

Le *Homing* chez les salamandres et les tritons : les bases sensorielles et leur adéquation selon les espèces et les circonstances

Introduction

Le comportement de retour au gîte ou *homing* est défini comme étant la capacité d'un animal à retourner sur un site connu. Certains amphibiens migrent chaque année afin de rejoindre un point d'eau où ils pourront se reproduire. Après cela, ils regagnent leur domaine vital terrestre. D'autres se sont partiellement ou totalement affranchis du milieu aquatique. Durant leur existence, ils errent dans leur domaine vital, et retournent régulièrement à leur abri. Certains ont même développé des territoires qu'ils marquent de leurs phéromones, et qu'ils défendent tout au long de l'année. D'autres encore ont développé une vie essentiellement cavernicole. Dans toutes ces situations, les animaux sont capables de retrouver un site qu'ils avaient connu par le passé, et ce, en se fiant à des repères environnementaux.

Cette brève synthèse a pour objet de montrer quels repères environnementaux, et quels mécanismes sensoriels sont en jeu lorsque les urodèles sont confrontés à différentes situations requérant un retour vers un site connu.

Matériels et méthodes

Afin de savoir quels organes sensoriels et quels repères de l'environnement sont utilisés par les urodèles, il faut combiner des expériences de terrain et de laboratoire. Dans tous les cas, les animaux sont marqués individuellement.

1. *L'olfaction.* Pour mettre son rôle en évidence, plusieurs techniques sont possibles. La première consiste à comparer le comportement de *homing* d'urodèles témoins avec des urodèles que l'on a rendu anosmiques par extirpation des nerfs olfactifs (GRANT *et al.*, 1968 ; MADISON, 1969), par perfusion au formaldéhyde (GRANT *et al.*, 1968), par cautérisation (HERSHEY & FORESTER, 1980) ou par obturation des cavités nasales avec de la vaseline (HIMSTEDT, 1994) ; ce type d'expériences a été réalisé sur *Notophthalmus viridescens*, *Taricha rivularis* et *Salamandra salamandra* (*Salamandridae*), ainsi que sur *Plethodon jordani* (*Plethodontidae*). La seconde technique consiste : a) en laboratoire, à présenter au triton le choix entre deux milieux : un étant le sien, l'autre un milieu proche ou éloigné — expériences chez *Triturus alpestris* (*Salamandridae*) et *Ambystoma maculatum* (*Ambystomatidae*) (MCGREGOR & TESKA, 1989 ; JOLY & MIAUD, 1993) ; b) dans la nature, à déplacer le site contenant des phéromones d'une salamandre territoriale (*Plethodon cinereus*) (JAEGER *et al.*, 1993) ou à recouvrir le site de reproduction pour empêcher l'émanation d'odeurs (*Triturus alpestris*) (JOLY & MIAUD, 1993). Pour connaître la direction naturelle de migration des tritons, on place sur leur route des clôtures au pied desquelles se trouvent des pièges enterrés. Afin de voir s'ils se déplacent dans la bonne

direction lors des expériences, on les libère, soit totalement et on visite régulièrement le terrain pour voir s'ils sont retournés à leur site, soit au centre d'arènes réparties aux alentours du site des animaux et on note leur position dès qu'ils touchent le bord de celles-ci. La direction moyenne d'un ensemble de tritons peut être matérialisée à l'aide d'un vecteur.

