terrestres car ces habitats sont moins homogènes que le milieu aquatique et plus susceptibles de présenter une mosaïque de zones favorables. D'autre part, les salamandres peuvent défendre de tels micro-habitats en déposant des phéromones sur un substrat relativement sec (MATHIS *et al.*, 1995).

Reconnaissance des proches

Comme il en a été fait mention au chapitre précédent, les salamandres et les tritons peuvent se montrer agressifs envers leurs congénères. Mais ils peuvent également se montrer prédateurs et faire preuve de cannibalisme. Diverses expériences de laboratoire ont montré que l'agressivité ou le cannibalisme pouvaient être moins dirigés vers des proches que des non-familiers (BLAUSTEIN et WALLS, 1995). Ainsi les femelles de *Notophthalmus viridescens* consomment plutôt des oeufs étrangers que les leurs (GABOR, 1996) et les larves d'*Ambystoma opacum* se montrent moins agressives vers des proches (WALLS et ROUDEBUSH, 1991). Par contre, les femelles de *Triturus vulgaris* semblent ne pas faire de différence entre leurs oeufs et ceux d'autres femelles (GABOR, 1996). De même, les larves d'*Ambystoma gracile* (WALLS *et al.*, 1996) et d'*Hemidactylium scutatum* (CARRENO *et al.*, 1996) ne paraissent pas faire la discrimination entre des larves apparentées et non apparentées.

La particularité des larves cannibales d'*Ambystoma tigrinum* est de développer une morphologie particulière (tête large, grandes dents vomériennes), adaptée à la prédation de proies plus robustes, telles d'autres larves (COLLINS et HOLOMUSKI, 1984). L'adoption de l'une ou l'autre morphologie par les larves d'*A. tigrinum* est sous contrôle environnemental. Il s'agit donc d'un cas

particulièrement intéressant de polyphénisme (WEST-EBERHARD, 1989). Parmi les facteurs environnementaux induisant l'expression d'une telle morphologie alternative, PFENNIG et COLLINS (1993) ont montré une liaison avec la parenté des larves. Ainsi, ces dernières ne développaient que peu une structure cannibale en présence de proches.

La reconnaissance des proches ne semble ainsi pas être la règle générale chez les urodèles : différentes pressions sélectives ayant probablement mené aux différents patrons observés à l'heure actuelle chez les différentes espèces. En effet, ne pas manifester d'agression ou de cannibalisme vis-à-vis d'individus apparentés peut constituer un bénéfice indirect en terme de propagation d'un patrimoine génétique similaire (*inclusive fitness*), mais aussi un coût direct : un apport nutritif diminué (non-consommation de la proie que pourrait constituer l'individu apparenté) et une compétition induite pour les ressources présentes. L'absence ou la présence d'agression envers les proches pourraient ainsi dépendre d'un compromis (*trade-off*) entre l'étendue des coûts et des bénéfices.

Soins parentaux

L'évolution des soins parentaux représente une percée majeure dans l'histoire de vie des animaux, augmentant la survie des descendants sous une large diversité de conditions environnementales. Des cas de soins parentaux sont constatés dans chacune des familles d'urodèles (ALCHER, 1986 ; CRUMP, 1995). Au moins 20 % des salamandres fournissent des soins parentaux à leurs oeufs et ce, particulièrement dans la famille des Pléthodontidés (CRUMP, 1995).

Les tritons du genre *Triturus*, commun en Europe, ne prodiguent pas vraiment de soins parentaux. En effet, leur investissement à la descendance se limite à enrober leurs oeufs dans la végétation (quand ils le font). Cet emballage des oeufs les protège de la prédation (MIAUD, 1993). En ce qui concerne les espèces faisant preuve de soins parentaux plus développés, c'est généralement la femelle qui reste proche des oeufs, mais les mâles de certaines espèces peuvent en faire autant. Selon les espèces, la garde peut durer jusqu'à l'éclosion (HOM, 1987) ou seulement lors des premières étapes du développement embryonnaire (BREITENBACH, 1982). Alors que certaines salamandres restent constamment près de leurs oeufs, d'autres peuvent les quitter pour se nourrir ou fuir un prédateur (CRUMP, 1995). Une garde constante des oeufs pourrait leur être bénéfique mais constitue un coût pour l'individu qui les garde (NG et WILBUR, 1995). Ceci est particulièrement vrai s'il s'agit d'une femelle car, en l'absence de prise de nourriture, une deuxième ponte n'est pas toujours possible. Les soins parentaux pourraient ainsi être à l'origine du cycle reproducteur biennal de certains Pléthodontidés (CRUMP, 1995 ; HAIRSTON, 1983). Chez *Hemidactylium scutatum*, le nid peut être commun mais en général seule une femelle reste près des oeufs (HARRIS et GILL, 1980 ; HARRIS *et al.*, 1995). Le

soin aux oeufs peut être particulièrement actif, avec défense contre les prédateurs, tels chez les Pléthodontidés comme *Plethodon cinereus* (BACHMANN, 1984). Néanmoins, de telles défenses peuvent avoir un coût car elles peuvent entraîner des blessures à l'individu les manifestant. Ainsi, en terme de modélisation du succès reproducteur, il pourrait y avoir un compromis (*trade-off*) entre garder ses oeufs et les abandonner, l'issue menant à un plus grand succès reproducteur global (HOM *et al.*, 1990).

Les soins parentaux sont supposés prendre place dans des sites minimisant les risques de prédation. Ainsi, les salamandres pondent leurs oeufs sous des pierres ou dans des terriers (CRUMP, 1995). En milieu hostile, comme l'est le milieu terrestre pour des oeufs d'amphibiens, en plus d'une protection contre les prédateurs, le soin aux oeufs leur évite la dessiccation ou l'infection par des champignons, tel chez *Desmognathus ocoee* (TILLEY, 1972 ; FORESTER, 1984 ; **fig. 4**). De nombreux exemples laissent suggérer une corrélation positive entre l'étendue des soins parentaux et la taille des oeufs (SHINE, 1978). Néanmoins, cette relation n'a pu être mise en évidence chez toutes les espèces (NUSSBAUM, 1985). Ainsi, NUSSBAUM et SCHULTZ (1989) considèrent plutôt qu'une sélection pour des oeufs de grande taille pourrait être aussi due à d'autres facteurs. En milieu lotique, les larges oeufs pondus par les salamandres seraient adaptés aux types de proies présentes dans un tel milieu. En effet, dans les cours d'eau, les proies sont plus grandes que dans les points d'eau stagnants où abonde le plancton. La grande taille des oeufs et les soins parentaux observés de façon prépondérante en milieu lotique confirment cette hypothèse.

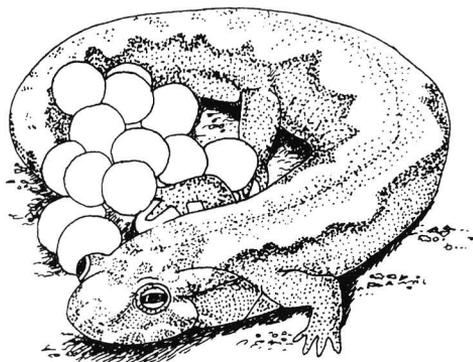


Fig. 4. Soins parentaux chez la salamandre des montagnes (*Desmognathus ochrophaeus*) (redessiné d'après une photographie de R.T. Zappalorti in Staniszewski, 1995).
Parental care in Allegheny Mountain Dusky salamander (*Desmognathus ochrophaeus*) (redrawn from a picture of R.T. Zappalorti in Staniszewski, 1995).

Diversité comportementale intra-générique : le genre *Triturus*

Méthodologie

Le genre *Triturus*, riche de 12 espèces (dont quatre formant le complexe du Triton crêté), a été intensivement étudié depuis une trentaine d'années. Le comportement de 10 de ces espèces est maintenant connu en détail et permet des études comparatives.

Afin de déterminer l'éventail comportemental des espèces, la plupart des observations furent réalisées en laboratoire. Des observations de terrain existent mais sont fragmentaires. Il est en effet plus aisé d'étudier le comportement en captivité sous condition contrôlée que dans un environnement naturel. Mais les deux approches sont nécessaires.

La méthodologie idéale d'étude du comportement sexuel des tritons consiste à capturer les tritons adultes lors de leur migration vers le site de reproduction. Les animaux ne se sont ainsi pas encore reproduits et peuvent être considérés d'une part comme étant à un niveau motivationnel initial et d'autre part comme étant prêts à se reproduire. Les mâles et les femelles sont alors maintenus dans des aquariums différents sous des conditions stables et adéquates. Ainsi, les différents lots d'animaux sont élevés sous température, photopériode et nourriture contrôlées et ce, pendant un laps de temps minimum, ne devant si possible pas dépasser les conditions naturelles de reproduction. Les animaux doivent être identifiables individuellement afin d'éviter ou de maîtriser des mesures répétées.

L'expérience classique consiste à placer ensemble dans le même aquarium un mâle et une femelle au moins, de leur laisser un laps de temps défini et de les filmer en gros plan. L'observateur doit être présent afin de déterminer des comportements particuliers qui risquent de passer inaperçus sur la bande vidéo, telle la prise du spermatophore par la femelle ou l'exécution de parades caudales du côté du mâle opposé à la caméra. La démarche suivante consiste à visionner la bande vidéo tout en énonçant oralement un commentaire consistant en un code alphabétique ou numérique, chaque code correspondant à un comportement, du mâle par exemple, préalablement défini par l'observateur. Afin d'obtenir le séquençage en h/m/s, il suffit d'écouter la bande audio et de taper sur un clavier d'ordinateur les touches correspondant aux différents codes. L'encodage peut également avoir lieu directement lors de la vision du film. Différents programmes ont en effet été mis au point pour traiter ce type de données. Une deuxième vision du film permet alors de noter le comportement du partenaire sexuel, la femelle dans cet exemple, en regard de celui du mâle. Cette analyse supplémentaire permet aussi de corriger d'éventuelles erreurs

d'encodage et de déterminer la structure et les particularités des comportements en ayant recours à l'analyse image par image. Selon le type d'étude, il est souhaitable d'utiliser une fois ou plusieurs fois chaque individu.

Plusieurs techniques nous permettent alors d'analyser et de représenter ces données quantitatives brutes. La première est de calculer les fréquences relatives de chaque comportement. Elle fait ainsi ressortir quels sont les comportements les plus utilisés. Une autre méthode consiste à placer les données dans des matrices de transitions de premier ordre. Une telle matrice est composée de *i* lignes et *j* colonnes, les lignes correspondant aux comportements précédents et les colonnes aux comportements suivants. Ainsi, à titre d'exemple, pour trois comportements A, B, C, et pour un mâle ayant exécuté la séquence ABCABCABABABCBC, la matrice sera (**tableau II**) :

Tableau II. Matrice hypothétique brute de transitions de premier ordre.
Hypothetical first-order transitional matrix : absolute frequencies.

| | A | B | C | total |
|-------|---|---|---|-------|
| A | – | 5 | 0 | 5 |
| B | 2 | – | 4 | 6 |
| C | 2 | 1 | – | 3 |
| total | 4 | 6 | 4 | 14 |

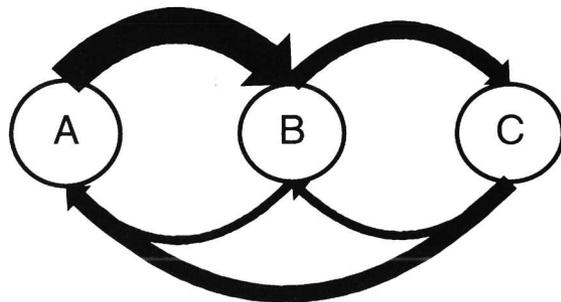
Tableau III. Matrice hypothétique de transitions de premier ordre montrant les probabilités conditionnelles.
Hypothetical first-order transitional matrix : conditional probabilities.

| | A | B | C |
|---|------|------|------|
| A | – | 1 | 0 |
| B | 0.33 | – | 0.66 |
| C | 0.66 | 0.33 | – |

Les valeurs dans les différentes cellules sont généralement différentes, montrant l'absence d'indépendance entre les successions de comportements. Certains auteurs considèrent qu'un comportement peut se succéder à lui-même (HALLIDAY, 1975a) alors que d'autres considèrent que non (SLATER, 1973). Une issue méthodologique peut être de définir un code qui correspond à la pause entre deux comportements (ANDREONE, 1990 ; DENOEL, 1996).

