



**HAL**  
open science

# Analyse critique des mythes et légendes associées à la salamandre en regard des données scientifiques sur sa biologie

Déborah Chapon

► **To cite this version:**

Déborah Chapon. Analyse critique des mythes et légendes associées à la salamandre en regard des données scientifiques sur sa biologie. Médecine vétérinaire et santé animale. 2024. dumas-04598632

**HAL Id: dumas-04598632**

**<https://dumas.ccsd.cnrs.fr/dumas-04598632>**

Submitted on 3 Jun 2024

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

ANNEE 2024 THESE : 2024 – TOU 3 – 4006

---

# ANALYSE CRITIQUE DES MYTHES ET LEGENDES ASSOCIES A LA SALAMANDRE EN REGARD DES DONNEES SCIENTIFIQUES SUR SA BIOLOGIE

---

THESE D'EXERCICE

pour obtenir le titre de  
DOCTEUR VETERINAIRE

DIPLOME D'ETAT

*présentée et soutenue publiquement  
devant l'Université Paul-Sabatier de Toulouse*

*par*

**CHAPON Déborah, Florence, Nelly**

**Directrice de thèse : Mme Christelle CAMUS**

---

**JURY**

PRESIDENTE :

**Mme Nathalie BOURGES-ABELLA**

Professeure à l'Ecole Nationale Vétérinaire de TOULOUSE

ASSESEURS :

**Mme Christelle CAMUS**

Professeure à l'Ecole Nationale Vétérinaire de TOULOUSE

**M. Nicolas GAIDE**

Maître de Conférences à l'Ecole Nationale Vétérinaire de TOULOUSE





**Ministère de l'Agriculture et de l'Alimentation  
ÉCOLE NATIONALE VÉTÉRINAIRE DE TOULOUSE**

**Liste des directeurs/assesseurs de thèse de doctorat vétérinaire**

**Directeur : Professeur Pierre SANS**

**PROFESSEURS CLASSE  
EXCEPTIONNELLE**

- M. **BAILLY Jean-Denis**, *Hygiène et industrie des aliments*
- M. **BERTAGNOLI Stéphane**, *Pathologie infectieuse*
- M. **BOUSQUET-MELOU Alain**, *Pharmacologie, thérapeutique*
- M. **BRUGERE Hubert**, *Hygiène et industrie des aliments d'origine animale*
- M. **CONCORDET Didier**, *Mathématiques, statistiques, modélisation*
- M. **DELVERDIER Maxence**, *Anatomie pathologique*
- M. **FOUCRAS Gilles**, *Pathologie des ruminants*
- Mme **GAYRARD-TROY Véronique**, *Physiologie de la reproduction, endocrinologie*
- M. **GUERIN Jean-Luc**, *Aviculture et pathologie aviaire*
- Mme **HAGEN-PICARD Nicole**, *Pathologie de la reproduction*
- M. **MEYER Gilles**, *Pathologie des ruminants*
- M. **SHELCHER François**, *Pathologie médicale du bétail et des animaux de basse-cour*
- Mme **TRUMEL Catherine**, *Biologie médicale animale et comparée*

**PROFESSEURS 1<sup>ère</sup> CLASSE**

- Mme **BOULLIER Séverine**, *Immunologie générale et médicale*
- Mme **BOURGES-ABELLA Nathalie**, *Histologie, anatomie pathologique*
- Mme **CADIERGUES Marie-Christine**, *Dermatologie vétérinaire*
- M. **DUCOS Alain**, *Zootecnie*
- M. **GUERRE Philippe**, *Pharmacie et toxicologie*
- M. **JACQUIET Philippe**, *Parasitologie et maladies parasitaires*
- Mme **LACROUX Caroline**, *Anatomie pathologique, animaux d'élevage*
- Mme **LETRON-RAYMOND Isabelle**, *Anatomie pathologique*
- M. **LEFEBVRE Hervé**, *Physiologie et thérapeutique*
- M. **MAILLARD Renaud**, *Pathologie des ruminants*
- Mme **MEYNADIER Annabelle**, *Alimentation animale*

**PROFESSEURS 2<sup>ème</sup> CLASSE**

- Mme **CAMUS Christelle**, *Biologie cellulaire et moléculaire*
- M. **CORBIERE Fabien**, *Pathologie des ruminants*
- Mme **DIQUELOU Armelle**, *Pathologie médicale des équidés et des carnivores*
- M. **MATHON Didier**, *Pathologie chirurgicale*
- M. **MOGICATO Giovanni**, *Anatomie, imagerie médicale*
- M. **NOUVEL Laurent**, *Pathologie de la reproduction*
- Mme **PAUL Mathilde**, *Epidémiologie, gestion de la santé des élevages avicoles*
- M. **VOLMER Romain**, *Microbiologie et infectiologie*

## MAITRES DE CONFERENCES HORS CLASSE

- M. **BERGONIER Dominique**, *Pathologie de la reproduction*  
Mme **BIBBAL Delphine**, *Hygiène et industrie des denrées alimentaires d'origine animale*  
M. **JAEG Jean-Philippe**, *Pharmacie et toxicologie*  
M. **LYAZRHI Faouzi**, *Statistiques biologiques et mathématiques*  
Mme **PALIERNE Sophie**, *Chirurgie des animaux de compagnie*  
Mme **PRIYMENKO Nathalie**, *Alimentation*

## MAITRES DE CONFERENCES CLASSE NORMALE

- M. **ASIMUS Erik**, *Pathologie chirurgicale*  
Mme **BRET Lydie**, *Physique et chimie biologiques et médicales*  
Mme **BOUHSIRA Emilie**, *Parasitologie, maladies parasitaires*  
M. **CARTIAUX Benjamin**, *Anatomie, imagerie médicale*  
M. **COMBARROS Daniel**, *Dermatologie vétérinaire*  
M. **CONCHOU Fabrice**, *Imagerie médicale*  
Mme **DANIELS Hélène**, *Immunologie, bactériologie, pathologie infectieuse*  
Mme **DAVID Laure**, *Hygiène et industrie des aliments*  
M. **DIDIMO IMAZAKI Pedro**, *Hygiène et industrie des aliments*  
M. **DOUET Jean-Yves**, *Ophthalmologie vétérinaire et comparée*  
M. **FERCHIOU Ahmed**, *Economie de santé des bovins*  
Mme **FERRAN Aude**, *Physiologie*  
M. **FUSADE-BOYER Maxime**, *Microbiologie et infectiologie*  
M. **GAIDE Nicolas**, *Anatomie pathologique*  
Mme **GRANAT Fanny**, *Biologie médicale animale*  
Mme **JOURDAN Géraldine**, *Anesthésie, analgésie*  
M. **JOUSSERAND Nicolas**, *Médecine interne des animaux de compagnie*  
Mme **LALLEMAND Elodie**, *Chirurgie des équidés*  
Mme **LAVOUE Rachel**, *Médecine Interne*  
M. **LE LOC'H Guillaume**, *Médecine zoologique et santé de la faune sauvage*  
M. **LIENARD Emmanuel**, *Parasitologie et maladies parasitaires*  
Mme **MEYNAUD-COLLARD Patricia**, *Pathologie chirurgicale*  
Mme **MILA Hanna**, *Elevage des carnivores domestiques*  
M. **VERGNE Timothée**, *Santé publique vétérinaire, maladies animales réglementées*  
Mme **WARET-SZKUTA Agnès**, *Production et pathologie porcine*

## INGENIEURS DE RECHERCHE

- M. **AUMANN Marcel**, *Urgences, soins intensifs*  
M. **AUVRAY Frédéric**, *Santé digestive, pathogénie et commensalisme des entérobactéries*  
M. **CASSARD Hervé**, *Pathologie des ruminants*  
M. **CROVILLE Guillaume**, *Virologie et génomique cliniques*  
Mme **DIDIER Caroline**, *Anesthésie, analgésie*  
M. **DELPONT Mattias**, *Clinique Aviaire*  
Mme **DUPOUY GUIRAUTE Véronique**, *Innovations thérapeutiques et résistances*  
Mme **GAILLARD Elodie**, *Urgences, soins intensifs*  
Mme **GEFFRE Anne**, *Biologie médicale animale et comparée*  
Mme **GRISEZ Christelle**, *Parasitologie et maladies parasitaires*  
Mme **JEUNESSE Elisabeth**, *Bonnes pratiques de laboratoire*  
Mme **LAYSSOL-LAMOUR Catherine**, *Imagerie Médicale*  
Mme **POUJADE Agnès**, *Anatomie pathologique Vétérinaire*  
Mme **PRESSANTI Charline**, *Dermatologie vétérinaire*  
M. **RAMON PORTUGAL Felipe**, *Innovations thérapeutiques et résistances*  
M. **REYNOLDS Brice**, *Médecine interne des animaux de compagnie*  
Mme **ROUCH BUCK Pétra**, *Médecine préventive*  
Mme **SAADA Chloé**, *Gestion intégrée de la santé des ruminants*

Mise à jour le 01/09/2023



## REMERCIEMENTS

**À Mme. Christelle CAMUS, Directrice de cette thèse,**

Professeure à l'École Nationale Vétérinaire de Toulouse,  
*Biologie cellulaire et moléculaire,*

Qui m'a accueillie avec bienveillance pour ce travail de thèse.

Merci pour votre disponibilité, votre aide et votre réactivité.

Merci d'avoir cru en moi et en ce sujet atypique.

Je vous en suis sincèrement reconnaissante.