2. *La vision.* Les urodèles possèdent deux organes pouvant percevoir la lumière : les yeux et le corps pinéal. Les expériences consistent d'une part, à voir si les urodèles utilisent ces organes sensoriels pour s'orienter ; d'autre part, s'ils utilisent le mouvement de la lune et du soleil ainsi que des repères topographiques. Afin de vérifier ces hypothèses, on compare le comportement d'urodèles aveugles (des yeux et/ou du corps pinéal) et normaux. Des expériences consistent à entraîner des *Ambystoma tigrinum* à rejoindre le rivage placé au bout d'un aquarium, puis à les tester en retardant le cycle jour-nuit de 6h00 (TAYLOR, 1972) ; ou des *Taricha granulosa* à rejoindre un abri à 90° d'une lampe, puis à faire tourner les abris d'un angle de 90° autour de l'arène (LANDRETH & FERGUSON, 1967). Si les animaux se décalent de 90° lors du premier test, ou s'ils vont dans l'abri situé à 90° de la lampe dans le second, cela signifie qu'ils ont utilisé la position du repère lumineux. Afin de déterminer si le plan de polarisation pouvait être détecté, des *Ambystoma tigrinum* ont été entraînés à se mouvoir dans une direction perpendiculaire au plan de polarisation de la lumière et ont ensuite été testés dans une arène (TAYLOR & ADLER, 1973). Une expérience similaire à celle de LANDRETH & FERGUSON a été réalisée chez *Salamandra salamandra* pour mettre en évidence l'importance du mouvement lunaire et des repères visuels, ces derniers étant figurés par des plaquettes sur lesquelles étaient dessinés des traits noirs et blancs (HIMSTEDT, 1994 ; HIMSTEDT & PLASA, 1979). D'autres expériences consistent à libérer des tritons aveugles et normaux (*Notophthalmus viridescens*) au centre d'une arène sur le terrain (cf. point 1) (HERSHEY & FORESTER, 1980) ou directement dans leur habitat à une certaine distance de leur site (pour *Plethodon jordani*) (MADISON, 1969).

3. *La perception du champ magnétique.* Aucun organe n'a encore pu être associé à cette perception chez les urodèles. Pour tester si *Eurycea lucifuga*, salamandre cavernicole de la famille des *Plethodontidae*, utilisait cette perception, PHILLIPS (1977) a placé ces animaux dans deux aquariums reconstituant une grotte où coule un ruisseau et aux extrémités desquels se trouvent des lampes figurant l'entrée de la grotte. Un aquarium est orienté nord-sud, l'autre dans le sens est-ouest. Le test consiste à placer les animaux des deux groupes au centre d'un système constitué de deux corridors se croisant perpendiculairement, un corridor aligné dans le sens nord-sud, l'autre dans le sens est-ouest. Après un certain temps, la position des individus est notée. Si les salamandres se déplacent dans le sens de leur corridor d'entraînement, cela signifie qu'elles ont perçu et utilisé le champ magnétique. Un autre type d'expérience consiste à placer des tritons (*Notophthalmus viridescens*) capturés à longue distance (une vingtaine de kilomètres) dans un aquarium d'entraînement aligné nord-sud. Ensuite les tritons sont placés dans une arène où on crée un champ magnétique

artificiel (nord artificiel = nord, est, ouest ou sud). Les expériences sont réalisées en hiver et au printemps (PHILLIPS, 1987). Outre ces expériences de laboratoire, il est possible, dans certains cas, de vérifier sur le terrain si les tritons s'orientent en référence au champ magnétique terrestre. Pour cela, on place des tritons à orientation connue (nord-sud par ex.) vers leur étang, dans une arène, où pour rejoindre leur point d'eau, ils doivent adopter une nouvelle direction (est-ouest par ex.). Si les tritons migrent toujours dans la direction normale, cela signifie qu'ils utilisent le champ magnétique pour s'orienter (expériences chez *Triturus alpestris*) (JOLY & MIAUD, 1993).

