

Ecologie d'une population de Salamandre tachetée au Sud des Alpes

Travail de diplôme de
Alessandro Catenazzi



Octobre 1998

Institut de Zoologie, Faculté des Sciences, Université de Neuchâtel

CATENAZZI, Alessandro, 1998. Ecologie d'une population de Salamandre tachetée au Sud des Alpes. Travail de diplôme. Institut de Zoologie, Faculté des Sciences, Université de Neuchâtel. 106 pp. + 11 annexes.

Ecologie d'une population de Salamandre tachetée au Sud des Alpes

Préface

*Incontrasi nei luoghi umidi e in tempo piovigginoso la salamandra:
anche su d'essa corron nel popolo paurose fole.*

[Il arrive que l'on rencontre, dans des lieux humides et par temps pluvieux, la salamandre:
sur son compte aussi circulent parmi le peuple d'absurdes croyances.]

Stefano Franscini, cité par Peduzzi (1996)

J'avais dix-sept ans lorsque j'ai commencé mon suivi systématique de la population de Salamandre tachetée se trouvant dans la forêt derrière mon habitation. À l'époque, sortant à la tombée de la nuit, après le souper et le téléjournal, si je n'avais pas d'épreuve de physique ou d'allemand le lendemain, j'étais le grand souci de mes parents, qui attendaient avec impatience mon retour des ténèbres. J'ai aujourd'hui vingt-trois ans, et pendant toutes les années qui me séparent de ce mois de septembre 1992, je n'ai jamais arrêté de rendre visite périodiquement à la population de salamandres. Certes, ces dernières années, à cause des études qui m'ont éloigné des lieux d'observation, le rythme des visites était devenu quelque peu chaotique. Le moment était donc venu de faire le point de la situation. Cela m'a pris trois mois, pendant lesquels j'ai essayé d'organiser mes données, de les transcrire sur des fichiers, et de les traiter et analyser de la façon la plus raisonnable.

Ce mémoire est le fruit de cet effort, et j'espère que les résultats obtenus pourront au moins témoigner de la passion que j'ai mise ces dernières années à suivre les promenades de ces luisants animaux au manteau noir et jaune. Quant à la rigueur, *on n'est pas sérieux, quand on a dix-sept ans*, a écrit le poète. Le serai-je à vingt-trois?

Les gens posent souvent les mêmes questions, et celle qui, sans aucun doute, m'a été posée le plus souvent est: pourquoi avoir choisi les salamandres? Je ne sais vraiment pas quoi répondre. D'où provient la fascination que cet animal exerçait sur moi dès mon plus jeune âge? Le fait qu'il soit taciturne, ses yeux tous noirs, ses belles taches jaunes, et sa capacité de transformer de longs après-midi de brouillard automnal en occasions de découverte ont sans doute joué leur rôle. Mais peut-être étais-je aussi conscient, comme je l'ai réellement appris plus tard, que je n'étais pas le seul à être tombé amoureux de cet animal, mais que d'autres personnes, d'autres époques avaient été sensibles au charme de son apparence, et avaient construit au fil des siècles un mythe qui survit encore dans la mémoire de nos sociétés judéo-chrétiennes. Le discours mythologique produit par la Salamandre de Feu est très complexe, ses symboles multiformes et chargés de plusieurs significations, parfois contradictoires. J'ai trouvé un grand plaisir à pénétrer toutes les nuances de ce mythe, à découvrir des croyances et des légendes nées autour de cet animal, et j'ai pu le faire aussi grâce à un livre qui accompagnerait très bien la lecture de mon mémoire (il représenterait à la fois un refuge accueillant et un antidote à l'ennui produit par la lecture inévitablement quelque peu aride de mon analyse des résultats): "La Salamandra", écrit par Duccio Canestrini et édité par Rizzoli (malheureusement, il n'y a pas de traduction française de cet ouvrage et même l'édition italienne est épuisée depuis belle lurette...).

J'espère que, malgré la peu réjouissante conclusion du paragraphe précédent, vous ne céderez pas à la tentation de Erland Josephson. Ce grand acteur suédois, qui interpréta plusieurs long-métrages de Bergman, joua le rôle de M. Geiser, un retraité suisse-allemand qui passe ses dernières années au Val Onsernone, dans le film "Holozän" (d'après le roman de Max Frisch "Der Mann erscheint im Holozän"). Pendant le tournage du film, réalisé en 1991, on m'avait demandé de fournir quelques salamandres tachetées, qui jouent dans l'ouvrage de Frisch un rôle assez important. Une des trois salamandres utilisées pour le tournage était la salamandre i, qui allait par la suite être recapturée au cours de la première saison de suivi. La première mondiale du film se déroula lors du Festival du Film de Locarno en 1992, et cette année-là, par un heureux hasard, j'étais membre du Jury des Jeunes. Erland Josephson, qui vit le film à côté de moi, résista à la première demi-heure seulement et ne put partager avec moi le bonheur de voir la belle salamandre sur grand écran. Le bruit monotone de son imperturbable ronflement pendant la projection était même plutôt embarrassant, et après quelques minutes, c'est avec un certain soulagement que je le regardai quitter la projection. Comme quoi, une oeuvre majeure du cinéma suisse interprétée, entre autres, par des salamandres tessinoises, peut être aussi rébarbative qu'une succession de données scientifiques concernant ces mêmes salamandres...

En rédigeant ce travail, j'ai essayé de résoudre tous les problèmes rencontrés dans la mesure de mes possibilités. Comme le veut la formule, j'ai la responsabilité pour quelques mérites, et pour tous les défauts. Le reste des mérites, je vais tenter de les distribuer maintenant. Un remerciement va tout d'abord à mes parents, qui m'ont toujours donné un soutien sans conditions dans ce que je faisais et dans les études qui se terminent (j'espère) avec ce mémoire. Il leur est d'ailleurs dédié, et cette dédicace puisse compenser le souci que je leur provoquai autrefois. J'aimerais également remercier Kurt Grossenbacher; ses encouragements et le seul fait de s'intéresser aux grandes découvertes du petit morveux que j'étais à l'âge de quatorze ans ont beaucoup contribué à la maturation de l'idée d'un suivi systématique de la population de Salamandre tachetée.

En ce qui concerne de plus près mon mémoire, il n'existerait pas s'il n'y avait pas eu l'intérêt de la part de mon Professeur, M. Claude Mermod, à qu'il soit réalisé sur ce sujet. Je le remercie pour m'avoir laissé cette possibilité, et j'espère que sa confiance n'aura pas été mal placée. Les assistants du Laboratoire d'écoéthologie, en particulier M. Louis-Félix Bersier, se sont mis volontiers à disposition pour répondre à mes questions: je leur suis très reconnaissant. Mme Jacqueline Moret, du Département de calcul, m'a aidé à résoudre mes problèmes d'analyse statistique des données et m'a fourni des idées intéressantes pour leur interprétation; sans sa compétence et son amabilité, je vaguerais encore dans l'univers incertain des tests paramétriques. Mon frère Gian Paolo Catenazzi a écrit le programme informatique permettant le calcul de la taille de la population avec la méthode de Fisher-Ford; je le remercie officiellement ici. Matthias Stöck, qui m'a aidé à améliorer ma terrible prononciation anglaise quelques minutes avant le début de mon exposé sur ce travail au dernier congrès mondial d'herpétologie, m'a aussi envoyé de précieuses références en allemand sur l'écologie de la Salamandre tachetée; un grand merci pour son amitié. Ce travail étant la deuxième tentative d'analyser mes données du suivi de la population de Salamandre tachetée, je remercie les personnes qui m'ont fourni, à travers leurs remarques et critiques, des éléments constructifs pour améliorer mon travail: Kurt Grossenbacher, Brian Moses, Mercedes Foster, Lily Rodriguez, deux réviseurs anonymes de la revue *Amphibia-Reptilia*.