**À Mme. Nathalie Bourges Abella, Présidente du jury de cette thèse,**

Professeure à l'École Nationale Vétérinaire de Toulouse,  
*Histologie et anatomie pathologique,*

Pour avoir accepté de présider le jury d'une thèse originale s'éloignant (un peu) de l'histologie,

Veillez trouver ici l'expression de mes remerciements respectueux.

**À M. Nicolas Gaide, Assesseur de cette thèse**

Maître de conférence à l'École Nationale Vétérinaire de Toulouse,  
*Anatomie pathologique,*

Merci d'avoir accepté de participer au jury de cette thèse,

Veillez trouver ici l'expression de mes sincères remerciements.

**À l'ensemble du jury,**

Merci à tous pour votre réactivité et votre gentillesse.

J'espère sincèrement que le sujet vous aura plu et intéressé.



## TABLE DES MATIÈRES

<b>TABLE DES ILLUSTRATIONS.....</b>	<b>11</b>
<b>INTRODUCTION : QUE SONT LES SALAMANDRES ?.....</b>	<b>13</b>
<b>I. LA SALAMANDRE : UN SYMBOLE DE RÉSISTANCE.....</b>	<b>17</b>
1. Une créature mythique pouvant vivre dans les flammes.....	17
2. Un symbole du juste, de la foi indestructible face à l'ardeur des passions.....	21
2.1. L'emblème de François Ier.....	21
2.2. La salamandre et le christianisme.....	25
3. Une réalité toute autre.....	28
3.1. L'habitat aquatique.....	28
3.2. La peau comme barrière d'échanges gazeux.....	29
<b>II. D'INCROYABLES CAPACITÉS DE RÉGÉNÉRATION.....</b>	<b>31</b>
1. Un esprit Élémentaire du feu.....	31
2. Un symbole de régénération.....	35
2.1. La laine incombustible.....	35
2.2. Le phénix et la salamandre.....	37
2.3. Le feu intérieur.....	37
3. Une faculté de régénération hors-du-commun : un modèle d'étude.....	39
3.1. La régénération des membres et de la queue.....	40
3.1.1. Réaction de la plaie et établissement d'un environnement initial.....	42
3.1.2. Formation d'un blastème.....	43
3.1.3. Comparaison de la régénération entre les espèces.....	45
3.2. La régénération du système nerveux.....	48
3.2.1. Section spinale consécutive aux amputations de la queue.....	48
3.2.2. Exérèse de tissu cérébral.....	49
<b>III. UN AMPHIBIEN CHIMISTE.....</b>	<b>51</b>
1. Une créature fantastique pouvant décimer un village entier par son poison....	51
2. Un animal au souffle empoisonné pouvant exercer son pouvoir funeste à distance.....	54
3. Une production de mucus neurotoxique.....	57
3.1. Aposématisme.....	57
3.2. Alcaloïdes stéroïdiens.....	59
3.2.1. Production par des glandes cutanées.....	59
3.2.2. Description des alcaloïdes.....	61
3.2.3. Effets toxiques anti prédateurs.....	62
3.2.4. Effets antimicrobiens.....	63

3.2.5. Intérêt pour la recherche.....	63
<b>DISCUSSION.....</b>	<b>65</b>
<b>CONCLUSION.....</b>	<b>69</b>
<b>BIBLIOGRAPHIE.....</b>	<b>71</b>

## TABLE DES ILLUSTRATIONS

Figure 1 : Photographie de l'amplexus de salamandre tachetée (Fahr 2020).....	14
Figure 2 : Différents stades de développement chez la salamandre tachetée.....	15
Figure 3 : Salamèche (Pokémon 1995).....	19
Figure 4 : Illustration de la salamandre de François Ier (Mino 2022).....	21
Figure 5 : Médaille de François Ier montrant la salamandre dans les flammes (Mino 2022).....	21
Tableau 1 : Théorie des humeurs.....	32
Figure 6 : Roche brute d'amiante (INRS 2022).....	36
Figure 7 : <i>Ambystoma mexicanum</i> (Museum Histoire Naturelle 2020).....	40
Figure 8 : Développement du blastème lors d'amputation de membre (McCusker, Bryant, Gardiner 2015).....	41
Figure 9 : Schéma des réactions précoces immédiates post-amputation influençant la formation de l'épiderme sur la plaie (Bassat, Tanaka 2021).....	42
Figure 10 : Schéma des différents événements participant à la formation du blastème (Bassat, Tanaka 2021).....	44
Figure 11 : Arbre phylogénétique de l'ordre Caudata (Projet Méta-Morphose 2023).....	45
Figure 12 : Étapes et durée relative des stades de régénération des membres chez huit espèces de Salamandroidae de 3 familles différentes (Dwaraka, Voss 2021)....	46
Figure 13 : Illustration Pokémon.....	55
Figure 14 : Illustration de l'aposématisme.....	57
Figure 15 : Photographies de salamandres alpines.....	58
Figure 16 : Coupe de derme de <i>Salamandra lanzai</i> (Brizzi et al. 2001).....	60
Figure 17 : Visualisation des glandes parotoïdes chez <i>Salamandra salamandra</i> .....	60
Figure 18 : <i>Salamandra salamandra</i> sécrétant un poison cutané contenant les alcaloïdes neurotoxiques (Tim Lüddecke et al. 2018).....	61
Figure 19 : SAM (Tim Lüddecke et al. 2018).....	62



## INTRODUCTION : QUE SONT LES SALAMANDRES ?

Les salamandres appartiennent à la classe des Amphibiens et à l'ordre des Urodèles (Caudata ou Urodela, du grec oura signifiant "queue" et delos "visible"). C'est André Duméril (1774-1860), zoologiste français, qui inventera ce terme en 1806. Il fait référence à la persistance de la queue à l'état adulte après la métamorphose. On dénombre actuellement 738 espèces d'urodèles dans le monde, réparties en 9 familles et en 70 genres (Serre Collet, Hulot 2019). Les salamandres quant à elles, appartiennent à la superfamille des Salamandroidae, à la famille des *Salamandridae*, à la sous-famille des *Salamandrinae* et au genre *Salamandra* (Inventaire National du Patrimoine Naturel 2024). Le genre *Salamandra* comprend 6 espèces (American Museum of Natural History 2023):

- *Salamandra algira*
- *Salamandra atra*
- *Salamandra corsica*
- *Salamandra infraimmaculata*
- *Salamandra lanzai*
- *Salamandra salamandra*

Ces espèces se rencontrent en Europe centrale, Europe du Sud, Afrique du Nord et au Moyen-Orient.

Seules quatre espèces de salamandres sont présentes en France (Serre Collet, Hulot 2019, p. 53) :

- la salamandre tachetée (*Salamandra salamandra*), la plus commune, divisée en trois sous-espèces :
  - la salamandre tachetée nominale (*Salamandra salamandra salamandra*), présente dans le sud-est
  - la salamandre tachetée terrestre (*Salamandra salamandra terrestris*), présente partout sur le territoire sauf en Corse
  - la salamandre tachetée fastueuse (*Salamandra salamandra fastuosa*), cantonnée dans les Pyrénées centrales et occidentales
- la salamandre de Corse (*Salamandra corsica*)
- la salamandre de Lanza (*Salamandra lanzai*), localisée exclusivement dans les Alpes

- la salamandre noire (*Salamandra atra*), évoluant dans le même biotope que la salamandre de Lanza

Les salamandres, comme la plupart des urodèles, ont un cycle biphasique. La première étape de leur développement se réalise en milieu aquatique où sont pondus les œufs ou déposées les larves. La plupart réalisent une métamorphose pour rejoindre le milieu terrestre. Certaines espèces se sont affranchies du milieu aquatique et leurs larves naissent directement sur terre (Serre Collet, Hulot 2019, p. 12-13).

Toutes ces salamandres sont terrestres et la reproduction vivipare a lieu sur terre. Selon les espèces, la reproduction a lieu au printemps et/ou à l'automne, en général de nuit après la pluie. La reproduction a lieu en amplexus "brachial" ou "dorso-ventral" c'est-à-dire que le mâle monte sur le dos de la femelle et s'accroche à elle avec ses pattes et sa queue (Figure 1). Une fois la femelle immobilisée, le mâle glisse sous elle et dépose au sol un spermatophore. Toujours enlacée par le mâle, la femelle doit se redresser sur ses postérieurs, abaisser son cloaque et prélever la capsule de sperme. L'amplexus dure en moyenne entre 2 et 6 minutes (Serre Collet, Hulot 2019, p. 53-66).



Figure 1 : Photographie de l'amplexus de salamandre tachetée (Fahr 2020)

Le lieu de mise-bas dépend du mode de viviparité. La salamandre tachetée nominale, la salamandre tachetée terrestre et la salamandre de Corse mettent bas des larves en milieu aquatique. Les autres espèces de salamandres françaises ont des larves qui se métamorphosent en elles. Les nouveaux-nés naissent sur terre, sans branchies (Figure 2) (Serre Collet, Hulot 2019, p. 53-66).



Figure 2 : Différents stades de développement chez la salamandre tachetée

A : Larve de *Salamandra salamandra* (André Chatroux 2002)

B : *Salamandra salamandra* juvénile (Gllawm 2018)

C : *Salamandra salamandra* adulte (Bouke ten Cate 2018)

Les urodèles sont des carnivores se nourrissant principalement de petits invertébrés. La recherche de proies se fait dans l'eau ou sur terre majoritairement grâce à l'odorat. Les salamandres ont également de nombreux prédateurs : oiseaux, mammifères, reptiles, insectes et autres amphibiens (Serre Collet, Hulot 2019, p. 70-73).

