

TU

DESS 1984 GA

PROMOTION 1983-1984

DESS EN INFORMATIQUE DOCUMENTAIRE

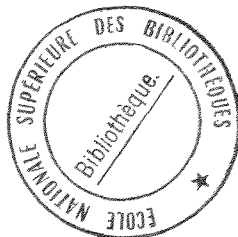
UNIVERSITE CLAUDE - BERNARD

LYON I

NOTE DE SYNTHESE

LE RETOUR AU GITE

DES AMPHIBIENS



Le thème de cette note de synthèse a été déterminé avec monsieur Pierre Joly, assistant-chercheur au laboratoire d'éco-éthologie, dans le département de Biologie Animale et Ecologie de l'Université Claude-Bernard.

Je tiens tout particulièrement à remercier monsieur Joly, pour sa collaboration et pour son aide, dans l'élaboration de cette note de synthèse.

DESS
1984
6
A

B. DUPEUBLE

IPELBLE B.

V600

DESS
1984
6
A

BIBLIOTHEQUE DE L'ENSSIB



8411858

SOMMAIRE

PREMIERE PARTIE : RECHERCHE BIBLIOGRAPHIQUE

I - PRESENTATION DU SUJET

II - INTERROGATION DES BANQUES DE DONNEES

1° Pascal

- a - présentation
- b - interrogation

2° Biosis

- a - présentation
- b - interrogation

III - PERTINENCE ET COMMANDE DES DOCUMENTS

1° Pertinence

- a - Pascal
- b - Biosis

2° Commande

IV - DISCUSSION

DEUXIEME PARTIE : SYNTHESE

I - INTRODUCTION

II - MIGRATION

1° Introduction

2° Matériel et méthodes

- a - méthodes de capture
- b - méthodes de marquage

3° Description de la migration

- a - mouvement vers le lieu de ponte
- b - départ du lieu de ponte

4° Influence de facteurs externes

- a - la pluie
- b - la température
- c - la température et l'humidité

5° Influence de facteurs internes

6° Conclusion

III - DEPLACEMENTS

1° Introduction

2° Fidélité au lieu de ponte

3° Influence de la distance de déplacement

4° Influence des courants

- a - sur le nombre de retours
- b - sur la direction de retour

5° Influence des sexes

6° Conclusion

IV - ORIENTATION

A - INTRODUCTION

B - PARAMETRES EXTERNES

1° Signaux vibratoires

2° Signaux chimiques

3° Signaux optiques

- a - Visuels
- b - paravisuels

4° Signaux magnétiques

C - PARAMETRES INTERNES

1° Rôle de la mémoire motrice

2° Rôle du stress

- a - sécrétion externe
- b - sécrétion interne

D - CONCLUSION

V - DISCUSSION

TROISIEME PARTIE : BIBLIOGRAPHIE

PREMIERE PARTIE :

RECHERCHE BIBLIOGRAPHIQUE

I - PRESENTATION DU SUJET

La consommation de cuisses de grenouilles, est en France une ancienne tradition culinaire, dont les victimes sont :

- la grenouille verte (complexe de Rana kl esculenta) qui se rencontre dans les régions de plaine, où se trouvent de grands plans d'eau.
- la grenouille rousse (complexe de Rana temporaria) qui se rencontre surtout en montagne, en forêt, et dans les cours d'eau, au dessus de 500 mètres d'altitude.

Depuis le début du siècle, l'augmentation de la pression de chasse, la pollution des cours d'eau et des étangs (principalement par les engrais et les pesticides), l'assèchement des zones marécageuses, des mares et des étangs, et l'introduction dans ces derniers de poissons, ont conduit à une nette diminution de la production française de grenouilles.

En contre-partie, l'importation de cuisses de grenouilles congelées et surgelées, provenant surtout de l'Indonésie (43 %) et de l'Inde (39 %) est très importante depuis une dizaine d'années. C'est ce que confirment les statistiques (qui sont à ce jour, les seules disponibles), publiées annuellement par le journal La surgélation (cf. fig. 1). Il s'agit d'une revue mensuelle de la F.I.C.U.R.*

Face à un tel déséquilibre, une meilleure exploitation des grenouilles françaises s'impose. Pour cela, une étude préalable de leur mode de vie est indispensable. Ainsi, de nombreuses observations et expériences sont menées sur les amphibiens de différents pays.

Un des axes de recherche, car ils sont nombreux, concerne le retour au gîte des amphibiens. Il s'agit d'un comportement particulier, qui se rencontre également dans d'autres groupes d'animaux (oiseaux, poissons...) : c'est la capacité développée par un animal pour revenir dans son domaine vital, après un déplacement naturel ou provoqué. Cette note de synthèse se propose donc, de faire le point des recherches sur le retour au gîte des amphibiens, au cours des 5 dernières années.

II - INTERROGATION DES BANQUES DE DONNEES

1° Pascal

a - présentation

Créée par le C.D.S.T.**, Pascal est une banque de données pluridisciplinaire, qui regroupe 4,6 millions de références. C'est, en fait, la forme informatisée des bulletins signalétiques du C.N.R.S.***

* F.I.C.U.R. : Fédération des Industries et Commerces Utilisateurs de Basses Températures.

** C.D.S.T. : Centre de Documentation Scientifique et Technique

*** C.N.R.S. : Centre National de la Recherche Scientifique

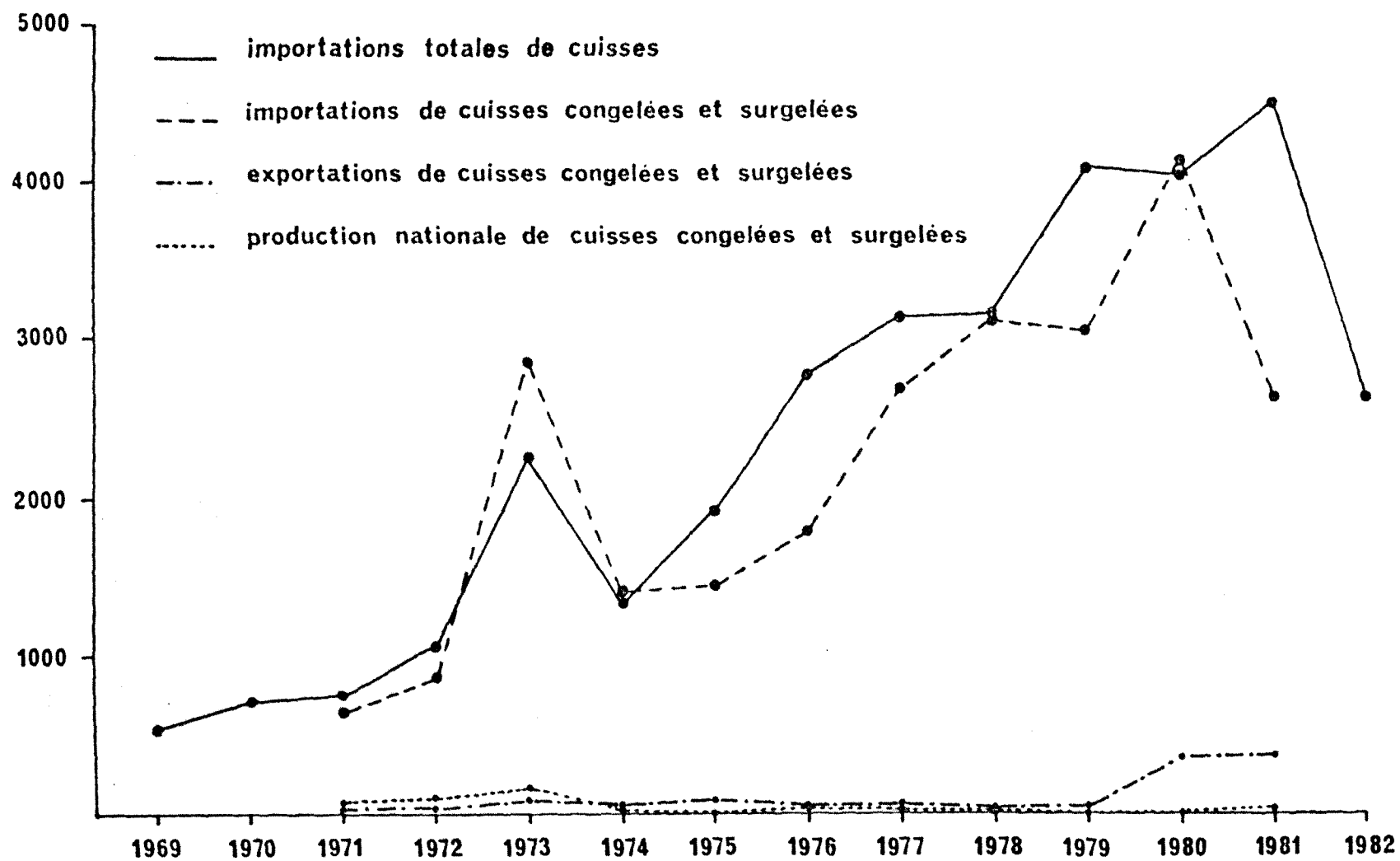


Figure 1 : Cuisses de grenouilles : production nationale française et commerce extérieur de la France (en tonnes métriques) (d'après C. DUBOIS, 1983)

L'interrogation s'est faite par l'intermédiaire du serveur Télésystème, avec le logiciel d'interrogation Questel. Ce dernier permet une interrogation à partir :

- de descripteurs (ou mots-clés)
- du nom d'auteur
- de la langue
- d'unitermes

Les descripteurs appartiennent à un langage contrôlé, regroupé dans un lexique ; Pascal ne possède pas de Thesaurus. Les unitermes sont des mots du langage libre, figurant dans le titre ou dans le résumé.

b - interrogation

Les mots, retour au gite et amphibia étant des descripteurs, la première équation fut la suivante :

RETOUR AU GITE ET AMPHIBIA

En se limitant aux années 1979-1983, 8 références seulement, ont été obtenues ; dont une en russe et une en allemand. Un élargissement de la question s'avérait donc nécessaire.

- 1er élargissement : sur l'intervalle de temps.

En interrogeant l'ensemble de la banque de données Pascal, c'est à dire jusqu'en 1973, aucune référence supplémentaire n'a été obtenue. La troncature AMPHIB+ n'apporte pas de références supplémentaires, non plus.

- 2ème élargissement : à partir de mots-clés contenus dans les 8 références précédentes ; entre 1977 et 1983.

1	8	RETOUR AU GITE ET AMPHIBIA
2	16	MIGRATION ANIMALE ET AMPHIBIA
3	28	ORIENTATION SPATIALE ET AMPHIBIA
4	1	2 ET 3
5	3	1 ET 3
6	1	1 ET 2
7	43	2 OU 3
8	39	7 SAUF 1

Cette interrogation fournit 39 références supplémentaires.

- 3ème élargissement : l'interrogation sera limitée aux 5 dernières années, avec des descripteurs encore plus larges.

9	9	DEPLACEMENT ACTIF ET AMPHIBIA
10	4	AIRE DEPLACEMENT ET AMPHIBIA
11	23	COMPORTEMENT TERRITORIAL ET AMPHIBIA

Cette dernière étape apporte 29 références supplémentaires

2° Biosis

a - présentation

Cette banque de données recouvre les domaines de la biologie et de la bio-médecine. C'est la forme informatisée des Biological abstracts.

L'interrogation de Biosis est un peu plus complexe que pour Pascal ; car au cours de l'indication, 3 types d'éléments sont ajoutés : des descripteurs, des "concept codes" et des "biosystematic codes". Le serveur était I.R.S. (Service de Ressaisie de l'Information).

b - interrogation

La figure 2 présente le listing fournit par le serveur I.R.S., de l'Agence spatiale Européenne.

Les références ayant été demandées en différé, sont celles de l'étape 8, ainsi que les 50 premières de l'étape 23.

III - PERTINENCE ET COMMANDE DES DOCUMENTS

1° Pertinence

a - Pascal

L'interrogation de Pascal a fournit 76 références différentes, dont le taux de pertinence varie avec l'élargissement de la question. L'équation initiale présente 100 % de pertinence, le 2ème élargissement 50 % et le 3ème, 15 % dont 0 % pour l'étape 11.

Ensuite, un choix a été fait parmi ces 76 références, en fonction du titre, du résumé quand il existait, et de la langue du document. Aussi, en ne retenant que les textes écrits en anglais, ou français, le nombre de références exploitables ne fut plus que de 28.

b - Biosis

L'équation 8, de 1983 à 1972 fournit 100 % de pertinence. Compte tenu du recouvrement avec Pascal, qui est de 75 %, entre 1977 et 1983 ; cette étape n'apporte que 3 références nouvelles.

L'équation 23 fournit 11 références nouvelles entre 1979 et 1983 ; avec un taux de pertinence de 50 %.

2° Commande

Après une recherche sur place, à la bibliothèque universitaire et à la bibliothèque du laboratoire de Biologie Animale de La Doua, une commande à l'auteur a été faite pour 75 % des références.

```

*****
*
*
*           E S A   INFORMATION RETRIEVAL SERVICE
*
*
*****

```

USER 862 DATE:02/07/84 TIME:17:24:33

SEARCH HISTORY

```

SET ITEMS DESCRIPTION
 1  5610 AMPHIBIA?
 2  4849 BC=85202
 3  5861 BC=85304
 4  29706 BC=85306
 5  2952 BC=85300
 6  41259 1+2+3+4+5
 7   574 HOMING
→ 8   17 7*6
 9  2260 DISPLAC?
10  9031 ORIENT?
11 16513 MIGRAT?
12 27571 9+10+11
13   0  MIGRATION(W)INHIBIT(W)FACTOR?
14  586 6*12
15 13278 MIGRATION
16 94059 INHIBIT?
17 69370 FACTOR?
18 1363 15*16*17
- 19  586 6*(12+18)
20  9069 CC=07002
21129775 CC=07003
22131078 20+21
→ 23  151 19*22
24 1227 CC=06004
25   0 23*24
26   0 DUPEUBLE

```

+	=	OR
*	=	AND
-	=	NOT

SRCH TIME 2.26 PRINT COUNT 67 DESCS.: 34

amphibiens {

- BC = 85300 ↔ autres
- BC = 85302 ↔ a podes.
- BC = 85304 ↔ urodèles.
- BC = 85306 ↔ anoures

- CC = 07003 ↔ animal behavior
- CC = 07002 ↔ general and comparative behavior.
- CC = 06004 ↔ psychology and ecology.

Figure 2 : listing I.R.S.

Si l'avantage d'une telle commande en est sa gratuité ; par contre, elle a un gros inconvénient : sa lenteur. Le délai a été en moyenne de 2 mois. De plus tous les auteurs ne répondent pas à une telle demande. Aussi, certains documents non reçus, ont alors été commandés au C.N.R.S..

IV - DISCUSSION

Après ces deux interrogations, la banque de données Pascal, apparaît beaucoup plus facile d'accès, d'une part parcequ'elle permet une interrogation en français (ce qui n'est pas négligeable) et d'autre part parcequ'elle ne nécessite pas l'emploi de nombreux codes, comme c'est le cas pour Biosis. Car, si de tels codes ont l'avantage de réduire le silence lors de l'interrogation ; ils ont aussi un inconvénient, dû au fait qu'une erreur est beaucoup plus difficile à détecter que dans un mot. Ainsi, au cours de cette interrogation, il y a eu une erreur entre les codes BC = 85302 (désignant les amphibiens apodes) et BC = 85202 (désignant des poissons). Heureusement, le retour au gîte n'a pas été étudié chez les Apodes ; aussi cette erreur n'a eu pour effet que d'apporter un peu de bruit (4 références).

Quoiqu'il en soit, toute recherche bibliographique automatisée nécessite, de bien connaître le sujet, le logiciel d'interrogation, et également la banque de données, c'est à dire le domaine qu'elle recouvre, l'origine des documents indexés, et leur mode d'indexation.