Résultats

1. *L'olfaction.* Des tritons alpestres, *Triturus alpestris*, libérés dans des arènes situées à l'écart du chemin migratoire normal vers la mare, migrent cependant toujours vers celle-ci. Si une bâche empêche l'émanation des odeurs de la mare depuis plusieurs jours, les tritons n'adoptent aucune orientation préférentielle. Toutefois, si la bâche a été placée très récemment, les tritons s'orientent dans une direction proche de celle de la mare (JOLY & MIAUD, 1993). Lorsqu'on présente au triton alpestre ou à la salamandre maculée, *Ambystoma maculatum*, le choix entre leur milieu d'origine et un milieu étranger, ils choisissent préférentiellement le leur (McGREGOR & TESKA, 1989 ; JOLY & MIAUD, 1993). Des tritons verts, *Notophthalmus viridescens*, anosmiques n'exhibent aucune direction préférentielle lorsqu'ils sont libérés aux alentours de leur étang d'origine (HERSHEY & FORESTER, 1980). Des salamandres de Jordan, *Plethodon jordani*, anosmiques, ne peuvent rejoindre leur domaine vital lorsqu'elles sont déplacées contrairement aux témoins (MADISON, 1969). Néanmoins des salamandres tachetées, *Salamandra salamandra*, le peuvent sans aucun problème (HIMSTEDT, 1994). Un intermédiaire entre ces deux cas est celui des tritons à ventre rouge, *Taricha rivularis*, anosmiques qui, déplacés, rejoignent moins leur site que les témoins (GRANT *et al.*, 1968). Lorsqu'on déplace des salamandres cendrées, *Plethodon cinereus*, à 5 mètres de leur pierre supposée marquée par des phéromones, elles y reviennent dans 16 % des cas. Par contre, si on déplace leur pierre et qu'on leur donne le choix entre celle-ci et une autre placée sur leur territoire d'origine, elles reviennent vers ce dernier (JAEGER *et al.*, 1993).

2. *La vision.* Des salamandres-tigres, *Ambystoma tigrinum*, entraînées à se mouvoir dans un aquarium d'entraînement, selon un cycle jour-nuit, s'orientent avec un décalage de 90° lorsque le cycle est retardé de 6 heures, pour autant que les organes optiques ou supra-optiques n'aient pas été masqués (TAYLOR, 1972). Les tritons à peau rude, *Taricha granulosa*, entraînés à rentrer dans un abri situé à 90° à droite d'une lampe, s'orientent toujours dans cette direction lorsque l'abri a été déplacé (LANDRETH & FERGUSON, 1967). Les expériences utilisant une lumière polarisée ont montré que les *Ambystoma tigrinum* pouvaient détecter et utiliser cette donnée (TAYLOR & ADLER, 1973). Des *Salamandra salamandra* aveugles ou qui n'ont pas de repères visuels ne

montrent pas de direction préférentielle lorsqu'elles sont déplacées. Les salamandres exposées à une « lune » décalée, après avoir été entraînées avec une « lune » normale, s'orientent avec un décalage correspondant (HIMSTEDT, 1994 ; HIMSTEDT & PLASA, 1979). Par contre, les *Notophthalmus viridescens* s'orientent correctement lors d'une nuit sans lune ou lorsque leurs organes pinéaux et visuels sont masqués (HERSHEY & FORESTER, 1980). Des *Plethodon jordani* aveugles s'orientent également normalement (MADISON, 1969).

3. *La perception du champ magnétique.* Les salamandres des cavernes, *Eurycea lucifuga*, placées dans le système en croix, se déplacent principalement dans l'axe de leur corridor d'entraînement (PHILLIPS, 1977). L'orientation des *Notophthalmus viridescens* varie selon les saisons : en hiver, les tritons s'orientent dans la direction de l'axe de l'aquarium, par contre au printemps, ils s'orientent vers leur site de reproduction. Les *Triturus alpestris*, par contre, ne montrent aucune orientation selon le champ magnétique terrestre, lorsqu'ils sont libérés à proximité de leur étang d'origine (JOLY & MIAUD, 1993).

Discussion

Certaines espèces d'urodèles vivent dans des milieux où certains repères, tels que la lumière dans les grottes, utilisables par d'autres espèces dans d'autres milieux, sont absents. D'autre part, au cours de sa vie, une espèce peut se mouvoir dans différents milieux. Afin de mieux comprendre l'utilisation des différents repères environnementaux, il convient donc de se pencher avant tout sur la biologie des espèces.