Les individus appartenant à l'ordre des Urodèles sont des animaux ectothermes, c'est-à-dire que leur température corporelle dépend de celle du milieu extérieur. Contrairement aux reptiles, les salamandres minimisent plutôt les variations de température corporelle. Par fortes chaleurs, elles ont tendance à se protéger du soleil et à chercher la fraîcheur. En hiver, la diminution de la photopériode déclenche un processus migratoire permettant aux salamandres de trouver un abri pour hiberner. L'élévation de la température environnementale à la fin de l'hiver permet une reprise rapide (quelques heures) des fonctions physiologiques (Serre Collet, Hulot 2019, p. 14).

En France, tous les urodèles sont protégés par la loi du 10 juillet 1976 interdisant "la destruction ou l'enlèvement des œufs, de même que la destruction, la mutilation, la capture ou l'enlèvement et la naturalisation ; que les animaux soient vivants ou morts, leur transport, colportage, utilisation, mise en vente ou achat ; enfin la destruction, l'altération ou la dégradation des milieux particuliers à ces espèces" (Légifrance 1976).

La fragmentation et la destruction des zones humides sont l'une des causes de la diminution majeure des populations. Hormis la salamandre tachetée, les salamandres en France sont en danger de disparition ou vulnérables (UICN France 2015). Différentes causes jouent en la défaveur des urodèles : l'assèchement et le drainage des zones humides et des terres agricoles, une sylviculture intensive, des loisirs ravageurs comme le canyoning et le rafting, la pollution des eaux, l'introduction d'espèces exotiques invasives comme par exemple l'écrevisse de Louisiane (*Procanbarus clarkii*), l'introduction de pathogènes tel que le chytride *Batrachochytrium salamandrivorans* (Bsal) provenant d'Asie de l'est et contaminant les espèces européennes...

Des structures de conservation se développent et permettent un recensement des populations et de leur état de santé. Des recherches sont également menées afin de soigner les urodèles. La sensibilisation et la mise en place de structures locales permettent d'améliorer la protection de ces petits amphibiens (Serre Collet, Hulot 2019, p. 98-140).

Bien que réelle, la salamandre est entourée de croyances appartenant au folklore. Le psychologue C.G Jung a donné le nom d' "archétype" aux personnages apparaissant fréquemment dans les contes et légendes de nombreux pays - tels que les géants, les nains, les sirènes etc. - qui sont associés à des fonctions spécifiques. Ils sont "des résidus archaïques, des formes psychiques qu'aucun incident de la vie de l'individu ne peut expliquer et qui semblent innées, originelles, et constituer un héritage de l'esprit humain" (Jung 1964). L'archétype est ainsi un symbole culturel connu et aisément reconnaissable grâce à des caractéristiques spécifiques.

L'objet de ma thèse est de confronter les croyances issues de l'imaginaire collectif avec la biologie des salamandres. Cette étude sera limitée au continent européen pour des raisons de disponibilité des sources et informations.

## I. LA SALAMANDRE : UN SYMBOLE DE RÉSISTANCE

### 1. Une créature mythique pouvant vivre dans les flammes

La particularité la plus célèbre de la salamandre est celle de la résistance au feu. Dans l'imaginaire collectif, la salamandre est une créature mythique qui peut vivre dans les flammes voire s'en nourrir. Cette association au feu est même retrouvée dans un autre nom vernaculaire de la salamandre tachetée *Salamandra salamandra* qui est appelée "salamandre de feu".

La première apparition du caractère ignifuge de la salamandre dans les textes semble dater de la Grèce antique. Dans son encyclopédie *Histoire naturelle*, Pline l'Ancien la décrit comme un "animal de la forme d'un lézard, au corps étoilé, et qui ne paraît jamais que [durant] les grandes pluies ; et disparaît dans le beau temps. Il est tellement froid, qu'il éteint le feu par son contact, comme ferait la glace" (Pline l'Ancien 74apr. J.-C.a, liv. X). Ce qui est intéressant à relever est le mélange d'éléments concrets et réels avec ce fabuleux don de résistance aux flammes. Il n'y a pas de césure entre la salamandre observable et la créature imaginaire. Le mythe se raccroche à la réalité pour donner un caractère surnaturel mais plausible aux salamandres.

Claudius Aelianus (vers 175 - 235) plus connu sous le nom d'Aelian, était un auteur romain et un professeur de rhétorique. Il est l'auteur de l'ouvrage *De Natura Animalium*. Aelian y décrit de nombreux animaux, réels ou imaginaires, sans généralement faire de distinction entre les deux. À l'instar de Pline l'Ancien dans son *Historia naturalis*, Aelian s'appuie sur un ensemble d'auteurs grecs et romains anciens, ainsi que sur des récits de voyageurs et des mythes (Badke 2022). Dans son livre 2, il écrit : "La salamandre n'est pas une de ces créatures qui naissent du feu, comme les soi-disant "mouches du feu", mais elle est aussi audacieuse qu'elles, elle rencontre la flamme et la combat comme une ennemie" (Aelian 175apr. J.-C., chap. 31). On retrouve ici la capacité de résistance au feu déjà décrite il y a un siècle. Cependant pour Aelian, la salamandre ne naît pas ni ne vit dans le feu - puisqu'elle cherche à l'éteindre. Il s'agirait ici d'une capacité incroyable à se battre

contre les flammes et à pouvoir les éteindre plutôt qu'un "simple" lieu de vie. Sa capacité à résister au feu n'est plus une caractéristique neutre mais s'intègre à une personnalité.

Bien que la rumeur remonte à l'Antiquité, la capacité des salamandres à résister voire éteindre le feu s'est propagée à travers les âges et a été illustrée par de nombreux auteurs.

Les écrivains du Moyen-Âge reprennent ce pouvoir magique à foison (Marty-Dufaut 2005, p. 126, 127). Pour eux, comme pour leurs prédécesseurs, la salamandre peut non seulement vivre dans les flammes mais elle peut aussi éteindre le feu. Isodore de Séville, ecclésiastique du XVII<sup>e</sup> siècle, écrit dans ses *Etymologies* :

*"Ista contra incendia repugnans,  
ignes sola animalium extinguit; uiuit  
enim in mediis flammis sine dolore  
et consumnatione, et non solum  
quia non uritur, sed extinguit  
incendium"*

"Elle combat les incendies, elle est  
la seule bête capable d'éteindre le  
feu; elle se trouve au milieu des  
flammes sans douleur et reste  
indemne, et non seulement elle en  
sort mais elle éteint le feu"

De la même façon, Pierre de Beauvais, écrivain et poète du XIII<sup>e</sup> siècle, ajoute dans son *Bestiaire* que :

*"S'y elle chiest en aucun feu par  
aventure et soit bien ardent, li feu  
estaidra erraument"*

"Si par hasard elle tombe dans un  
feu bien ardent, le feu s'éteindra  
aussitôt"

Dans ces deux extraits, le feu semble représenter un ennemi pour la salamandre puisqu'elle le combat pour l'éteindre. Cette croyance s'oppose d'une certaine façon à d'autres auteurs qui affirment que le feu est son milieu de vie. En effet, l'auteur anonyme du *Rosarius* qualifie même cette propriété de "merveilleuse" :

"En feu vit sans corrupcion,  
Merveilleuse condicïon,  
Flamme et chaleur de feu refrain,  
Mes plus comme glace l'estaint"

"Elle vit dans le feu,  
Merveilleuse condition.  
Elle ne craint ni la flamme ni la chaleur  
Comme de la glace elle l'éteint"

La contradiction dans les critères de résistance au feu est intéressante. Pourquoi la salamandre éteindrait le feu dans lequel elle est capable de vivre ? Ces mythes peuvent d'ailleurs sembler incohérents, et ne sont peut-être pas à prendre à

la lettre : la raison pour laquelle la salamandre vivrait dans le feu qu'elle éteint n'est, à ce jour, pas évidente.

Encore une fois, la salamandre n'est pas décrite physiquement mais par des propriétés hors du commun. La magie qui entoure sa réputation devient part entière voire exclusive de la description de ce petit amphibien. Les salamandres deviennent ainsi plus proches des créatures fantastiques et imaginaires que de la faune terrestre.

Cette capacité à vivre dans les flammes est encore rapportée dans des ouvrages actuels, notamment dans plusieurs dictionnaires dont celui de l'Académie Française "on attribuait autrefois aux salamandres la faculté de vivre dans le feu" (Académie française 2019).

D'autres livres à destination du grand public - pour enfants, adolescents ou adultes - continuent de cultiver le mythe de la résistance au feu des salamandres. Leur description se fait largement dans les bestiaires fantastiques : "La salamandre est si froide que, quand elle rampe dans les flammes, elle éteint le feu" ou encore "Les salamandres ont coutume de se réchauffer dans la lave au pied des volcans. C'est là, dans une montagne ardente que [...] vivaient les salamandres." (The Templar Company 2006, chap. VII). D'autres ouvrages, plutôt portés sur la magicologie récréative rapprochent la salamandre des dragons : "*Draco salamandra*", présentée comme le plus petit des dragons célèbre pour vivre dans le feu (Professeur John Topsell, Malone, Pernerle 2007, p. 42, 43).

Cette capacité de résistance au feu est d'ailleurs véhiculée dans notre culture contemporaine par des représentations populaires. Salamèche (Figure 3) est un célèbre Pokémon de type feu dont le nom et l'apparence du corps peuvent se rapprocher de la salamandre (Pokémon 1995).