Un remerciement particulier va à Tiziano Maddalena, qui s'est mis à disposition pour la relecture critique du manuscrit. Je m'excuse pour le peu de temps que je lui ai laissé pour effectuer cette tâche; toute faute ou faiblesse du travail seront sous ma seule responsabilité.

De nombreuses autres personnes, à travers leur soutien , leur intérêt pour mon travail et leurs questions ou critiques m'ont permis d'améliorer mon travail. Elles trouvent ici toute ma gratitude.

Il est presque trois heures du matin de jeudi premier octobre 1998, déjà trop tard pour une « sortie salamandres », jamais trop tôt pour parcourir les vers d'Octavio Paz:

Salamandra

animal taciturno

negro paño de lágrimas de azufre

(Un húmedo verano entre las baldosas desunidas

de un patio petrificado por la luna

oí vibrar tu cola cilíndrica)

Octavio Paz, *Salamandra*

Table des matières

Préface

Table des matières

Buts du travail

1. Introduction: écologie de la salamandre tachetée

- 1.1. Nom
- 1.2. Position taxonomique
- 1.3. Systématique
- 1.4. Détermination
- 1.5. Taille et poids
- 1.6. Age
- 1.7. Phénologie et cycle vital
- 1.8. Habitat
- 1.9. Densité
- 1.10. Structure des populations
- 1.11. Domaines vitaux
- 1.12. Distribution au sud des Alpes

2. Site d'étude et méthodes de capture et manipulation des animaux

- 2.1. Localisation géographique
- 2.2. Description
- 2.3. Climat et conditions météorologiques générales
- 2.4. Méthodes de capture et manipulation des animaux

3. Phénologie

- 3.1. Introduction
- 3.2. Méthodes
- 3.3. Résultats
 - 3.3.1. Nombre et types d'observations
 - 3.3.2. Observations qualitatives
 - 3.3.3. Distribution saisonnière des animaux

- 3.3.4. Activité relative des animaux selon leur sexe et le mois
- 3.3.5. Relation avec les variables environnementales
- 3.3.6. Analyses de variance
- 3.3.7. Activité en présence de conditions météorologiques extrêmes
- 3.4. Discussion

4. Nombre et densité

- 4.1. Introduction
- 4.2. Méthodes
- 4.3. Résultats
 - 4.3.1. Comparaison avec une distribution binomiale négative
 - 4.3.2. Méthode de Schumacher-Eschmeyer
 - 4.3.3. Fisher-Ford et Jolly-Seber
 - 4.3.4. Indice de Lincoln
- 4.4. Discussion

5. Structure de la population

- 5.1. Introduction
- 5.2. Méthodes
- 5.3. Résultats
 - 5.3.1. Nombre de salamandres marquées
 - 5.3.2. Taux de recapture
 - 5.3.3. Sex-ratio
 - 5.3.4. Taille et poids
 - 5.3.5. Croissance et longévité
 - 5.3.6. Fécondité
 - 5.3.7. Structure d'âge
- 5.4. Discussion

6. Distance entre les captures

- 6.1. Introduction
- 6.2. Méthodes
- 6.3. Résultats
 - 6.3.1. Distance entre deux captures consécutives
 - 6.3.2. Effet de la taille
 - 6.3.3. Relation avec le temps écoulé entre deux captures consécutives
 - 6.3.4. Captures individuelles consécutives
 - 6.3.5. Temps après marquage pour les salamandres recapturées
 - 6.3.6. Distances entre les moyennes arithmétiques de deux saisons consécutives
 - 6.3.7. Différence entre la distance entre deux moyennes arithmétiques de deux saisons consécutives et la médiane de toutes les captures pour chaque individu

6.3.8. Distribution des distances en fonction du mois

6.3.9. Orientation

6.4. Discussion

7. Domaines vitaux

7.1. Introduction

7.2. Méthodes

7.3. Résultats

7.3.1. Position des points de capture

7.3.2. Taille du domaine vital en fonction du nombre de captures

7.3.3. Effet du sexe

7.3.4. Relations entre taille des domaines vitaux et taille des animaux

7.3.5. Domaines vitaux des individus capturés au moins 7 fois

7.3.6. Superposition de domaines vitaux

7.4. Discussion

Conclusions

Résumé

Bibliographie

Annexes

Buts du travail

L'idée générale de mon travail est d'utiliser les données récoltées au cours de six saisons de suivi d'une population de Salamandre tachetée pour en décrire et analyser quelques aspects écologiques et démographiques. En particulier, je traite mes données de façon à mettre en évidence:

- 1) la phénologie, c'est-à-dire la variation saisonnière du nombre d'animaux, et les relations entre quelques variables environnementales et l'abondance de salamandres.
- 2) la densité de la population
- 3) la structure de la population
- 4) l'utilisation spatiale et l'étendue des domaines vitaux
- 5) l'éventuelle présence d'un comportement de territorialité

Pour chacun de ces points, mes résultats sont censés apporter des connaissances nouvelles et originales qui s'intègrent dans la bibliographie déjà existante. A travers l'analyse de la phénologie, de la structure et de la densité de la population, j'ai la possibilité de démontrer les particularités de l'espèce au sud des Alpes, par rapport aux populations du nord des Alpes.

1. Introduction: écologie de la salamandre tachetée

1.1. Nom

Pour la forme nominale *Salamandra salamandra salamandra* (Linnaeus, 1758), qui fait l'objet de cette étude, Lescure (1988) conseille d'utiliser le terme de Salamandre tachetée, en réservant le nom de Salamandre terrestre (ou Salamandre tachetée terrestre) à la forme trinominale *Salamandra s. terrestris*.

1.2. Position taxonomique

La Salamandre tachetée appartient à l'ordre des Urodèles, qui sont les seuls batraciens à posséder une queue dans tous les stades ontogénétiques et quatre membres disposés perpendiculairement à l'axe du corps et de taille approximativement équivalente. A l'intérieur du sous-ordre des Salamandroidea, la famille des Salamandridae est un groupe plutôt évolué, qui a son origine dans la zone Paléarctique, où l'on trouve aujourd'hui le plus grand nombre d'espèces. La fécondation est toujours interne, au moyen d'un spermatophore qui est récolté par la femelle pendant l'accouplement. Les membres de cette famille ont généralement 24 chromosomes. Le genre *Salamandra* (Laurenti 1768), entité européenne, maghrébine et d'Asie mineure, et ses proches *Mertensiella* (Turquie, Caucase) et *Chioglossa* (Péninsule Ibérique), font partie de la sous-famille des Salamandrinae. Cette sous-famille comprend des espèces terrestres à queue cylindrique, pourvues de glandes parotides proéminentes et de sillons costaux distincts. Les modes de reproduction sont très variés et vont de l'ovoviviparie à la viviparie facultative ou obligatoire (Raffaelli, 1983).