Afin de dessiner des diagrammes de flux, il faut transformer les fréquences absolues de ces transitions en fréquences relatives. Il suffit pour cela de diviser les fréquences absolues de chaque ligne par le total ligne correspondant (**tableau III**). Le diagramme de flux correspondant est représenté à la **figure 5**.

Fig. 5. Diagramme de flux hypothétique. L'épaisseur des flèches est proportionnelle aux fréquences de transition.
Hypothetical flow diagram. Width of arrows is proportional to the frequency of transition.



Le comportement sexuel du Triton alpestre

Le Triton alpestre, *Triturus alpestris*, présente un large répertoire de comportements lors des rencontres sexuelles dyadiques (DENOËL, 1996 ; **tableau IV**).

Tableau IV. Répertoire et description des comportements exhibés par les mâles de *Triturus alpestris* lors des rencontres sexuelles dyadiques (DENOËL, 1996).
List and description of behaviours exhibited by Triturus alpestris males during dyadic sexual encounters.

| Comportement | Description |
|--|--|
| approche* | Premier comportement dirigé vers la femelle. |
| reniflage* | Reniflage de la femelle. |
| coup de museau** | Le mâle touche ou frotte la femelle, avec son museau. |
| mouvement vers l'avant* | Le mâle, initialement situé à côté ou derrière la femelle, se positionne devant elle. |
| coup de fouet | Le mâle ramène violemment sa queue le long de son flanc. |
| poursuite* | Le mâle poursuit la femelle. |
| éventail statique** | Le mâle maintient sa queue immobile le long de son flanc. |
| éventail* (fig. 2) | Le mâle fait onduler sa queue parallèlement à son flanc. |
| ondulation distale** (Queue latéro-distale) | Lente ondulation de l'extrémité de la queue du mâle. |
| inversion | Le mâle, en position d'éventail, place sa queue le long de son autre flanc. |
| étendard en dos-de-chat* (fig. 6) | Le mâle, tout en exécutant le mouvement d'éventail, se dresse sur ses pattes et arque et voûte son corps à la manière d'un chat. Il tend alors au maximum ses membres postérieurs ainsi que sa queue. Ensuite, il déplace l'arrière de son corps en direction de la femelle, la queue s'en rapprochant parfois jusqu'à l'effleurer. La queue est fréquemment déplacée, une à deux fois de gauche à droite, avant d'être ramenée dans la position d'éventail. |
| devancer* | Le mâle se détourne de la femelle et se déplace devant elle. |
| tremblement caudal* | Le mâle, tout en avançant la femelle, fait trembler sa queue. |
| pliage* | Le mâle, après ou pendant qu'il devance la femelle, replie sa queue en accordéon derrière son cloaque. |
| dépôt* | Dépôt d'un spermatophore. |
| avancer encore/freiner* | Après le dépôt, le mâle avance encore de quelques centimètres, tout en pivotant d'un angle de 90°. Dans cette position, il peut exécuter : la queue frémissante, l'appât distal, la queue latérale, la queue latéro-distale et l'acte « repousser ». |
| queue frémissante | Une lente ondulation parcourt la queue de la base à l'extrémité, la queue étant placée plus ou moins parallèlement au corps, mais en étant éloignée. |
| appât distal** (fig. 8) | Le mâle étend la queue, plus ou moins perpendiculairement au corps, et fait mouvoir amplement et lentement l'extrémité de la queue. |
| queue latérale | Le mâle applique sa queue contre son flanc, la faisant ou non vibrer lentement (dans la phase de transfert seulement). |
| repousser* | Le mâle entoure de sa queue le museau de la femelle et la repousse fortement. |

Les comportements furent initialement décrits par : * HALLIDAY (1977b) et ** ANDREONE (1990).

Les comportements de la femelle sont par contre beaucoup plus limités. D'une manière générale, elle peut répondre positivement (elle s'approche du mâle), négativement (elle s'écarte du mâle) ou rester statique (DENOEL, 1996).

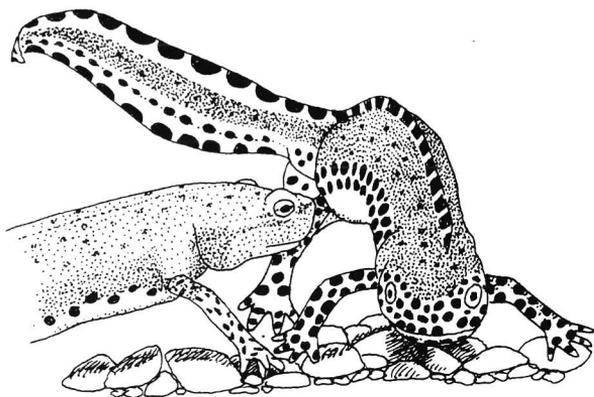


Fig. 6. Parade de l'étendard en dos-de-chat chez le triton alpestre *Triturus a. alpestris*.
Cat-buckle with lean-in in the Alpine newt, Triturus a. alpestris.

Les différents comportements de la rencontre peuvent être regroupés en 4 phases différentes (DENOEL, 1996) :

- l'orientation, qui est une phase mobile : les animaux se rencontrent, le mâle poursuit la femelle et essaye de se placer devant elle ;
- la phase de parades en éventail : le mâle reste en posture d'éventail et exécute des parades dans cette posture (éventail, **fig. 2** ; ondulation distale) ;
- la phase de parades en étendard en dos-de-chat : le mâle exécute plusieurs étendards en dos-de-chat (**fig. 6**) entrecoupés de parades d'éventail ;
- la phase de transfert du spermatophore : le mâle devance la femelle, fait ou non trembler sa queue, la plie, dépose un spermatophore, exécute ou non des parades (appât distal, **fig. 8** ; queue latéro-distale, queue frémissante, queue latérale) et repousse ou non la femelle.

L'éthogramme de la **figure 7** montre une vue simplifiée des différentes transitions comportementales et phases de la rencontre sexuelle. Il précise de plus l'influence de la femelle sur les différentes transitions (DENOEL, 1996).

Le comportement sexuel des différentes espèces du genre *Triturus*

Les différentes espèces de tritons du genre *Triturus* présentent une ressemblance morphologique et partagent des traits comportementaux (**tableau V**). La description des comportements cités dans le **tableau V** est donnée dans le **tableau VI**.

Tableau V. Eléments principaux du répertoire comportemental (excepté la phase d'orientation) des différentes espèces du genre *Triturus*.*Main behaviours (except the orientation phase) exhibited by the newts genus Triturus.*

| Comportement | <i>T.a.</i> | <i>T.v.</i> | <i>T.h.</i> | <i>T.mo</i> | <i>T.b.</i> | <i>T.i.</i> | <i>T.c.</i> | <i>T.m.</i> | <i>T.vi.</i> |
|--|----------------|---------------|-------------|-------------|-------------|-------------|-----------------------|-------------|--------------|
| coup de fouet (<i>whip</i>) | (+) | + | + | + | - | - | - | - | - |
| coup de fouet (<i>lash</i>) | - | - | - | - | - | - | + | + | + |
| éventail (<i>fan</i>) | + | + | + | + | + | + | - | - | - |
| ondulations distales (<i>wiggle, wiggle tail bent, distal lure</i>) | + | + | + | + | + | + | + | + | + |
| ondulation (<i>wave</i>) | - | + | + | + | - | - | - | - | - |
| battement (<i>flick</i>) | - | - | - | - | + | + | - | - | - |
| flamenco (<i>lure, angling</i>) | (+) | - | - | - | + | + | (+) | (+) | - |
| dos-de-chat (<i>cat-buckle, ready posture</i>) | + | - | - | - | - | - | + | + | + |
| étendard (<i>lean-in</i>) | + | - | - | - | - | - | + | + | + |
| oscillation (<i>rocking</i>) | - | - | - | - | - | - | + | + | - |
| poirier (<i>handstand</i>) | - | - | - | - | - | - | - | + | - |
| hochement de tête (<i>head-bobbing</i>) | - | - | - | - | - | - | - | - | + |
| ondulation caudale (<i>tail undulating</i>) | - | - | - | - | - | - | - | - | + |
| vibration (<i>flurry</i>) | - | - | - | - | - | - | - | - | + |
| grattement (<i>scratching</i>) | - | - | (+) | - | - | - | - | - | - |
| retraite (<i>retreat display</i>) | (+) | + | + | + | - | + | - | - | - |
| devancer (<i>creep</i>) | + | + | + | + | + | + | + | + | + |
| tremblement caudal (<i>quiver</i>) | + | + | + | | | + | + | | |
| avancer encore/freiner (<i>creep-on/brake</i>) | + | + | + | + | + | + | + | + | + |
| freiner encore (<i>rebrake</i>) | - | - | - | - | - | - | + | - | - |
| repousser (<i>push-back</i>) | + | + | + | + | + | + | - | + | + |
| arènes (<i>lek</i>) | - | - | - | - | - | - | + | + | + |
| Références | 0,1,2,3 4,5 | 0,4,6, 7,8 | 0,4,8 | 0,2,9 | 0,5 | 0,2 | 0,4,10,11 12,13,14 | 0,2,15 | 0,16 |

Abréviations : *T.a.* (*Triturus alpestris*), *T.v.* (*T. vulgaris*), *T.h.* (*T. helveticus*), *T.mo.* (*T. montandoni*), *T.b.* (*T. boscai*), *T.i.* (*T. italicus*), *T.c.* (complexe de *T. cristatus*), *T.m.* (*T. marmoratus*), *T.vi.* (*T. vittatus*) ; + (présent), (+) (présent seulement dans certaines populations ou sous une forme moins prononcée que la forme type), - (absent). L'élément repris sous le terme « ondulations distales » reprend en fait ici les comportements dénommés ondulation distale et appât distal. Références : ⁰ARNTZEN et SPARREBOOM, 1989 ; ¹DENOËL, 1996 ; ²GIACOMA et SPARREBOOM, 1987 ; ³ANDREONE, 1990 ; ⁴HALLIDAY, 1977b ; ⁵RAFINSKI et PECIO, 1992 ; ⁶HALLIDAY, 1974 ; ⁷MARQUENIE, 1950 ; ⁸WAMBREUSE et BELS, 1984 ; ⁹PECIO et RAFINSKI, 1985 ; ¹⁰GREEN, 1989 ; ¹¹HEDLUND et ROBERTSON, 1989 ; ¹²HEDLUND, 1990a ; ¹³ZUIDERWIJK, 1990 ; ¹⁴ZUIDERWIJK et SPARREBOOM, 1986 ; ¹⁵SPARREBOOM et TEUNIS, 1990 ; ¹⁶RAXWORTHY, 1989.