Figure 3 : Salamèche (Pokémon 1995)

Rares sont les textes niant cette fabuleuse capacité de résistance aux flammes. Pline L'Ancien est d'ailleurs revenu sur ses mots dans un autre livre de son *Histoire Naturelle* : "Quant aux propriétés que les mages lui attribuent contre les incendies, attendu que c'est le seul animal qui éteigne le feu, si elles étaient vraies, Rome en aurait déjà fait l'expérience. Sextius [...] nie qu'elle éteigne le feu." (Pline l'Ancien 74apr. J.-C.b, liv. XXVIII). Une distinction est donc faite entre le reptile légendaire et l'amphibien visible même si la légende continue à être répandue et entretenue.

Par son association au feu, la salamandre revêt également une dimension symbolique. Ses capacités fantastiques de résistance aux flammes ont servi à illustrer diverses vertus comme par exemple celle de la foi.

## 2. Un symbole du juste, de la foi indestructible face à l'ardeur des passions

La salamandre a également été utilisée comme symbole de résistance au feu des passions. Cet animal a donc été associé à des valeurs morales fondamentales. En héraldique, elle représente la constance et la justice.

### 2.1. L'emblème de François I<sup>er</sup>

À la Renaissance, François d'Angoulême, plus connu sous le nom de François I<sup>er</sup>, roi français du XVI<sup>e</sup> siècle, choisit la salamandre comme emblème lors de son accession au trône (Figure 4).



Figure 4 : Illustration de la salamandre de François I<sup>er</sup> (Mino 2022)

La salamandre au milieu des flammes était déjà présente dans la famille de François d'Angoulême. En effet, une médaille datant de son enfance a été retrouvée en 1504 (Figure 5), portant la salamandre accompagnée des mots "*Nutrisco al buono stingo el reo*" pouvant se traduire comme "Je me nourris du bon [feu] et éteins le mauvais" (Petey-Girard et al. 2015, p. 79).



Figure 5 : Médaille de François I<sup>er</sup> montrant la salamandre dans les flammes (Mino 2022)

Ce *motto*, parfois reformulé comme “*Nutrisco et extinguo*”, “*Nutrior extinguo*”, “*Vivifio extinguo*” ou “*Nutrisco il buono, et spnego il reo*” fut interprété de plusieurs manières.

Une des premières interprétations de cette devise est présentée par Paolo Giovio, médecin, écrivain et ecclésiastique italien du XVI<sup>e</sup> siècle qui écrit dans son *Dialogo dell'impese militari e amorse* (1556) : “François I<sup>er</sup>, comme l’y engageait son jeune âge, changea la fierté des entreprises de guerre en douceur et gaieté amoureuses. Pour signifier qu’il brûlait de ces passions et qu’elles lui plaisaient au point d’oser revendiquer s’en nourrir, il portait la salamandre qui, alors qu’elle est au milieu des flammes, ne se consume pas - avec le *motto* italien “*Mi nutrisco*”. Une qualité propre de cet animal est en effet de répandre l’humeur froide de son corps sur les braises, d’où vient qu’il ne craint pas la force du feu mais plutôt le tempère et l’éteint. Et il fut bien vrai que ce généreux et très humain roi ne resta jamais sans amour, se révélant très ardent et très libéral connaisseur d’hommes vertueux et, comme la salamandre, d’âme indomptée contre la fortune dans toutes les péripéties militaires ; et cette invention vint de sa très noble intelligence” (Paolo Giovio 1556). La salamandre semble symboliser la domination de l’amour et de la paix sur le feu de la guerre. En effet, le règne de François I<sup>er</sup> est marqué par une prospérité des arts et des lettres en France.

D’autres interprétations de la devise sont présentées par Antonio Riccardi, premier imprimeur en Afrique du Sud, qui écrit dans son *Commentaria symbolica* : “La salamandre reposant dans les flammes, symbole du roi de France François, signifie que le roi détruit les méchants et nourrit les bons” (Antonio Riccardi 1591). Ou encore par Simeoni, humaniste de la Renaissance, qui précise dans un manuscrit autographe : “Et finalement s’il a esté prudent et sage contre la bonne fortune et [si] Charles le Cinquième [...] confessera de n’avoir jamais rencontré ni un plus sage, ni plus brave, ni plus louable Prince que le Roy François, par quoy il pouvait raisonnablement user de la Salamandre en sa Devise avec le dicton “*Nutrisco et extinguo*”, voulant montrer qu’il estoit nay (non obstant quelque autre interprétation qu’on lui baille) pour nourrir la vertu et esteindre le vice, tout ainsy que la Salamandre avec l’humidité de son corps esteint le feu, ou tellement le modère qu’elle se nourrit en icelui” (Gabriel Simeoni 1556). Selon ces écrivains, la salamandre représenterait davantage la force de la puissance royale. À l’instar de la

salamandre, François I<sup>er</sup> triomphe du vice représenté par le feu. Cette symbolique permet d'amplifier le pouvoir divin accordé au roi (Petey-Girard et al. 2015, p. 82).

Cependant, les interprétations successives développées au XVI<sup>e</sup> siècle ne concordent pas exactement entre elles. C'est d'ailleurs ce que semble relever Simeoni lorsqu'il écrit "non obstant quelque autre interprétation qu'on lui baille". Il est probable que le sens même de la devise originelle ait été perdu avec l'histoire. Le *motto* peut être lu et compris de différentes manières et varier ainsi entre diverses nuances conceptuelles. La noblesse du souverain peut ainsi être louée selon différentes considérations : plutôt avoir une conduite vertueuse et s'éloigner des vices, développer l'amour divin plutôt que les passions charnelles, instaurer la paix et maintenir la justice, ou au contraire rester invaincu, impartial et inébranlable en temps de troubles.

Face à la diversité des interprétations possibles, Gabriele Mino, philologue contemporain, formule une hypothèse quant au sens originel de la devise ainsi qu'à la symbolique initiale de la salamandre. L'œuvre *Hypnerotomachia Poliphili* (Songe de Poliphile) de Francesco Colonna édité à Venise en 1499 serait vraisemblablement la source de l'emblème de François I<sup>er</sup> (Mino 2022).

Ce roman philosophique a été présenté à la cour d'Angoulême par le franciscain François Demoulins de Rochefort. Ce dernier était le précepteur du jeune François d'Angoulême, conseiller et confident de sa mère Louise de Savoie et de sa sœur Marguerite. Demoulins, homme de culture influent à la cour, connaissait particulièrement bien l'*Hypnerotomachia*. Il a rédigé vers 1510 un petit traité sur les vertus cardinales pour Louise de Savoie dans lequel figurent des illustrations semblables à celles présentes dans le roman de Francesco Colonna. De plus, il a publié une version française de l'œuvre en 1546.

Dans l'ouvrage *Hypnerotomachia Poliphili*, Poliphile, protagoniste et narrateur du roman, représente le philosophe et amant qui se voue à la conquête de l'aimée, Polia, figure de la sagesse. Cette quête représente un conflit érotique qui fait succéder des états de passion tumultueuse ou de sereins plaisirs amoureux dans l'âme de Poliphile. Cette oscillation est représentée par la métaphore du feu :

Poliphile essaie de l'éteindre quand il est déchaîné et destructeur ou s'en nourrit lorsqu'il est doux et procure de l'apaisement.

Certains passages de l'œuvre philosophique, tant par le fond que par la forme, entrent en résonance avec le thème exprimé par les médailles. Nous pouvons citer en exemple le passage suivant :

*"[...] quel medesimo uroso foco, nel quale per essa [Polia] tanto duramente me nutrisco et consumantime ardo [...]. Gia mai io mi moro vivendo, et vivende non mi sento vita, io sum alacre tristantime, et non me tristo, et io vo poenando, me consumo in flamma nutrientime, et la exuberante flamma augmenta, et ardendo quale oro nel forte cemento trovome salido giacio.*

[...] cette même flamme ardente, dans laquelle, pour [Polia], je me nourris si douloureusement, me consumant tout entier dans l'incendie [...]. Désormais, je meurs en vivant et, vivant, je ne me sens pas vivre, heureux dans la tristesse, je souffre dans la joie, je me consume dans la flamme et, brûlant comme l'or dans le dur amalgame, je me retrouve glace solide.

La phrase "*tanto duramente me nutrisco et consumantime ardo*" trouve son parallèle avec la devise de François I<sup>er</sup> "Nutrisco al buono roistingo el reo". Le sens de la devise peut ainsi être interprété selon les connaissances apportées par Demoulins. Il s'agirait plutôt du double feu de l'amour qui brûle ou nourrit l'âme de Poliphile tout au long de sa rêverie. Demoulins a certainement considéré François I<sup>er</sup> comme un amoureux honnête de la Sagesse, but spirituel "pur", convenable pour un jeune noble. Avec la symbolique de la salamandre, il le met en garde contre les passions charnelles, indignes de son rang.

La devise et symbolique primaire de la salamandre de François I<sup>er</sup> est ainsi une invitation à se nourrir du feu doux de l'amour et de la sagesse et à réfréner les appétits enflammés, irrationnels et vains (Petey-Girard et al. 2015, p. 84-87). La salamandre représente la tempérance.

L'utilisation de l'image de la salamandre comme représentante de la foi ne se rencontre pas uniquement dans le cas de François I<sup>er</sup> mais est étendue à la foi chrétienne dans sa globalité.

## 2.2. La salamandre et le christianisme

Par sa capacité de résistance au feu, la salamandre symbolise pour le chrétien la foi, le triomphe du Bien sur le feu du Mal. Cette représentation forte de sens est développée depuis l'Antiquité.