Sous-Ordre SALAMANDROIDEA

Famille Salamandridae

Sous-famille Salamandrinae: *Salamandra*, *Mertensiella*, *Chioglossa*

Sous-famille Pleurodelinae: *Tylotriton*, *Echinotriton*, *Pleurodeles*, *Salamandrina*

Sous-famille Triturinae: *Triturus*, *Neurergus*, *Paramesotriton*, *Cynops*, *Hypselotriton*, *Pachytriton*, *Euproctus*, *Taricha*, *Notophtalmus*



Fig. 1.1. La Salamandre tachetée possède des glandes parotides proéminentes.

1.3. Systématique

Depuis l'introduction de techniques moléculaires, la systématique de la Salamandre tachetée, autrefois basée principalement sur des critères morphologiques, est l'objet de nombreux remaniements. A l'heure actuelle, la phylogénie des différentes formes n'a pas encore été élucidée dans plusieurs régions de l'aire de répartition de la Salamandre tachetée (Veith, 1994). Les travaux les plus récents se concentrent surtout dans la péninsule ibérique (Joger & Steinfartz, 1994a), le long de la zone de contact entre les deux sous-espèces *Salamandra s. salamandra* et *Salamandra s. terrestris* (Veith, 1992) et en Israël (Veith & Degani, 1992). Ces travaux se basent pour la plupart sur une approche moléculaire de la variabilité des populations de Salamandre tachetée, en particulier grâce à l'analyse des allozymes par électrophorèse.

La variabilité des traits morphologiques, moléculaires et de la biologie reproductive les plus utilisées dans la taxonomie de la Salamandre tachetée a été résumée par Veith (1994). Concernant la biologie reproductive, on trouve chez cette espèce une variabilité quant au mode de reproduction, qui est l'ovoviviparie pour la plupart des formes, et la viviparie pour les formes *fastuosa* et *bernardezi*, et isolément pour *corsica* et chez des individus dans la zone de contact entre *salamandra* et *terrestris*. La viviparie semble être facultative à l'intérieur des populations, mais au niveau individuel il semble que les femelles ne modifient pas leur mode de reproduction au cours de leur vie (les femelles peuvent par contre donner naissance dans la même portée à des larves et des juvéniles métamorphosés). En tout cas, la comparaison de la physiologie intra-utérine des formes vivipares avec celle de la Salamandre noire (obligatoirement vivipare) montre que la viviparité est apparue indépendamment au moins deux fois au sein du genre *Salamandra*. La viviparité serait donc un "homoplasious character which is unsuitable for phylogenetic reconstruction" (Veith, 1994, p. 359). Concernant la variabilité morphologique, le caractère qui a une importance historique prédominante est celui de la coloration dorsale. Sur la base de cette dernière, 14 sous-espèces ont été décrites en Europe, Afrique du Nord et Proche-Orient: *S. s. algira*, *S. s. almanzoris*, *S. s. bejarrae*, *S. s. bernardezi*, *S. s. beshkovi*, *S. s. corsica*, *S. s. crespoy*, *S. s. fastuosa*, *S. s. gallaica*, *S. s. gigliolii*, *S. s. infraimmaculata*, *S. s. salamandra*, *S. s. semenovi* et *S. s. terrestris* (voir Fig. 1.1.). Cette distinction se base principalement sur des caractères tels que la proportion de couleur jaune et la forme et disposition des tâches sur le dos. L'accumulation de travaux portant sur la coloration dorsale a montré que ce trait est extrêmement variable, et que les distinctions entre les sous-espèces ne sont vraies que localement ou dans le cas de populations très isolées. Par exemple Veith (1992)

démontre dans son travail mené sur des populations hybrides dans la zone de contact *salamandra-terrestris* que le caractère de la disposition des taches (en bandes longitudinales chez *terrestris* et en taches distribuées irrégulièrement chez *salamandra*) n'est d'aucune utilité pour la détermination de ces formes. Les patrons de coloration chez la Salamandre tachetée sont donc en principe uniformément variables. Pareillement, la variabilité morphométrique de larves et adultes ne permet pas une approche fiable de la phylogénie. Des différences morphométriques importantes peuvent en effet apparaître localement, menant à un degré de différenciation plus élevé entre deux populations rapprochées comparées à des populations plus éloignées (ou lors de comparaisons paires d'échantillons pris sur des surfaces très inégales). Par exemple dans le cas de la longueur de larves et d'adultes au Tessin, il semble que celle-ci augmente selon un gradient nord-sud (données personnelles non publiées), et que cette variation soit accompagnée de modifications dans le cycle reproductif des femelles et l'activité des adultes. D'autre part, il est probable que des variations aussi importantes se vérifient le long d'un gradient altitudinal entre des populations de plaine et des populations montagnardes. Ces traits morphologiques auraient une valeur fortement adaptative (la tendance au mélanisme et à la viviparie avec l'altitude étant par exemple des tendances évolutives générales).

Parmi les caractères morphologiques, un semble pourtant être effectif au moins pour la détermination des taxa: il s'agit de la segmentation du tronc (variation dans le nombre de vertèbres du tronc, asymétrie chez certains individus qui ont les côtes sacrales fixées à deux vertèbres successives), pris en considération uniquement par Veith et al. (1992).

Concernant les méthodes moléculaires, l'analyse des protéines plasmatiques a une valeur taxonomique certaine (voir par exemple les travaux de Gasser, 1964; 1967; Joger & Steinfartz, 1994b). Toutefois, Veith (1994) recommande une grande prudence dans l'interprétation des données. Les changements ontogénétiques ainsi que l'état physiologique des animaux ont un effet important sur la composition des protéines plasmatiques. L'interprétation phylogénétique doit donc se baser sur des analyses standardisées des protéines plasmatiques.

L'analyse des allozymes a été appliquée à de nombreuses espèces du genre *Salamandra*. Au niveau de la population, la variabilité allozymatique est estimée à partir du nombre moyen d'individus qui sont hétérozygotes pour un locus. En général, les populations de *Salamandra* montrent un degré d'hétérozygoté qui est plutôt bas, surtout pour ce qui concerne les formes d'Europe centrale (*salamandra* et *terrestris*) (Nicklas et al., 1994). Ce résultat semble confirmer le fait que les deux sous-espèces aient recolonisé ces régions en époque post-glaciaire, en gardant une variabilité génétique plutôt faible à cause de leur respective marginalité. En Espagne, par contre, les valeurs moyennes d'hétérozygoté sont plus élevées (Alcobendas et al., 1994), probablement à cause du fait que les populations ibériques sont restées plus fréquemment en contact, en traversant des périodes d'isolement et de recolonisation. En général, le degré de variabilité génétique des populations augmente avec la surface considérée. Toutefois, l'importance des phénomènes historiques s'accroît au fur et à mesure que la surface considérée s'amplifie (Veith, 1994).