DEUXIEME PARTIE :

SYNTHESE

I - INTRODUCTION

Le retour au gîte a été démontré pour un grand nombre de reptiles aquatiques et d'amphibiens (anoures et urodèles).

Les urodèles, se rencontrent surtout dans l'hémisphère boréal. La plupart sont des formes terrestres vivants dans les endroits humides. Mais il existe quelques espèces, arboricoles, strictement aquatiques ou cavernicoles. Cet ordre regroupe environ 300 espèces. La reproduction peut avoir lieu en eau calme, en eau de rivière ou dans un milieu terrestre humide. C'est ainsi qu'il existe lors de la période de reproduction, des migrations vers les lieux humides, assez spectaculaires chez les salamandres, surtout.

Par contre, ce phénomène est moins important chez les anoures, car le lieu de ponte de ceux-ci est assez souvent situé dans le même milieu que l'habitat non reproducteur de l'adulte. Contrairement aux urodèles, les anoures se rencontrent un peu de partout, sauf sur le continent arctique. Mais, c'est sous les tropiques humides qu'ils sont les plus abondants. Cet ordre regroupe environ 2.500 espèces.

L'objectif de cette synthèse, sera dans un premier temps, de montrer qu'il existe bien un phénomène de retour au gîte. Pour cela, des observations de migrations et des expériences de déplacement d'amphibiens seront exposées. Et, dans un deuxième temps, nous ferons le point des différents mécanismes d'orientation susceptibles d'intervenir lors du retour au gîte.

II - MIGRATION

1° Introduction

Les recherches sur les longues distances parcourues par les animaux, ont commencé en 1940 avec les travaux de Karl Von Frisch et Gustav Kramer, sur les abeilles et sur les oiseaux. En ce qui concerne les amphibiens, la plupart des auteurs admettent que les tritons (Triturus spp.) comme les anoures, ne s'éloignent jamais beaucoup de leur lieu de ponte. (DOLMEN, 1981).

Mais, bien que la distance parcourue soit plus faible, les mouvements périodiques des amphibiens sont similaires aux grandes migrations spectaculaires des oiseaux et poissons. Par exemple, Noble (1932) démontra que la migration des amphibiens, mettait en jeu, trois états physiologiques différents :

- l'établissement de l'état interne propre à la reproduction
- le déclenchement de la migration
- la direction de déplacement.

L'activité des gonades, qui définit un état permettant la reproduction, est régulée chez les amphibiens, par une rythmicité endogène, corrélée avec la photopériode et la température de la saison. Cet état reproducteur, se caractérise par une élévation des taux hormonaux, lesquels sensibilisent les amphibiens à des régimes particuliers de température et de précipitation. Ce sont ces régimes particuliers, qui déclenchent la migration.

Quant à l'orientation directionnelle, vers et à partir du lieu de ponte, nous verrons qu'elle se fait à travers la combinaison de multiples stimuli sensoriels (DOUGLAS et MONROE, 1981).

2° Matériel et méthodes

a - méthodes de capture

La méthode, la plus couramment employée pour contrôler les migrations, vers et à partir d'un étang, consiste à entourer l'étang avec un filet. Puis, pendant une durée déterminée, toutes les entrées et sorties sont notées, grâce à des trappes situées de part et d'autre du filet (fig. 3).

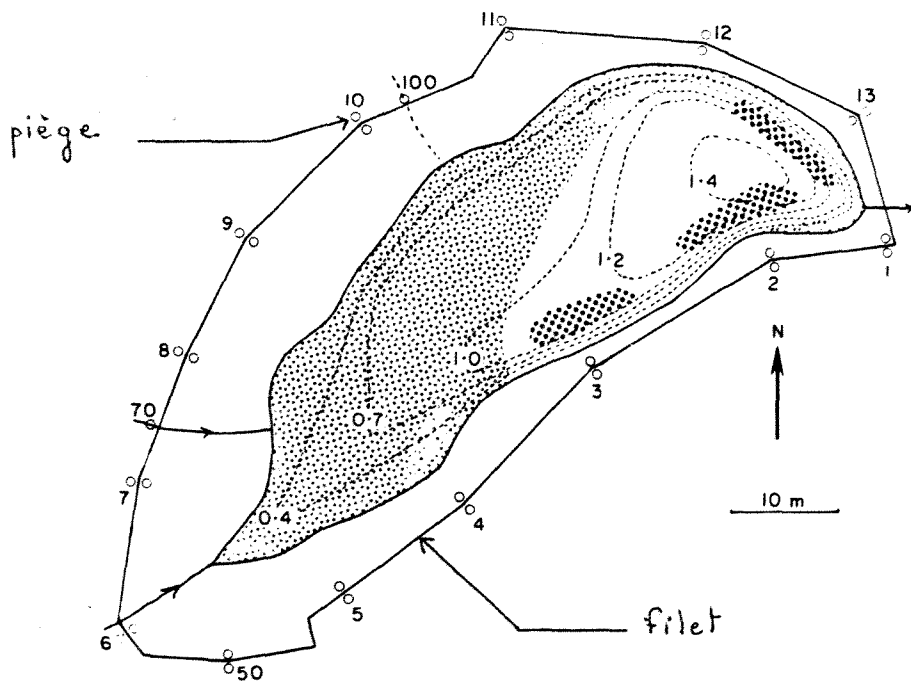


Figure 3 : l'étang expérimental de Llysdinam (Pays de Galles) (d'après GITTINS, 1983 a)

Régulièrement, les amphibiens contenus dans les trappes sont recensés, marqués, parfois pesés et mesurés ; puis relâchés au même endroit, mais de l'autre côté du filet. En l'absence de trappes, les captures se font à la main, ou avec des épuisettes. Le recensement des amphibiens, est alors beaucoup plus aléatoire.

b - méthodes de marquage

Il y a eu de nombreux essais avec des étiquettes, ou des perles, fixées sur les amphibiens. Mais toutes ces méthodes qui consistaient à accrocher une marque, ont été remplacées par des méthodes plus fiables qui consistent à faire une marque directement sur l'animal ; ce qui évite entre autre, la perte de cette marque (WISNIEWSKI, PAULL, MERRY et SLATER, 1980).

Actuellement, la méthode la plus utilisée est celle de Martof (1953) qui consiste à sectionner deux phalanges de certains doigts de l'amphibien, selon un code déterminé. Mais, cette méthode a l'inconvénient d'être de courte durée (un à deux ans) car les phalanges "repoussent" ; d'autre part il y a un risque d'inflammation.

Une autre méthode, également employée, est l'injection sous-cutanée de teintures (bleu alcian le plus souvent), au moyen d'une technique d'injection à haute pression. WISNEWSKI, PAULL, MERRY et SLATER (1979) ont établi un code à partir de huit points de marquage (fig. 4). Un tel marquage a l'avantage de persister pendant trois ans et demi. Par contre, les marques sont petites et donc difficiles à détecter. D'autre part, les amphibiens sont difficiles à tenir pendant le marquage des membres antérieurs ; ce qui réduit l'efficacité de ce marquage.

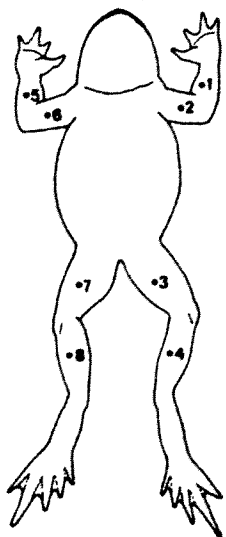


Figure 4 : les points de marquage d'un crapaud (face ventrale). (d'après WISNEWSKI, PAULL, MERRY et SLATER, 1979)

Une dernière méthode, celle de Barbour et al. (1969) est très intéressante par le fait qu'elle permet de suivre les déplacements d'un animal, à distance. Cette méthode utilise un marquage radio-actif au cobalt 60 (KLEEBERGER et WERNER, 1982). Une bague est fixée autour du corps de l'animal. La détection se fait à l'aide d'un appareil adapté (Victoreen Thyac III, modèle 491). L'inconvénient est, bien sûr, le risque de contamination radio-active.

En ce qui concerne, non seulement la détection, mais également, la reconnaissance à distance ; elle n'est encore possible que la nuit. Pour cela, PARKER et GITTINS (1979) préconisent l'utilisation de rayonnements bêta, de couleurs différentes, visibles à 5 ou 7 mètres, avec des jumelles ordinaires.

3° Description de la migration

a - mouvement vers le lieu de ponte

Il dure un à deux mois ; et très souvent, on constate que les mâles arrivent à l'étang avant les femelles. C'est le cas, par exemple, du crapaud commun, Bufo bufo (GITTINS, PARKER et SLATER, 1980), des salamandres Ambystoma maculatum (HARRISON, GITTINS et SLATER, 1983) et Ambystoma jeffersonianum (DOUGLAS, 1979), des tritons Triturus vulgaris et T. helveticus (HARRISON, GITTINS et SLATER, 1983).

Par contre, BESHKOV et ANGELOVA (1981) ont montré que les mâles et les femelles du triton à points rouges, Notophthalmus viridescens arrivent à l'étang en même temps.

HARRISON, GITTINS et SLATER (1983) expliquent l'arrivée précoce des mâles, chez Triturus vulgaris, par le fait que cette espèce est territoriale. Aussi, l'intervalle de temps entre l'arrivée des femelles et celle des mâles, pourrait permettre à ces derniers d'établir leur territoire, avant l'arrivée des femelles.

Une autre explication, fournie par DOUGLAS (1979) serait que les femelles ont besoin de conditions atmosphériques minimales stables, pour que débute et se poursuive leur migration. (tableau 1).

Tableau 1 : Ambystoma jeffersonianum. Migration vers le lieu de ponte. - Durée du déplacement (en jours) - Nombre d'entrées dans l'étang. (d'après DOUGLAS, 1979).

Prevailing climatic conditions	Male movement periods	Males entering the pond	Female movement periods	Females entering the pond
Favorable climatic conditions	11 (45.8%)	310 (56.3%)	7 (43.75%)	181 (73.6%)
Unfavorable with regard to nocturnal temperature	9 (37.5%)	210 (38.1%)	7 (43.75%)	41 (16.7%)
Unfavorable with regard to precipitation	3 (12.5%)	21 (3.7%)	1 (6.25%)	23 (9.3%)
Unfavorable with regard to nocturnal and diurnal temperatures	1 (4.1%)	10 (1.8%)	1 (6.25%)	1 (0.4%)
Total	24	551	16	246

D'autre part, la proportion de mâles et de femelles ayant migré est variable. Pour Triturus vulgaris et T. helveticus (fig. 5), le nombre de femelles est respectivement 2, 6 et 3 fois plus important que le nombre de mâles.

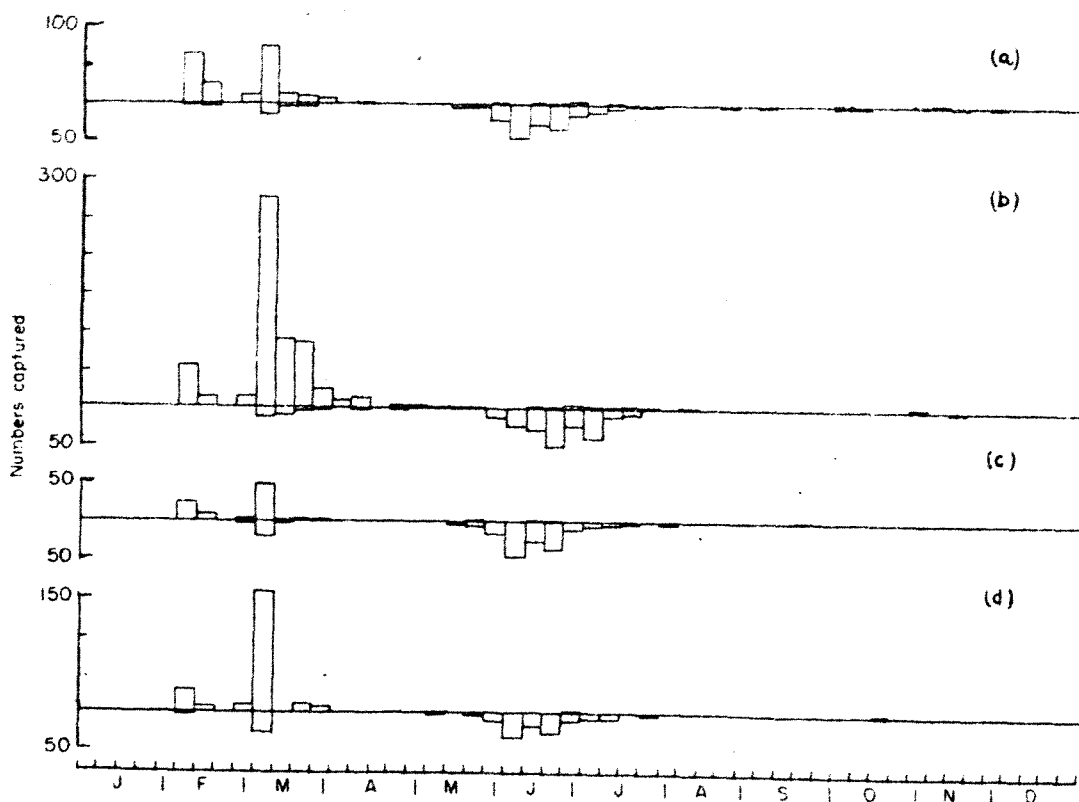


Figure 5 : nombre de tritons Triturus vulgaris mâles (a), femelles (b) et de tritons T. helveticus mâles (c) et femelles (d).

- Au-dessus de l'axe : tritons entrant dans l'étang
- Au-dessous de l'axe : tritons quittant l'étang

(D'après HARRISON, GITTINS et SLATER, 1983)

D'autres expériences semblent indispensables pour confirmer une telle observation ; car pour la plupart des autres espèces, le nombre de mâles est plus important que le nombre de femelles. Ainsi, pour Ambystoma jeffersonianum (DOUGLAS, 1979), Notophthalmus viridescens (BESHKOV et ANGELOVA, 1981) et Bufo bufo, le rapport des sexes est en faveur des mâles. Il avoisine 3/1 pour Bufo bufo et 2,7/1 pour N. viridescens. L'explication donnée par GITTINS (1983 b), à propos de Bufo bufo serait que les femelles immatures ne vont pas dans l'étang ; alors que les jeunes mâles y vont. De plus, la survie d'une année sur l'autre n'est que de 0,4 % pour les femelles, alors qu'elle est de 0,52 % pour les mâles. Enfin, les femelles ont besoin d'une année de plus que les mâles pour atteindre la maturité sexuelle.

Un tel rapport (3/1) en faveur des mâles, a également été observé chez Bombina variegata, (BESHKOV et JAMESON, 1980), au cours de sa migration, dans un petit ruisseau de montagne (Balkans).

BESHKOV et JAMESON ont également constaté que la distance parcourue par les crapauds ayant hiberné vers l'aval est presque trois fois plus grande que pour ceux ayant hiberné vers l'amont (307,9 mètres contre 115,4 mètres).

b - départ du lieu de ponte

La migration de retour ne se fait pas au hasard (DOUGLAS et MONROE, 1981). Ainsi, l'étude de trois salamandres, Ambystoma opacum, A. jeffersonianum et A. maculatum, ont confirmé le fait que ces trois salamandres entrent dans l'étang et le quittent approximativement au même point (fig. 6).