Il ressort du **tableau V** que certains comportements sont partagés par toutes les espèces (devancer ; avancer encore/freiner), alors que d'autres ne sont présents que chez quelques espèces (éventail, flamenco), voire seulement chez une (le poirier, le hochement de tête, la vibration et l'oscillation). L'utilisation des comportements peut ainsi être employée en systématique tout

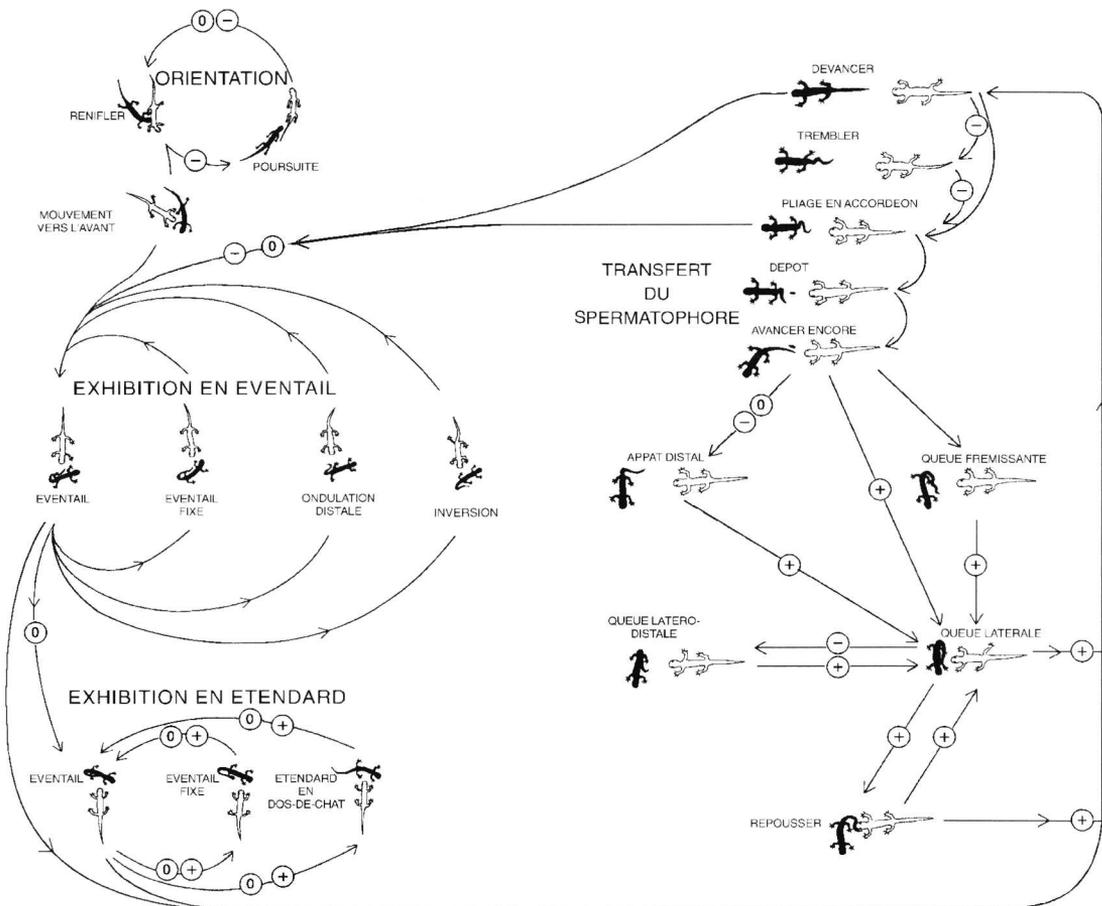


Fig. 7. Séquence principale du comportement de cour lors de rencontres dyadiques chez le triton alpestre *Triturus a. alpestris*. Le comportement de la femelle est indiqué par les symboles inscrits dans les cercles placés sur les flèches : -, négative ; 0, statique ; +, positive.

The main courtship sequence of the Alpine newt, *Triturus a. alpestris* during the dyadic encounters. The female behaviour is figured by the symbol inscribed inside the circles located on the arrows : -, negative ; 0, static ; +, positive. The male is in black.

comme le séquençage de l'ADN ou les allozymes (ARNTZEN et SPARREBOOM, 1989). Il est en effet particulièrement intéressant d'utiliser les critères relatifs au comportement sexuel en systématique car les comportements correspondent à des signaux qui peuvent être propres aux espèces et peuvent ainsi agir dans les mécanismes d'isolement précopulatoire favorisant la cohésion intraspécifique et empêchant ou entravant l'hybridation (MAYR, 1963). Si l'on s'intéresse à des groupes proches du genre *Triturus*, comme *Cynops* et *Paramesotriton*, on constate qu'ils partagent l'éventail comme comportement de cour (SPARREBOOM, 1983 ; SPARREBOOM et FARIA, 1997). Ainsi, ce caractère peut être considéré comme une condition plésiomorphe (homologie ancestrale) des

Triturus, et son absence dans le groupe des grands tritons (complexe de *T. cristatus*, *T. marmoratus* et *T. vittatus*) comme une apomorphie (homologie dérivée) (ARNTZEN et SPARREBOOM, 1989). Toutefois, comme le soulignent HALLIDAY et ARANO (1991), il convient d'être prudent en utilisant les caractères comportementaux en taxonomie, étant donné qu'ils sont généralement décrits par différents auteurs pour les différentes espèces.

Tableau VI. Description des parades exhibées par les espèces du genre *Triturus* (voir **tableau V**) à l'exception de celles déployées par *Triturus alpestris* (voir **tableau IV**).
Description of behaviours exhibited by the species of the genus Triturus (see Table V) except Triturus alpestris (see Table IV).

| Comportement | Description | Réf. |
|---|---|--------------------------|
| coup de fouet (<i>lash</i>) | La queue et l'arrière du corps du mâle sont violemment dirigés vers le flanc de la femelle qui peut être repoussée de plusieurs centimètres (ce comportement est dénommé <i>whip</i> par certains auteurs : 1,6,8,11). | 1,2,3, 5,6,8, 9,11 |
| ondulation (<i>wave</i>) | La queue ondule entre une position d'éventail et une posture où elle forme un angle obtus avec le corps. | 2,3,4, 10 |
| « battement » (<i>flick</i>) | Ondulation rapide de la queue comme lors de l'éventail mais l'ondulation est plus ample et se termine par un violent coup vers la femelle. La queue bat parfois au-dessus du dos du mâle. | 2,3,6, 8 |
| flamenco (<i>lure, angling</i>) | Ballotement de l'extrémité de la queue dressée à la verticale. | 2,3,6, 7 |
| oscillation (<i>rocking</i>) | Tandis que le dos du mâle est arqué, la queue oscille tout d'abord depuis une position axiale avec le tronc jusqu'à son flanc et puis généralement seulement l'extrémité (<i>fade-out</i>) (ce comportement est dénommé éventail par certains auteurs : 1,6). | 1,3,5, 6,8,11 |
| poirier (<i>handstand</i>) | Le mâle se dresse à la verticale sur ses pattes antérieures. | 11 |
| hochement de tête (<i>head-bobbing</i>) | Le mâle abaisse et soulève sa tête. | 2,3,9 |
| ondulation caudale (<i>tail undulating</i>) | Lente vibration de la queue derrière le corps. | 9 |
| « vibration » (<i>flurry</i>) | La queue est dirigée vers la femelle mais l'extrémité est dirigée et vibre dans la direction opposée. | 2,3,9 |
| grattement (<i>scratching</i>) | A la fin de la rencontre, le mâle gratte le cloaque de la femelle à l'aide d'un ou de ses deux membres antérieurs. | 12 |
| retraite (<i>retreat display</i>) | Le mâle recule activement devant la femelle tout en exécutant des parades, avant de passer à la phase de transfert du sperme. | 2,3,4 |
| freiner encore (<i>rebrake</i>) | Depuis sa première position de freinage, le mâle recule à la manière d'un crabe tout en gardant la même posture. | 1 |

Références : ¹GREEN, 1989 ; ²HALLIDAY, 1977b ; ³ARNTZEN et SPARREBOOM, 1989 ; ⁴HALLIDAY, 1974 ; ⁵HEDLUND, 1990a ; ⁶GIACOMA et SPARREBOOM, 1987 ; ⁷RAFINSKI et PECIO, 1992 ; ⁸SPARREBOOM et TEUNIS, 1990 ; ⁹RAXWORTHY, 1989 ; ¹⁰WAMBREUSE et BELS, 1984 ; ¹¹ZUIDERWIJK, 1990 ; ¹²JOLY, 1995.

Trois, voire quatre groupes de tritons du genre *Triturus* ressortent de cette synthèse comportementale (ARNTZEN et SPARREBOOM, 1989) :

1. Le groupe des petits tritons « *vulgaris-helveticus-montandoni* » caractérisé par les trois parades de la phase statique : l'éventail, l'ondulation et le coup de fouet (*whip*), ainsi que par une phase particulière : la retraite. La distinction entre les espèces au sein du groupe *vulgaris-helveticus-montandoni* ne peut pas se faire de manière qualitative. L'étude quantitative des comportements fait alors ressortir des différences spécifiques. Ainsi, *vulgaris* met principalement l'accent sur le coup de fouet et *helveticus* et *montandoni* sur l'éventail. La fréquence de battement de la queue lors de l'éventail diffère également : 12 Hz chez *helveticus* et *montandoni* contre 6 chez *v. vulgaris*.
2. Le groupe des petits tritons « *boscai-italicus* ». Ceux-ci ont en commun le *flick* et le flamenco. Ce groupe se rattache au groupe *vulgaris-helveticus-montandoni*.
3. Le groupe des grands tritons « *vittatus-cristatus-marmoratus* » dont tous les représentants montrent des patrons agressifs associés à un système de reproduction en arènes, l'absence du mouvement d'éventail et une exhibition principalement visuelle (dos-de-chat) et mécanique (coup de fouet : *lash*).
4. La position de *Triturus alpestris* reste quant à elle plus problématique. Sur base de données comportementales jointes à des données enzymatiques, ARNTZEN et SPARREBOOM (1989) placent plutôt cette espèce avec le groupe des grands tritons. BOLKAY (1928) faisait de même sur une base ostéologique. Toutefois, *Triturus alpestris* partage l'éventail avec les deux groupes de petits tritons. De même, les données issues du séquençage de l'ADN ne permettent pas de le rattacher à tel ou tel groupe (ZAJC, 1992). Sa position serait ainsi plutôt intermédiaire.

Variations comportementales infra-spécifiques et Hybridation

Les différentes sous-espèces, voire populations d'une même espèce peuvent, tout comme les espèces distinctes, présenter des variations comportementales. Les espèces sont en effet en évolution continue et l'on s'attend à ce que les diverses populations qui les composent divergent les unes des autres, d'autant plus qu'elles sont géographiquement isolées et de faible effectif. A un certain point, les nouvelles caractéristiques sexuelles acquises par les représentants d'une population seront peut-être suffisantes pour assurer l'isolement reproducteur vis-à-vis des autres populations (RIDLEY, 1997).

Plusieurs sous-espèces allopatriques ont été reconnues chez *Triturus alpestris*. Celles-ci se distinguent les unes des autres par des critères morphologiques (DELY, 1959), ostéologiques (HERRE, 1932), enzymologiques (ARANO et ARNTZEN, 1987) et chromosomiques (HERRERO *et al.*, 1989). Au niveau comportemental, des différences ont également été mises en évidence entre

la sous-espèce nominative *T. a. alpestris* et la sous-espèce ibérique *T. a. cyreni*, mais celles-ci sont faibles et ne garantissent pas l'isolement reproducteur. Ainsi, d'une manière générale, les mâles de *T. a. cyreni* requièrent une intervention positive de la femelle pour entamer le transfert du sperme, contrairement à ceux de *T. a. alpestris*. D'autres caractéristiques comportementales séparent aussi les deux sous-espèces, comme les durées, fréquences et transitions de certains comportements (DENOËL, 1996). De petites différences quantitatives ont aussi été soulignées entre la sous-espèce nominative et *T. a. apuanus* (ANDREONE, 1990). Certains comportements sont également différemment exécutés chez la sous-espèce hellénique *T. a. veluchiensis* et dans une population du sud-ouest de l'aire de *T. a. alpestris* (obs. pers.). Des études du succès de croisements entre différentes populations de tritons japonais du genre *Cynops* ont montré des taux d'isolement différents. Certaines de ces populations possèdent également des particularités comportementales (KAWAMURA et SAWADA, 1959 ; SAWADA, 1963). Des différences de succès entre croisements intra et inter-populationnels ont également été mises en évidence chez les Pléthodontidés du genre *Desmognathus* (VERRELL et ARNOLD, 1989). Les mesures d'isolement sexuel entre populations peuvent être utilisées pour exprimer la divergence. En effet, TILLEY *et al.* (1990) ont montré chez le complexe de *Desmognathus ochrophaeus* que l'isolement sexuel était positivement corrélé aux distances génétiques et géographiques.

De même qu'un isolement partiel peut se rencontrer entre les populations d'une même espèce, des espèces considérées comme distinctes peuvent ne pas montrer un isolement total. Ainsi, le Triton crêté *Triturus cristatus* est une espèce largement répandue en Europe. Elle atteint en France sa limite ouest de répartition. Le Triton marbré *T. marmoratus*, quant à lui, a une distribution franco-ibérique. Ces deux espèces auraient trouvé refuge, respectivement dans les Balkans et la péninsule Ibérique, lors des dernières glaciations. Elles auraient alors recolonisé l'Europe et se seraient rencontrées dans l'Ouest de la France lors de l'Holocène. Ces deux espèces sont ainsi maintenant sympatriques sur une large aire de répartition et peuvent se reproduire ensemble, donnant un hybride dénommé « *T. blasii* » (VALLÉE, 1959 ; ZUIDERWIJK, 1980 ; WALLIS et ARNTZEN, 1989). Il ne s'agit donc pas d'espèces au sens strict du terme, mais elles sont toutefois considérées comme telles, initialement au regard de la seule considération de leurs caractéristiques tant morphologiques que de coloration qui permettent de les distinguer sans aucun problème. Mais ce qui confirme la validité de ces espèces est l'existence de mécanismes d'isolement et ce, à différents niveaux. Ainsi, un isolement écologique partiel a été montré : *marmoratus* étant plus forestier que *cristatus*. Ces deux espèces ne se rencontrent ainsi ensemble que dans des milieux présentant un mélange de ces caractéristiques (SCHOORL et ZUIDERWIJK, 1981). D'autre part, les mâles hybrides sont stériles (WHITE, 1946) et le taux de survie des oeufs et embryons du croisement *cristatus* x *marmoratus* et des hybrides (en croisement de retour : *backcross*) est bas (ARNTZEN et HEDLUND, 1990). Ces facteurs expliquent ainsi le faible succès des hybrides (4 %) vis-à-vis des espèces parentales (ARNTZEN et WALLIS, 1991).