Veith (1994) conclut en affirmant que trois formes (*algira*, *corsica* et *infraimmaculata*), traditionnellement considérées comme étant des sous-espèces, sont dans une position très éloignée par rapport aux autres formes. L'importance de cette conclusion dans le cadre de ce travail concerne la forme *infraimmaculata* du Moyen-Orient, sur laquelle de nombreuses études ont été réalisées. Ces études sont utilisées pour la comparaison des données sur l'activité des animaux, la structure et la taille des populations, etc. Concernant la taxonomie des autres formes, cette citation me semble très explicite: "the taxonomical position of all the other forms of the fire salamander still remains unsolved" (Veith, 1994, p.385).

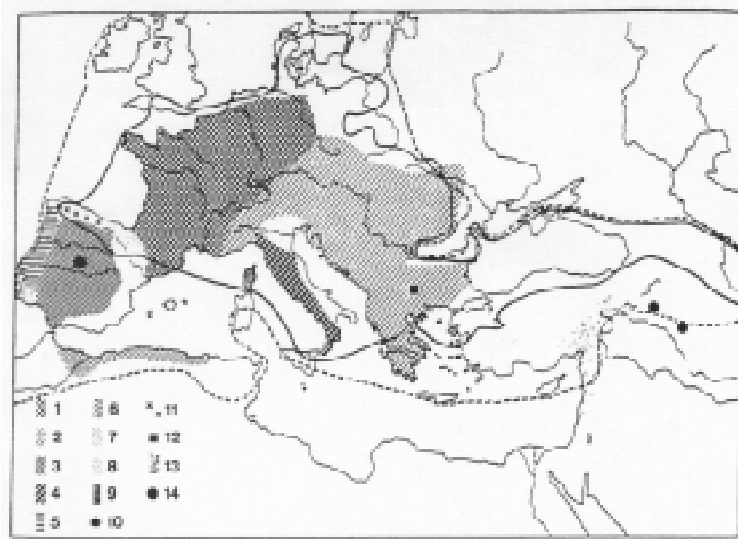


Fig. 1.2. Distribution de la Salamandre tachetée et de ses sous-espèces (tiré d'après Thiesmeier, 1992).

1= *Salamandra salamandra terrestris*; 2= *S. s. salamandra*; 3= *S. s. bejarae*; 4= *S. s. gigliolii*; 5= *S. s. gallaica*; 6= *S. s. algira*; 7= *S. s. fastuosa*; 8= *S. s. crespoid*; 9= *S. s. corsica*; 10= *S. s. almanzoris*; 11= *S. s. bernardezi*; 12= *S. s. beschkovi*; 13= *S. s. infraimmaculata*; 14= *S. s. semenovi*.

Ligne noire continue= limite de distribution du hêtre (*Fagus sylvatica* et *F. orientalis*).

Ligne hachurée= limite de distribution du lierre (*Hedera helix* et *H. canariensis*).

1.4. Détermination

La détermination de la Salamandre tachetée ne pose guère de problèmes, puisqu'il s'agit de la seule espèce d'urodèle terrestre présentant une coloration jaune et noire à l'intérieur de son aire de distribution. La sous-espèce qui habite les vallées méridionales des Alpes en Suisse et en Italie est *Salamandra salamandra salamandra* (Bruno, 1973; Dolce & Stoch, 1985; Ferri, 1990; Grossenbacher, 1988).

La détermination des larves ne pose pas non plus de problèmes, d'une part à cause de la présence de taches claires à la base des pattes, dans leur partie proximale (Fig. 1.2.), d'autre part à cause de leur habitat, constitué de petits cours d'eau et de plans d'eau forestiers frais et bien oxygénés et qui est unique parmi les batraciens (à l'exception de la Grenouille Rousse).

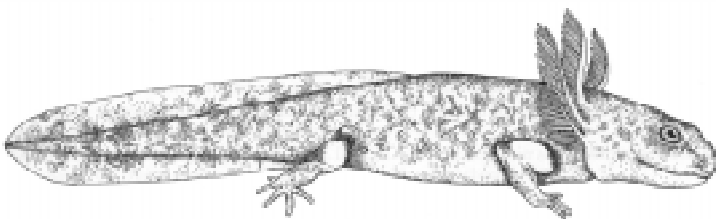


Fig. 1.3. Larve de Salamandre tachetée (tiré d'après Günther, 1996).

La détermination du sexe chez les adultes est par contre bien plus délicate, et se base uniquement (dans un examen externe de l'animal) sur les dimensions du cloaque et éventuellement sur celles du corps chez les femelles gravides. Le dimorphisme sexuel s'observe dans le degré de renflement et la forme générale du cloaque, qui est renflé chez les mâles, et plus plat et arrondi chez les femelles.

1.5. Taille et poids

Le tableau ci-dessous présente les valeurs de longueur totale et poids pour quelques populations de Salamandre tachetée d'Europe centrale et d'Israël (la forme israélienne est une sous-espèce bien différente de celles européennes). On note qu'il n'y a généralement pas de différence dans la longueur totale entre mâles et femelles, alors que les femelles sont toujours plus grosses par rapport aux mâles (en moyenne au moins 4 g plus lourdes). Les salamandres en Israël se caractérisent par leur très grande taille.

Région	Sexe	N	Longueur totale (cm)		Poids (g)		Valeurs maximales		Référence
			moyenne	s	moyen	s	LT (cm)	Poids(g)	
Westfalia (Allemagne)	mâles	596	15.90	1.67	17.47	4.97			Feldmann & Klewen, 1981*
	femelles	329	15.39	1.54	22.06	6.69	18.9	39.4	
Empertal (Allemagne)	mâles	env. 400	14.98	1.59	17.20	5.37	19.2	23.0	Klewen, 1985
	femelles	env. 200	15.44	1.54	21.90	7.94	19.1	36.5	
Thüringen	mâles	908	15.44	1.48	19.52	4.88	20.1	38.0	Seifert, 1991
	femelles	733	15.99	1.83	25.41	8.59	20.4	56.0	
Israel	mâles		14.5-29.0		17.5-91.0				Degani & Warburg, 1978
	femelles		19.3-29.5		40.5-167.5				
Ukraine			10.8-19.2						Kuzmin, 1995

*cité par Thiesmeier & Günther, 1996

Tab. 1.1. Valeurs de taille et poids de quelques populations de *Salamandra salamandra*. s= écart type.



Fig. 1.4. Femelle gravide de Salamandre tachetée au Tessin.

1.6. Age

La Salamandre tachetée est connue pour être un animal qui atteint une longévité importante (Thiesmeier & Günther, 1997). Le record de longévité pour une salamandre gardée en captivité a été rapporté par Böhme (1979): il s'agit d'un animal capturé en 1863 et maintenu en captivité dans le Zoologisches Museum de Göttingen jusqu'au 1913 (plus de 50 ans de vie!).