Chaque année, les *Triturus alpestris* regagnent leur milieu aquatique de reproduction de nuit (en général), depuis leur refuge terrestre. L'animal retourne ainsi vers un site dans lequel il a survécu, et où sa progéniture a donc des chances de survivre (JOLY & MIAUD, 1989). Ces animaux de petite taille n'ont qu'un faible pourcentage de bâtonnets rétinien (HIMSTEDT, 1994). De plus, leur milieu de reproduction souvent lointain à leur échelle, n'est en aucune façon visible. Mais celui-ci dégage un bouquet d'odeurs caractéristiques (dû aux végétaux et aux processus de fermentation), qui peut être détecté par le triton jusqu'à une certaine distance. *Notophthalmus viridescens* et *Ambystoma maculatum*, qui ont un comportement similaire, s'orientent de la même manière. Mais, à longue distance, il paraît peu probable que les odeurs puissent être détectées. Dès ce moment, un autre repère peut être utilisé : le champ magnétique terrestre (pour *Notophthalmus viridescens*). En condition expérimentale, cette espèce de triton s'oriente vers son site, seulement au printemps, moment de la migration. Il est donc possible que, suivant le moment de l'année, les tritons se basent plus sur tel repère que sur tel autre.

Après la période de reproduction, les ambystomes (*Ambystoma tigrinum*) quittent leur point d'eau dans une direction préférentielle. L'olfaction ici ne pourrait plus servir à grand chose, le milieu terrestre offrant en général une plus

grande homogénéité ; de plus, les salamandres sont sous eau avant d'adopter leur migration. Des expériences ont ainsi montré que les ambystomes pouvaient s'orienter par rapport au « mouvement » du soleil, et ce, en utilisant aussi bien les photorécepteurs optiques que supra-optiques, ces derniers réglant en plus leur horloge interne (STEBBINS & COHEN, 1995). Mais, lorsque le ciel est couvert, le soleil n'est plus visible. Dès lors, la capacité à percevoir le plan de polarisation de la lumière peut fournir aux salamandres une connaissance de la position du soleil.

Les salamandres tachetées (*Salamandra salamandra*) adultes par contre ont des moeurs terrestres et nocturnes : elles ne rejoignent leur point d'eau, un ruisseau (en général), que pour y déposer leurs larves. D'autre part, elles sont fidèles à un abri et à un domaine particulier (JOLY, 1968). Pour pouvoir trouver un abri et se déplacer dans un domaine, le meilleur moyen semble être d'utiliser la vue. Et c'est ce que fait la salamandre tachetée, chez qui le nombre de bâtonnets rétiens est particulièrement important. Elle est capable de reconnaître des repères visuels précis (des plaques avec des dessins noir et blanc lors des expériences) et de s'orienter par rapport à la lune. De même, pour trouver un point précis d'un ruisseau, les odeurs ne seraient que d'une faible utilité : une longue portion du ruisseau dégageant probablement une odeur similaire. Toutefois *Taricha rivularis* se reproduisant dans des cours d'eau a une orientation par l'olfaction, comme les *Triturus alpestris*. Mais, une espèce proche, *Taricha granulosa*, s'oriente, quant à elle, par rapport à des repères visuels.

Afin de remédier au caractère olfactivement homogène de l'environnement terrestre, les salamandres territoriales, telles *Plethodon cinereus*, utilisent peut-être les phéromones qu'elles émettent dans leurs pelotes fécales, pour s'orienter dans leur habitat (HORNE & JAEGER, 1988). Il a en effet été prouvé, qu'un *Plethodon* peut reconnaître deux individus de la même espèce par leurs phéromones. De plus, les *Plethodontidae* possèdent une structure, le sillon naso-labial, qui augmente la chémoréception (STEBBINS & COHEN, 1995). Toutefois, les expériences montrent que *Plethodon cinereus* se déplace vers son site et non vers ses phéromones (ceux-ci étant déplacés). Une hypothèse un peu osée, mais néanmoins fort intéressante, serait que le *Plethodon*, lors de son erratisme juvénile, aurait appris la carte des phéromones territoriales déposées par les autres salamandres. Se guidant selon les différents territoires, il pourrait ainsi regagner le sien.

Les salamandres cavernicoles n'ont aucun repère visuel. Les seuls repères disponibles seraient le champ magnétique terrestre, le courant ou les phéromones. *Eurycea lucifuga*, elle, utilise le champ magnétique pour s'orienter. Les autres espèces n'ont malheureusement pas été étudiées quant à leur *homing*. Toutefois, les *Proteidae* marquent leur abri avec des phéromones (RICHARD *et al.*, 1982). Il est donc vraisemblable qu'ils utilisent cette information chimique.