Un autre cas similaire concerne le Triton ponctué *T. vulgaris* et le Triton des Carpates *T. montandoni*. Ces deux espèces se rencontrent dans les Carpates et peuvent s'hybrider, les hybrides pouvant constituer jusqu'à 60 % de la population (PECIO et RAFINSKI, 1985). Leur comportement est qualitativement proche mais présente des différences d'un point de vue quantitatif. Des expériences de croisement en laboratoire ont ainsi révélé que les différences de comportements, de morphologie ou de phéromones peuvent mener à un isolement des espèces : le succès des rencontres homotypiques était de 34 % contre 4 % pour les rencontres hétérotypiques (MICHALAK *et al.*, 1997). Par contre, un autre couple d'espèces, *vulgaris-helveticus* qui ne diffèrent également que quantitativement et sont largement sympatriques et syntopiques (HALLIDAY, 1977b ; WAMBREUSE et BELS, 1984), ne s'hybrident qu'exceptionnellement (GRIFFITHS *et al.*, 1987 ; ARNTZEN *et al.*, 1998). Ces deux espèces ont ainsi acquis des mécanismes d'isolement supérieurs à ceux du couple *vulgaris-montandoni*.

Gynogenèse

A côté de la situation classique où des individus appartenant à la même espèce se reproduisent entre eux, et la situation moins commune, l'hybridation, où des individus d'espèces différentes se croisent, on rencontre chez certaines espèces une reproduction par gynogenèse. Ce mode de reproduction est proche de la parthenogenèse car il y a production de clones. Toutefois, ces deux processus diffèrent par l'activation nécessaire des oeufs des femelles gynogénétiques par les spermatozoïdes de mâles d'espèces bisexuées. Le génome des mâles n'est alors pas inclus dans l'oeuf (AVISE, 1994). Cette situation se rencontre chez les Ambystomatidés où plusieurs unisexués et bisexués ont été identifiés. Les unisexués proviendraient d'anciennes hybridations entre espèces bisexuées (PETRANKA, 1998). Initialement, un nom spécifique était attribué aux unisexués comme *A. platineum* qui possèdent deux jeux de chromosomes de *A. jeffersonianum* (espèce bisexuée) et un de *A. laterale* (espèce bisexuée), et *A. tremblayi* qui, à l'inverse, en possèdent deux de *A. laterale* et un de *A. jeffersonianum* (UZZELL, 1963, 1964). Mais les recherches récentes ont montré que d'autres unisexués avaient des chromosomes de *A. tigrinum* et *A. texanum* et que certains étaient triploïdes et d'autres tétraploïdes, voire pentaploïdes. Ainsi, on représente maintenant plutôt les formes unisexuées selon leur composition génomique, soit : JL, LT, JLL, JLL, JLT, JLTi, LLT, LTT, LTTi, TTT, JLLT, JLLL, LLLL, LLLT, LLTT, LTTT, LTTTi, et JLLL avec **J** pour *A. jeffersonianum*, **L** pour *A. laterale*, **T** pour *A. texanum* et **Ti** pour *A. tigrinum*. Néanmoins, l'origine de tels polyploïdes reste encore incertaine et quoiqu'il y ait gynogenèse, la syngamie reste toujours possible (PETRANKA, 1998). Les mâles diploïdes qui s'accouplent avec des unisexués ont une perte d'aptitude globale (*inclusive fitness*) car leurs gènes ne sont généralement pas incorporés par les descendants. A terme, cela pourrait mener à l'extinction de ces espèces s'il n'existait aucun facteur favorisant la reproduction entre bisexués. Ainsi, il a

été montré que les mâles d'*A. jeffersonianum* pouvaient discriminer les triploïdes unisexués des femelles conspécifiques sur base des phéromones (UZZELL et GOLDBLATT, 1967 ; DAWLEY et DAWLEY, 1986).

Le transfert de spermatophore

Comme il en a été fait mention précédemment, le transfert du sperme du mâle à la femelle chez les urodèles passe par le dépôt d'un spermatophore. Ce système de transfert est hautement risqué pour deux raisons qui peuvent influencer sur l'évolution du comportement sexuel. La première est que la femelle ne réussit pas à prendre tous les spermatophores déposés et la seconde est que ce système est sensible à la compétition mâle-mâle (ARNOLD, 1976).

Chez *Triturus v. vulgaris*, les mâles peuvent produire plusieurs spermatophores par jour et ce, sur une longue période (HALLIDAY, 1976). La taille des mâles (*Triturus v. vulgaris*) ne semble pas être corrélée avec le succès reproducteur à court terme, c'est-à-dire le nombre de spermatophores déposés lors d'une rencontre (BAKER, 1990). Il semblerait ainsi à première vue que la production de spermatophores ne soit pas un facteur limitant. Toutefois, différents points montrent que ce n'est pas le cas. Ainsi, une phase de récupération peut être nécessaire pour produire de nouveaux spermatophores (VERRELL, 1986b). Dans le même ordre d'idées, *Ambystoma maculatum* dépose de moins en moins de spermatophores au cours des nuits de cour successives et les dépôts de spermatophores ne se font en moyenne que tous les 7 jours chez *Plethodon jordani* (ARNOLD, 1976). La sélection devrait ainsi favoriser chez les mâles des adaptations qui réduisent la perte de sperme. Chez *Notophthalmus viridescens*, *Salamandra salamandra*, *Ambystoma maculatum* et *A. tigrinum*, la femelle ne passe pas simplement au-dessus du spermatophore mais tâtonne le sol jusqu'à ce que son cloaque entre en contact avec lui (ARNOLD, 1976 ; HARDY et DENT, 1988). Les mâles peuvent aussi plus ou moins guider la femelle afin qu'elle soit bien positionnée pour prendre un spermatophore et ce, en faisant trembler leur queue dans l'axe du corps comme chez *Triturus vulgaris* (HALLIDAY, 1974) ou *Ambystoma tigrinum* (ARNOLD, 1976). Ils peuvent aussi maintenir la femelle en amplexus, comme chez *Salamandra* et *Chioglossa*, et déplacer l'arrière de leur corps sans toutefois lâcher la femelle juste après le dépôt, amenant ainsi la région cloacale de la femelle directement au-dessus du spermatophore (ARNOLD, 1987). Des parades plus effectives peuvent également stimuler la femelle et ainsi augmenter les chances de succès du transfert de spermatophore comme cela a été montré pour *Triturus v. vulgaris* (TEYSSÉDRE et HALLIDAY, 1986) et *Desmognathus (fuscus) santeetlah* (MAKSYMOVITCH et VERRELL, 1992).

La production de spermatophores varie aussi beaucoup entre les espèces. Ainsi, certains Pléthodons comme *Plethodon jordani* ne déposent qu'un spermatophore tous les quelques jours, tandis que certains Ambystomes comme *A. maculatum* ou *A. texanum* peuvent en déposer une centaine en une nuit (ARNOLD, 1976 ; McWILLIAMS, 1992). Les *Triturus* (HALLIDAY, 1977b ; DENOEL, 1996) ainsi qu'une autre espèce d'Ambystomatidé, *A. talpoideum* (VERRELL et KRENZ, 1998), se situent entre ces deux catégories. Ces variations peuvent être reliées à la période de reproduction : ainsi les Ambystomes *A. maculatum* et *A. texanum* se reproduisent pendant quelques jours seulement et les Pléthodons pendant plusieurs mois. De plus, il peut être avantageux, dans une situation compétitive extrême comme l'est celle de *A. maculatum* et *A. texanum*, de déposer le plus de spermatophores possible (ARNOLD, 1976 ; McWILLIAMS, 1992). Au contraire, *A. talpoideum* diminue son effort reproducteur en présence de rivaux. Le risque important d'une compétition intrasexuelle inhiberait ainsi la cour du mâle chez cette espèce. Une telle tactique peut être profitable à *A. talpoideum* car ses chances de se reproduire à nouveau lors de la même saison de reproduction ne sont pas nulles. En effet, la saison de reproduction de cette espèce est particulièrement longue, une caractéristique la distinguant des autres Ambystomatidés (VERRELL et KRENZ, 1998). Le succès du transfert et le taux de parades exhibées sont quant à eux inversement proportionnels au nombre de spermatophores déposés. Ainsi, le succès (en terme de pourcentage de spermatophores détectés par la femelle) de *P. jordani* est de 0,94 et celui d'*A. maculatum*, de 0,39. En effet, le mâle de la première espèce guide sa femelle vers le spermatophore dont le dépôt requiert en plus une manifestation positive de la femelle, tandis que le mâle de la deuxième espèce dépose des dizaines de spermatophores sur un terrain pouvant atteindre un mètre carré, les spermatophores pris par la femelle n'étant même pas forcément ceux du mâle paradant (ARNOLD, 1976).

Le nombre de spermatophores qu'un mâle va déposer lors d'une rencontre peut être prédit par les caractéristiques des parades précédant le transfert. Ainsi, les mâles *Triturus v. vulgaris* qui vont déposer plusieurs spermatophores exhibent aussi plus de « coups de fouet » (HALLIDAY, 1976).

La fertilisation interne classique chez les urodèles peut être considérée comme plus évoluée que la fécondation externe. En effet, la fertilisation interne est plus fiable car la reproduction et l'oviposition peuvent être différées dans le temps, ce qui permet aux femelles de trouver des supports de ponte convenables. La fécondation interne est aussi un prérequis pour l'évolution de la viviparité. Le point curieux du comportement sexuel des urodèles est qu'aucun organe d'intromission ne s'est développé pour favoriser la fécondation interne, au contraire des mammifères, de la plupart des reptiles et de quelques poissons. Ainsi, les urodèles utilisent un système de transfert, le spermatophore (tout comme les arthropodes), et en conséquence ont développé des comportements de cour très variés qui peuvent être considérés comme des adaptations réduisant les déficiences de ce mode de transfert de sperme (HALLIDAY, 1990).

Tactiques alternatives

Comme nous l'avons vu précédemment, les tritons observés en aquarium peuvent exhiber un grand nombre de parades dans un certain ordre, chaque parade étant suivie par une autre avec une certaine probabilité représentée par l'épaisseur des traits d'un diagramme de flux (*cf.* **fig. 5**). Mais ces séquences comportementales furent réalisées dans un contexte bien particulier : un seul mâle et une seule femelle dans un milieu particulier, l'aquarium d'observation. De plus, ces deux partenaires ne sont pas toujours au même niveau de motivation et ont peut-être acquis une certaine expérience lors de rencontres sexuelles précédentes. La femelle peut ainsi avoir ou non déjà été fécondée et le mâle avoir ou non déposé des spermatophores. La démarche classique de cette situation de rencontres dyadiques reste correcte pour expliquer ce cas particulier mais est incomplète pour comprendre le comportement des espèces. De plus, dans la nature, d'autres mâles et femelles sont présents en proportion variable. Ainsi il convient d'étudier le comportement sexuel sous différentes conditions et en considérant tous ces aspects.

Selon la classification de GROSS (1996), les variations comportementales peuvent être interprétées en terme de tactiques et stratégies. Une stratégie est un programme fondé génétiquement qui est responsable de l'expression d'un ou de phénotypes alternatifs, dénommés tactiques, lorsqu'ils ne diffèrent pas génétiquement. Ces tactiques sont le plus fréquemment imputables à la condition dans laquelle l'individu se trouve. Il peut ainsi s'agir de sa taille mais aussi de facteurs extérieurs comme la luminosité. La stratégie en cause est dès lors dénommée conditionnelle. Ainsi, les mêmes individus peuvent, suivant les situations, exhiber les différentes tactiques caractéristiques de leur espèce (VERRELL, 1989b ; REYNOLDS *et al.*, 1993 ; VERRELL et KRENZ, 1998).