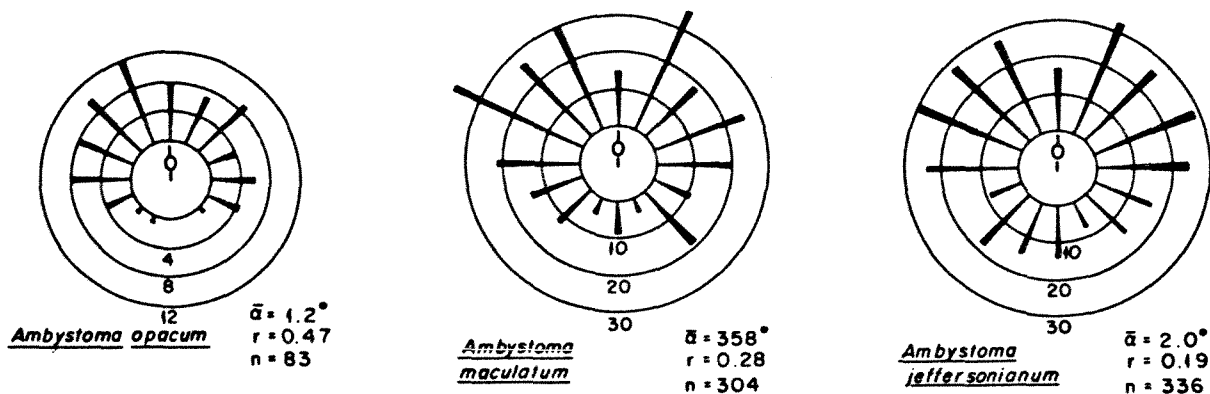


Figure 6 : dispersion à partir du lieu de ponte. o, point d'entrée - à, angle de départ - r, dispersion - n, nombre de salamandres. (D'après DOUGLAS et MONROE, 1981).

La dispersion est plus forte pour A. Jeffersonianum. Cela pourrait être relié à la durée de la période de reproduction, particulièrement longue pour cette espèce (fig. 7).

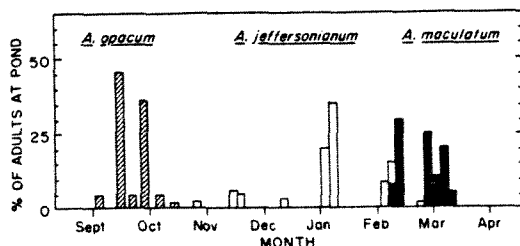


Figure 7 : périodes de reproduction (Kentucky) d'après DOUGLAS et MONROE, 1981).

Pour faciliter le repérage de ces trois espèces, le marquage au cobalt 60 avait été utilisé par DOUGLAS et MONROE. Ils ont ainsi mis en évidence que la migration de retour de A. opacum peut être stoppée par des gelées, après un déplacement de 30 mètres seulement. A. jeffersonianum effectue des déplacements de 250 mètres à partir de l'étang, en 6 à 8 mouvements répartis sur 45 jours. Six salamandres sur 10 continuèrent jusque dans la forêt. Concernant A. maculatum, un contact fut maintenu avec huit salamandres, car elles ne s'éloignent de l'étang, que de 6 à 220 mètres. Sur ces huit, six se sont déplacées en ligne droite à partir de l'étang, alors que deux ont inversé leur direction de départ de 180 degrés.

De plus, cette migration linéaire n'est pas affectée par la présence ou l'absence de végétaux, ni par la topographie. On constate également que la date de reproduction ne modifie pas la direction, ni la distance de migration.

KLEEBERGER et WERNER (1983) ont démontré que A. maculatum, dans le nord du Michigan, quitte le lieu de ponte selon deux directions possibles (sud-est et sud-ouest), indiquant deux routes similaires (fig. 8).

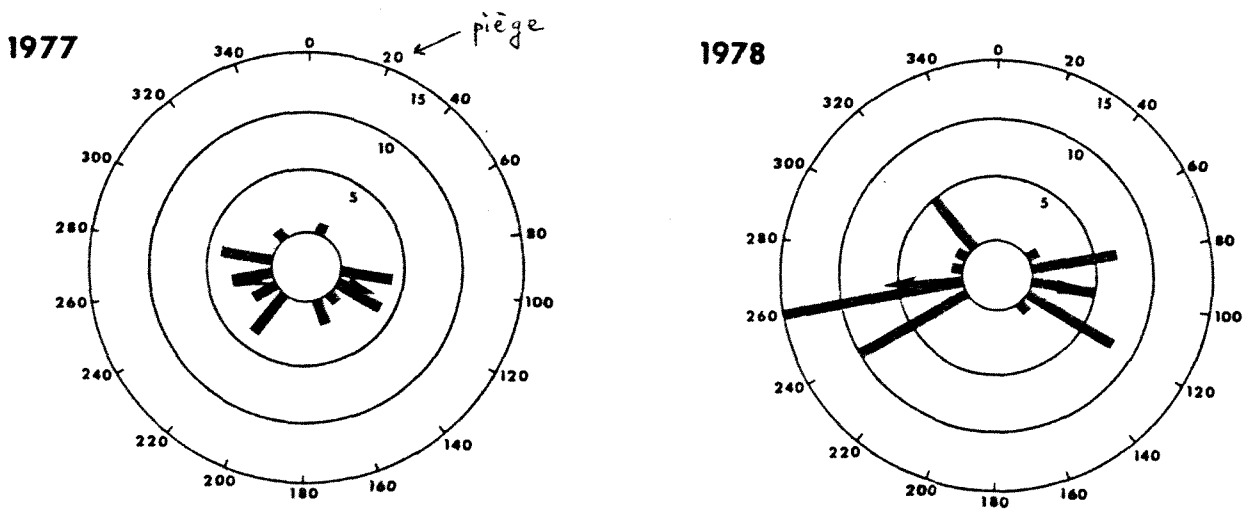


Figure 8 : dispersion de A. maculatum.

Les flèches indiquent les 2 directions moyennes de migration. Les cercles représentent le nombre de salamandres. (D'après KLEEBERGER et WERNER, 1983).

Le choix de ces deux directions indique que les salamandres choisissent des routes, sur lesquelles on trouve, de l'eau courante pendant la migration vers l'étang (au printemps) et un sol humide pendant la migration de retour (en été). KLEEBERGER et WERNER n'ont pas noté de différence entre le comportement des mâles et celui des femelles.

4° Influence de facteurs externes

a - la pluie

KLEEGER et WERNER (1983) ont montré que pour A. maculatum, les migrations avaient lieu la nuit, pendant ou après une période de pluie. Ils ont par ailleurs démontré (KLEEGER et WERNER, 1982), qu'il existe une corrélation entre les précipitations et l'activité des salamandres, Plethodon cinereus, dans les 24 heures qui suivent (fig. 9).

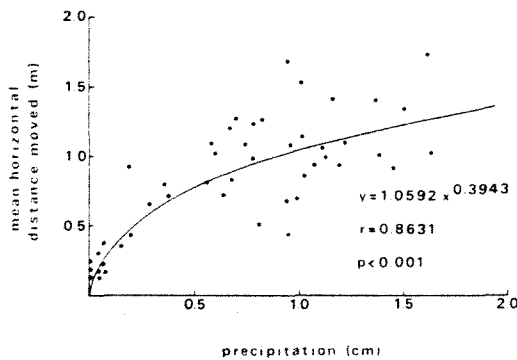


Figure 9 : relation entre les précipitations et la distance parcourue pendant les 24 heures suivantes, par P. cinereus. (D'après KLEEGER et WERNER, 1982).

b - la température

PUTNAM et BENNETT (1981) ont démontré que la température et les performances physiques sont étroitement liées chez Bufo boreas et Rana pipiens (fig. 10).

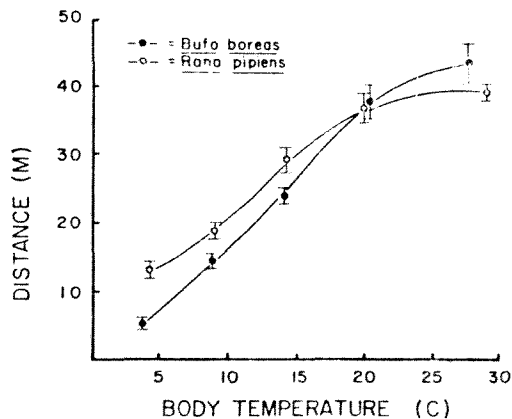


Figure 10 : déplacements en 5 minutes de R. pipiens et B. boreas, soumis à des températures différentes. (d'après PUTNAM et BENNETT, 1981)

Cette corrélation avec la température, est normale pour des animaux à sang froid. Et, des températures trop basses risquent d'entraîner l'inaction de l'animal. C'est ainsi que des seuils de température ont été mesurés. En-dessous de ces seuils, toute activité est stoppée. Ce seuil se situe autour de 0° pour T. vulgaris et T. helveticus ; 4,4°C la nuit et 7,2°C le jour, pour A. jeffersonianum ; 3,8°C pour les mâles et 4,1°C pour les femelles de Bufo bufo. On constate que les mâles ont un seuil, plus bas que les femelles, ce qui leur permet d'arriver à l'étang avant les femelles et en plus grand nombre (DOUGLAS, 1979).

Ce seuil peut également varier avec l'altitude. A haute altitude (3000 mètres), les crapauds peuvent être actifs, si la température de leur corps est de 0,4°C ; mais ils ne sont pas actifs en dessous de 10°C à basse altitude.

c - la température et l'humidité

HARRISON, GITTINS et SLATER (1983) ont montré que l'activité migratoire de T. vulgaris et T. helveticus dépend de la température et de l'humidité (fig. 11).

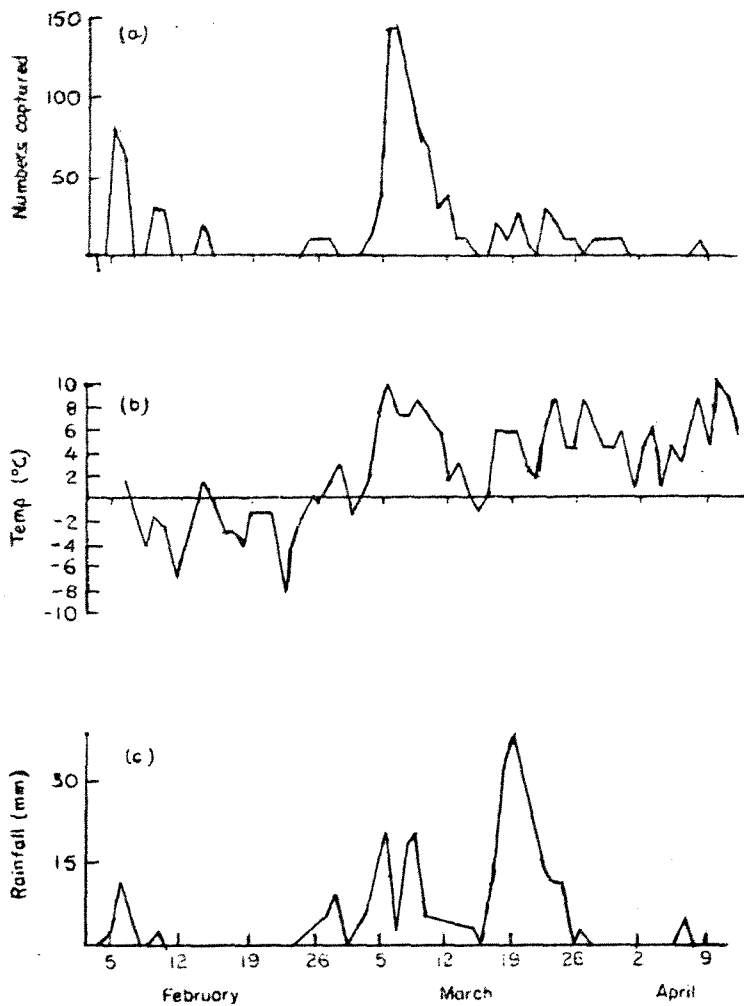


Figure 11 : la migration vers l'étang.

- (a) nombre de tritons capturés
- (b) température journalière minimale
- (c) pluviosité journalière

(D'après HARRISON, GITTINS et SLATER, 1983)

La même constatation a été faite pour Ascaphus truei (HIMSTEDT et PLASA, 1979). Par contre, GITTINS, PARKER et SLATER (1980) ont montré que l'humidité n'a pas d'effet sur l'activité migratoire de Bufo bufo.

PARKER et GITTINS (1979) suggèrent que les crapauds seraient moins susceptibles à la dessiccation par évaporation à travers la peau, que les tritons. Car la surface du corps par rapport à son volume est plus faible pour les crapauds. Aussi, les tritons ne sortent de leur cachette qu'aux moments, où l'humidité est conve-nable.

Mais aucune corrélation n'a été observée entre la température ou l'humidité, et l'activité migratoire, des tritons et crapauds, lors du retour. Concernant l'humidité la raison pourrait en être un changement de la structure de la peau, ou bien un changement physiologique qui se produirait après la période de reproduction. De tels changements réduiraient l'évaporation donc le risque de dessiccation. Ainsi, lors de la migration vers l'étang, GILL (1978 a) avait constaté que Notophthalmus viridescens tendait à avoir une peau sèche et granuleuse.

Concernant la température, dans la mesure où elle est toujours supérieure à 0°C pendant la migration de retour, elle n'aurait pas d'effet (HARRISON, GITTINS et SLATER, 1983).

GITTINS (1983 c) a constaté que l'activité migratoire de Bufo bufo est principalement nocturne. Elle est importante au début de la nuit, puis décroît avec la température (fig. 12). L'obscurité n'est pas essentielle pour la migration, elle correspond simplement à un degré d'humidité plus élevé. Aussi, les conditions de température et d'humidité les plus favorables pour l'activité migratoire, se situent donc en début de nuit, puis déclinent progressivement avec la température.

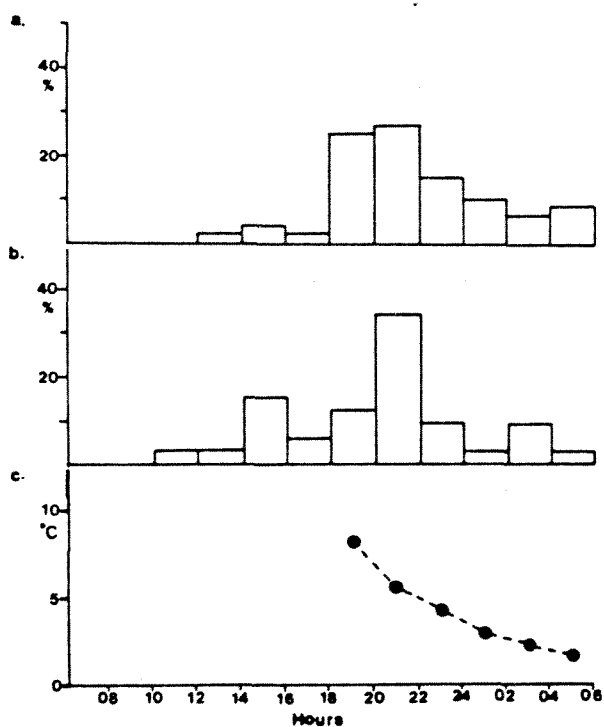


Figure 12 : nombre de crapauds arrivant chaque jour à l'étang.

(a) mâles

(b) femelles

(c) température moyenne de l'air

(D'après GITTINS, 1983 c).

5° Influence de facteurs internes

Bien que l'environnement joue un rôle, avec la température et l'humidité ; la recherche de l'eau est probablement sous contrôle hormonal, comme l'a montré MORIYA (1982) avec la salamandre Hynobius retardatus.