Pour l'étude de la structure d'âge en nature, on utilise principalement deux méthodes, qui sont celle de capture, marquage et recapture des individus et celle se basant sur la schélethrochronologie. Une combinaison des deux méthodes permet de tester le niveau de confiance d'une méthode vis-à-vis de l'autre (Halliday & Verrell, 1988).

Rebello & Caetano (1995) ont étudié la structure d'âge d'une population au Portugal d'après les coupes de phalanges. Après coloration, il est possible de compter les lignes annuelles d'arrêt de croissance, qui se forment pendant la période d'inactivité des animaux (en été au Portugal). Ces auteurs ont rencontré des problèmes pour la détermination de l'âge, surtout chez les individus les plus âgés, mais malgré cela ils trouvent que la longévité maximale est de 18-19 années, et que 1/3 de la population est âgée de plus de 10 ans. La maturité est atteinte chez les mâles à 2-3 ans, chez les femelles à 3-4 ans; les mâles vivent en général plus longtemps que les femelles.

Warburg (1994) compare ses résultats du suivi d'une population israélienne de Salamandre tachetée pendant 18 ans avec des analyses schélethrochronologiques des phalanges. Cet auteur rencontre également des problèmes de comptage des lignes de croissance, mais en ne considérant que des estimations minimales fiables, les résultats des deux méthodes employées sont comparables. Plusieurs salamandres dépassent ainsi l'âge de 14 ans.

Le seul auteur à disposer d'un certain nombre de données sur la longévité des animaux d'après un suivi par capture-marquage-recapture des animaux est Seifert (1991). Cet auteur publie les données morphométriques de 35 salamandres sur une période qui va de 3 à 7 ans selon l'individu. Il construit également un graphique (voir la figure 1.5.) qui représente la courbe de corrélation entre taille et âge et la limite de confiance de cette courbe. A l'aide de cette courbe, il calcule ensuite la structure d'âge de la population et le taux de mortalité spécifique de chaque classe. Sa population serait ainsi composée en grande partie d'adultes (46-60%) et de subadultes (23-44%), avec une faible présence de juvéniles (6-23%). Le taux de mortalité serait de 52% après une année de vie, de 42% entre la première et la deuxième année, et de 26% de la deuxième à la troisième année; les valeurs pour les années qui suivent étant inclus entre 10 et 12%.

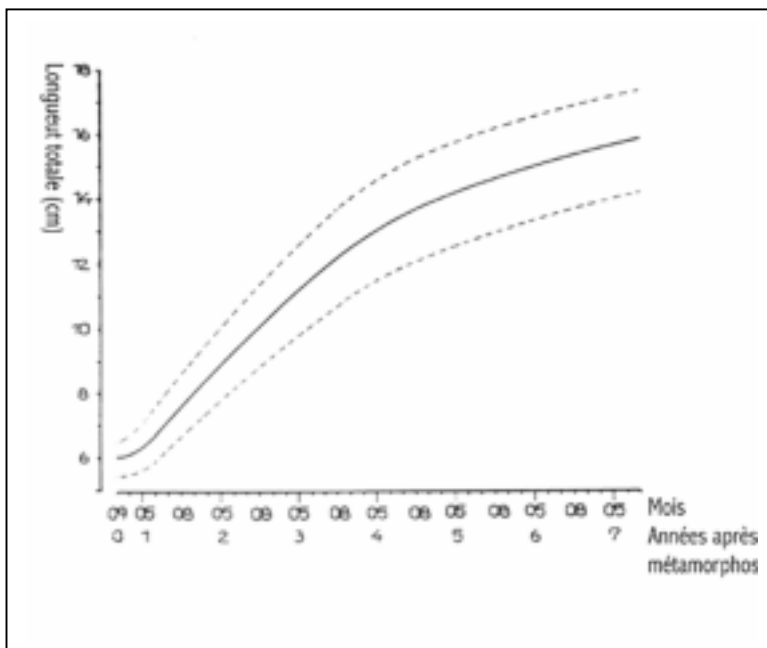


Fig. 1.5. Longueur totale (cm) en fonction de l'âge (mois après métamorphose). Tiré d'après Seifert (1991).

1.7. Phénologie et cycle vital

Les conditions d'observations des salamandres tachetées en nature ont fait l'objet de nombreux travaux dans presque toutes les régions

de l'aire de répartition de l'espèce. Tous les auteurs ont souligné l'étroite relation qui lie la sortie des animaux aux conditions météorologiques et à la luminosité. Déjà Fatio notait par exemple que la salamandre tachetée vit dans "les localités sombres et humides", et "qu'il est rare de la rencontrer en plein jour, à moins que le temps ne soit menaçant, que l'atmosphère soit chargée d'humidité ou que le sol ne soit détrempé par la pluie" (Fatio, 1872: 495). Les références les plus complètes sur la phénologie et les conditions météorologiques favorables à l'observation sont rapportées dans les tableaux ci-dessous.

Localité (Pays)	Végétation	Période d'activité	Référence
Empertal (Allemagne)	Melico-Fagetum	mars-décembre	Klewen, 1985
Nordrhein (Allemagne)		mars-décembre	Thiesmeier, 1992
Ostthüringen (Allemagne)	F. sylvatica	toute l'année*	Seifert, 1991
Sarthe (France)	Q. pedunculata/ F. sylvatica	mars-novembre	Joly, 1968
Pays de Herve (Belgique)	Q. robur/ Betula sp.	mars-octobre	Denoel, 1996
Galicia (Espagne)	Q. robur/ C. sativa	septembre-mai	Bas Lopez, 1982
S. Mamede (Portugal)		septembre-mai	Pargana, Paulo & Crespo, 1998
Galilee (Israël)		septembre-février	Degani & Mendelssohn, 1979
Carmel (Israël)	Q. calliprinos/Pistacia palestina	novembre-février	Degani & Mendelssohn, 1979
Tel Dan (Israël)	Fraxinus syriaca/Q. ithaburensis	décembre-février	Degani & Mendelssohn, 1979
Ukraine		mars-novembre	Kuzmin, 1995

* dans les mois de décembre à février seulement par conditions météorologiques favorables

Tab. 1.2. Périodes d'activité saisonnière de *Salamandra salamandra* en Europe et Israël.

On remarque que la période d'activité saisonnière des salamandres varie considérablement selon l'endroit considéré. Dans les populations d'Europe centrale, les animaux entrent en hibernation au cours de l'hiver et restent en activité pendant toute l'été. Par contre, dans les régions avec des climats plus chauds (notamment sous l'influence du climat méditerranéen), comme en Espagne, au Portugal, ou en Israël, il n'y a pas d'hibernation mais les salamandres ne sortent pas (ou très rarement) en été. Les salamandres se sont ainsi adaptées aux conditions environnementales locales surtout grâce à des modifications de leur comportement (mais peu de travaux comparatifs existent sur des éventuelles différences physiologiques ou morphologiques, notamment au niveau cutané). Les données à disposition sur les conditions d'activité des différentes populations montrent par ailleurs qu'il n'y a pas de différences importantes dans les limites thermiques et d'humidité. En général, pour n'importe quelle population de l'aire de distribution de l'espèce, la Salamandre tachetée est une espèce plutôt bien adaptée aux basses températures. Comme tous les batraciens, elle est aussi limitée par l'humidité relative de l'air dans son activité à l'extérieur.