Déjà, dans le cas classiquement étudié d'une rencontre entre un mâle et une femelle, le mâle peut exhiber plusieurs tactiques différentes, selon la manière dont répond la femelle (HALLIDAY, 1975a). Chez *Triturus alpestris*, le mâle a plusieurs choix : parader jusqu'à ce que la femelle s'en approche et puis déposer son spermatophore sur le sol ; s'en aller ; ou encore devancer une femelle non réceptive, déposer son spermatophore et exhiber des parades ayant des effets de leurre. Une de ces parades est l'appât distal où le mâle agite lentement l'extrémité de sa queue, ce qui ressemble à une proie en mouvement (**fig. 7 et 8**). Une autre est le tremblement caudal : elle a lieu juste avant le dépôt du spermatophore quand le mâle rampe devant la femelle. Ces deux comportements sont rares, voire inexistant, lorsque la femelle se montre réceptive. Les deux tactiques mènent à des succès fort différents : 31 % des spermatophores sont pris avec la tactique d'attente d'une femelle qui répond bien contre seulement 6 % avec la tactique du leurre. Le faible succès de cette deuxième tactique est dû, entre autres choses, au mauvais positionnement des femelles lors de cette approche. Cette tactique alternative permet quand même des fécondations et attire plus d'une femelle sur deux (DENOËL, 1996 ; DENOËL *et al.*, soumis).

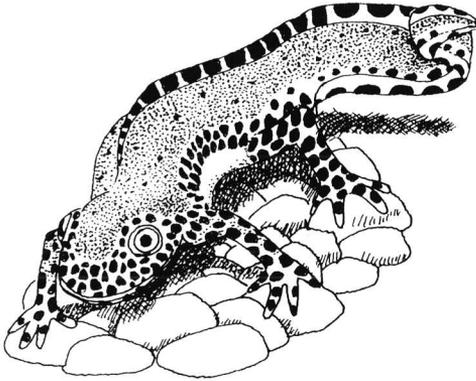


Fig. 8. Parade de l'appât distal chez le triton alpestre *Triturus a. alpestris*.
Distal lure display in the Alpine newt Triturus a. alpestris.

Des mouvements distaux de la queue qui peuvent être interprétés comme ayant un effet de leurre, sont rencontrés chez la plupart des autres espèces du genre *Triturus* comme *T. boscai* (RAFINSKI et PECIO, 1992), *T. helveticus* et *T. vulgaris* (WAMBREUSE et BELS, 1984 ; ARNTZEN et SPARREBOOM, 1989), *T. italicus* (GIACOMA et SPARREBOOM, 1987), *T. montandoni* (PECIO et RAFINSKI, 1985) et *T. vulgaris* (WAMBREUSE et BELS, 1984). Une telle tactique alternative pourrait également être spécialement bénéfique pour des mâles aux caractères sexuels secondaires moins développés et qui auraient peut-être moins de chances de féconder des femelles par la démarche « classique » (DENOEL, 1996).

Si la femelle ne se montre pas coopérative, le mâle de *Nothophthalmus viridescens* l'agrippe par contre de ses membres postérieurs et la maintient en un long amplexus (parfois de plusieurs heures) tout en lui frottant le museau avec ses joues. Il relâche alors la femelle et la devance de la même manière que les tritons du genre *Triturus*. La femelle, toujours « libre » de ses décisions le suit généralement (VERRELL, 1982). En captivité, le succès est alors de 60 %, mais dans la nature, il est seulement de 6 %, non parce que la femelle se montre moins réceptive mais parce que d'autres mâles interfèrent (*cf. supra*) (MASSEY, 1988). Si la femelle est positive dès le départ, le mâle exécute seulement une parade (le hula) avant de la devancer pour déposer son spermatophore (VERRELL, 1982).

A côté des situations dyadiques, les mâles peuvent adopter une tactique alternative en interagissant avec un autre couple. Cette tactique est dénommée interférence sexuelle (ARNOLD, 1976). Ainsi, un mâle, dénommé l'intrus, peut attendre à proximité d'un couple et, lorsque le courtisant devance la femelle, il peut s'intercaler entre les deux partenaires. Il peut alors donner un coup de

museau sur la queue du mâle courtisant, lui faisant ainsi croire qu'il s'agit de la femelle. En réponse à ce stimulus, le mâle leurré peut déposer un spermatozoïde pour rien ; on appelle mimicrie femelle ce comportement de l'intrus. Ce dernier peut alors déposer un spermatozoïde sur le sol. C'est celui-ci qui sera alors éventuellement pris par la femelle et non celui du mâle courtisant (**fig. 9**). Une telle interférence a été observée chez plusieurs espèces comme *Ambystoma talpoideum* (VERRELL et KRENZ, 1998), *Ambystoma tigrinum* et *Plethodon jordani* (ARNOLD, 1976), *Cynops ensicauda* (SPARREBOOM, 1996), *Notophthalmus viridescens* (MASSEY, 1988), *Triturus cristatus* (ZUIDERWIJK, 1990) et *Triturus v. vulgaris* (VERRELL, 1984a). Comme c'est le cas chez *Triturus alpestris*, l'intrus peut également courtiser la femelle avant de la devancer plutôt que de mimer le comportement femelle (VERRELL, 1988). Cette tactique par interférence a peu de succès : au maximum 7 % chez *Triturus alpestris* et 3 % chez *Cynops ensicauda*. En effet, les femelles fuient généralement lors de l'intrusion d'un deuxième mâle (VERRELL, 1984a, 1988 ; SPARREBOOM, 1996). Ce désintérêt des femelles pour des groupes de mâles peut même se manifester avant que la rencontre n'ait commencé. Ainsi les femelles *Triturus v. vulgaris* montrent une préférence pour les mâles isolés (VERRELL, 1984b). Chez *Triturus v. vulgaris*, l'interférence sexuelle est principalement observée tardivement dans la saison, durant la période post-ovulatoire des femelles, c'est-à-dire durant une période où les femelles se montrent moins réceptives (WRIGHTS, 1996). Les mâles intrus de *Cynops ensicauda*, mais surtout d'*Ambystoma tigrinum*, peuvent aussi pousser la femelle loin du mâle courtisant (ARNOLD, 1976 ; SPARREBOOM, 1996). Une autre forme de compétition est rencontrée chez *Ambystoma maculatum* et *A. texanum* : le mâle, au lieu de déposer tous ses spermatozoïdes sur le substrat, en dépose une partie sur des spermatozoïdes déposés par d'autres mâles (GARTON, 1972 ; ARNOLD, 1976 ; MCWILLIAMS, 1992).

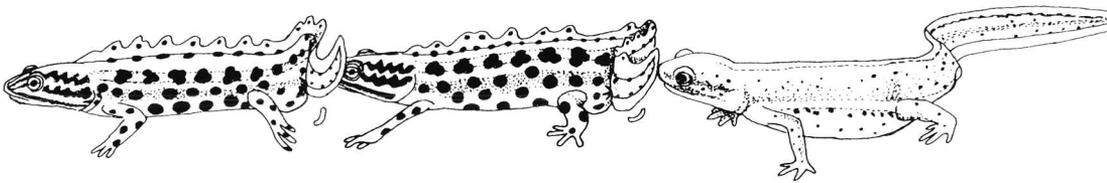


Fig. 9. Interférence sexuelle avec mimicrie femelle chez le triton ponctué (*Triturus v. vulgaris*). La femelle est à droite.

*Sexual interference with female mimicry in the smooth newt (*Triturus v. vulgaris*). The female is on the right.*

En réaction à une interférence sexuelle, le mâle courtisant peut adopter des patrons comportementaux diminuant les risques d'interférence sexuelle. Ainsi, *Triturus v. vulgaris*, peut exécuter une retraite prononcée (VERRELL,

1984), *Ambystoma tigrinum* pousser la femelle activement pour l'éloigner des rivaux (ARNOLD, 1976) et *Notophthalmus viridescens* l'emprisonner en la maintenant en amplexus. La simple présence d'autres mâles augmente la probabilité d'exécution d'un amplexus (VERRELL, 1983). Après le transfert du spermatozoïde, les mâles de *Taricha granulosa* recapturent même la femelle, empêchant ainsi une insémination par d'autres mâles (PROPER, 1991).

L'interférence sexuelle, présente dans plusieurs familles d'urodèles, semble avoir une origine ancienne (VERRELL, 1989b ; HALLIDAY, 1990 ; VERRELL et KRENZ, 1998). Il pourrait ainsi être trompeur de considérer que l'interférence sexuelle ait évolué en réponse à la cour classique. Nous pourrions alors tout autant regarder la cour comme une réponse évolutive à l'interférence. Selon ce point de vue, les parades observées lors d'une interaction sexuelle pourraient être considérées comme une forme de défense sexuelle (HALLIDAY, 1990).

Les mâles n'ont pas l'apanage de ces tactiques alternatives. En effet, les femelles (*Triturus vulgaris*) peuvent, elles aussi, montrer de l'interférence sexuelle, en se plaçant entre deux partenaires juste après que le mâle ait devancé la femelle courtisée. Mais cette forme de compétition n'apparaît que durant la période de pré-ovulation, période durant laquelle les femelles peuvent être considérées comme hautement motivées. Le fait que cette tactique ne soit exhibée qu'au tout début de la période de reproduction pourrait être lié à une compétition intense pour le sperme à cette période où le rapport des sexes opérationnel peut être biaisé en faveur des femelles et où les mâles ne paradedent encore que peu. Contrairement à l'interférence sexuelle montrée par les mâles, celle exhibée par les femelles mène souvent à l'insémination (WAIGHTS, 1996).

Le choix des partenaires

Indépendamment des tactiques alternatives *sensu stricto*, les tritons peuvent choisir leurs partenaires reproducteurs. Ce choix, tant de la part des mâles envers les femelles que l'inverse, peut ne pas être constant et dépendre de différents facteurs. Malheureusement, les données ne sont encore que parcellaires et n'ont été obtenues qu'en laboratoire.

Ainsi, les femelles de *Triturus v. vulgaris*, *T. cristatus* et *T. carnifex* peuvent manifester une préférence pour des mâles arborant de hautes crêtes (MALACARNE et CORTASSA, 1983 ; HEDLUND 1990b ; GREEN, 1991). Mais en fait, chez *T. v. vulgaris* (et peut-être les autres espèces), les femelles ne montrent cette préférence qu'après avoir été fécondées une première fois. Ainsi, la fécondation serait assurée sans sélection du partenaire lors de la première rencontre, celle-ci ayant lieu à une période où le rapport des sexes opérationnel peut être biaisé en faveur des femelles. Les reproductions ultérieures avec des mâles aux caractères épigamiques prononcés maximiseraient alors la qualité de

la descendance (GABOR et HALLIDAY, 1996). En effet, les mâles arborant de hautes crêtes sont ceux qui se sont bien nourris (GREEN, 1991). Cependant, l'absence d'études sur les descendants ne permet pas de confirmer cette hypothèse d'héritabilité (GABOR et HALLIDAY, 1996). Chez *Plethodon cinereus*, les femelles choisissent de préférence les grands mâles (MATHIS, 1991a). Ceux-ci garderaient des territoires de meilleure qualité (MATHIS, 1990 ; MATHIS, 1991b). Chez *Desmognathus ocoee*, par contre, HOUCK et FRANCILLON-VIEILLOT (1988) n'ont pu établir aucune corrélation entre le succès des accouplements et la taille ou l'âge des mâles. De même, VERRELL (1991) a montré que l'expérience des mâles ne semble pas avoir d'influence sur la manière dont réagissent les femelles. Cependant, dans un contexte compétitif où plusieurs mâles de cette espèce sont présents, seuls les plus grands parviennent à féconder les femelles. En effet, les plus petits sont exclus suite aux attaques des plus grands (HOUCK, 1988). Les mâles (*Desmognathus ocoee*) exhibant des parades à un haut taux sont aussi ceux qui ont le plus de succès. Il est ainsi vraisemblable que ces parades soient les produits de la sélection sexuelle (VINNEDGE et VERRELL, 1998).