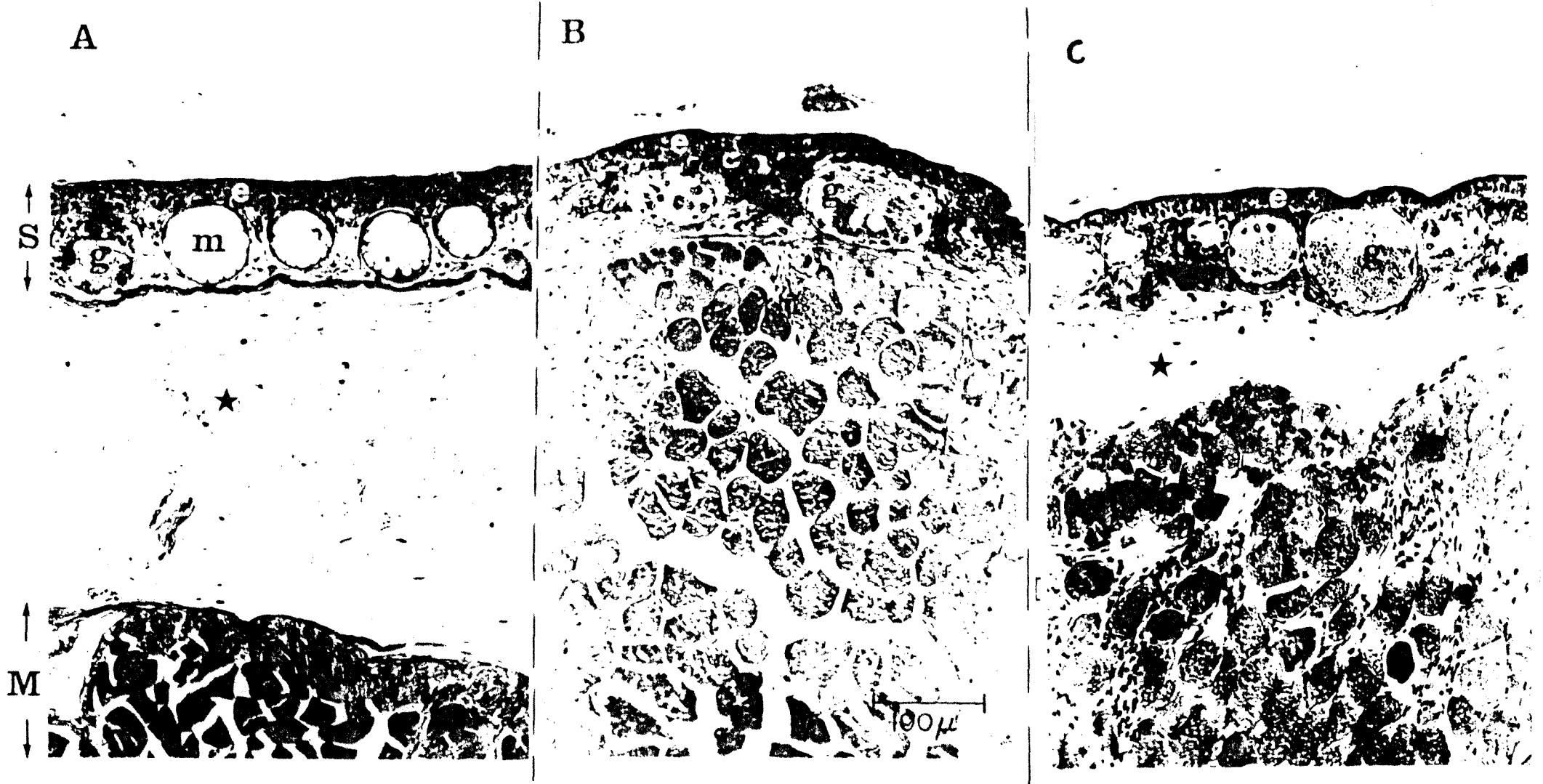


Figure 13 : coupe transversale de la région dorsale. (D'après MORIYA, 1982)

Salamandre capturée : dans l'étang pendant la période de reproduction (A),
 en milieu terrestre (B)

Salamandre traitée à la prolactine (c) - *, tissus amorphe - s, peau - M, muscle

L'injection de prolactine, en dehors de la période de reproduction provoque la migration vers le lieu de ponte, avec une augmentation de taille et de volume. De plus, les salamandres traitées à la prolactine sombrent au fond de l'eau, alors que les non-traitées flottent près de la surface. La prolactine entraîne un élargissement des tissus riches en mucopolysaccharides, qui se trouvent entre la peau et les muscles (fig. 13). Ces tissus étant hydrophiles, ils absorbent de l'eau, pendant leur développement. Ceci entraîne une augmentation de la pression osmotique du serum, et par conséquent un besoin pour la salamandre d'étancher sa soif ; besoin qui se traduirait par le déclenchement de la migration vers un point d'eau. Arrivée à cet endroit, l'absorption d'eau entraîne une augmentation du poids de l'animal, d'où sa descente vers le fond.

6° Conclusion

Le pourquoi de tels mouvements migratoires sur de longues distances n'est pas connu. Pourtant BESHKOV et ANGELOVA (1981) ont tenté d'en donner une explication, pour Rana temporaria, qu'ils ont étudié dans les Balkans. Ces grenouilles effectuent des migrations de 5,5 à 8 kilomètres, par l'intermédiaire d'un ruisseau, pour rejoindre un marais situé à une altitude inférieure de 450 à 900 mètres, à celle de départ.

BESHKOV et ANGELOVA supposent qu'à la fin des dernières glaciations, les grenouilles occupaient le marais. Le réchauffement du climat, les aurait repoussées petit à petit vers les sommets. Or, à ces altitudes plus élevées, il n'existe pas de marais ; aussi les grenouilles ont dû migrer chaque année sur de grandes distances pour rejoindre le "marais natal" nécessaire à leur reproduction.

III - DEPLACEMENTS

1° Introduction

Pour être en mesure d'apprécier la capacité de retour au gîte d'un amphibien, après l'avoir déplacé, il faut au préalable connaître l'étendue de son domaine vital. C'est ce qu'ont fait KLEEBERGER et WERNER (1982) pour Plethodon cinereus, en utilisant un marquage au cobalt (fig. 14). La surface du domaine vital, calculée selon un modèle elliptique, est de 12,97 m² pour les mâles et de 24,34 m² pour les femelles.

La surface du domaine vital est également connue pour un grand nombre d'autres amphibiens (P. jordani, P. glutinosus, Desmognathus fuscus,...). Aussi des déplacements au-delà de cette surface, ont été effectués dans différents milieux.

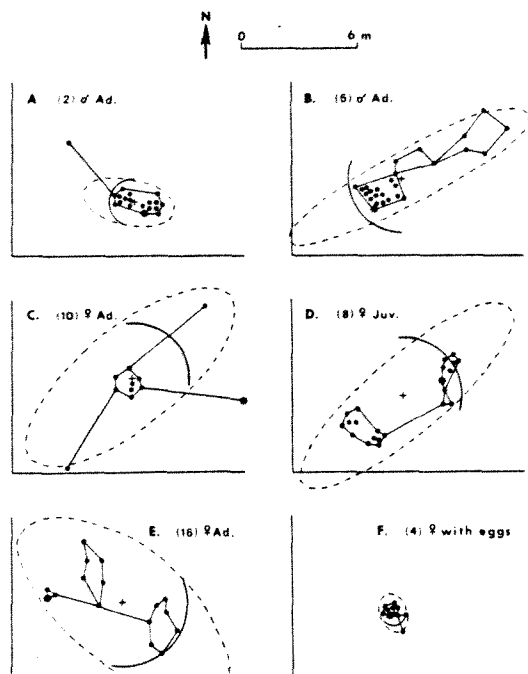


Figure 14 : représentation de l'habitat de P. cinereus, +, centre de l'habitat. ---, aire elliptique. (---), aire minimale. (D'après KLEEBERGER et WERNER, 1982).

2° Fidélité au lieu de ponte

En 1974, tous les tritons, Notophthalmus viridescens (GILL, 1978 b) adultes ont été déplacés de leur étang de ponte, A, dans un étang voisin, B, situé à 0,3 km. Au bout d'un an, tous avaient regagné leur étang d'origine. De plus, aucun individu de l'étang B ne s'était déplacé vers A.

La fidélité de ces tritons adultes à leur étang de ponte a été confirmée, par le déplacement la même année, de tous les tritons d'un étang C, dans des étangs, D, E et F éloignés de l'étang C d'environ 0,4 km (GILL, 1979). Le pourcentage de retour au lieu C, n'a été que de 65 %. Or, parmi les tritons de l'étang C, il y avait avant déplacement, 65 % d'adultes. GILL en a conclu, que seuls les adultes étaient revenus à l'étang C ; car une telle orientation directionnelle nécessiterait la reconnaissance de caractéristiques spécifiques au lac d'origine. Or, une telle reconnaissance demande une expérience, que ne possédaient pas encore les jeunes. Actuellement, des expériences sont en cours, pour vérifier cette hypothèse.

Quant à la capacité de retour au gîte, elle semble durer au moins deux ans. D'une façon générale, la plupart des tritons retrouvent leur gîte après avoir été déplacés.

DOLMEN (1981) l'a également démontré avec 35 tritons, Triturus vulgaris, qu'il avait déplacés de 70 à 80 mètres, pendant la saison de reproduction. Cette expérience se passait à Vasseljoemoen (Suède), dans un milieu humide, drainé grâce à un ensemble de fossés et de canaux (fig. 15).

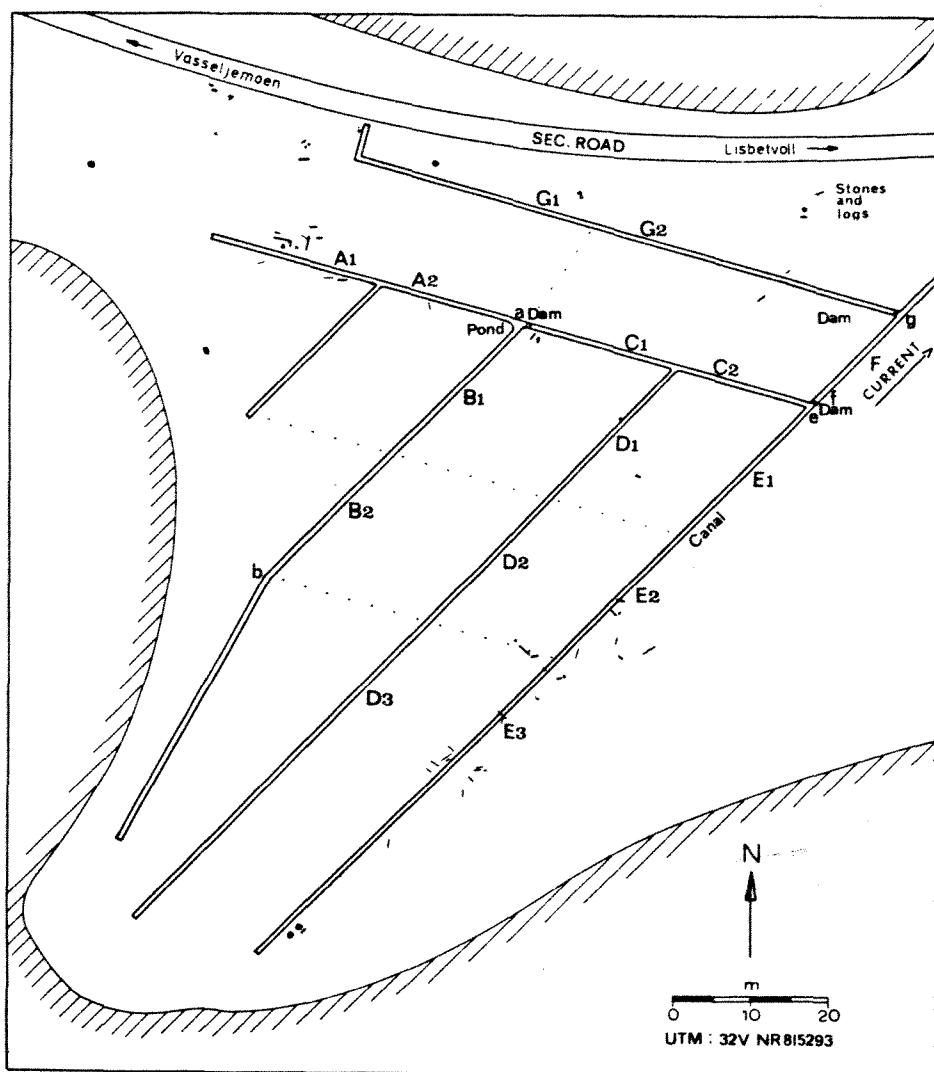


Figure 15 : ensemble de fossés contenant de l'eau stagnante ou avec un léger courant (canal situé à l'est) (d'après DOLMEN, 1981).

Parmi les 13 tritons qui furent recapturés, la plupart avaient regagné leur gîte (tableau 2). Pour cela ils auraient pu utiliser certaines odeurs, ou des choix gauche-droite (farotaxie ou mnénotaxie, Heymer, 1977). Enfin comme pour Notophthalmus viridescens, il semble que la colonisation de nouveaux milieux se fasse par l'intermédiaire des jeunes tritons.

Tableau 2 : retour au gîte de T. vulgaris. +, retour correct. o, pas recapturé. -, choix d'une mauvaise direction.
(D'après DOLMEN, 1981).

Transported:	Ee	Ff	Fg
Originally captured			
A + B	5+ 11°	2+ 5°	
D2	1- 2+ 1°		
G			1+ 5° 2-

3° Influence de la distance de déplacement

Pour savoir jusqu'à quelle distance Bufo bufo mâle, pouvait être attiré par l'étang de ponte, GITTINS, PARKER et SLATER (1980) en ont capturé 62, alors qu'ils se trouvaient à proximité de cet étang ; puis ils les ont relâchés à 250, 500 et 1000 mètres de celui-ci.

Tableau 3 : déplacements et retours de Bufo bufo

distance par rapport à l'étang	nombre de crapauds	nombre de retours
250 m	21	9
500 m	21	4
1000 m	20	1

Le retour à l'étang, pour 14 crapauds s'est effectué en ligne droite, en une vingtaine de jours ; à raison de 100 à 250 mètres de déplacement par nuit active.

Avec Plethodon cinereus, KLEEBERGER et WERNER (1982) ont également effectué des déplacements, de 7,5 - 15 - 30 et 90 mètres, par rapport au centre de leur domaine vital (tableau 4).

Tableau 4 : retour au gîte de *P. cinereus* après déplacement. La surface minimale est donnée en m² (), nombre de jours nécessaires pour le retour. (D'après KLEEBERGER et WERNER, 1982).

Individual number	Home range	Displacement distance			
		7.5 m	15 m	30 m	90 m
16	6.30	H3 (2)	H2 (5)	—	—
17	8.32	H1 (1)	H1 (1)	H1 (2)	—
18	9.08	H2 (4)	H2 (3)	—	—
19	3.37	H1 (1)	—	—	—
20	5.78	H2 (1)	H2 (1)	H2 (1)	—
22	5.99	H1 (2)	H1 (2)	—	—
23	1.55	H1 (1)	H1 (1)	H1 (1)	H1 (14)
24	3.09	H2 (1)	H1 (1)	—	—
25	4.09	X1	—	—	—
26	1.74	H1 (3)	—	—	—
27	6.49	H2 (1)	H2 (2)	H2 (9)	—
31	1.11	—	—	X2	—
32	1.62	—	H2 (2)	H2 (2)	X2
33	0.58	—	H1 (1)	H1 (1)	X1
34	1.70	—	—	X1	—
35	4.10	—	—	—	H3 (12)
36	1.33	—	—	—	X2
37	0.79	—	—	—	X1
38	0.63	—	—	H1 (8)	X2
39	2.22	—	—	H2 (1)	X2
Percent success		90.9	100.0	80.0	25.0

H1 = Homed to site where captured for displacement.
H2 = Homed to a site where located previously (not the site where captured for displacement).
H3 = Homed to a new site within home range.
X1 = Did not home; unable to locate.
X2 = Did not home; set up new home range.