Localité (Pays)	Conditions d'activité	Référence
Empertal (Allemagne)	T>2°C; HR>85%	Klewen, 1985
Ostturingen (Allemagne)	T>1°C; HR>67%	Seifert, 1991
Pays d'Herve (Belgique)	T>3°C	Denoel, 1996
Galicie (Espagne)	T= 6-12°C; HR>90%, pluie	Bas Lopez, 1982
Ukraine	T= 9-26°C; HR= 65-96%	Kuzmin, 1995
Israël	juv: T= 4-14°C; HR>90%, pluie	Degani & Medelsohn, 1979
Israël	T= 2-20°C; HR>90%, pluie	Degani & Warburg, 1978

Tab. 1.3. Conditions météorologiques favorables à la sortie des salamandres.

Un aspect anecdotique mais intéressant de la phénologie de la Salamandre tachetée est le fait qu'elle peut être observée même en présence de neige. Plusieurs auteurs ont publié leurs observations pour ce qui concerne le sud des Alpes: par exemple Soffel trouve des salamandres sur la neige dans les alentours de Locarno (2.12.1915, cité par Grossenbacher, 1988); Lessona à Lanzo d'Intelvi (sous le M. Generoso, 1885, cité par Bruno, 1973); Pomini dans les Prealpi Lessine, à 1000 m/sm (1936, cité par Bruno, 1973). D'autre part, Spallanzani avait déjà conduit une série d'expériences sur la résistance des salamandres au gel, résistance qui s'avéra être trop longue pour la disponibilité limitée de glace du scientifique (d'après ses notes de 1776, transcrites dans l'ouvrage "Il Grande Giornale", voir les références sous Spallanzani, L.).



Fig. 1.6. Femelle gravide trouvée dans le site d'étude le 7.12.1992 en présence de neige (T= 1°C).

La biologie reproductive de la Salamandre tachetée a été étudiée par différents auteurs; ce sujet n'étant en principe pas considéré dans le cadre de ce travail, je renvoie le lecteur aux publications de Degani (1996), Greven & Thiesmeier (1994), Joly (1986) et Klewen (1991), dans lesquelles on trouve des informations très complètes sur la physiologie et l'éthologie de la reproduction. La description de l'accouplement a été évoquée par de nombreuses références, mais les deux les plus complètes et rigoureuses sont celle de Himstedt (1964) et surtout celle de Arnold (1987), qui fournit un éthogramme détaillé de l'accouplement et le compare avec celui du genre *Chioglossa*.

Plus significatif dans le cadre de ce travail est le travail de Kästle (1986) sur les combats rivaux entre mâles (Fig. 1.7.). La fonction exacte de ces combats n'a pas encore été suffisamment étudiée, et leur possible rôle dans des comportements de territorialité reste à élucider (voir la discussion du chapitre 7). Ces combats ont également été observés dans la forêt qui entoure mon site d'étude, où j'ai également réussi à prendre quelques photos (voir les figures 1.8-1.10.).

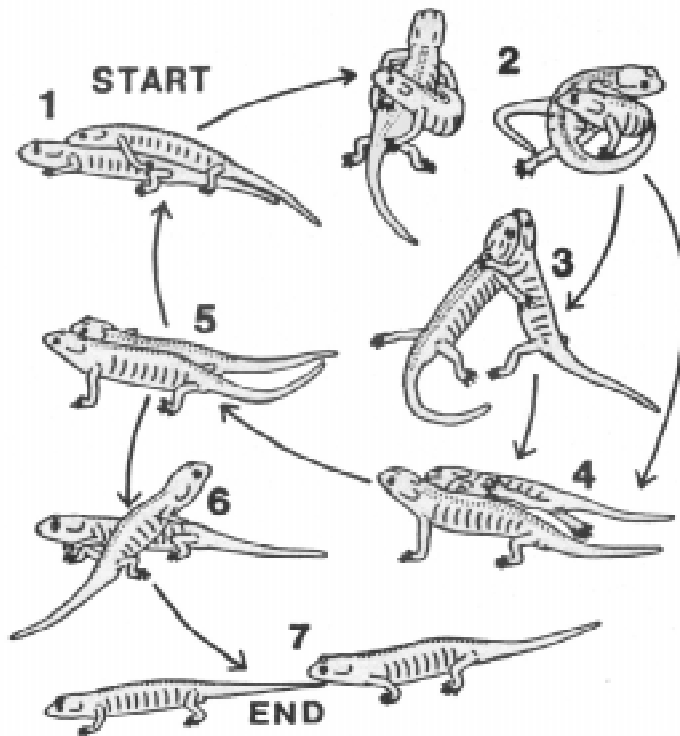


Fig. 1.7. Combat rival entre mâles (tiré d'après Thiesmeier, 1992).





Fig. 1.8-1.10. Combat rival entre mâles dans la forêt entourant le site d'étude (octobre 1994, 19h 30).

Il est important de rappeler le fait que la Salamandre tachetée est une espèce ovovivipare, avec un cycle de vie complexe comprenant un stade larvaire aquatique et un stade juvénile et adulte exclusivement terrestre. En général, les femelles se rendent au cours d'eau pour y déposer leurs larves au cours des mois printaniers, mais ce schéma est variable selon les régions. Comme les femelles sont dotées d'un organe leur permettant de stocker le sperme (spermathèque), les processus de l'accouplement et de la fécondation interne des ovules peuvent ne pas coïncider dans le temps (Joly, 1986 note que le sperme peut se conserver pendant au moins un an dans la spermathèque). La période des accouplements se superpose donc le plus souvent à celle de la déposition des larves. Toutefois, là aussi, la variabilité locale peut être très importante. Dans la population étudiée ici, les accouplements semblent être beaucoup plus fréquents dans les mois automnaux.

1.8. Habitat

L'habitat le plus typique de la Salamandre tachetée en Europe centrale et occidentale est sans doute la forêt mixte de feuillus, et en particulier la hêtraie (Bruno, 1973; Grossenbacher, 1988; Nöllert & Nöllert, 1992; Thiesmeier, 1992). L'espèce occupe toutefois un très grand nombre de milieux différents, qui vont de la châtaigneraie (Bruno, 1973; Delaugerre & Cheylan, 1992) aux oliviers (Pargana, Paulo & Crespo, 1998), des bois de conifères à la garrigue, des pâturages humides à

proximité d'une forêt aux cours d'eau traversant des zones désertiques (Llorente, Montori, Santos & Carretero, 1995).