Saint-Augustin (354-430) était un philosophe et théologien chrétien romain ayant vécu en province romaine d'Afrique. Il est notamment connu pour son ouvrage *La Cité de Dieu*, œuvre influente à son époque et pendant le Moyen Âge. Il y est question de théologie, de politique mais également du sens de l'Histoire. Il y écrit : "Ainsi, la salamandre vit dans le feu, comme l'ont constaté les naturalistes, et si certaines montagnes célèbres de Sicile ont été continuellement en feu depuis la plus lointaine antiquité jusqu'à aujourd'hui, et sont restées entières, ce sont là des exemples suffisamment convaincants que tout ce qui brûle n'est pas consumé" (Saint Augustin 413apr. J.-C., chap. 4). Le feu est un élément omniprésent dans la Bible, représentant à la fois la purification et le châtement de Dieu. Saint-Augustin se sert de la salamandre comme preuve de la résistance de l'âme aux supplices des Enfers. Il ajoute également : "Pourquoi devrais-je démontrer sinon pour convaincre les incrédules qu'il est non seulement possible que les corps humains, animés et vivants ne se défassent jamais et ne se dissolvent pas avec la mort, mais encore durent dans les tourments du feu éternel ? Car il ne leur plait pas que nous attribuions ce prodige à l'omnipotence du Tout-Puissant, ils prient que nous le démontrions au moyen de quelque exemple. Nous répondons à ceux-là qu'effectivement, certains animaux, corruptibles parce que mortels, vivent, pourtant, au milieu du feu." (Saint Augustin 413apr. J.-C., chap. 4). La salamandre représente ainsi la foi du chrétien et apporte apaisement aux craintes des croyants.

Cette association de résistance au feu avec la foi chrétienne est également développée au Moyen Âge. Josy Marty-Dufaut, ancienne professeure de Lettres, a publié en 2005 un recueil de textes datant du Moyen Âge. Pour le chrétien de l'époque, la salamandre représenterait l'homme bon et juste (Marty-Dufaut 2005, p. 128).

De nombreux auteurs médiévaux ont utilisé ce symbole pour glorifier la foi. Les auteurs de bestiaires prennent en exemple des récits bibliques, et en particulier

le passage de l'Ancien Testament dans lequel de jeunes hébreux jetés au brasier sous l'ordre de Nabuchodonosor, grand roi de Babylone, en sortent sains et saufs. Pierre de Beauvais reprend cette référence et ajoute l'exploit de Daniel le Prophète qui échappa - non au feu - à la fosse aux lions ainsi que la prouesse de Paul l'Apôtre le martyr (retranscrit et traduit par Marty-Dufaut 2005, p. 128) :

<p><i>“ Cette beste senefie les justes et les homes de Dieu. Sicomme Ananias fu en la fournaise ardant et Azarias et Missael que li feus n’atoucha onques, ainz s’en issirnttout sain, noient brulé, si comme Daniel le Prophete escalire et saint Pous li Apostres : tout li saint estaindrent le feu par foi, il estouperent les bouches des lyons, c’est à dire il seurmontent les cruentez des tirane. “</i></p>	<p>“ Cette bête symbolise les justes et les hommes de Dieu. Si comme Ananias qui fut jeté dans un feu ardent et Azarias et Misael que le feu ne toucha pas, mais qu’au contraire ils en sortirent sains et sans brûlures, ainsi que le déclare le prophète Daniel, et de même l’apôtre saint Paul qui dit que tous les saints ont éteint le feu par la foi et ont fermé la gueule des lions, c’est dire s’ils surmonteront la cruauté des tyrans. ”</p>
--	---

Guillaume Clerc reprend cette symbolique en y ajoutant une part de dichotomie entre le Bien et le Mal. La salamandre permet de décrire les péchés comme la luxure et le vice tout en vantant la foi indestructible (retranscrit et traduit par Marty-Dufaut 2005, p. 128-129):

<p><i>Iceste beste senefie Le prodome de bone vie, Qui tant est de tres leal fei, Qu’il esteint, tot environ sei, Le feu et l’ardor de la luxure Et des vices la grande ardure. [...] El feu fut mis Ananias, Misael et Azarias, Onques de riens maumis n’i furent, Por ce qu’en boene fei s’esturent.</i></p>	<p>Cette bête symbolise Le sage de sainte vie Qui a une foi si grande Qu’il éteint tout autour de lui Le feu et l’ardeur de la luxure Et le grand embrasement des vices [...] Dans le feu furent jetés Ananias Misael et Azarias Il ne leur arrivera rien Parce qu’ils gardèrent la foi.</p>
--	--

Ainsi, l'incroyable capacité de résistance au feu de la salamandre a été répandue depuis l'Antiquité. Ce lien étroit avec les flammes a donné une portée symbolique à cet animal : la salamandre n'est plus une simple créature à l'allure de reptile pouvant vivre dans le feu mais est devenue un emblème de la foi chrétienne. Dans quelle mesure ces légendes se rapprochent-elles de la biologie de la salamandre ?

### 3. Une réalité toute autre

Malgré les légendes tenaces prêtées à la salamandre, cette dernière reste un amphibien dépourvu de toute résistance aux flammes.

Certains auteurs ont même tenté de réfuter ces rumeurs grâce à des observations empiriques. Le médecin Sir Thomas Browne (1605-1682), indique dans son livre *Pseudodoxia epidemica* publié en 1646 que malgré les dires communes sur la capacité de la salamandre à éteindre le feu, il aurait “déterminé par l’expérience qu’elle est si loin de venir à bout des charbons ardents, qu’elle y meurt immédiatement”. Il ajoute que la salamandre produit un mucus cutané capable de la protéger du feu pendant une courte période “mais lorsque cette [protection] est consommée, elle n’y peut résister davantage” (Sir Thomas Browne 1650).

#### 3.1. L’habitat aquatique

Effectivement, même si certaines espèces se sont affranchies d’une évolution biphasique, certaines espèces de salamandres restent dépendantes de l’eau. Leur mode de reproduction, comme vu dans l’introduction, nécessite une mise bas des larves dans le milieu aquatique. Ces larves possèdent des branchies et ne peuvent survivre hors de l’eau.

Le milieu de vie des salamandres reste - cela peu importe leur mode de reproduction - un environnement relativement humide et protégé par la végétation. Les urodèles fréquentent la majorité des zones humides présentes en France : mares, marais, étangs, ruisseaux, torrents, rivières, bassins d’eau douce et même fontaines, abreuvoirs et grottes. Seuls les glaciers et les milieux marins en sont dépourvus à cause des températures et de la salinité inadaptées aux salamandres. Certaines espèces comme la salamandre noire et la la salamandre de Lanza (*Salamandra atra* et *Salamandra lanzai*), affranchies du milieu aquatique, cherchent des endroits ombragés, frais et humides et sortent principalement après les orages (Serre Collet, Hulot 2019, p. 12-13).

### 3.2. La peau comme barrière d'échanges gazeux

De plus, la peau des amphibiens diffère de celle de la majorité des autres vertébrés. Leur peau est richement vascularisée et représente un organe respiratoire à part entière (Wake, Koo 2018). Des glandes présentes dans l'épiderme permettent le maintien de l'hydratation grâce à la formation d'un mucus.

La contribution cutanée à l'échange gazeux global n'a pas été comparée à la respiration pulmonaire. Elle serait cependant plus importante chez les petits animaux, à des températures fraîches, à de faibles niveaux d'activité et dans des conditions normoxiques ( $pO_2$  entre 19 et 21%), c'est-à-dire dans des conditions parfaites. La respiration branchiale et pulmonaire prédominerait dans des circonstances moins idéales (Feder, Burggren 1985).

Dans ce contexte de respiration cutanée, la peau joue un rôle plus important dans l'excrétion du  $CO_2$  que dans l'absorption de l' $O_2$ . L'échange gazeux cutané se présente chez les vertébrés comme un processus peut-être moins efficace et plus limité que l'échange branchial ou pulmonaire, mais aussi moins coûteux sur le plan énergétique (Feder, Burggren 1985). En effet, comparée à la surface pulmonaire ou branchiale, la peau représente une surface d'échange plutôt réduite. Sa barrière de diffusion est épaisse et l' $O_2$  est faiblement soluble dans les tissus. L'échange du dioxygène cutané représenterait 1% de l'échange total. Cependant, le coefficient de diffusion du  $CO_2$  est 30 fois supérieur à celui de l' $O_2$  dans les tissus. La peau représente dans ce contexte au moins 20% de la libération du  $CO_2$  (Hsia et al. 2013, sect. 3). Ces données ont été établies chez une espèce de Dipneuste (*Lepidosiren paradoxa*). Les résultats seraient probablement similaires pour la salamandre, même si la capacité morphologique de la peau et des poumons n'a pas été comparée. Chez d'autres amphibiens comme la grenouille-taureau (*Lithobates catesbeianus*), la libération de  $CO_2$  par la peau représente 40 à 80% des émissions (Feder, Burggren 1985, sect. 3).

Les échanges gazeux cutanés seraient également favorisés par la fragmentation des érythrocytes, notamment chez les espèces dont les poumons sont réduits ou absents et dont la perfusion des capillaires cutanés tortueux pourrait être problématique (Hsia et al. 2013, sect. 3).

Bien que la salamandre ne résiste pas aux flammes, l'association salamandre-feu n'est pas finie ! D'après certaines histoires, cette petite créature

serait capable de se régénérer dans le brasier. Plus qu'un symbole de résistance, la salamandre est l'emblème de la résurrection par les flammes.