Sur les 30 salamandres qui ont regagné leur domaine vital, 17 % seulement ont utilisé un chemin indirect. De plus, 50 % ont été retrouvées à l'endroit exact, où elles avaient été capturées, en vue du déplacement. Comme pour *P. jordani* (Madison et Shoop, 1970), *P. cinereus*, après avoir été relâchée, a besoin d'un à deux mètres avant de s'orienter correctement (fig. 16).

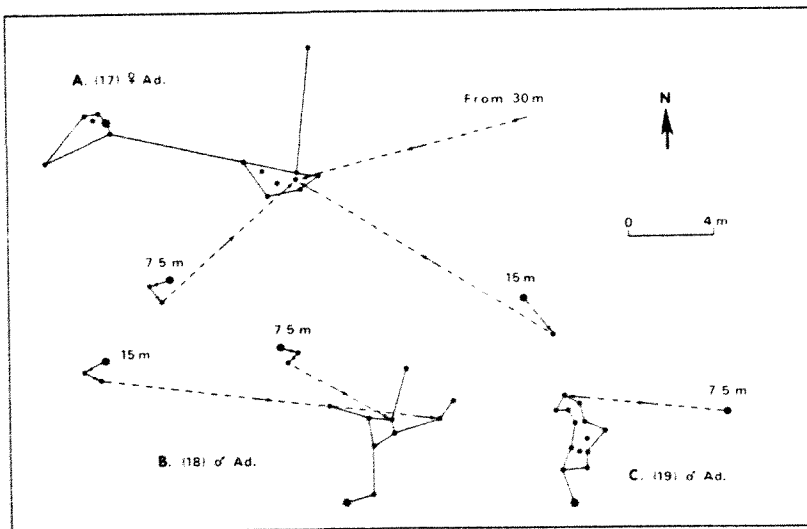


Figure 16 : retour au gîte de *P. cinereus*, après déplacement. Le domaine vital est représenté par sa surface minimale (-) ; déplacements (---). (D'après KLEEBERGER et WERNER, 1982).

Au cours du déplacement, des fossés de 3 à 6 mètres de haut ont été franchis ; mais ils ne semblent pas affecter la possibilité de retour au gîte. La direction de déplacement est également sans effet. Enfin, on ne constate pas de différence entre le comportement des mâles et celui des femelles ; par contre, comme pour Bufo bufo, le nombre de retours diminue rapidement avec l'augmentation de la distance de déplacement.

4° Influence des courants

a - sur le nombre de retours

Le retour au gîte a été démontré pour plusieurs espèces de plethontidés, mais jamais sur une grande distance par rapport au domaine vital. C'est ce que fait HOLOMUZKI (1982), en déplaçant Desmognathus ochrophaeus de 30 mètres en amont et en aval, dans un ruisseau (Ohio). La surface du domaine vital étant inférieure à 1 m² (tableau 5)

Tableau 5 : comparaison des résultats entre les déplacements en amont et en aval de D. ochrophaeus. (D'après HOLOMUZKI, 1982).

	Total displaced	Recaptured	Homed	% Homed of recaptured	Undershot original capture site	Overshot original capture site	Found near displacement site	Moved in opposite direction to original capture site
Upstream	105	62	27	43.5	5	7	22	1
Downstream	96	51	24	47.1	7	8	12	0

Le nombre de salamandres ayant regagné leur domaine vital est faible, aussi bien pour les déplacements en amont que pour ceux en aval. Parmi, ces salamandres, beaucoup, comme pour P. cinereus ont été retrouvées à l'endroit même, où elles avaient initialement été capturées. 43,8 % ne furent jamais retrouvées. Et puis, le retour est plus rapide pour les déplacements en aval : 11,7 jours \pm 4, au lieu de 19,9 jours \pm 4,8 pour les déplacements en amont. Ce résultat pourrait être lié à l'olfaction.

b - sur la direction de retour

DOLMEN a étudié 10 tritons Triturus vulgaris, capturés dans le milieu drainé de Visseljemoen (fig. 15), le 8 juin 1978. Ces 10 tritons ont été relâchés dans un ruisseau n'ayant aucun rapport avec les fossés du milieu de capture. Il a constaté qu'en présence d'un fort courant, tous se déplacent vers l'amont : T. vulgaris présente donc une rhéotaxie positive. Mais, si la force du courant est plus faible, certains tritons se dirigent vers le rivage, plutôt que vers l'amont.

D'autres expériences ont été effectuées, dans le canal à faible courant, situé à l'est des fossés. Ces expériences ont été faites au début de la saison de reproduction (début juin), et à la fin (début juillet). DOLMEN (1981) déposait les tritons sur le fond du canal à mi-distance entre les deux bords. Il démontra que la position initiale du triton détermine son orientation, vers l'amont, vers l'aval ou vers le rivage (tableau 6).

Tableau 6 : comportement de 15 tritons (7 mâles et 8 femelles) relâchés avec la tête orientée parallèlement ou perpendiculairement au sens du courant. (D'après DOLMEN, 1981).

Date	Position of body in relation to the streamflow (on release)	Number of newts	Number of trials per individual	Number of responses			Main direction of movement
				up	to the bank	down	
June 9	perpendicular	6	10	57	3	0	upstream
June 9	down	6	10	6	21	33	—
June 11	perpendicular	5	10	46	4	0	upstream
June 11	down	5	10	16	7	27	—
June 9 + 11	perpendicular						upstream
June 9 + 11	down						downstream
July 5	perpendicular	4	10	16	19	5	—
July 5	down	4	10	14	7	19	—
July 5	up	4	10	15	18	7	—

Ainsi, les tritons déposés début juin, dans le ruisseau, perpendiculairement au courant, se déplacent presque toujours vers l'amont, sauf quelques uns vers le rivage. Si l'axe de leur corps est initialement parallèle au courant, avec la tête vers l'aval, la plupart continuent tout droit, sauf quelques uns qui font demi-tour et se dirigent vers l'amont. Ces changements de direction pourraient être provoqués par des odeurs familières, apportées par le courant. La perception de celui-ci se fait au niveau de la ligne latérale (Smith, 1964). Quant à l'orientation contre le courant, elle résulte d'une réponse tropotactique ; c'est à dire qu'elle nécessite l'égalité de stimulation des lignes latérales gauche et droite (Heymer, 1977).

D'autre part, DOLMEN a constaté qu'au début du mois de juillet, le courant n'avait plus d'effet sur l'orientation, sauf très légèrement, quand le corps du triton est perpendiculaire au courant. Aussi, dans la nature, une rhéotaxie positive, tôt dans la saison, pourrait conduire les animaux mûres vers le lieu de ponte, par l'intermédiaire d'un ruisseau. L'existence d'une telle rhéotaxie positive a déjà été démontrée chez les tritons, les salamandres et les poissons ; bien que certains vivent en eau stagnante.

5° Influence des sexes

Le retour au nid a déjà été décrit chez Aneides aeneus, Desmognathus fuscus et D. auriculatus. FORESTER (1979) constate que 73 % des femelles du genre Desmognathus ochrophaeus regagnent leur nid en 24 heures, après avoir subit un déplacement de deux mètres ; leur domaine vital n'exédant pas 1 m². L'olfaction semble essentielle pour la reconnaissance des oeufs, mais est plus efficace avec l'aide de la vision et (ou) du toucher.

MAC VEY, ZAHARI, PERRY et MAC DOUGAL (1981) ont également observé un comportement maternel, en déplaçant Dendrobates pumilio (fig. 17). Cette grenouille territoriale, commune dans les forêts tropicales d'Amérique centrale, a donné les résultats suivants :

- sur 12 femelles déplacées de 12 à 20 mètres, 10 ont été retrouvées à l'intérieur d'un territoire de 6 mètres de diamètre.
- sur 9 mâles déplacés de 12 à 20 mètres également, 6 ont été retrouvés à l'intérieur d'un territoire de 2 mètres de diamètre.

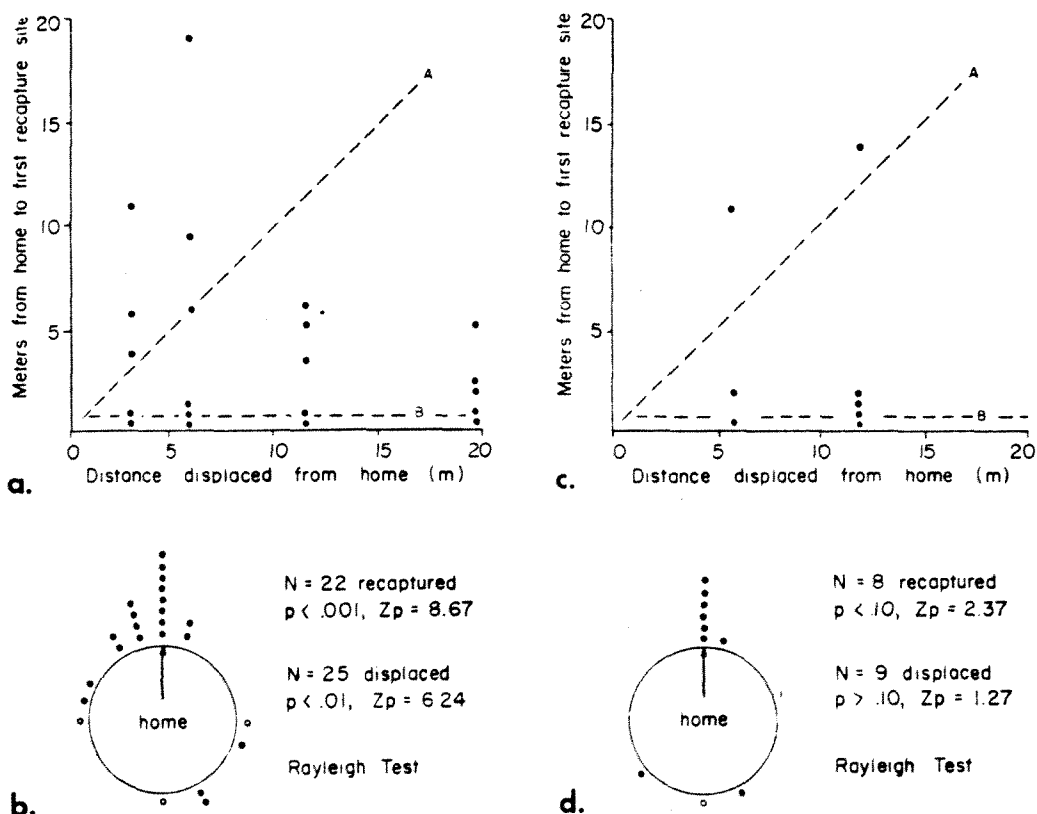


Figure 17 : résultats de déplacements - a et b, femelles - c et d, mâles - A, si il n'y avait pas de retour au gîte - B, si le retour était parfait - La flèche indique la direction du gîte - o, animaux non recapturés. (D'après MAC VEY, ZAHARY, PERRY et MAC DOUGAL, 1981).

Le retour au gîte des femelles serait donc lié aux soins maternels. En ce qui concerne les mâles, le retour observé ne semble pas lié au fait qu'ils auraient pu être relâchés dans un territoire impropre. Puisque cinq mâles ont été relâchés dans des territoires qui venaient d'être libérés (à cause de captures) ; or ces cinq grenouilles ont quand même rejoint leur territoire.

6° Conclusion

Beaucoup d'amphibiens, comme ces expériences l'ont montré, sont capables de regagner leur gîte après avoir été déplacés. Mais les déplacements effectués sont relativement limités, par rapport aux 8 kilomètres imposés à Taricha rivularis par Twitty (1959, 1961, 1964, 1966). D'ailleurs, en regard des expériences sur Bufo bufo (GITTINS, PARKER et SLATER, 1980) et sur Plethodon cinereus (KLEEBERGER et WERNER, 1982) on peut se demander, si de tels exploits sont possibles pour tous les amphibiens.

IV - ORIENTATION

A - INTRODUCTION

Lors du retour au gîte, un grand nombre de repères, de signaux, porteurs d'une information sur la direction à suivre, sont à la disposition des amphibiens. Aussi, certaines études tentent de déterminer quels sont les signaux qu'utilisent les amphibiens pour regagner leur gîte. Pour cela, les chercheurs essaient d'isoler chaque signal, puis de tester son influence sur l'orientation de l'amphibien. La plupart des expériences se font dans des arènes circulaires, qui permettent d'éliminer ou de sélectionner certains signaux. Pour ceux qui sont plus difficiles à isoler, des dispositifs expérimentaux spéciaux ont été utilisés.

B - PARAMETRES EXTERNES

1° Signaux vibratoires

En plus de ses nombreux rôles sociaux, le son semble jouer un rôle dans l'orientation (Jaeger, 1978). Ce rôle n'a encore été démontré que pour les grenouilles et les crapauds. Avec des urodèles, une expérience conduite par FORESTER et LA PHASA (1982) consistait à faire entendre des enregistrements de cris de grenouilles, à des salamandres, Ambystoma maculatum, pendant leur migration vers le lieu de ponte. Le comportement des salamandres n'a pas été modifié par l'audition de ces cris.

2° Signaux chimiques

L'olfaction semble être de première importance pour l'orientation du triton, Notophthalmus viridescens, largement répandu au nord-est de l'Amérique du nord. C'est ce qu'ont montré HERSHEY et FORESTER (1980), en déplaçant les tritons, de leur étang, vers une petite arène de 3,7 mètres de diamètre, située à 20 mètres au nord-ouest de l'étang d'origine (fig. 18).

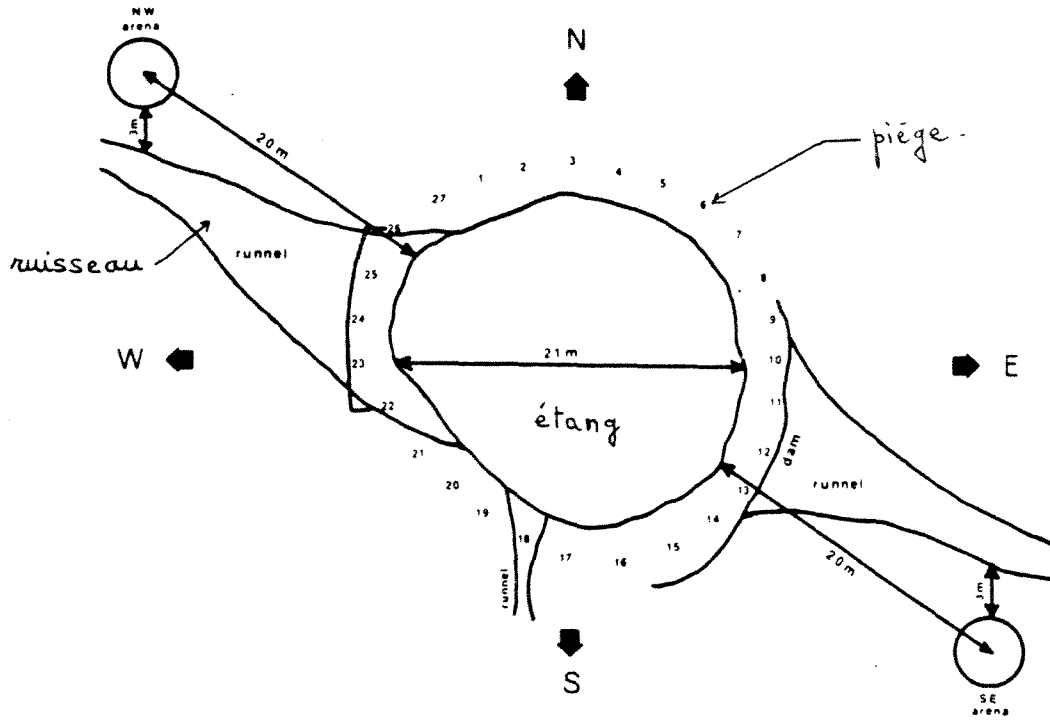


Figure 18 : l'étang expérimental - (distances à l'échelle) - Maryland (d'après HERSHEY et FORESTER, 1980).