L'étude du choix des femelles par les mâles a montré que, chez *Triturus vulgaris*, les mâles sélectionnent les femelles les plus grandes. Ce choix peut être considéré comme adaptatif car la taille des femelles est corrélée avec leur fécondité (VERRELL, 1986a). Ce choix pour de grandes femelles a aussi été montré chez *Desmognathus ocoee* (VERRELL, 1989a) et *Notophthalmus viridescens* (VERRELL, 1982, 1985). Il est néanmoins possible que les mâles ne se montrent sélectifs que lorsque les femelles sont abondantes. Ainsi, l'intensité de la sélection sexuelle varierait avec le rapport des sexes opérationnel (VERRELL et McCABE, 1988).

Rôle des facteurs abiotiques

La fréquence de battement de la queue lors de l'éventail (le mouvement principal exhibé lors de la rencontre sexuelle de la plupart des *Triturus*) est généralement utilisée en systématique pour discerner les espèces ou les sous-espèces (HALLIDAY, 1977 ; PECIO et RAFINSKI, 1985 ; ANDREONE, 1990). Or, les caractéristiques des comportements peuvent aussi varier en réponse à des facteurs extérieurs de nature abiotique. Il en est ainsi de la température et du taux d'oxygène dissous (pour les animaux en phase aquatique). Ainsi, chez *Triturus alpestris*, cette fréquence peut chuter de moitié si la température passe de 14 à 7° C (DENOËL, 1998). Les comparaisons entre taxons doivent ainsi se faire à la même température. Toutefois, les différences observées, par exemple, entre *T. helveticus* et *T. vulgaris* sont indéniables (HALLIDAY, 1977b). Dans un même ordre d'idées, la quantité d'oxygène disponible impose une contrainte aux tritons (HALLIDAY et HOUSTON, 1991). Ainsi, une diminution de la concentration en oxygène modifie la structuration temporelle des séquences sexuelles de *Triturus vulgaris* en les accélérant (HALLIDAY, 1977a). La tendance à monter

respirer en surface est aussi liée au comportement de la femelle. Ainsi, lorsque la femelle reste statique en face de lui, le mâle parade durant un laps de temps variable jusqu'au moment où il va respirer ; si la femelle le quitte lors de la rencontre, le mâle peut saisir cette occasion pour aller respirer ; et si la femelle se montre réceptive, il exhibera alors des transferts de spermatophores et n'ira respirer qu'une fois ceux-ci achevés (HALLIDAY et SWEATMAN, 1976).

Conclusions

Contrairement à ce que l'on pourrait penser de prime abord, le comportement social, et plus particulièrement sexuel, des urodèles est loin d'être simple et généralisable aux différentes espèces, populations mais aussi individus. En effet, les conditions extérieures mais aussi internes auxquelles font face les salamandres et les tritons sont extrêmement variables. En réponse à ces facteurs, les individus vont répondre d'une certaine manière. Ces variations comportementales, dénommées tactiques alternatives, permettent aux individus les exprimant d'augmenter leur aptitude à transmettre leurs gènes aux générations suivantes. Elles peuvent être déployées suite à une multitude de facteurs comme la présence et la densité de compétiteurs, le rapport des sexes opérationnel, le comportement ou le rapprochement génétique des autres individus, les caractéristiques abiotiques de l'environnement et l'expérience acquise. Ces tactiques alternatives sont nettement favorisées chez les urodèles qui, quoiqu'ayant pour la plupart une fécondation interne, se reproduisent par l'intermédiaire d'un spermatophore déposé dans l'environnement extérieur. Toutes les espèces n'exhibent pas les mêmes patrons comportementaux. En effet, chacune s'est développée et a évolué dans des environnements particuliers qui ont exercé des pressions sélectives sur les individus et ainsi les espèces. La compréhension des comportements passe ainsi par celle de l'environnement dans lequel ils ont été forgés. La présence prédominante de soins parentaux et de territorialité en milieu terrestre peut ainsi s'expliquer par les caractéristiques particulières de ces milieux où les oeufs ne pourraient guère survivre sans protection et les adultes sans défense d'aires intéressantes offrant nourriture et abris. Toutes ces caractéristiques font qu'il importe d'étudier le comportement des individus de différentes espèces sous différentes conditions. La compréhension de ces caractéristiques est en effet nécessaire à celle de la diversité biologique qui nous entoure.

REMERCIEMENTS

J'exprime ma profonde reconnaissance à M. le Professeur Jean-Claude Ruwet pour ses conseils avertis relatifs à une première version de ce manuscrit, à M^{me} Anne-Marie Massin pour l'exécution des dessins au trait, ainsi qu'à M^{mes} Dominique Caseau et Maggy Keirsschieter et à MM. Christian Michel, Pascal Dumont, Eric Pallat et Paul Petitfrère pour leur soutien logistique.

BIBLIOGRAPHIE

- AHRENFELDT R.H. (1960). — Mating behaviour of *Euproctus asper* in captivity. *Brit. J. Herpetol.*, **2** : 194-197.
- ALCHER M. (1986). — Premières observations sur la garde des oeufs chez *Euproctus montanus* (Urodela, Salamandridae). *Rev. Fr. Aquariol.*, **12** : 125-127.
- ANDREONE F. (1990). — Variabilità morfologica e riproduttiva in popolazioni di *Triturus alpestris* (LAURENTI, 1768) (Amphibia, Urodela, Salamandridae). Thèse de doctorat, Univ. de Ferrara, Modena, Parma et Bologna.
- ANTHONY C.D. & J.A. WICKNICK (1993). — Aggressive interactions and chemical communication between adult and juvenile salamanders. *J. Herpetol.*, **27** : 261-264.
- ANTHONY C.D., J.A. WICKNICK & R.G. JAEGER (1997). — Social interactions in two sympatric salamanders : effectiveness of a highly aggressive strategy. *Behaviour*, **134** : 71-88.
- ARANO B. & J.W. ARNTZEN (1987). — Genetic differentiation in the alpine newt, *Triturus alpestris*. Proc. 4th Ord. Gen. Meeting S.E.H. (van Gelder J.J., Strijbosch H. & Bergers P.J.M., eds.), Fac. Sciences Nijmegen.
- ARNOLD S.J. (1976). — Sexual behavior, sexual interference and sexual defense in the salamanders *Ambystoma maculatum*, *Ambystoma tigrinum* and *Plethodon jordani*. *Z. tierpsychol.*, **42** : 247-300.
- ARNOLD S.J. (1977). — The evolution of courtship behavior in new world salamanders with some comments on old world salamanders. 185-232 in Taylor D.H. & Guttman S.I. (eds) : *The reproductive biology of amphibians*. Plenum Press, New York.
- ARNOLD S.J. (1987). — The comparative ethology of courtship in salamandrid salamanders. 1. *Salamandra* and *Chioglossa*. *Ethology*, **74** : 133-145.
- ARNTZEN J.W. & L. HEDLUND (1990). — Fecundity of the newts *Triturus cristatus*, *T. marmoratus* and their natural hybrids in relation to species coexistence. *Holarc. Ecol.*, **13** : 325-332.
- ARNTZEN J.W. & M. SPARREBOOM (1989). — A phylogeny for the old world newts, genus *Triturus* : biochemical and behavioural data. *J. Zool., Lond.*, **219** : 645-664.
- ARNTZEN J.W. & M. WALLIS (1991). — Restricted gene flow in a moving hybrid zone of the newts *Triturus cristatus* and *T. marmoratus* in western France. *Evolution*, **45** : 805-826.
- ARNTZEN J.W., P. DE WIJER, R. JEHLE, E. SMIT & J. SMIT (1998). — Rare hybridization and introgression in smooth and palmate newts (Salamandridae : *Triturus vulgaris* and *T. helveticus*). *J. Zool. Syst. Evol. Research*, **36** : 111-122.
- AVISE J.C. (1994). — *Molecular markers, natural history and evolution*. Chapman & Hall.
- BACHMANN M.D. (1984). — Defensive behavior of brooding female red-backed salamanders (*Plethodon cinereus*). *Herpetologica*, **40** : 436-443.
- BAKER J.M.R. (1990). — Body size and spermatophore production in the smooth newt (*Triturus vulgaris*). *Amphibia-Reptilia*, **11** : 173-184.
- BELVEDERE P., L. COLOMBO, C. GIACOMA, G. MALACARNE & G.E. ANDRELETTI (1988). — Comparative ethological and biochemical aspects of courtship pheromones in European newts. *Monit. Zool. ital. (N.S.)*, **22** : 397-403.
- BENNETT A.F. & L.D. HOUCK (1983). — The energetic cost of courtship and aggression in a Plethodontid salamander. *Ecology*, **64** : 979-983.

- BLAUSTEIN A.R. & S.C. WALLS (1995). — Aggregation and kin recognition. 568-302 in Heatwole H. (ed) : *Amphibian biology. Volume 2 : Social behaviour*. Surrey Beatty & Sons, Chipping Norton, NSW.
- BOLKAY S.J. (1928). — Die Schädel der Salamandrinen, mit besonderer Rücksicht auf ihre systematische bedeutung. *Zeitschr. Anat. Entwicklungsgesch.*, **86** : 259-319.
- BREITENBACH G.L. (1982). — The frequency of communal nesting and solitary brooding in the salamander, *Hemidactylum scutatum*. *J. Herpetol.*, **16** : 341-346.
- CARRENO C.A., T.J. VESS & R.N. HARRIS (1996). — An investigation of kin recognition abilities in larval four-toed salamanders, *Hemidactylum scutatum* (Caudata : Plethodontidae). *Herpetologica*, **52** : 293-300.
- COLLINS J.P. & J.R. HOLOMUSKI (1984). — Intraspecific variation in diet within and between trophic morphs in larval tiger salamanders (*Ambystoma tigrinum nebulosum*). *Can. J. Zool.*, **62** : 168-174.
- CRUMP M.L. (1995). — Parental care. 518-567 in Heatwole H. (ed) : *Amphibian biology. Volume 2 : Social behaviour*. Surrey Beatty & Sons, Chipping Norton, NSW.
- DAVIS W.C. & V.C. TWITTY (1964). — Courtship behavior and reproductive isolation in three species of *Taricha* (Amphibia, Caudata). *Copeia*, **1964** : 601-610.
- DAWLEY E.M. (1984). — Recognition of individual, sex and species odours by salamanders of the *Plethodon glutinosus*-*P. jordani* complex. *Anim. Behav.*, **32** : 353-361.
- DAWLEY E.M. & A.H. BASS (1989). — Chemical access to the vomeronasal organs of a plethodontid salamander. *J. Morph.*, **200** : 163-174.
- DAWLEY E.M. & R.M. DAWLEY (1986). — Species discrimination by chemical cues in a unisexual-bisexual complex of salamanders. *J. herpetol.*, **20** : 114-116.
- DELY O.G. (1959). — Examen du triton alpestre (*Triturus alpestris* Laurenti), spécialement en vue des populations de la Hongrie et des Carpathes. *Acta zool., Acad. Scient. Hung.*, **5** : 255-315.
- DENOEL M. (1996). — Etude comparée du comportement de cour de *Triturus alpestris alpestris* (Laurenti, 1768) et *Triturus alpestris cyreni* (Wolterstorff, 1932) (Amphibia, Caudata) : approche évolutive. *Cahiers d'Ethologie*, **16** : 133-258.
- DENOEL M. (1998). — The modulation of movement as a behavioral adaptation to extreme environments in the newt *Triturus alpestris cyreni*. *J. Herpetol.*, **32** : 623-625.
- DENOEL M., P. PONCIN & J.C. RUWET (soumis). — Alternative mating tactics in the alpine newt *Triturus a. alpestris* (Caudata, Salamandridae).
- DOPAZO H. & P. ALBERCH (1994). — Preliminary results on optional viviparity and intra-uterine siblicide in *Salamandra salamandra* populations from northern Spain. *Mertensiella*, **4** : 125-137.
- DUCEY P.K. & J. HEUER (1991). — Effects of food availability on intraspecific aggression in salamanders of the genus *Ambystoma*. *Can. J. Zool.*, **69** : 288-290.
- DUELLMAN W.E. (1999). — Global distribution of amphibians : patterns, conservation, and future challenges. 1-30 in Duellman W.E. (ed.) : *Patterns of distribution of amphibians. A global perspective*. John Hopkins Univ. Press, Baltimore & London.
- DUELLMAN W.E. & L. TRUEB (1986). — *Biology of amphibians*. John Hopkins Univ. Press (seconde édition : 1994), Baltimore & London.
- FORESTER D.C. (1984). — Brooding behavior by the mountain dusky salamander : can the female's presence reduce clutch desiccation ? *Herpetologica*, **40** : 105-109.