## II. D'INCROYABLES CAPACITÉS DE RÉGÉNÉRATION

La salamandre est une créature présentée à maintes reprises dans le domaine de la sorcellerie. La salamandre représente un pouvoir de régénération hors du commun. Elle symbolise ainsi la résurrection, la renaissance dans le feu.

### 1. Un esprit Élémentaire du feu

Dans la symbolique de l'alchimie, la salamandre est un esprit élémentaire du feu. Le philosophe et médecin italien, Empédocle d'Agrigente, a développé dans l'antiquité une théorie tétravalente s'inspirant des réflexions d'Aristote et de Cicéron (Guerrero, Rosset 2017). Empédocle ne croit pas que la Création ait pu avoir lieu à partir du néant. Selon ses croyances, toute naissance ou toute mort n'est possible que par l'existence de "la quadruple racine de toutes choses". Sa théorie place ainsi les quatre éléments : le Feu, l'Air, l'Eau et la Terre comme origine de tout phénomène. Ces éléments sont égaux en force : ce sont leurs unions et désunions provoquées par l'Amour et la Discorde qui engendrent l'histoire universelle.

Or, pour qu'il y ait une égalité dans les éléments, il était nécessaire que tous soient peuplés d'êtres vivants.

C'est selon cette idée que Paracelse - médecin-chirurgien, philosophe, alchimiste et théologien suisse du XVI<sup>e</sup> siècle - développe une théorie naturaliste centrée sur Dieu remettant en question la doctrine établie par Galien - appelée doctrine galénique - en place depuis l'Antiquité.

Galien est considéré comme le plus grand médecin de l'Antiquité après Hippocrate. Ses nombreux traités médicaux ont fait autorité jusqu'à la Renaissance et s'inspirent des pensées d'Hippocrate et d'Aristote. Sa doctrine médicale appelée le galénisme s'appuie sur la théorie humorale d'Hippocrate. Celle-ci considère que la santé de l'homme repose sur quatre éléments fondamentaux (feu, air, eau, terre) dont les quatre qualités physiques (chaud, froid, humide, sec) influent sur les quatre humeurs du corps (sang, bile, pituite, atrabile). Un dérèglement d'un de ces éléments - causé par une maladie - trouve une explication purement physique (Larousse 2022). Galien associe ces éléments comme dans le tableau ci-contre (Tableau 1) :

Elément	Qualité physique	Organe	Humeur	Tempérament
Feu	chaud et sec	foie	bile jaune	colérique
Air	chaud et humide	coeur	sang	jovial, chaleureux
Eau	froid et humide	cerveau	lymphe/pituite/ phlegme	“flegmatique”, calme, apaisé
Terre	froid et sec	rate	“bile noire”/ atrabile	mélancolique, anxieux

Tableau 1 : Théorie des humeurs

La maladie résulterait ainsi d'un déséquilibre des humeurs. Sa thérapeutique se fonde sur la loi des contraintes : le remède consiste à opposer les humeurs.

Cette théorie est développée selon des moyens pratiques par le biais d'expériences sur les animaux mais également d'après des réflexions d'ordre philosophique. Bien que convaincu de l'existence d'un Dieu unique, Galien ne fait pas intervenir le divin dans sa médecine. La médecine antique se veut rationaliste, sans place pour les divinités.

Paracelse s'oppose à Galien en cela qu'il essaie, paradoxalement, d'établir un fondement alchimique et chrétien de la médecine de la Renaissance.

Selon les croyances de Paracelse, Dieu serait à l'origine de toute chose. Dans ses traités sur l'alchimie, il associe la salamandre à un des quatre éléments : “les habitants [...] du feu sont les salamandres” (Paracelse, traduit par Paris Sylvie 1998, chap. 2). Il va même jusqu'à dire que “le feu est leur élément vital”. Dans son ouvrage, Paracelse utilise - entre autres - la figure de la salamandre pour proclamer la gloire de Dieu. En effet, tous les éléments abritent des créatures. Si c'était chose aisée pour l'eau, l'air et la terre, le feu pouvait soulever davantage de problèmes. La salamandre présente alors le don rêvé pour combler le quatrième élément. Dans son système quadripartite, Paracelse fait preuve d'innovation. En effet, le mythe de la résistance au feu des salamandres est déjà connu mais il est le premier à les représenter comme des esprits élémentaires du feu (Paracelse, traduit par Paris Sylvie 1998, p. 25).

L'utilisation de la salamandre pour vanter la splendeur de Dieu est très explicite dans ce passage : "chacun a sa demeure particulière, mais ils apparaissent à l'homme [...] afin qu'il reconnaisse et voie combien Dieu est prodigieux en ses œuvres puisqu'il ne laisse aucun au repos et vide, car il y fait de grandes merveilles" (Paracelse, traduit par Paris Sylvie 1998, p. 79).

La représentation du feu par la salamandre décrite par Paracelse est ensuite adoptée et reprise par d'autres écrivains. On peut citer en exemple Gérard de Nerval, écrivain et poète français du XIX<sup>e</sup> siècle, qui dans son recueil *Les Illuminés* écrit : "D'après ce système, toute l'antique hiérarchie des divinités païennes aurait trouvé sa place dans les mille attributions que le catholicisme attribuait aux fonctions inférieures à accomplir dans la matière et dans l'espace, et [les divinités] seraient devenues ce qu'on a appelé les esprits ou les génies, lesquels se divisent en quatre classes, d'après le nombre des éléments : les sylphes pour l'air, les salamandres pour le feu, les ondins pour l'eau et les gnomes pour la terre" (Gérard de Nerval 1852, p. 221-237). Encore une fois, la salamandre est associée au feu. Dans cet exemple, la salamandre a perdu toute dimension matérielle et se définit comme une entité philosophique imaginaire, bien loin de l'amphibien observable en forêt.

En associant le feu à la salamandre, on rapproche ce petit animal d'un esprit, d'un génie fantastique. Cette association presque mystique apporte un côté métaphysique à la perception de la salamandre et en fait un symbole parfait pour les auteurs. Baudelaire reprend cette idée dans son poème XX "*Les dons des fées*" de son recueil *Petits poèmes en prose* de 1869 : "le monde surnaturel, habité par ces déités impalpables, amies de l'homme, et souvent contraintes de s'adapter à ses passions, telles que [...] les Salamandres" (Charles Baudelaire 1869). La salamandre est ici placée au rang de divinité. Tout lien avec la réalité est perdu. La salamandre est passée du côté du symbole même et entre dans l'imaginaire populaire.

Malgré le caractère divin pouvant être donné à l'esprit élémentaire du feu, la salamandre est curieusement aussi attachée à une mauvaise réputation. Paracelse lui-même qui vantait le pouvoir de Dieu capable de peupler le feu atteste que "les habitants du feu sont inquiétants par le fait qu'ils sont communément possédés et qu'ainsi, le diable se déchaîne en eux" (Paracelse, traduit par Paris Sylvie 1998,

p. 90). De plus, l'Église a rejeté de façon catégorique les esprits élémentaires en les considérant comme des démons indignes du monde divin (Paris Sylvie 1998, p. 46).

Dans la littérature, la salamandre n'est pas seulement décrite comme un esprit élémentaire. À nouveau, cet animal perd son individualité pour devenir une illustration métaphorique. La salamandre devient alors un emblème du renouveau.

## 2. Un symbole de régénération

Outre son association au feu dans l'alchimie, la salamandre représente également, à l'instar du phénix, la régénération et la renaissance. Elle devient un symbole de renouveau. Cette métaphore peut concerner l'animal dans son intégralité ou des sous-parties et substances produites par la salamandre.

### 2.1. La laine incombustible

Un autre mythe célèbre entourant la salamandre est sa production d'une laine incombustible.

La croyance en cette capacité a été répandue dès le Moyen Âge. Des voyageurs ayant rencontré des salamandres attestent de sa véracité. Gervais de Tilbury, chevalier de son temps, raconte qu'il a "vu, étant naguère à Rome, une courroie de cuir de salamandre [...] [qui] fut mise dans le feu qui la nettoya complètement de toute souillure, sans qu'elle en fût le moins du monde consumée" (Marty-Dufaut 2005, p. 127). Le poète ecclésiastique Gossuin de Metz, ayant rédigé une sorte d'encyclopédie à prétentions scientifiques sous la forme de poèmes, reprend cette idée dans l'un d'eux :

"Une bête dont le nom est salamandre  
Qui vit dans le feu et s'en repaît.  
On en tire une laine  
Dont on fait des tentures et du drap  
Qui dans le feu ne brûlent pas"

Encore une fois, la fiction se mélange à la réalité dans les diverses descriptions de la salamandre. Il est intéressant de relever qu'on retrouve ici la notion de "laine". Habituellement, ce mot désigne le poil de certains mammifères et il est étrange qu'il puisse être utilisé à propos d'amphibiens.

D'autres ouvrages ne couvrent pas les salamandres d'une toison mais attestent que ce sont leurs cocons qui produisent une substance résistant au feu. Vers le milieu du XII<sup>e</sup> siècle, une fausse missive a circulé à travers l'Europe. Adressée à l'empereur byzantin Manuel I<sup>er</sup> Comnène par un certain prêtre Jean, il y était sujet d'un amoncellement de prodiges dont celui du "ver appelé Salamandre. Les salamandres vivent dans le feu et font des cocons, que les dames de palais

dévident et utilisent pour tisser des étoffes et des habits. Pour laver et nettoyer ces étoffes, elles les jettent au feu” (Guerrero, Rosset 2017, p. 194).