Un aspect récemment pris en considération est la relation entre qualité de l'habitat et consistance des populations. Pour une espèce à cycle de vie complexe comme la Salamandre terrestre, les deux habitats terrestre et aquatique doivent être considérés. Grossenbacher (1988) affirme que la Salamandre tachetée a moins besoin de mesures d'aménagement que de recherche: en effet pratiquement aucun travail ne s'occupe de près du problème de la conservation de milieux favorables à l'espèce. Vences (1993) démontre la sensibilité de *Chioglossa lusitanica* face aux plantations d'eucalyptus au Portugal. Homolka & Jiri (1994) s'intéressent de l'impact de la pollution de l'air et de la sylviculture sur l'abondance de *Salamandra salamandra*.

L'importance de la qualité du cours d'eau a par contre était traitée par un nombre plus important de chercheurs. Il semble que, en général, la densité en poissons (truite) influence négativement la présence et densité de larves de salamandre (Thiesmeier, 1992; Semlitsch & Reichling, 1989). Mais Sound & Veith (1994) ne trouvent pas de relations significatives entre la qualité physico-chimique de l'eau ou la présence de poissons et la présence de larves de salamandre tachetée. L'impact de l'endiguement ou de l'assèchement temporaires de cours d'eau n'a par contre encore jamais été étudié.



Fig. 1.11. Un habitat inusuel pour la Salamandre tachetée au Tessin: une forêt de sapins blancs (*Abies alba*) à Mornera, au-dessus de Monte Carasso (1300 m).

1.9. Densité

Contrairement aux salamandres terrestres d'Amérique du Nord (pour un aperçu voir Duellman & Trueb, 1994), les salamandres européennes ont fait l'objet de peu de recherches concernant leur abondance dans les milieux forestiers. Cela s'explique sans doute par la moindre abondance et richesse spécifique de ces animaux en Europe, qui en font un organisme moins intéressant à étudier du point de vue du fonctionnement des écosystèmes. Le tableau ci-dessous résume les principaux travaux sur la densité des populations de Salamandre tachetée. Comme la méthode d'estimation n'est pas la même pour tous les travaux, la comparaison des valeurs doit être faite avec prudence.

Localité (pays)	Individus/ha	Méthode	Référence
Empertal (Allemagne)	80	Bailey's Triple Catch	Klewen, 1985
Empertal-ruisseau (Allemagne)	317	Bailey's Triple Catch	Klewen, 1985
Westfalia (Allemagne)	76		Feldmann & Klewen, 1981*
Niederbeg. Land (Allemagne)	49		Thiesmeier, 1990
Ostthüringen (Allemagne)	196	Schumacher-Eschmeyer	Seifert, 1991
Sarthe (France)	118.5-158	Lincoln	Joly, 1968
Sarthe (France)	50	nombre observé	Joly, 1968
Pays d'Herve	135	nombre observé	Denoel, 1996
Ukraine	0.5	nombre observé	Kuzmin, 1995
Israel	40-2857	Lincoln	Degani & Warburg, 1978

*cité par Klewen, 1985

Tab. 1.4. Densité pour différentes populations de *Salamandra salamandra*.

1.10. Structure des populations

Le rapport entre les sexes, comme rapporté dans le tableau 1.5., est généralement biaisé vers un excès de mâles. L'origine exacte de ce biais n'est pas connue, mais une mortalité plus importante chez les femelles serait une hypothèse confirmée par les données sur l'âge des animaux (voir sous 1.6.).

Localité (Pays)	Sex-ratio	Référence
Empertal (Allemagne)	62.3%	Klewen, 1985
Niederberg. Land (Allemagne)	65%	Thiesmeier, 1990
Ostthüringen (Allemagne)	55.3%	Seifert, 1991
Sarthe (France)	56-58%	Joly, 1968
Carmel (Israel)	50%	Degani & Warburg, 1978

Tab. 1.5. Sex-ratio de quelques populations de *Salamandra salamandra*.

Le tableau ci-dessous montre les taux de recapture des animaux pour quelques références. La variabilité des valeurs peut s'expliquer par le type de travail et l'étendue de la surface étudiée par chaque auteur.

Localité (Pays)	Taux de recapture (moyenne)	Référence
Empertal (Allemagne)	18.7-23.9% (21.44%)	Klewen, 1985
Westfalia (Allemagne)	54.7% (quartier d'hiver)	Feldman, 1967
Westfalia (Allemagne)	32.6-79.2% (66.4%)	Feldman, 1967
Sarthe (France)	m: 53.3%; f: 35.6%; juv: 19%	Joly, 1968

Tab. 1.6. Taux de recapture pour différentes populations européennes de *Salamandra salamandra*.

1.11. Domaines vitaux

Le domaine vital d'un animal s'entend normalement comme la surface nécessaire à l'animal et habituellement utilisée par celui-ci pour survivre et se reproduire. Dans le cas de la Salamandre tachetée, les mouvements migratoires des femelles vers le ruisseau pour la déposition des larves ne doivent toutefois pas être inclus dans le domaine vital habituel, car ces déplacements ont lieu tout au plus une fois par année.

Les trois références citées dans le tableau 1.7. sont aussi les seules à être disponibles pour le moment. Il s'agit toutefois d'estimations très grossières se basant sur un nombre d'observations extrêmement limité (d'un maximum de 6 à un minimum de 3, voir 2 dans le travail de Denoel, 1996, par animal). *Speleomantes strinatii* est un représentant européen de la famille des Plethodontidae (Fig. 1.13.); à part cette différence systématique, la stratégie reproductive de cette espèce diffère également de celle de la Salamandre tachetée, puisque les femelles pondent des oeufs terrestres à développement direct (il n'y a donc pas de stade aquatique). Au niveau écologique, *Speleomantes* dépend aussi plus étroitement d'un milieu saturé en humidité (les Plethodontidés étant dépourvus de poumons).

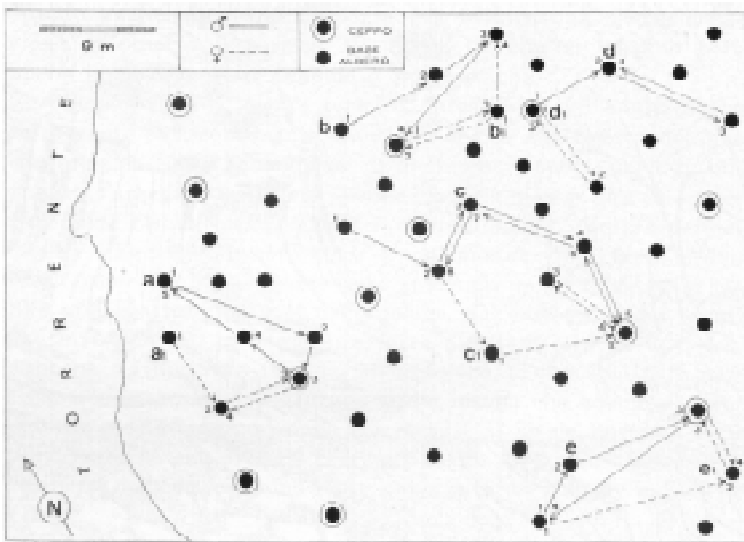


Fig. 1.12. Déplacements de 4 mâles (a, b, c, d) et 4 femelles (al, bl, cl, dl) dans une hêtraie du Parc National d'Abruzzo, en Italie. Ceppo= souche; Base albero= arbre. Données originales de Bruno (1973).