- FRANK N. & E. RAMUS (1996). — *A complete guide to scientific and common names of reptiles and amphibians of the world*. N.G. Publishing Inc.
- GABOR C.R. (1996). — Differential kin discrimination by red-spotted newts (*Notophthalmus viridescens*) and smooth newts (*Triturus vulgaris*). *Ethology*, **102** : 649-659.
- GABOR C.R. & T.R. HALLIDAY (1996). — Sequential mate choice by multiply mating smooth newts : females become more choosy. *Behav. Ecol.*, **8** : 162-166.
- GABOR C.R. & R.G. JAEGER (1995). — Resource quality affects the agonistic behaviour of territorial salamanders. *Anim. Behav.*, **49** : 71-79.
- GARTON J.S. (1972). — Courtship of the small-mouthed salamander, *Ambystoma texanum*, in Southern Illinois. *Herpetologica*, **28** : 41-45.
- GERGITS W.F. & R.G. JAEGER (1990). — Field observations of the behavior of the red-backed salamander (*Plethodon cinereus*). *J. Herpetol.*, **24** : 93-95.
- GIACOMA C. & M. SPARREBOOM (1987). — On the sexual behaviour of the italian newt, *Triturus italicus* (Caudata : Salamandridae). *Bidr. Dierk.*, **57** : 19-30.
- GOOD D.A. & D.B. WAKE (1992). — Geographic variation and speciation in the torrent salamanders of the genus *Rhyacotriton* (Caudata : Rhyacotritonidae). *Univ. Calif. Publ. Zool.*, **126** : 1-91.
- GREEN A.J. (1989). — The sexual behaviour of the great crested newt, *Triturus cristatus* (Amphibia : Salamandridae). *Ethology*, **83** : 129-153.
- GREEN A.J. (1991). — Large male crests, an honest indicator of condition, are preferred by female smooth newts, *Triturus vulgaris* (Salamandridae) at the spermatophore transfer. *Anim. Behav.*, **41** : 367-369.
- GRIFFITHS R.A., J.M. ROBERTS & S. SIMS (1987). — A natural hybrid newt, *T. helveticus* x *T. vulgaris*, from a pond in mid-wales. *J. Zool., Lond.*, **213** : 133-140.
- GROSS M.R. (1996). — Alternative reproductive strategies and tactics : diversity within sexes. *Trends Ecol. Evol.*, **11** : 92-98.
- HAIRSTON N.G. (1983). — Growth, survival and reproduction of *Plethodon jordani* : trade-offs between selective pressures. *Copeia* **1983** : 1024-1035.
- HALLIDAY T.R. (1974). — Sexual behaviour of the smooth newt, *Triturus vulgaris* (Urodela, Salamandridae). *J. Herpetol.*, **8** : 277-292.
- HALLIDAY T.R. (1975a). — An observational and experimental study of sexual behaviour in the smooth newt, *Triturus vulgaris* (Amphibia : Salamandridae). *Anim. Behav.*, **23** : 291-322.
- HALLIDAY T.R. (1975b). — On the biological significance of certain morphological characters in males of the smooth newt *Triturus vulgaris* and of the palmate newt *Triturus helveticus* (Urodela : Salamandridae). *Zool. J. Linn. Soc.*, **56** : 291-300.
- HALLIDAY T.R. (1976). — The libidinous newt, an analysis of variations in the sexual behaviour of the male smooth newt, *Triturus vulgaris*. *Anim. Behav.*, **24** : 398-414.
- HALLIDAY T.R. (1977a). — The effect of experimental manipulation of breathing behaviour on the sexual behaviour of the smooth newt, *Triturus vulgaris*. *Anim. Behav.*, **25** : 39-45.
- HALLIDAY T.R. (1977b). — The courtship of European newts : an Evolutionary perspective. 185-232 in Taylor D.H. & Guttman S.I. (eds) : *The reproductive biology of amphibians*. Plenum Press, New York.
- HALLIDAY T.R. (1990). — The evolution of courtship behavior in newts and salamanders. *Adv. Study Behavior*, **19** : 137-169.

- HALLIDAY T.R. & H.P.A. SWEATMAN (1976). — To breathe or not to breathe ; the newt's problem. *Anim. Behav.*, **24** : 551-561.
- HALLIDAY T.R. & B. ARANO (1991). — Resolving the phylogeny of the European newts. *Trends Ecol. Evol.*, **6** : 113-117.
- HALLIDAY T.R. & A.I. HOUSTON (1991). — How long will newts wait ? An experiment to test an assumption of a causal model of the courtship of the male smooth newt, *Triturus v. vulgaris*. *Behaviour*, **116** : 278-291.
- HARDY M.P. & J.N. DENT (1988). — Behavioral observations on the transfer of sperm from the male to the female red-spotted newt (*Notophthalmus viridescens*, Salamandridae). *Copeia*, **1988** : 789-792.
- HARRIS R.N. & D.E. GILL (1980). — Communal nesting, brooding behavior, and embryonic survival of the four-toed salamander *Hemidactylum scutatum*. *Herpetologica*, **36** : 141-144.
- HARRIS R.N., W.W. HAMES, I.T. NIGHT, C.A. CARRENO & T.J. VESS (1995). — An experimental analysis of joint nesting in the salamander *Hemidactylum scutatum* (Caudata : Plethodontidae) : the effects of population density. *Anim. Behav.*, **50** : 1309-1316.
- HEDLUND L. (1990a). — Courtship display in a natural population of crested newts, *Triturus cristatus*. *Ethology*, **85** : 279-288.
- HEDLUND L. (1990b). — Factors affecting differential mating success in male crested newts, *Triturus cristatus*. *J. zool., Lond.*, **220** : 33-40.
- HEDLUND L. & J.G.M. ROBERTSON (1989). — Lekking behaviour in crested newts, *Triturus cristatus*. *Ethology*, **80** : 111-119.
- HERRE W. (1932). — Die Schadel der Unterarten des *Triton alpestris* Laur. *Zool. Anz.*, **97** : 211-225.
- HERRERO P., B. ARANO & C. GARCIA DE LA VEGA (1989). — Chromosome differentiation in the *Triturus alpestris* complex (Amphibia : Caudata). *Genetica*, **79** : 27-35.
- HOM C.L. (1987). — Reproductive ecology of female dusky salamanders, *Desmognathus fuscus* (Plethodontidae), in the southern Appalachians. *Copeia*, **1987** : 768-777.
- HOM C.L., N.H. WILLITS & C.W. CLARCK (1990). — Fitness consequences of nest defense in plethodontid salamanders : predictions of a dynamic optimization model. *Herpetologica* **46** : 304-319.
- HOM C.L., R.G. JAEGER & N.H. WILLITS (1997). — Courtship behaviour in male red-backed salamanders : the ESS dating game. *Anim. Behav.*, **54** : 715-724.
- HORNE E.A. & R.G. JAEGER (1988). — Territorial pheromones of female red-backed salamanders. *Ethology*, **78** : 143-152.
- HOUCK L.D. (1988). — The effect of body size on male courtship success in a plethodontid salamander. *Anim. Behav.*, **36** : 837-842.
- HOUCK L.D. & H. FRANCILLON-VIEILLOT (1988). — Test for age and size effects on male mating success in a plethodontid salamander. *Amphibia-Reptilia*, **9** : 135-144.
- HOUCK L.D. & N.L. REAGAN (1990). — Males courtship pheromones increase female receptivity in a plethodontid salamander. *Anim. Behav.* **39** : 729-734.
- HOUCK L.D., A.M. BELL, N.L. REAGAN-WALLIN & R.C. FELDHOFF (1998). — Effects of experimental delivery of male courtship pheromones on the timing of courtship in a terrestrial salamander, *Plethodon jordani* (Caudata : Plethodontidae). *Copeia*, **1998** : 214-219.

- JAEGER R.G. (1981). Dear enemy recognition and the costs of aggression between salamanders. *Am. Nat.*, **117** : 962-974.
- JAEGER R.G. & J.K. SCHWARTZ (1991). — Gradational threat postures by the red-backed salamander. *J. Herpetol.*, **25** : 112-114.
- JAEGER R.G., D. KALVARSKY & N. SHIMIZU (1982). — Territorial behaviour of the red-backed salamander : expulsion of intruders. *Anim. Behav.*, **30** : 490-496.
- JAEGER R.G., K.C.B. NISHIKAWA & D.E. BARNARD (1983). — Foraging tactics of a terrestrial salamander : costs of territorial defence. *Anim. Behav.*, **31** : 191-198.
- JAEGER R.G., J.M. GOY, M. TARVER & C.E. MARQUEZ (1986). — Salamander territoriality : phomonal markers as advertisement by males. *Anim. Behav.*, **34** : 860-864.
- JOLY J. (1968). — Données écologiques sur la salamandre tachetée *Salamandra salamandra* (L.). *Ann. Sc. Nat. Zool., Biol. Anim.*, **10** : 303-366.
- JOLY P. (1995). — Cloacal scratching as post sexual display in the palmate newt (*Triturus helveticus*). *Herpetol. Journal*, **5** : 319-320.
- KAWAMURA T. & S. SAWADA (1959). — On the sexual isolation among different species and local races of Japanese newts. *J. Sci. Hiroshima Univ., ser. B*, **18** : 17-30.
- KLEEBERGER S.R. & J.K. WERNER (1982). — Home range and Homing behavior of *Plethodon cinereus* in northern Michigan. *Copeia*, **1982** : 409-415.
- KIKUYAMA S., F. TOYODA, Y. OHMIYA, S. TANAKA, K. MATSUDA & H. HAYASHI (1995). — A sex-attractant in the cloacal gland of the newt, *Cynops pyrrhogaster*. *Neth. J. Zool.*, **45** : 160-162.
- MADISON D.M. (1969). — Homing behaviour of the red-cheeked salamander, *Plethodon jordani*. *Anim. Behav.*, **17** : 25-39.
- MAIORANA V.C. (1977). — Tail autonomy, functional conflicts and their resolution by a salamander. *Nature*, **265** : 533-535.
- MAKSYMOWITCH E. & P. VERRELL (1992). — The courtship behavior of the Santeetlah dusky salamander, *Desmognathus santeetlah* Tilley (Amphibia : Caudata : Plethodontidae). *Ethology*, **90** : 236-246.
- MALACARNE G. & R. CORTASSA (1983). — Sexual selection in the crested newt. *Anim. Behav.*, **31** : 1256-1264.
- MARQUENIE J.G.M. (1950). — De balts van de kleine watersalamander. *De Lev. Nat.*, **53** : 147-155.
- MASSEY A. (1988). — Sexual interactions in red-spotted newt populations. *Anim. Behav.*, **36** : 205-210.
- MATHIS A. (1990). — Territoriality in a terrestrial salamander : the influence of resource quality and body size. *Behaviour*, **112** : 162-175.
- MATHIS A. (1991a). — Large male advantage for access to females : evidence of male-male competition and female discrimination in a territorial salamander. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **29** : 133-138.
- MATHIS A. (1991b). — Territories of male and female terrestrial salamanders : costs, benefits, and intersexual spatial associations. *Oecologia*, **86** : 433-440.
- MATHIS A., R.G. JAEGER, W.H. KEEN, P.K. DUCEY, S.C. WALLS & B.W. BUCHANAN (1995). — Aggression and territoriality by salamanders and a comparison with the territorial behaviour of frogs. 633-676 in Heatwole H. (ed) : *Amphibian biology. Volume 2 : Social behaviour*. Surrey Beatty & Sons, Chipping Norton, NSW.