Comme l'attestent ces citations, la peau, ou du moins des produits de la salamandre, seraient ignifuges. Un flou perdure quant à la nature exacte de la substance responsable. Cependant, cette fabuleuse image de purification par les flammes pour en ressortir indemne et neuf se rapproche de la renaissance du phénix. Ce célèbre oiseau légendaire serait capable de renaître de ses cendres. Tout comme le phénix, la salamandre présenterait des capacités de régénération voire de résurrection.

Cette idée a perduré à travers les âges et a été reprise notamment en 1688 par Randall Holmes, hérauldique britannique, qui écrit au chapitre 10 de son second tome *The Academy of Armory and Blason* : “j’ai un peu de la laine, ou duvet, de la salamandre, que j’ai plusieurs fois mise dans le feu et chauffée au rouge, et après l’en avoir retirée et l’avoir laissée refroidir, cependant elle resta laine parfaite, ou poil fin et duveteux” (Randle Holme 1688). Il se contredit quelques lignes plus haut dans sa description de la salamandre en caractérisant sa peau de “coriace et chauve”.

Il pourrait s’agir d’un amalgame ésotérique répandu par les alchimistes du Moyen Âge. Il y a une confusion entre la résistance imaginaire de la salamandre au feu et celle, incontestable, de l’amiante à de très hautes températures. L’aspect fibreux et laineux de ce silicate (Figure 6) pourrait expliquer la confusion avec une laine animale (INRS 2022).



Figure 6 : Roche brute d’amiante (INRS 2022)

Ce lien avec l’amiante apparaît dans des ouvrages de fantasy actuels. On y décrit une “laine”, qui serait une “substance semblable à l’amiante dont on peut faire un tissu ignifugé” (Professeur John Topsell, Malone, Pernerle 2007, p. 43).

La laine de la salamandre illustre bien la régénération. Cette caractéristique est également étendue à l'animal dans sa globalité.

## **2.2. Le phénix et la salamandre**

En dehors de la production d'une substance ignifuge, la salamandre est rapprochée du phénix pour des capacités théoriques de résurrection.

Le phénix est largement décrit dans les bestiaires fantastiques comme un animal unique qui se perpétue uniquement grâce à un pouvoir miraculeux de mort par combustion et de renaissance de ses cendres. Le phénix ne se reproduit donc pas, n'a pas de sexe et vit comme unique représentant de son espèce.

On retrouve des descriptions anciennes, notamment chez Pline l'ancien, qui attribuent aux salamandres ce genre de particularité. Dans son *Histoire naturelle*, il affirme que "quelques animaux sont engendrés d'êtres non engendrés [...] parmi ces animaux, quelques-uns ne produisent rien; par exemple les salamandres, parmi lesquelles il n'y a ni mâles ni femelles" (Pline l'Ancien 74apr. J.-C.a, liv. X).

La salamandre ne pouvant se reproduire s'engendre elle-même et atteint ainsi un stade allégorique supérieur. Tout comme le phénix, la salamandre représente la renaissance, la résurrection. Bien que l'association à l'élément feu ne soit pas mentionnée dans cette citation, le lien entre la salamandre et les flammes est suffisamment fort pour qu'une ressemblance claire avec le phénix puisse être remarquée. Ces deux animaux symbolisent la résurrection dans les flammes mais également la vie éternelle.

De façon plus spirituelle, la salamandre - toujours associée au feu - est rapprochée du feu intérieur.

## **2.3. Le feu intérieur**

Des ouvrages sur le fantastique sont encore publiés à notre époque. Certains tentent d'établir une connexion ou essaient de fournir une réponse sur des phénomènes inexplicables. D'autres permettent d'ouvrir son esprit et laissent jouer l'imaginaire en abordant un monde féerique.

Dans cette autre dimension mystique, les salamandres sont gouvernées par les Fées (Haziél 2021, p. 27, 28) et non par Dieu. On retrouve encore dans ces

ouvrages la séparation en quatre éléments cités plus hauts : le feu, l'air, l'eau et la terre. Ces quatre éléments sont habités et incarnés par des entités, qui sont respectivement : les salamandres, les sylphes, les ondines et les gnomes. Ces Élémentaux sont indépendants et autonomes. Chaque entité a une mission et une organisation précises permettant le maintien de l'harmonie de la Nature.

Les salamandres sont associées à la "solution immédiate des conflits soudains". Elles permettent de "conduire de façon presque merveilleuse (féérique), vers la réussite matérielle" de certains souhaits. Dans cette conception, les salamandres "ont la réputation d'être bienveillantes et patientes". Il serait ainsi possible d'invoquer les fées dirigeant les salamandres afin de résoudre des conflits à court terme.

Les salamandres sont également associées aux "forces de la Nature Vivante au service des êtres vivants, concernant : la puissance, la volonté, l'enthousiasme, le courage et la réussite" (Haziél 2021, p. 66, 67). Un exemple d'invocation est proposé (Haziél 2021, p. 66, 67) :

"Je vous salue, Vous, Salamandres  
qui constituez la trame matérielle de l'élément Feu.  
Vous qui, avec votre travail, fournissez la puissance  
et le ressort, à notre volonté humaine.  
Je vous demande d'alimenter mon Feu intérieur  
afin que je puisse accomplir sans défaillance la lourde tâche de  
porter sur mes épaules le nouvel univers en formation [...]"

Nous retrouvons ici cette association salamandre-feu déjà développée plus haut. Cependant, la symbolique de la salamandre est cette fois rattachée au feu intérieur, à la volonté, au courage. La salamandre représenterait une force bienveillante qui tirerait l'individu vers l'avant. Le feu attaché aux salamandres n'est plus extérieur mais prend sa source à l'intérieur même des fidèles. La salamandre devient alors représentante du feu spirituel.

Ainsi, de nombreuses légendes et mythes utilisent l'image de la salamandre pour représenter la régénération. Dans quelle mesure ces croyances populaires sont-elles éloignées de la réalité scientifique ?

### 3. Une faculté de régénération hors-du-commun : un modèle d'étude

À travers les âges, la salamandre a revêtu diverses symboliques de résurrection. Ces croyances ont peut-être pour origine l'observation de phénomènes étonnants de régénération de membres.

En effet, le taxon des salamandres fait partie des premiers modèles expérimentaux adoptés au niveau international pour étudier les mécanismes du développement embryonnaire. Les travaux publiés sur les urodèles remontent au début du XIX<sup>e</sup> siècle, mais leur étude dans le domaine de la recherche du développement embryonnaire a progressé au début du XX<sup>e</sup> siècle. Leurs embryons sont faciles à manipuler notamment pour répondre à des questions essentielles sur les mécanismes de différenciation cellulaire et d'organisation tissulaire au cours du développement.

Les salamandres ont également été reconnues pour leurs importantes capacités de régénération à l'âge adulte. Cet aspect de la biologie des urodèles les différencie de tous les autres tétrapodes et fait des *Salamandroidae* des objets d'étude attrayants. Elles présentent un potentiel de régénération incroyable permettant la reconstruction de leur moelle épinière, leur queue, leur cœur et même leurs membres entiers (Bassat, Tanaka 2021).

Les salamandres sont également un groupe d'animaux divers, présentant des cycles de vie et des habitats distincts. Cette variété de pressions de sélection permet de constituer une base unique pour l'étude des propriétés conservées du développement embryonnaire et post-embryonnaire (McCusker, Monaghan, Whited 2021).

L'axolotl (*Ambystoma mexicanum*) (Figure 7) est un urodèle mexicain de la famille des *Ambystomatidae* présentant les mêmes facultés de régénération que la salamandre. Ce petit urodèle est le modèle d'étude de référence concernant la recherche sur la régénération des tissus. La majorité des travaux s'appuient sur des résultats obtenus sur l'axolotl et sont étendus à la superfamille des *Salamandroidae*.



Figure 7 : *Ambystoma mexicanum* (Museum Histoire Naturelle 2020)

Actuellement, les salamandres sont principalement utilisées pour la recherche des mécanismes de régénération tissulaire. L'objectif de cette recherche serait de développer des thérapies régénératives chez les êtres humains.

### **3.1. La régénération des membres et de la queue**

La régénération des membres de la salamandre se produit en phases hautement coordonnées au cours desquelles les cellules sont recrutées à partir de divers tissus, y compris l'épiderme et le tissu conjonctif. Ces cellules, ainsi que les cellules satellites Pax7+, les cellules de Schwann et les vaisseaux sanguins, forment finalement le tissu qui exécute la régénération : le blastème. Les cellules de cette structure transitoire prolifèrent collectivement et donnent naissance à divers types de cellules, dont l'épiderme, le derme, les muscles, les nerfs et les éléments squelettiques, régénérant ainsi le membre complet (Bassat, Tanaka 2021).

La formation de ce blastème dure entre une et trois semaines, selon la taille et l'espèce de l'animal. Au cours de ce processus de régénération (Figure 8), de multiples centres de signalisation se mettent en place : l'épithélium de la plaie qui deviendra le capuchon ectodermique apical, le nerf lésé et les cellules immunitaires. Ces cellules se signalent les unes aux autres et notamment aux cellules du tissu conjonctif qui migrent vers le site d'amputation pour construire le blastème (Bassat, Tanaka 2021).