Relâchés dans cette arène, les tritons s'orientent vers l'étang ; et ceci, même en l'absence de signaux solaires ou topographiques. Par contre, privés de l'olfaction, ces tritons ne s'orientent pas (fig. 19). Et ceci, qu'ils aient été testés le jour ou la nuit. Mais, on constate que parmi les tritons testés la nuit, seul un très petit nombre répond. Ce comportement pourrait résulter du traumatisme, que crée la privation sensorielle.

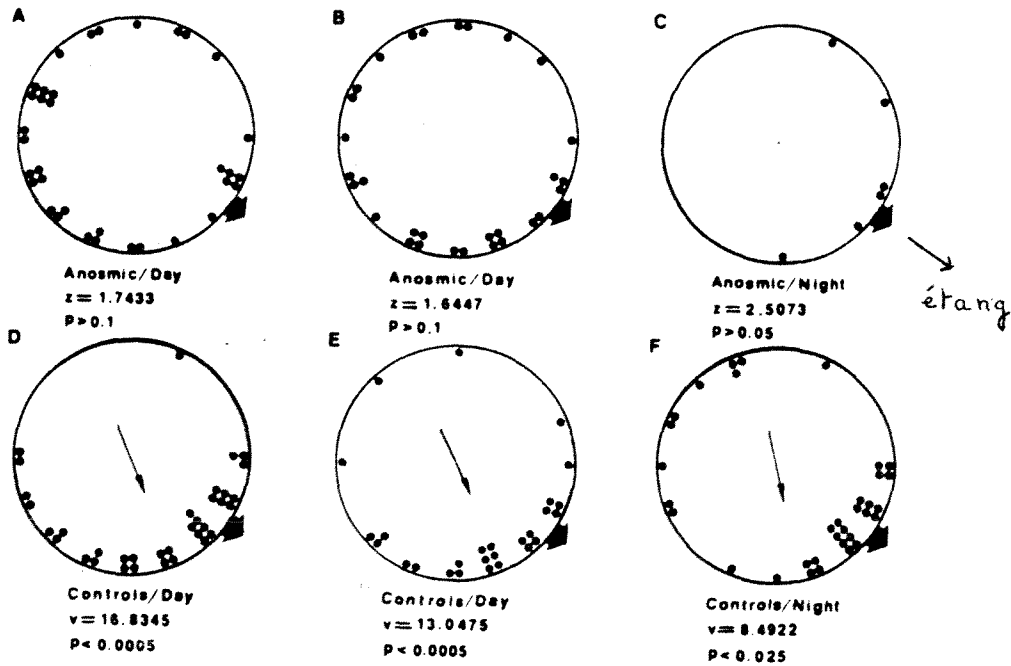


Figure 19 : olfaction - Orientation de tritons privés de l'olfaction (A, B, C), ou ayant subi une opération-témoin (D, E, F). (D'après HERSHEY et FORESTER, 1980).

D'autre part, chaque fois que les tritons ont manifesté une orientation vers l'étang, la direction moyenne était toujours légèrement décalée vers la droite, par rapport à la direction attendue. Le ruisseau qui alimente l'étang semble jouer un rôle attractif. Pourtant, il n'est pas visible depuis l'arène. Mais, certaines odeurs provenant de ce ruisseau pourraient être responsables de la déviation observée. Pour HERSHEY et FORESTER, *Notophthalmus viridescens* s'imprimerait de quelques caractéristiques olfactives de l'étang : odeur de l'eau, des algues, de la boue... Mais ceci reste à déterminer.

Par contre, l'olfaction ne semble pas jouer un rôle dans l'orientation de *Salamandra salamandra*, sauf peut-être en l'absence de repères visuels. C'est ce qu'ont montré HIMSTEDT et PLASA (1979). Ils ont entraîné ces salamandres dans une arène circulaire, possédant trois ouvertures, dont une, donnait dans une boîte souvent fréquentée par les salamandres, et par conséquent considérée comme leur gîte. Les salamandres ainsi entraînées à s'orienter vers l'une des ouvertures en utilisant des repères visuels ont été testées.

Les auteurs ont constaté que l'orientation de *S. salamandra* privée de l'olfaction est comparable à l'orientation du groupe témoin (fig. 20). L'olfaction n'est donc pas indispensable.

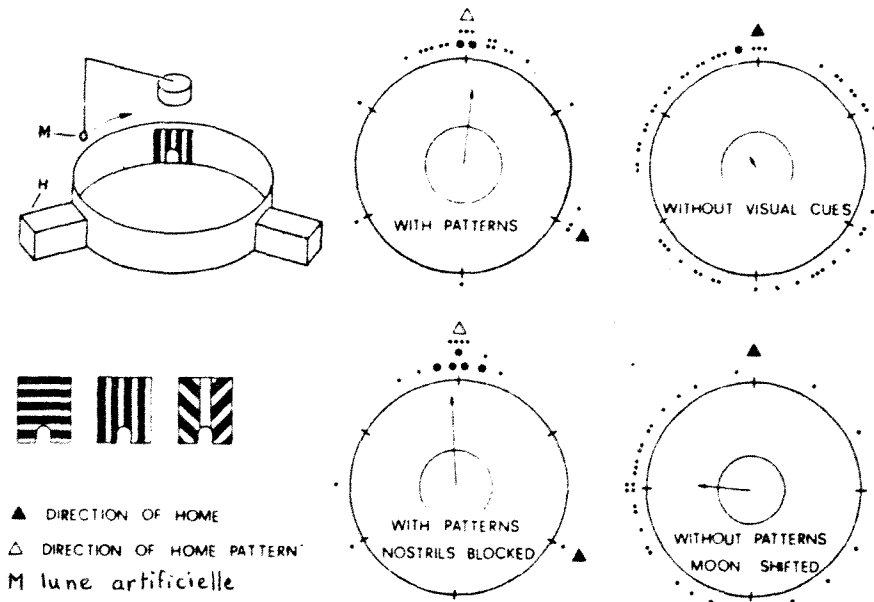


Figure 20 : utilisation de 3 repères visuels différents, pour tester l'orientation de *S. salamandra* indiquée par la flèche centrale. (D'après HIMSTEDT et PLASA, 1979).

3° Signaux optiques

a - visuels

Comme l'ont montré HIMSTED et PLASA (1979), les signaux topographiques sont très importants pour l'orientation de *Salamandra salamandra*. Ainsi, privées de tels signaux, les salamandres semblent ne pas s'orienter sauf peut être, en direction de la "boîte-gîte" (fig. 20). Cette légère orientation serait, bien sûr, d'origine olfactive. La vision pourrait également jouer un rôle pour l'orientation de *Notophthalmus viridescens* (HERSHEY et FORESTER, 1980), bien que les aveugles s'orientent quand même.

D'autre part, non seulement les anoues étaient connus pour posséder la capacité d'estimation des distances, grâce à l'utilisation de l'accommodation et de la disparité oculaire (Collett, 1977) ; mais, LOCK et COLLETT, (1980) ont démontré que les crapauds, *Bufo viridis* et *Bufo marinus* sont également capables d'apprécier la distance réelle entre deux points. Ceci leur permet de construire un modèle interne de leur environnement immédiat, et les aide donc à se déplacer de façon économique.

b - paravisuels

a/ les signaux solaires

• photoréception

TAYLOR et ADLER (1978) ont entraîné des salamandres, Ambystoma tigrinum à s'orienter à l'aide du soleil. Ils constatent qu'une telle orientation ne peut avoir lieu que si les yeux ou bien la glande pinéale sont fonctionnels. Si les salamandres sont privées de ces deux organes en même temps, elles ne s'orientent pas (fig. 21). La glande pinéale (ou épiphyse) est donc un photorécepteur extra-oculaire (E.O.P.) utile pour l'orientation de A. tigrinum. Il reste à savoir si l'intégralité de l'épiphyse est nécessaire ou bien si, une partie seulement est suffisante pour permettre l'orientation.

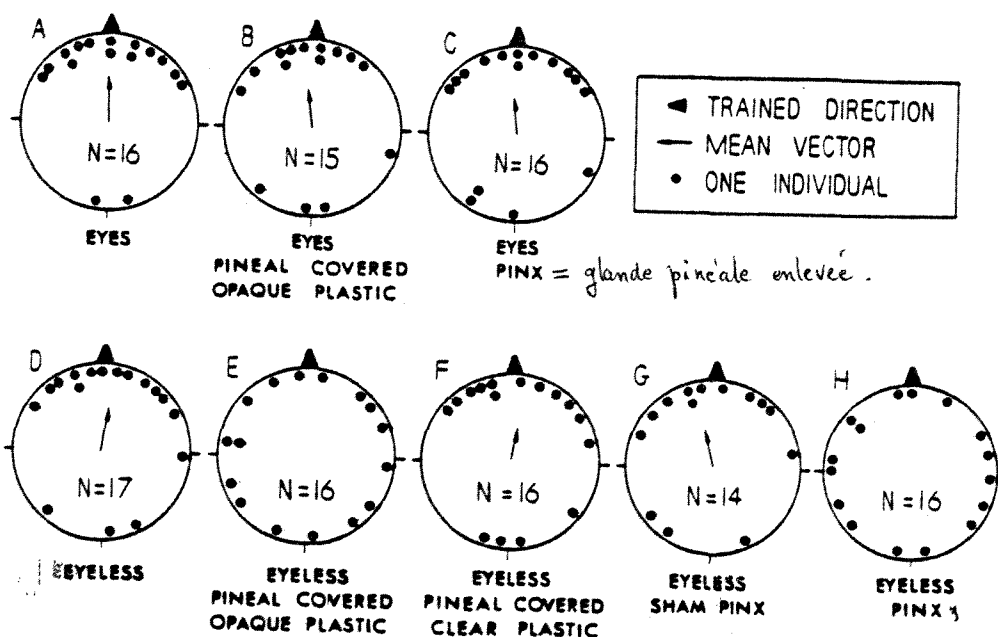


Figure 21 : photoréception - A. tigrinum

Le point de rencontre entre l'animal et l'arène est représenté par un rond noir.
(D'après TAYLOR et ADLER, 1978).

Parallèlement, des expériences conduites par HERSHEY et FORESTER (1980) avec *Notophthalmus viridescens* (fig. 18) ont confirmé le rôle de photorécepteur joué par les yeux et l'épiphyse (fig. 22).

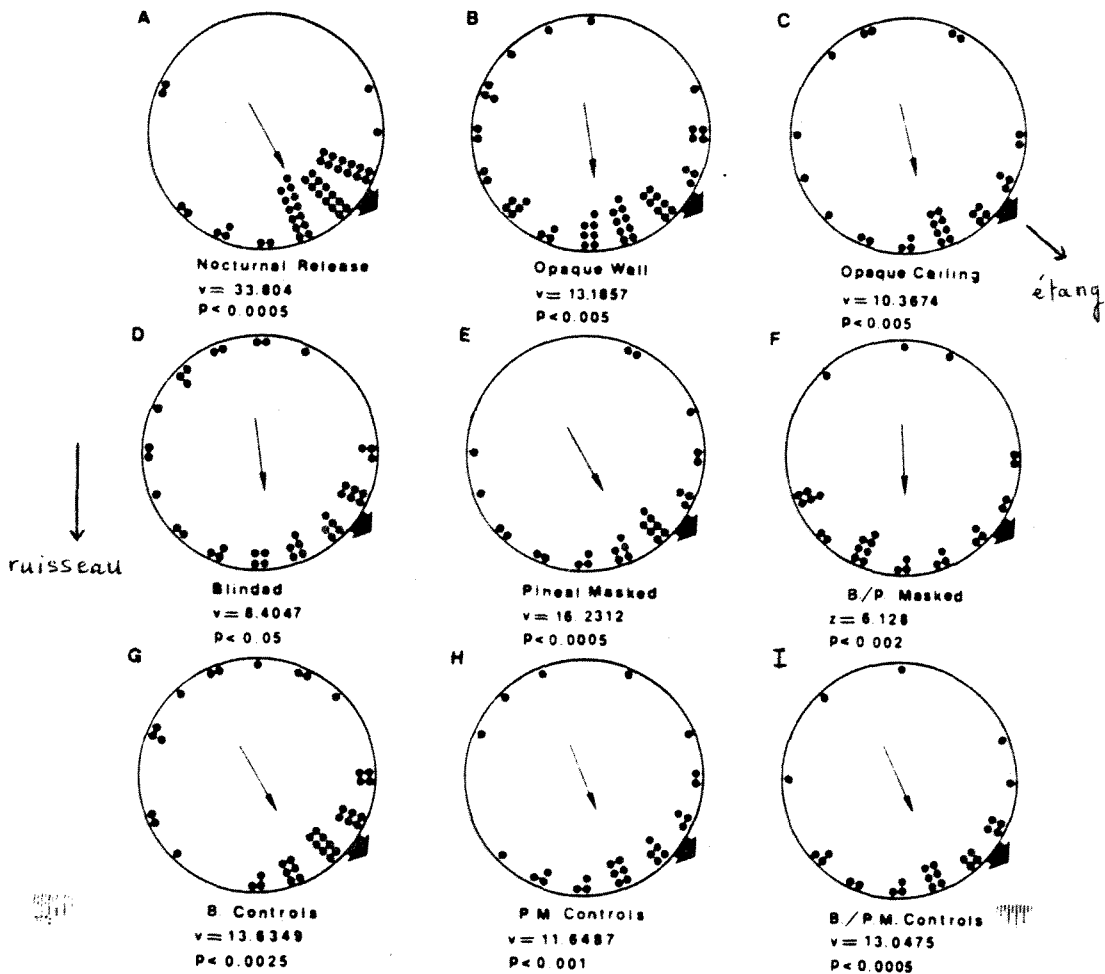


Figure 22 : photoréception - Orientation dans l'arène située au N-W, de tritons, dont les photorécepteurs sont intacts, enlevés ou masqués, ou ayant subi une fausse opération (controls). (D'après HERSHEY et FORESTER, 1980).

Par contre, ils ont constaté que les tritons aveugles et dont la glande pinéale avait été masquée, présentaient encore une orientation dirigée, mais pas vers l'étang. Cette orientation dirigée vers le sud semble indiquer une nouvelle fois l'attraction du ruisseau. Pour les auteurs, l'olfaction déterminerait la direction générale du lieu de reproduction, situé à 200 mètres. Cette direction serait affinée par la photoréception. De plus, la figure 22 (A) montre que les signaux solaires ne sont pas nécessaires, pour l'orientation vers l'étang entre 0 et 20 mètres. Mais peut être le sont-ils sur de plus grandes distances.

. photorécepteurs

Les structures primaires du complexe pinéal impliquées dans la photoréception sont l'épiphyse, qui se rencontre chez presque tous les vertébrés, et l'organe parapinéal qui apparemment se rencontre seulement chez les anoures (fig. 23) et chez certains poissons et lézards.



Figure 23 : localisation de l'organe parapinéal - *Rana clamitans*)
Il se trouve sous la petite tâche dépigmentée indiquée par la flèche (D'après ADLER, 1982).

Ces deux structures possèdent des photorécepteurs classiques, qui sont presque identiques à ceux trouvés dans la rétine des yeux latéraux, sauf qu'ils sont inversés (fig. 24).