- MAYR E. (1963). — Populations, species, and evolution. Belknap Press of Harvard Univ. Press (seconde édition : 1970).
- MCWILLIAMS S.R. (1992). — Courtship behavior of the small-mouthed salamander (*Ambystoma texanum*) : the effects of conspecific males on male mating tactics. *Behaviour*, **121** : 1-19.
- MIAUD C. (1993). — Predation on newt eggs (*Triturus alpestris* and *T. helveticus*) : identification of predators and protective role of oviposition behaviour. *J. Zool., Lond.*, **231** : 575-582.
- MICHALAK P., J. GRZESIK & J. RAFINSKI (1997). — Tests for sexual incompatibility between two newt species, *Triturus vulgaris* and *Triturus montandoni* : no-choice mating design. *Evolution*, **51** : 2045-2050.
- MOORE F.L., C. MCCORMACK & L. SWANSON (1979). — Induced ovulation : effects of sexual behavior and insemination on ovulation and progesterone levels in *Taricha granulosa*. *Gen. Comp. Endocrinol.*, **39** : 262-269.
- NG M.Y. & H.M. WILBUR (1995). — The cost of brooding in *Plethodon cinereus*. *Herpetologica*, **51** : 1-8.
- NUSSBAUM R.A. (1985). — The evolution of parental care in salamanders. *Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Michigan*, **169** : 1-50.
- NUSSBAUM R.A. & D.L. SCHULTZ (1989). — Coevolution of parental care and egg size. *Am. Nat.*, **133** : 591-603.
- PECIO A. & J. RAFINSKI (1985). — Sexual behaviour of the Montandon's newt, *Triturus montandoni* (Boulenger) (Caudata : Salamandridae). *Amphibia-Reptilia*, **6** : 11-22.
- PETRANKA J.W. (1998). — *Salamanders of the United States and Canada*. Smithsonian Institution Press, Washington and London.
- PFENNIG D.W. & J.P. COLLINS (1993). — Kinship affects morphogenesis in cannibalistic salamanders. *Nature*, **362** : 836-838.
- PROPER C.R. (1991). — Courtship in the rough-skinned newt *Taricha granulosa*. *Anim. Behav.*, **41** : 547-554.
- QUINN V.S. & B.M. GRAVES (1999). — Space use in response to conspecifics by the red-bached salamander (*Plethodon cinereus*, Plethodontidae, Caudata). *Ethology*, **105** : 993-1002.
- RAFINSKI J. & A. PECIO (1992). — The courtship behaviour of the Bosca's newt, *Triturus boscai* (Amphibia : Salamandridae). *Folia biologica* (Krakow), **40** : 155-165.
- RAXWORTHY C.J. (1989). — Courtship, fighting and sexual dimorphism of the banded newt, *Triturus vittatus ophryticus*. *Ethology*, **81** : 148-170.
- REYNOLDS J.D., M.R. GROSS & M.J. COOMBS (1993). — Environmental conditions and male morphology determine alternative mating behaviour in Trinidadian guppies. *Anim. Behav.*, **45** : 145-152.
- RIDLEY M. (1997). — *Evolution biologique* (version française de *Evolution*, Oxford, 1996). De Boeck Université.
- ROLLMANN S.M., L.D. HOUCK & R.C. FELDHOFF (1999). — Proteinaceous pheromone affecting female receptivity in a terrestrial salamander. *Science*, **285** : 1907-1909.
- SAWADA S. (1963). — Studies on the local races of the japanese newt, *Triturus pyrrhogaster* Boie. II. Sexual isolation mechanisms. *J. Sci. Hiroshima Univ., Ser. B*, **21** : 167-180.

- SCHLEICH H.H., W. KÄSTLE & K. KABISCH (1996). — *Amphibians and reptiles of North Africa*. Koeltz Scientific Books.
- SEMLITSCH R.D. & H.M. WILBUR (1989). — Artificial selection for paedomorphosis in the salamander *Ambystoma talpoideum*. *Evolution*, **43** : 105-112.
- SHINE R. (1978). — Propagule size and parental care : the « safe-harbor » hypothesis. *J. Theor. Biol.*, **75** : 417-424.
- SIMONS R.R., R.J. JAEGER & B.E. FELGENHAUER (1997). — Competition assessment and area defense by territorial salamanders. *Copeia*, **1997** : 70-76.
- SLATER P.J.B. (1973). — Describing sequences of behavior. 131-153 in Klopfer P.H. & Bateson P.P.G. (eds) : *Perspectives in ethology*. Plenum Press, New York.
- SMITH H.M. (1982). — *Guide des batraciens de l'Amérique du Nord*. Editions Marcel Broquet.
- SPARREBOOM M. (1983). — On the sexual behaviour of *Paramesotriton caudopunctatus* (Liu & Hu) (Amphibia : Caudata : Salamandridae). *Amphibia-Reptilia*, **4** : 25-33.
- SPARREBOOM M. (1996). — Sexual interference in the sword-tailed newt, *Cynops ensicauda popei* (Amphibia : Salamandridae). *Ethology*, **102** : 672-685.
- SPARREBOOM M. & M.M. FARIA (1997). — Sexual behaviour of the chinese fire-bellied newt, *Cynops orientalis*. *Amphibia-Reptilia*, **18** : 27-38.
- SPARREBOOM M. & B. TEUNIS (1990). — The courtship display of the marbled newt, *Triturus m. marmoratus*. *Amphibia-Reptilia*, **11** : 351-361.
- STAUB N.L. (1993). — Intraspecific agonistic behavior of the salamander *Aneides flavipunctatus* (Amphibia : Plethodontidae) with comparisons to other plethodontid species. *Herpetologica*, **49** : 271-282.
- STUMPEL-RIEKS S.E. (1992). — *Nomina Herpetofonae Europaeae*. Aula-Verlag.
- TEYSSÉDRE C. & T.R. HALLIDAY (1986). — Cumulative effect of male's displays in the sexual behaviour of the smooth newt *Triturus vulgaris* (Urodela : Salamandridae). *Ethology*, **71** : 89-102.
- THORN R. (1968). — *Les salamandres d'Europe, d'Asie et d'Afrique du Nord*. Editions Paul Lechevalier, Paris.
- TILLEY S.G. (1972). — Aspects of parental care and embryonic development in *Desmognathus ochrophaeus*. *Copeia*, **1972** : 532-540.
- TILLEY S.G., P.A. VERRELL & S.J. ARNOLD (1990). — Correspondance between sexual isolation and allozyme differentiation : a test in the salamander *Desmognathus ochrophaeus*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **87** : 2715-2719.
- UZZELL T.M. JR. (1963). — Natural triploidy in salamanders related to *Ambystoma jeffersonianum*. *Science*, **139** : 113-115.
- UZZELL T.M. JR. (1964). — Relations of the diploid and triploid species of the *Ambystoma jeffersonianum* complex (Amphibia, Caudata). *Copeia*, **1964** : 257-300.
- UZZELL T.M. JR. & S.M. GOLDBLATT (1967). — Serum proteins of salamanders of the *Ambystoma jeffersonianum* complex, and the origin of the triploid species of this group. *Evolution*, **21** : 345-354.
- VALLÉE L. (1959). — Recherches sur *Triturus blasii* de l'Isle, hybride naturel de *Triturus cristatus* Laur. x *Triturus marmoratus* Latr. Lons-le-Saunier, imprimerie M. Declume.

- VEITH M. (1994). — Morphological, molecular and life history variation in *Salamandra salamandra* (L.). *Mertensiella*, **4** : 355-397.
- VEITH M., S. STEINFARTZ, R. ZARDOYA, A. SEITZ & A. MEYER (1998). — A molecular phylogeny of « true » salamanders (family Salamandridae) and the evolution of terrestriality of reproductive modes. *J. Zool. Syst. Evol. Res.*, **36** : 7-16.
- VERRELL P.A. (1982). — Male newts prefer large females as mates. *Anim. Behav.*, **30** : 1254-1255.
- VERRELL P.A. (1983). — The influence of the ambient sex ratio and intermale competition on the sexual behavior of the red-spotted newt, *Notophthalmus viridescens* (Amphibia : Urodela : Salamandridae). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **13** : 307-313.
- VERRELL P.A. (1984a). — Sexual interference and sexual defense in the smooth newt, *Triturus vulgaris* (Amphibia, Urodela, Salamandridae). *Zeitschrift fur tierpsychologie*, **66** : 242-254.
- VERRELL P.A. (1984b). — Responses to different densities of males in the smooth newt, *Triturus vulgaris*. « One at a time, please ». *J. Herpetol.*, **18** : 482-484.
- VERRELL P.A. (1985). — Male mate choice for large, fecund females in the red-spotted newt, *Notophthalmus viridescens* : How is size assessed ? *Herpetologica*, **41** : 382-386.
- VERRELL P.A. (1986a). — Male discrimination of larger, more fecund females in the smooth newt, *Triturus vulgaris*. *J. Herpetol.*, **20** : 416-422.
- VERRELL P.A. (1986b). — Limited male mating capacity in the smooth newt, *Triturus vulgaris vulgaris* (Amphibia). *J. Comp. Psychol.*, **100** : 291-295.
- VERRELL P.A. (1988). — Sexual interference in the alpine newt, *Triturus alpestris* (Amphibia, Urodela, Salamandridae). *Zool. Science*, **5** : 159-164.
- VERRELL P.A. (1989a). — Male mate choice for fecund females in a plethodontid salamander. *Anim. Behav.*, **38** : 1086-1088.
- VERRELL P.A. (1989b). — The sexual strategies of natural populations of newts and salamanders. *Herpetologica*, **45** : 265-282.
- VERRELL P.A. (1991). — Male mating success in the mountain dusky salamander, *Desmognathus ochrophaeus* : are small, young, inexperienced males at a disadvantage ? *Ethology*, **88** : 277-286.
- VERRELL P.A. (1999). — Bracketing the extremes : courtship behaviour of the smallest- and largest-bodied species in the salamander genus *Desmognathus* (Plethodontidae : Desmognathinae). *J. Zool., Lond.*, **247** : 105-111.
- VERRELL P.A. & S.J. ARNOLD (1989). — Behavioral observations of sexual isolation among allopatric populations of the mountain dusky salamander, *Desmognathus ochrophaeus*. *Evolution*, **43** : 745-755.
- VERRELL P.A. & J.D. KRENZ (1998). — Competition for mates in the mole salamander, *Ambystoma talpoideum* : tactics that may maximize male mating success. *Behaviour*, **135** : 139-172.
- VERRELL P.A. & N. McCABE (1988). — Field observations of the sexual behaviour of the smooth newt, *Triturus vulgaris vulgaris* (Amphibia : Salamandridae). *J. Zool., Lond.*, **214** : 533-545.
- VINNEGE B. & P. VERRELL (1998). — Variance in male mating success and female choice for persuasive courtship displays. *Anim. Behav.*, **56** : 443-448.

- WAIGHTS V. (1996). — Female sexual interference in the smooth newt, *Triturus vulgaris vulgaris*. *Ethology*, **102** : 736-747.
- WALLIS G.P. & J.W. ARNTZEN (1989). — Mitochondrial-DNA variation in the crested newt superspecies : limited cytoplasmic gene flow among species. *Evolution*, **43** : 88-104.
- WALLS S.C. & R.E. ROUDEBUSH (1991). — Reduced aggression toward siblings as evidence of kin recognition in cannibalistic salamanders. *Am. Nat.*, **138** : 1027-1038.
- WALLS S.C., A. MATHIS, R.G. JAEGER & W.F. GERGITS (1989). — Male salamanders with high-quality diets have faeces attractive to females. *Anim. Behav.*, **38** : 546-548.
- WALLS S.C., C.S. CONRAD, M.L. MURILLO & A.R. BLAUSTEIN (1996). — Agonistic behaviour in larvae of the Northwestern salamander (*Ambystoma gracile*) : the effects of kinship, familiarity and population source. *Behaviour*, **133** : 965-984.
- WAMBREUSE P. & V. BELS (1984). — Analyse qualitative et quantitative de la parade sexuelle du triton palmé *Triturus helveticus* (Razoumowsky 1798). *Cah. Ethol. appl.*, **4** : 193-218.
- WEST-EBERHARD M.J. (1989). — Phenotypic plasticity and the origins of diversity. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, **20** : 249-278.
- WHITE M.S.D. (1946). — The spermatogenesis of hybrids between *Triturus cristatus* and *T. marmoratus* (Urodela). *J. exp. Zool.*, **102** : 179-207.
- ZAJC I. (1992). — Filogenija rodu *Triturus* : uporaba s PCR pomnoženih delov mitohondrijske DNA. M.Sc., Ljubljana.
- ZUIDERWIJK A. (1980). — Amphibian distribution patterns in western Europe. *Bijdr. Dierk.*, **50** : 52-72.
- ZUIDERWIJK A. (1990). — Sexual strategies in the newts *Triturus cristatus* and *Triturus marmoratus*. *Bijdr. Dierk.*, **60** : 51-64.
- ZUIDERWIJK A. & M. SPARREBOOM (1986). — Territorial behaviour in crested newt *Triturus cristatus* and marbled newt *T. marmoratus* (Amphibia, Urodela). *Bijdr. Dierk.*, **56** : 205-213.