Ainsi, les espèces ne se servent pas toutes des mêmes repères pour s'orienter. Plusieurs types de repères peuvent toutefois servir à la même espèce, soit en même temps, soit à des moments différents. En effet, au cours de sa vie, la salamandre ou le triton est confronté à différents problèmes qui ne peuvent être résolus par les mêmes organes sensoriels.

Bibliographie

- GRANT D., ANDERSON O. & TWITTY V. (1968). — Homing Orientation by Olfaction in Newts (*Taricha rivularis*). *Science*, **160** : 1354-1356.
- HERSHEY J.L. & FORESTER D.C. (1980). — Sensory orientation in *Notophthalmus v. viridescens* (Amphibia : Salamandridae). *Can. J. Zool.*, **58** : 266-276.
- HIMSTEDT W. (1994). — Sensory Systems and Orientation in *Salamandra salamandra Mertensiella*, **4** : 225-239.
- HIMSTEDT W. & PLASA L. (1979). — Home site Orientation by Visual Cues in Salamanders. *Naturwissenschaften*, **66** : 372-373.
- HORNE E.A. & JAEGER R.G. (1988). — Territorial Pheromones of Female Red-backed Salamanders. *Ethology*, **78** : 143-152.
- JAEGER R.G., FORTUNE D., HILL G., PALEN A. & RISHER G. (1993). — Salamander Homing Behavior and Territorial Pheromones : Alternatives Hypotheses. *J. herpetol.*, **27** : 236-239.
- JOLY J. (1968). — Données écologiques sur la Salamandre tachetée *Salamandra salamandra* (L.). *Ann. Sc. Nat. Zool.*, **10** : 301-366.
- JOLY P. & MIAUD C. (1989). — Fidelity to the breeding site in the Alpine newt, *Triturus alpestris*. *Behavioural Processes*, **19** : 47-56.
- JOLY P. & MIAUD C. (1993). — How does a newt find its pond ? The role of chemical cues in migrating newts (*Triturus alpestris*). *Ecology, Ethology and Evolution*, **5** : 447-455.
- LANDRETH H.F. & FERGUSON D.E. (1967). — Newt Orientation by Sun-compass. *Nature*, **215** : 516-518.
- MADISON D.M. (1969). — Homing behaviour of the Red-checked salamander, *Plethodon jordani*. *Anim. Behav.*, **17** : 25-39.
- MCGREGOR J.H. & TESKA W.R. (1989). — Olfaction as an orientation mechanism in migrating *Ambystoma maculatum*. *Copeia*, **1989** : 779-781.
- PHILLIPS J.B. (1977). — Use of the Earth's Magnetic Field by Orienting Cave Salamanders (*Eurycea lucifuga*). *J. comp. physiol.*, **121** : 273-288.
- PHILLIPS J.B. (1987). — Laboratory studies of homing orientation in the Eastern Red-spotted newt, *Notophthalmus viridescens*. *J. exp. Biol.*, **131** : 215-229.
- RICHARD P.B., PARZEFALL J. & DURAND J. (1982). — Communication chimique chez deux Proteidae, *Proteus anguinus* et *Necturus maculosus*. Premiers résultats. *Bull. soc. zool. Fr.*, **107** : 597-605.
- SMITH H.M. (1982). — *Guide des batraciens de l'Amérique du Nord*. Eds. Marcel Broquet, Québec : 165 pages.
- STEBBINS R.C. & COHEN N.W. (1995). — *A natural history of Amphibians*. Princeton University Press : 316 pages.
- TAYLOR D.H. (1972). — Extra-optic photoreception and compass orientation in larval and adult salamanders (*Ambystoma tigrinum*). *Anim. Behav.*, **20** : 233-236.
- TAYLOR D.H. & ADLER K. (1973). — Spatial Orientation by Salamanders Using Plane-Polarized Light. *Science*, **181** : 285-287.

Mathieu DENOEL