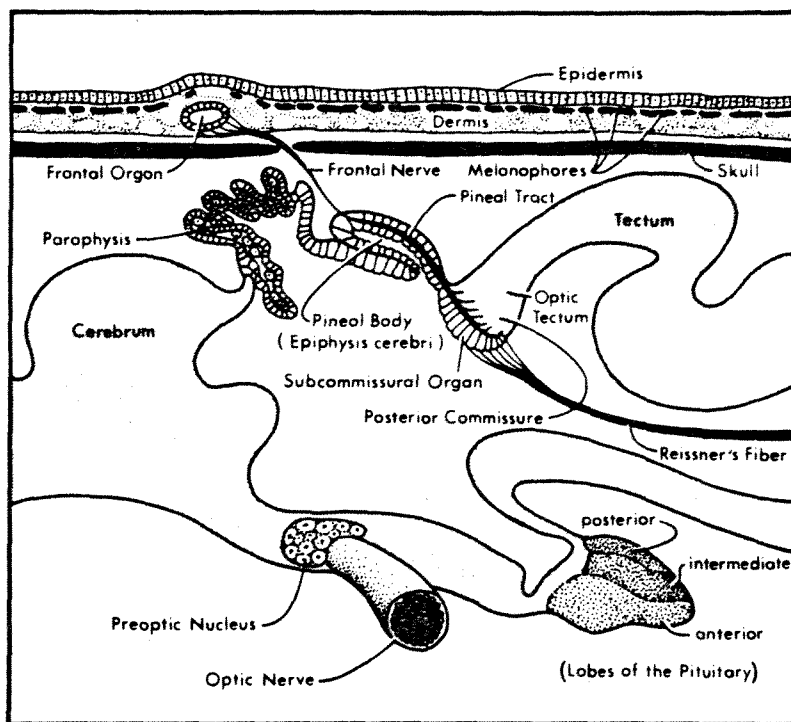


Figure 24 : schéma du complexe pinéal des grenouilles (*Rana*) - Coupe sagittale du cerveau.

(D'après ADLER, 1982)

. polarisation de la lumière

Bien qu'invisible pour nous, la lumière solaire est souvent fortement polarisée, ce qui permet une relation étroite avec la position du soleil. Ainsi des animaux, comme les insectes, qui perçoivent la lumière polarisée, peuvent en déduire la position du soleil, même si celui-ci est caché ; puis ils utilisent cette information pour s'orienter.

ADLER (1980) pense que les salamandres aussi peuvent percevoir la lumière polarisée par l'intermédiaire de l'épiphyse. Un tel mécanisme a déjà été mis en évidence pour *Notophthalmus viridescens* (Taylor et Aurburn, 1978) et pour *Ambystoma tigrinum* (TAYLOR et ADLER, 1978). De plus, des expériences menées sur des salamandres, dont on recouvre le dessus du crâne avec des morceaux de films polarisés, modifient leur orientation en fonction du film utilisé. Puisque ce film ne couvre pas les yeux, la perception de la lumière polarisée est donc uniquement extraoculaire (ADLER, 1980 b).

D'autre part, un animal qui utilise une boussole solaire doit tenir compte du mouvement apparent du soleil. Pour cela, il doit posséder un rythme endogène qui lui permette de déterminer l'heure. Une telle dépendance par rapport à une horloge interne a été démontrée chez les amphibiens, en modifiant les photo-périodes en laboratoire (fig. 25).

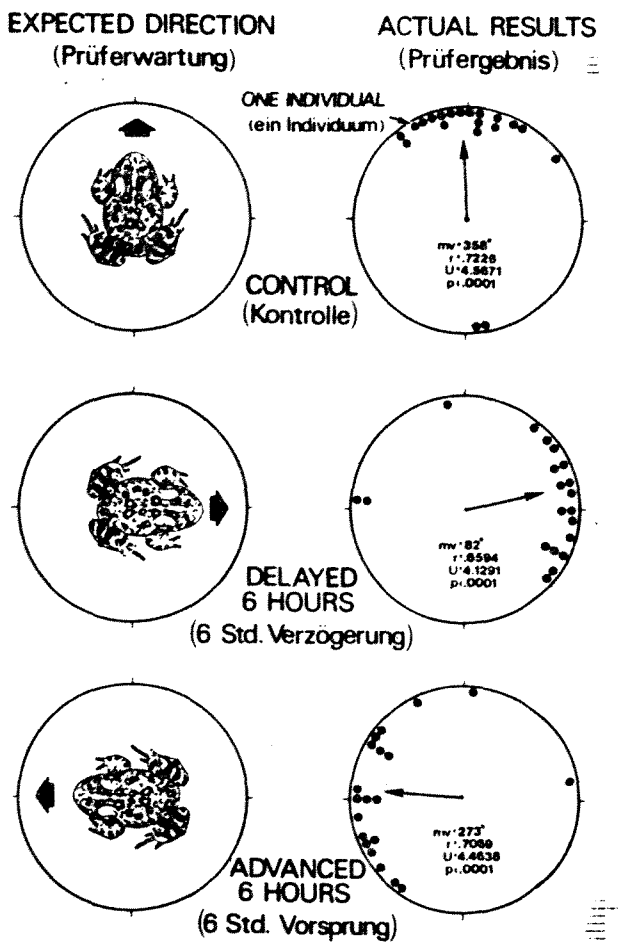


Figure 25 : effets de la modification de l'horloge interne, sur l'orientation solaire - Bufo americanus. (D'après ADLER, 1982)

Mais, pour ADLER (1982) l'utilisation d'une boussole solaire par les amphibiens reste équivoque du fait de l'étroite relation entre le soleil et la lumière polarisée. Aussi, la question qui se pose est de savoir, si la correction qu'impose la rotation de la terre, se fait par rapport au soleil, par rapport à la lumière polarisée ou par rapport aux deux. On peut penser qu'un système de référence, tel que la lumière polarisée, qui est utilisable aussi bien sur terre que sous l'eau serait avantageux pour des animaux amphibiens.

Quant à l'intermédiaire entre le photorécepteur et l'horloge interne, il s'agit d'une hormone, la mélatonine (ADLER et TAYLOR, 1980). Elle avait été détectée par Quai (1965) au niveau pinéal et au niveau des yeux des amphibiens. Puis Gern et Norris (1979) ont montré qu'il existe une relation entre la production de mélatonine et la photopériode.

/les signaux lunaires et stellaires

D'une façon générale, les signaux lumineux qui ne nécessitent pas une correction avec le temps, contrairement à la lumière polarisée et au soleil, peuvent également être utilisés. Ainsi, Salamandra salamandra (fig. 20) peut utiliser une boussole lunaire ; bien qu'habituellement, elle soit active pendant les nuits humides ; c'est à dire quand la lune est cachée par les nuages (HIMSTEDT et PLASA, 1979). Bufo woodhousei également, semble utiliser la lune, mais aussi les étoiles, pour s'orienter la nuit. Mais ces résultats restent à vérifier, avant d'être certains de l'utilisation de signaux lunaires et stellaires.

4° Signaux magnétiques

L'utilisation d'un signal magnétique par les amphibiens a été démontrée pour la première fois avec Eurycea lucifuga (Phillips, 1977). On constate (fig. 26) qu'il existe une relation inverse entre l'orientation des salamandres et les petites variations journalières (30 à 60 gamma) du champ magnétique terrestre, causées par des explosions solaires (ADLER, 1982).

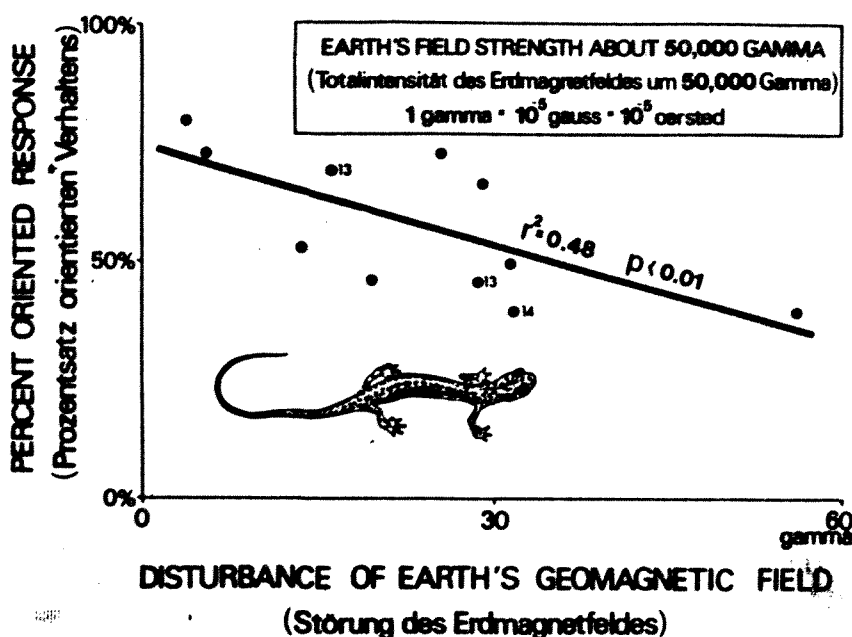


Figure 26 : orientation de Eurycea lucifuga en liaison avec les perturbations du champ magnétique terrestre. (D'après ADLER, 1982).

Il a été suggéré que l'information magnétique pourrait être utilisée dans deux voies tout à fait distinctes (Gould, 1980) :

- utilisation d'une boussole magnétique
- utilisation d'une "carte" magnétique

Alors que la boussole magnétique répond apparemment, seulement aux importants champs magnétiques ; une "carte" magnétique, si elle est utilisée de façon bicoordonnée pour déterminer une position sur la terre, dépendrait de gradients très petits. Ceux-ci pourraient porter sur un ou plusieurs paramètres du champ magnétique (intensité totale, horizontale ou verticale, inclinaison, déclinaison). L'orientation lors du retour au gîte pourrait être sensible aux petites variations du champ magnétique terrestre. Des études sont en cours.

C - PARAMETRES INTERNES

1° Rôle de la mémoire motrice

ADLER (1980a) a montré que la grenouille Rana clamitans n'utilise pas seulement des informations externes, mais également des informations internes pour s'orienter. Ainsi 12 grenouilles mâles habituées à contourner une cloison avant d'atteindre une "boîte-gîte", continuent à faire un détour, même si la cloison est enlevée (fig. 27). Il existerait donc une mémoire motrice ou kinaesthésie.

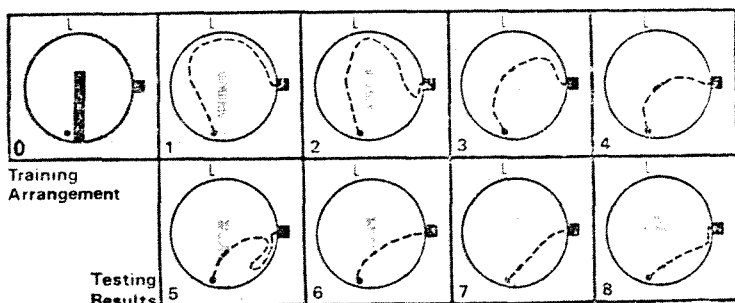


Figure 27 : contournement d'une cloison. O, entraînement - 1 à 8, tests (cloison enlevée) (D'après ADLER, 1980a).

La kinaesthésie analyse la position du corps à l'aide de proprio-récepteurs et des canaux semi-circulaires. Ce sens pourrait en théorie être utilisé pour maintenir le déplacement dans une direction prédéterminée, ou pour intégrer doublement les signaux rencontrés, de façon à retracer le chemin de déplacement (ADLER, 1982).

2° Rôle du stress

a - sécrétion externe

Soumis à un stress thermique ou mécanique, Ambystoma tigrinum produit une substance chimique encore indéterminée. Celle-ci a pour effet d'induire des mouvements opposés, d'accroître la phototaxie négative et d'inhiber la coordination pendant la nage, des autres A. tigrinum présents (fig. 28).

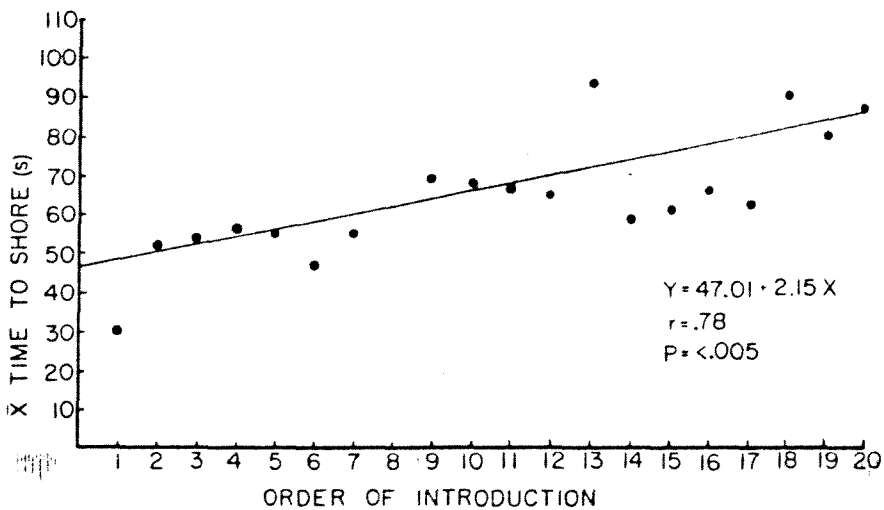


Figure 28 : temps mis par chaque salamandre pour traverser (à la nage), un aquarium, en fonction de l'ordre de passage au cours de l'expérience. L'eau de l'aquarium n'étant pas renouvelée. (D'après HEDBERG, 1981).

Cette substance agit immédiatement, mais son effet ne dure pas. Dans les conditions naturelles, cette substance pourrait servir d'indicateur de conditions stressantes, pendant les migrations de printemps.

b - sécrétion interne

Il arrive souvent que, parmi des amphibiens entraînés de la même façon, certains (environ 10 %) s'orientent en sens opposé lors des tests. C'est ce qu'ont constaté ADLER et TAYLOR (1981) en étudiant 20 crapauds mâles, *Bufo americanus*. Les 10 % d'inversion auraient une base physiologique, qui dépendrait du niveau de corticostérone produite sous l'effet du stress. Ce dernier serait dépendant de certains facteurs de l'environnement dont : la température humide de l'air, la température de l'air, l'humidité relative et la vitesse du vent, par ordre d'influence décroissante (fig. 29).