Malgré le faible échantillonnage, les estimations de la taille des domaines vitaux sont plutôt semblables pour les trois publications citées. Les domaines mesurent normalement entre 50 et 100 m², mais peuvent atteindre quelques centaines de mètres carrés.

Espèce	Localité (Pays)	Domaine vital (m2)	Référence
<i>Speleomantes strinatii</i>	Genova (Italie)	6	Salvidio et al., 1994
<i>Salamandra s. giglioli</i>	P.N. Abruzzo	env. 70	Bruno, 1973
<i>Salamandra s. terrestris</i>	Sarthe (France)	10-150 (68)	Joly, 1968
<i>Salamandra s. terrestris</i>	Pays d'Herve (Belgique)	5-255	Denoel, 1996

Tab. 1.7. Taille du domaine vital pour deux espèces de salamandres terrestres européennes.



Fig. 1.13. *Speleomantes strinatii* est une salamandre européenne appartenant à la famille des Plethodontidés. Plusieurs travaux sur l'écologie de cette espèce en Italie ont été publiés par Salvidio et ses collaborateurs.

1.12. Distribution au sud des Alpes

Au Tessin et dans la vallée grisonne de la rivière Moesa (Mesolcina), la Salamandre tachetée est une espèce abondante. On la rencontre le plus fréquemment à des altitudes comprises entre 300 et 800 m d'altitude, dans des régions très boisées (Centovalli, Malcantone) ou dans les vallées sombres et humides. Par rapport à la publication de Grossenbacher (1988), qui trace déjà de façon très complète la distribution de l'espèce (Fig. 1.14.), la limite septentrionale a pu être étendue à Mesocco (900 m) aux Grisons, alors que peu de nouvelles données ont contribué à détailler la limite de répartition au nord du Tessin (Leventina). La distribution altitudinale est agrandie par l'observation de l'espèce à Mornera, au-dessus de Monte-Carasso (1300 m), et surtout à l'alpe Mergozzo (Gordevio, 1400 m; observateur Tiziano Maddalena, Gordevio).

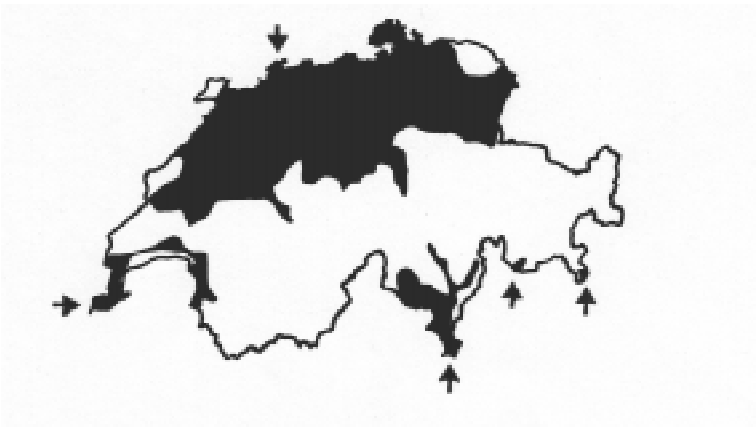


Fig. 1.14. Distribution de la Salamandre tachetée en Suisse (d'après Grossenbacher, 1988).

Les habitats les plus fréquentés par les salamandres sont les châtaigneraies, de par leur grande distribution dans les limites altitudinales les plus favorables pour l'espèce. Les hêtraies étant plutôt rares au Tessin (tout au moins au-dessous de 600 m), ce sont plutôt les forêts mixtes de feuillus et parfois même les forêts parsemées de chênes ou de bouleaux (dans les prairies de montagne abandonnées) à constituer un habitat important pour la Salamandre tachetée. Seulement dans la partie méridionale du Tessin, les salamandres se trouvent aussi en plaine, où elles occupent les

surfaces boisées longeant canaux et ruisseaux ou entourant des plans d'eau bien oxygénée. Cet habitat est caractéristique de la Grenouille de Lataste (*Rana latastei*), une grenouille rousse qui atteint au sud du Tessin la limite septentrionale de son aire de répartition (Grossenbacher, 1988). En altitude, les salamandres sont plus fréquemment observées dans les hêtraies; à Mornera (1300 m) l'espèce habite une forêt de sapins blancs (Fig. 1.11.).



Fig. 1.15. La Grenouille de Lataste (*Rana latastei*), endémique de la plaine du Pô, partage fréquemment les mêmes milieux avec la Salamandre tachetée tout au sud du Tessin (Mendrisiotto).

Plus concrètement, les recherches de larves que j'ai eu la possibilité de réaliser au cours de nombreuses années me permettent d'indiquer avec précision la présence de l'espèce dans certaines régions du Tessin. Par exemple dans la Plaine de Magadino, la Salamandre tachetée est absente de la plaine (des larves, vraisemblablement amenées par le courant, se trouvent parfois dans les canaux de la plaine); l'abondance des populations semble différer entre les deux versants. Celui exposé à nord (où se trouve également mon site d'étude) apparaît comme très favorable, puisque les larves ont été trouvées dans tous les cours d'eau considérés. Par contre, sur le versant exposé à sud, la présence de larves n'a pu être confirmée que pour une partie des cours d'eau. Cela pourrait s'expliquer d'une part par le fait que l'exposition au nord offre des conditions d'ensoleillement et d'humidité plus favorables pour les salamandres; d'autre part par la nature des cours d'eau, plutôt torrentiels et à forte pente sur le versant exposé au sud. La Salamandre tachetée semble en effet préférer des ruisseaux forestiers modestes et à faible débit par rapport à des cours d'eau torrentiels, à substrat en grande partie inorganique ou dans lesquels on trouve des poissons.

Dans la région de Tegna, Verscio et Cavigliano, qui présente des milieux plutôt xérophiles et thermophiles (on y trouve par exemple le *Cystus salviifolius*), la Salamandre tachetée est également bien distribuée, puisque des populations sont présentes avec certitude dans presque tous les cours d'eau.

Au Mendrisiotto, l'espèce est bien répandue, malgré la forte présence humaine et le niveau d'urbanisation très élevé du territoire. Peut-être grâce à des couloirs naturels encore suffisamment étendus, de nombreuses populations se maintiennent à l'intérieur de surfaces boisées très limitées (souvent quelques hectares). Par ailleurs, dans les zones montagnardes du Monte San Giorgio ou le long de la frontière avec l'Italie, les populations de Salamandre tachetée sont très communes et abondantes.



Fig. 1.16. La Salamandre tachetée s'accommode également de forêts plutôt parsemées et sèches et de cours d'eau rocailloux à très forte pente. L'image représente un cours d'eau du Valle Onsernone, dans lequel on trouve également la Grenouille rousse (*Rana temporaria*), le Crapaud commun (*Bufo bufo*) et le très beau Caloptéryx méridional (*Calopteryx virgo meridionalis*).