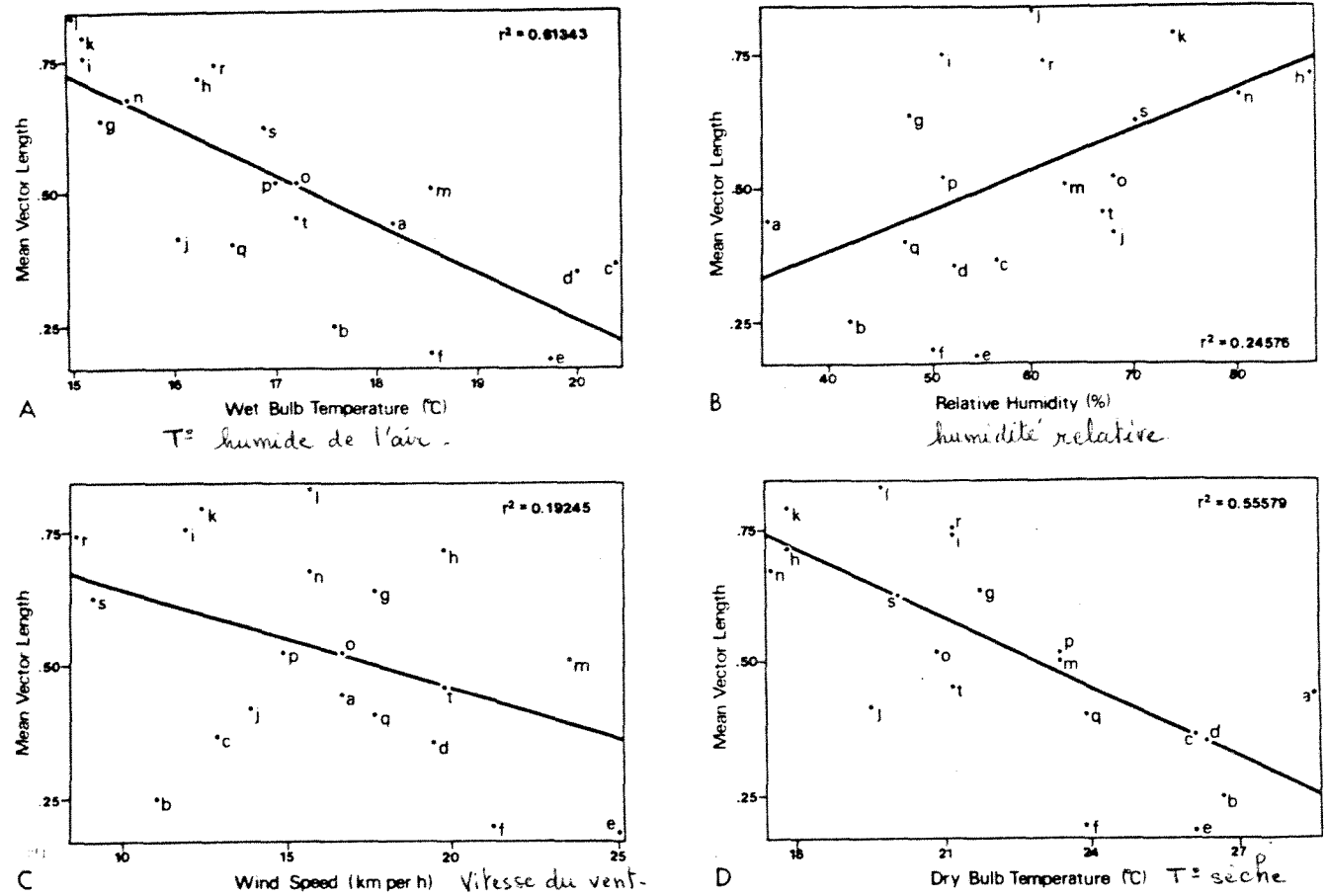


Figure 29 : influence de l'environnement sur le nombre de crapauds qui s'orientent dans la direction attendue. (D'après ADLER et TAYLOR, 1981).

Des expériences sur des moineaux ont montré que la durée séparant une injection de prolactine, d'une injection de corticostérone, détermine l'orientation des oiseaux et induit la migration. Chez Bufo americanus, le taux de corticostérone varie à la fois de façon saisonnière (pics en avril et octobre) et journalière (pic à 17 h 30) (Pancak, 1980).

Chez Rana esculenta, l'augmentation du taux de corticostérone résulte d'un stress mécanique et physiologique. Chez les grenouilles, comme chez les vertébrés, une conséquence assez générale du stress est l'activation du cortex surrénal ; ce qui conduit à une modification des niveaux d'hormones stéroïdes.

Lors des tests avec Bufo americanus, l'ajustement des pics relatifs de production de corticostérone et prolactine, peut varier à cause d'une variation artificielle du taux de corticostérone, en réponse au stress. Si c'est le cas, alors sous certaines conditions, on peut s'attendre à une inversion de l'orientation. D'autre part, ce ne sont pas les conditions qui ont précédé le test qui provoquent l'inversion, mais ce sont les conditions ambiantes immédiates.

Tableau 7 : étude statistique de l'orientation durant l'entraînement et les tests
 - *Rana clamitans* - (D'après ADLER, 1980a).

Frog number	Length (mm)	Training†		Test conditions‡						Orientation reference cue pattern groups
		Light-goal	Arena	Light alone		False goal alone		Light-false goal		
				Light	Arena	False goal	Arena	Light-false goal	Arena	
2	80	NR**	R	R	R	NR*	R	NR*	R	A: Goal alone or goal and light
4	85	NR**	NR*††	R	R	NR*	R	NR**	R	
10	76	NR**	R	R	R	NR**	R	NR*	R	
6	85	NR**	R	R	R	R	R	NR**	R	B: Goal and light together
9	83	NR**	R	R	R	R	R	NR**	R	
1	82	NR**	R	NR*	R	R	R	NR**	R	C: Light alone or goal and light
5	80	NR**	R	NR**	R	NR**	R	NR**	R	
7	78	R	NR**	R	NR*	R	NR**	R	NR*	E: Arena or some other geographically fixed cue
3	77	NR**	R	—	—	R	R	NR**	R	
8	81	NR**	R	R	NR*	—	—	—	—	F: Indistinguishable patterns (insufficient records)
11	78	NR**	R	—	—	—	—	NR**	R	
12	74	NR*	R	R	R	R	R	—	—	

Individual frogs are grouped in order according to movement patterns (see text). Since the goalbox and light together were positioned randomly with respect to the arena and other geographically fixed cues, two statistical tests were performed in each instance to determine whether movement of individual frogs was concentrated or not with respect both to the goalbox and light combination and to the arena (and other non-rotated cues). In certain tests, the light cue alone without box ('light alone') or the false goalbox cue without the light ('false goal alone') were used to test the ability to orient with respect to these cues separately even though they were moved in a fixed relationship to each other during training and in one series of tests ('light-false goal'). For example, during training, frog no. 2 oriented significantly to the rotating goalbox and light combination but not to the arena and other non-rotating cues. During testing, the orientation of no. 2 was not correlated with the light but was significantly oriented to the false goalbox (whether it was alone or in combination with the light).

†Key to symbols: Rayleigh significance test for concentration: random distribution (R), non-random distribution (NR); $P < 0.05$ (*), $P < 0.01$ (**); no response or sample size insufficient (-).

††Light and goal box by chance aligned with arena (see text).

D - CONCLUSION

Non seulement, les signaux utilisés pour l'orientation sont nombreux ; mais en plus tous les individus d'un même groupe expérimental n'utilisent peut-être pas les mêmes signaux pour s'orienter ; c'est ce qu'a démontré ADLER (1980a).

Placée au centre d'une arène, chaque grenouille est entraînée à s'orienter vers une ouverture située à 90 degrés d'une source lumineuse. L'ouverture se prolonge à l'extérieur de l'arène dans une boîte en bois. Puis trois types de tests sont effectués :

- en présence de la source lumineuse, seule.
- en présence de l'ouverture, seule ; qui constitue un repère visuel.
- ou en présence des deux signaux simultanément.

ADLER a constaté (tableau 7) que la plupart des grenouilles arrivent à s'orienter dans la bonne direction, mais de façons différentes. Ce peut-être grâce, à la source lumineuse, à l'ouverture ou aux deux.

V - DISCUSSION

Un grand nombre de signaux sont utilisables pour l'orientation, et cela, même pour une espèce donnée d'amphibien. Mais ces signaux, sont-ils tous utilisés pour le retour au gîte. Cela dépend d'une part, de la valeur hiérarchique des signaux qui a été démontrée depuis plusieurs années, et de la distance de retour. En effet, certains signaux tels que les signaux visuels, vibratoires, chimiques, ne peuvent être perçus que sur des distances limitées. D'autres encore ne pourront être perçues qu'en l'absence de nuage.

Aussi, la critique des expériences est très complexe, d'autant plus que l'influence, de la saison, et de l'état physiologique et émotionnel de l'animal doit également être prise en compte. Il faut également être certain que l'animal a bien été déplacé au-delà de son domaine vital.

C'est Ferguson (1971) qui, le premier a proposé un système multisensoriel pour l'orientation des amphibiens. Mais on ne sait pas sur quelle base, se fait à chaque instant le choix d'un signal. C'est pourquoi, de nombreuses recherches s'intéressent actuellement à l'intégration fonctionnelle et développementale de ce système multisensoriel.

Aussi, malgré d'importantes recherches ces dernières décades, nous sommes encore en mesure d'attendre des surprises ultérieures, pour comprendre les mécanismes de retour au gîte de ces animaux apparemment simples.

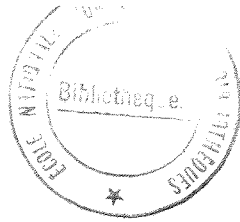
TROISIEME PARTIE :

BIBLIOGRAPHIE

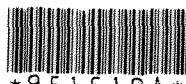
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ADLER K. (1980 a)** Individuality in the use of orientation cues by green frogs.
Animal Behavior, Vol. 28, n°2, p. 413-425.
- ADLER K. (1980 b)** The mysteries of amphibian migration.
Bulletin of the New-York Herpetological Society, Janv. 80.
- ADLER K. (1982)** Sensory aspects of amphibian navigation and compass orientation.
Rapport de recherche (Cornell University), Tom. XXI., p. 7-18.
- ADLER K. et TAYLOR D.H. (1980)** Melatonin and thyroxine : influence on compass orientation in salamanders.
J. Comp. Physiol., Vol. 136, n°3, p. 235-242.
- ADLER K. et TAYLOR D.H. (1981)** Toad orientation : variability of response and its relationship to individuality and environmental parameters.
J. Comp. Physiol., Vol. 144, n°1, p.45-51.
- BESHKOV V.A. et JAMESON D.L. (1980)** Movement and abundance of the yellow-bellied toad Bombina variegata.
Herpetologica, Vol. 36, n°4, p. 365-370.
- BESHKOV V.A. et ANGELOVA B.A. (1981)** An unusual reproductive migration of the common frog (Rana temporaria L.).
Ekologiya, Vol. 0, n°8, p. 34-42.
- COLLETT T.S. (1982)** Do toads plan routes ? A study of the detour behaviour of Bufo viridis.
J. Comp. Physiol., Vol. 146, n°2, p. 261-271.
- DAUGHERTY C.H. et SHELDON A.L. (1982)** Age-specific movement patterns of the frogs Ascaphus truei.
Herpetologica, Vol. 38, n°4, p. 468-474.
- DOLMEN D. (1981)** Local migration, rheotaxis, and philopatry by Triturus vulgaris within a locality in central Norway.
British Journal of Herpetology, Vol. 6, n°5, p. 151-158.
- DOUGLAS M.E. (1979)** Migration and sexual selection in Ambystoma jeffersonianum.
Can. J. Zool., Vol. 57, n°12, p. 2303-2310.
- DOUGLAS M.E. et MONROE B.L. (1981)** A comparative study of topographical orientation in Ambystoma (amphibia : caudata).
Copeia, n°2, p. 460-463.

- DUBOIS C. (1983) A propos de cuisses de grenouilles.
Alytes, Vol. 2, n°3, p. 69-111.
- FORESTER D.C. (1979) Homing to the nest by female mountain dusky salamanders (Desmognathus ochrophaeus) with comments on the sensory modalities essential to clutch recognition.
Herpetologica, Vol. 35, n°4, p. 330-335.
- FORESTIER D.C. et LA PASHA D. (1982) Failure of orientation to frog calls by migrating spotted salamanders, Ambystoma maculatum.
Bulletin of the Maryland Herpetological Society, Vol. 18, n°3, p. 143-151.
- GILL D.E. (1978 a) The metapopulation ecology of the red-spotted newt, Notophthalmus viridescens (rafinesque).
Ecological Monographs, Vol. 48, n°2, p. 145-166.
- GILL D.E. (1978 b) Effective population size and interdemec migration rates in a metapopulation of the red-spotted newt, Notophthalmus viridescens (rafinesque).
Evolution, Vol. 32, n°4, p. 839-849.
- GILL D.E. (1979) Density dependence and homing behavior in adult red-spotted newts, Notophthalmus viridescens (rafinesque).
Ecology, Vol. 60, n°4, p. 800-813.
- GITTINS S.P. (1983 a) The breeding migration of the common toad (Bufo bufo) to a pond in mid-Wales.
Journal of Zoology, Vol. 199, n°4, p. 555-562.
- GITTINS S.P. (1983 b) Population dynamics of the common toad (Bufo bufo) at a lake in mid-Wales.
Journal of Animal Ecology, Vol. 52, p. 981-988.
- GITTINS S.P. (1983 c) Diurnal activity of the common toad (Bufo bufo) during the breeding migration to a pond in mid-Wales.
British Journal of Herpetology, Vol. 6, p. 292-294.
- GITTINS S.P., PARKER A.G. et SLATER F.M. (1980) Population characteristics of the common toad (Bufo bufo) visiting a breeding site in Mid-Wales.
J. Animal Ecol., Vol. 49, n°1, p. 161-173.
- HEDBERG T.G. (1981) A possible stress-warning marker in ambystomatid salamanders.
Journal of Experimental Zoology, Vol. 216, n°3, p. 349-356.
- HARRISON J.D., GITTINS S.P. et SLATER F.M. (1983) The breeding migrations of smooth and palmate newts (Triturus vulgaris and T. helveticus) at a pond in mid-Wales.
Journal of Zoology, Vol. 199, n°2, p. 249-258.
- HARDY L.M. et RAYMOND L.R. (1980) The breeding migration of the mole salamander, Ambystoma talpoideum in Louisiana, U.S.A.
Journal of herpetology, Vol. 14, n°4, p. 327-336.



- HERSHEY J.L. et FORESTER D.C. (1980)** Sensory orientation in Notophthalmus v. viridescens (Amphibia : salamandride).
Can. J. Zool., Vol. 58, n°2, p. 266-276.
- HIMSTEDT W. et PLASA L. (1979)** Home-site orientation by visual cues in salamanders.
Naturwissenschaften, Vol. 66, n°2, p. 145-166.
- HOLOMUZKI J.R. (1982)** Homing behavior of Desmognathus ochrophaeus along a stream.
Journal of Herpetology, Vol. 16, n°3, p. 307-309.
- KLEEBERGER S.R. et WERNER J.K. (1982)** Home range and homing behavior of Plethodon cinereus in northern Michigan.
Copeia, n°2, p. 409-415.
- KLEEBERGER S.R. et WERNER J.K. (1983)** Post-breeding migration and summer movement of Ambystoma maculatum.
Journal of Herpetology, Vol. 17, n°2, p. 176-177.
- LOCK A. et COLLETT T. (1980)** The three-dimensional world of a toad.
Proc. R. Soc. Lond., Vol. 206, n°1165, p. 481-487.
- MAC VEY M.E., ZAHARY R.G., PERRY D. et MAC DOUGAL J.M. (1981)** Territoriality and homing behavior in the poison dart frog (Dendrobates pumilio).
Copeia, n°1, p. 1-8.
- MORIYA T. (1982)** Prolactin induces increase in the specific gravity of salamander, Hynobius retardatus, that raises adaptability to water.
Journal of Experimental Zoology, Vol. 223, n°1, p. 83-88.
- PARKER A.G. et GITTINS S.P. (1979)** A note on home range in the common toad in mid-Wales and a method for tracking toads for behavioural observation.
British Journal of Herpetology, Vol. 6, n°1, p. 7-8.
- PUTNAM R.W. et BENNETT A.F. (1981)** Thermal dependence of behavioural performance of anuran amphibians.
Animal behaviour, Vol. 29, n°2, p. 502-509.
- TAYLOR D.H. et ADLER K. (1978)** The pineal body : site of extraocular perception of celestial cues for orientation in the tiger salamander (Ambystoma tigrinum).
J. Comp. Physiol., Vol. 124, n°4, p. 357-361.
- TAYLOR J. (1983)** Orientation and flight behavior of a neotenic salamander (Ambystoma gracile) in Oregon.
Am. Midl. Nat., Vol. 109, n°1, p. 40-49.
- WISNIEWSKI P.J. PAULL L.M., MERRY D.G. et SLATER F.M. (1980)** Studies on the breeding migration and intramigratory movements of the common toad (Bufo bufo) using panjet dye-marking techniques.
British Journal of Herpetology, Vol. 6, n°3, p. 71-74.



951619A