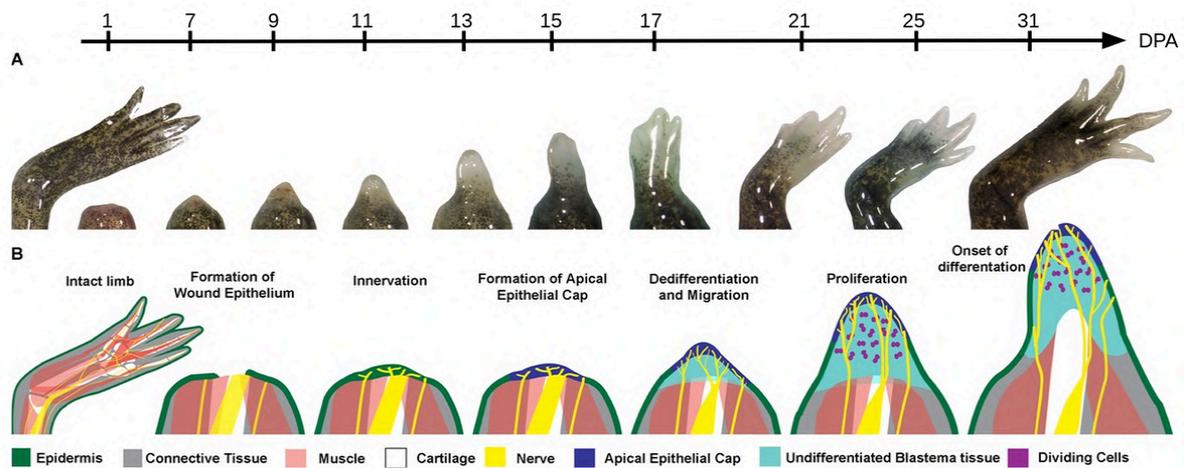


Figure 8 : Développement du blastème lors d'amputation de membre (McCusker, Bryant, Gardiner 2015)

A : Images en direct de l'évolution temporelle du blastème d'un membre après amputation

B : Les étapes clés du processus de régénération sont mises en évidence pendant le développement du blastème. Les composants des tissus sont indiqués par un code couleur.

Le membre intact est composé de multiples tissus, dont l'épiderme, le tissu conjonctif, le cartilage, les muscles et les nerfs, qui sont organisés d'une manière spécifique pour générer des structures fonctionnelles (à gauche).

Dans les heures qui suivent une amputation, un épithélium de plaie recouvre le bord coupé du membre. Dans les jours qui suivent, cet épithélium de plaie est innervé et devient un centre de signalisation spécialisé connu sous le nom de capuchon épithélial apical (AEC). L'AEC induit la dédifférenciation dans le tissu sous-jacent du moignon et attire les cellules, qui s'accumulent sous la coiffe épithéliale apicale. Il est probable que des interactions positionnelles se produisent dans la phase de "dédifférenciation et de migration", car si la disparité de position est insuffisante, le blastème continuera à croître pendant un temps limité, mais ne formera pas de membre.

À des stades ultérieurs du développement, les cellules de la région basale du blastème (la plus proche du moignon) commencent à se différencier, tandis que les cellules de l'extrémité apicale du blastème restent dans un état prolifératif et indifférencié (à droite). Au fil du temps, les cellules se différencient progressivement en tissus des membres, de la région basale à la région apicale du blastème.

DPA : Jours post amputation

La régénération du membre amputé est divisée en deux phases : d'abord la réaction de la plaie et l'établissement de l'environnement initial suivis de la formation d'un blastème.

### 3.1.1. Réaction de la plaie et établissement d'un environnement initial

Les cellules basales de l'épiderme détectent des changements osmotiques causés par la rupture des tissus et déclenchent une libération d'ATP induisant la migration des cellules épidermiques (Gault, Enyedi, Niethammer 2014).

Les kératinocytes lésés génèrent un gradient de peroxyde d'hydrogène ( $H_2O_2$ ). L' $H_2O_2$  et les chimiokines migratoires sécrétées recrutent des leucocytes dans la zone endommagée. Ces cellules immunitaires expriment à leur tour des facteurs Tgf- $\beta$  (Transforming growth factor  $\beta$ ) et EGF (epidermal growth factor) (Sader et al. 2019).

Les kératinocytes répondant aux signaux immunitaires subissent une transposition épithéliale-mésenchymateuse (EMT). Ils migrent vers le site de l'amputation et se réépithélialisent pour former le nouvel épiderme de la plaie. Ces cellules subissent ce qui semble être une migration collective de la nappe épithéliale plutôt qu'un mouvement individuel des cellules. La réépithélialisation complète est obtenue en 72 heures (Seifert AW, Monaghan JR, Voss SR, Maden M 2012).

Par ailleurs, les cellules périphériques réagissent aussi à la lésion en absorbant de l'eau, favorisant ainsi l'hypertrophie tissulaire. Les cellules épithéliales adjacentes sont disloquées au bord de la plaie et forment l'épiderme de la plaie (Figure 9) (McCusker, Bryant, Gardiner 2015).

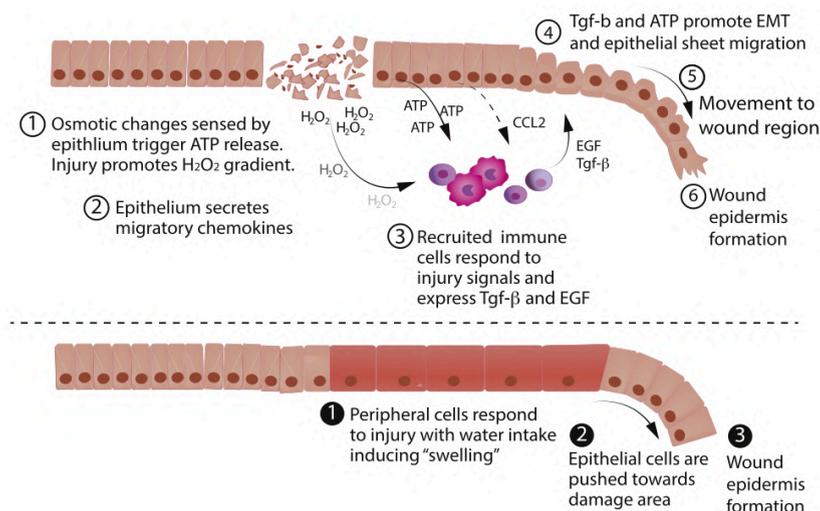


Figure 9 : Schéma des réactions précoces immédiates post-amputation influençant la formation de l'épiderme sur la plaie (Bassat, Tanaka 2021)

### 3.1.2. Formation d'un blastème

La mise en place du blastème se déroule en trois étapes successives.

Tout d'abord, le nerf sectionné, les leucocytes et l'épithélium de la plaie dépourvu de membrane basale interagissent avec les fibroblastes grâce à des signaux paracrines (Bassat, Tanaka 2021). Trois jours après l'amputation, l'épithélium de la plaie connaît un changement phénotypique important dépendant du nerf pour devenir la coiffe épidermique apicale (AEC). Cette structure peut être considérée comme analogue à la crête ectodermique apicale au niveau des bourgeons des membres des amniotes (Sato, Bryant, Gardiner 2012).

L'AEC exprime un certain nombre de facteurs de développement tels que le facteur de transcription SP-9, les facteurs extracellulaires Wnt5 et le gradient antérieur (AG) (Ghosh et al. 2008). Un phénotype stratifié caractéristique commence à se mettre en place. Wnt5 facilite la direction de la prolifération et de la migration des cellules mésenchymateuses. Le gradient antérieur est un promoteur de la prolifération des cellules mésenchymateuses. Ces changements dépendent de l'interaction avec le nerf en croissance (FGF, SP9) essentiel au blastème. Une petite cytokine (MK) a été identifiée en 2020 (Tsai, Baselga-Garriga, Melton 2020). Elle serait un facteur exprimé par l'AEC et le mésenchyme distal permettant le recrutement des leucocytes et le développement des membres.

Un état anti-inflammatoire est également mis en place très rapidement. L'analyse des cellules immunitaires du sang périphérique au cours de la régénération a permis d'identifier les principaux types de cellules : les thrombocytes, les cellules B, les cellules T, les érythrocytes, les macrophages et les neutrophiles (Rodgers AK, Smith JJ, Voss SR 2020).

Le blastème mésenchymateux exprime une cytokine (interleukine 8, IL-8) nécessaire et suffisante pour attirer les monocytes. D'autres recherches ont permis la mise en évidence de cellules sénescentes exprimant des protéines sécrétoires associées à la sénescence (SASP) (Tsai, Baselga-Garriga, Melton 2020). Ces protéines attirent également les monocytes.

Les fibroblastes du tissu conjonctif se dé-différencient en perdant leur caractère différencié. Ils acquièrent un état de progéniteur multipotent de bourgeon de membre sous l'action de signaux paracrines (PDGF, Wnt5) (Currie et al. 2016).

La majorité de la population de fibroblastes (ainsi que le péri-squelette et les péricytes) migre à partir de plusieurs centaines de microns du plan d'amputation. Les premières cellules migrantes se déplacent en quelque sorte le long de l'épithélium de la plaie. Ces cellules migratrices précoces convergent à l'extrémité du blastème et prolifèrent. Les cellules de leur descendance contribuent à la formation de multiples sous-types de tissus conjonctifs, tels que le cartilage et le péri-squelette (Currie et al. 2016).

D'autres types cellulaires, comme les cellules musculaires et les cellules de Schwann, dérivent de sources progénitrices spécifiques à un tissu et entrent également dans le blastème à des stades ultérieurs (Figure 10) (Kragl et al. 2009).

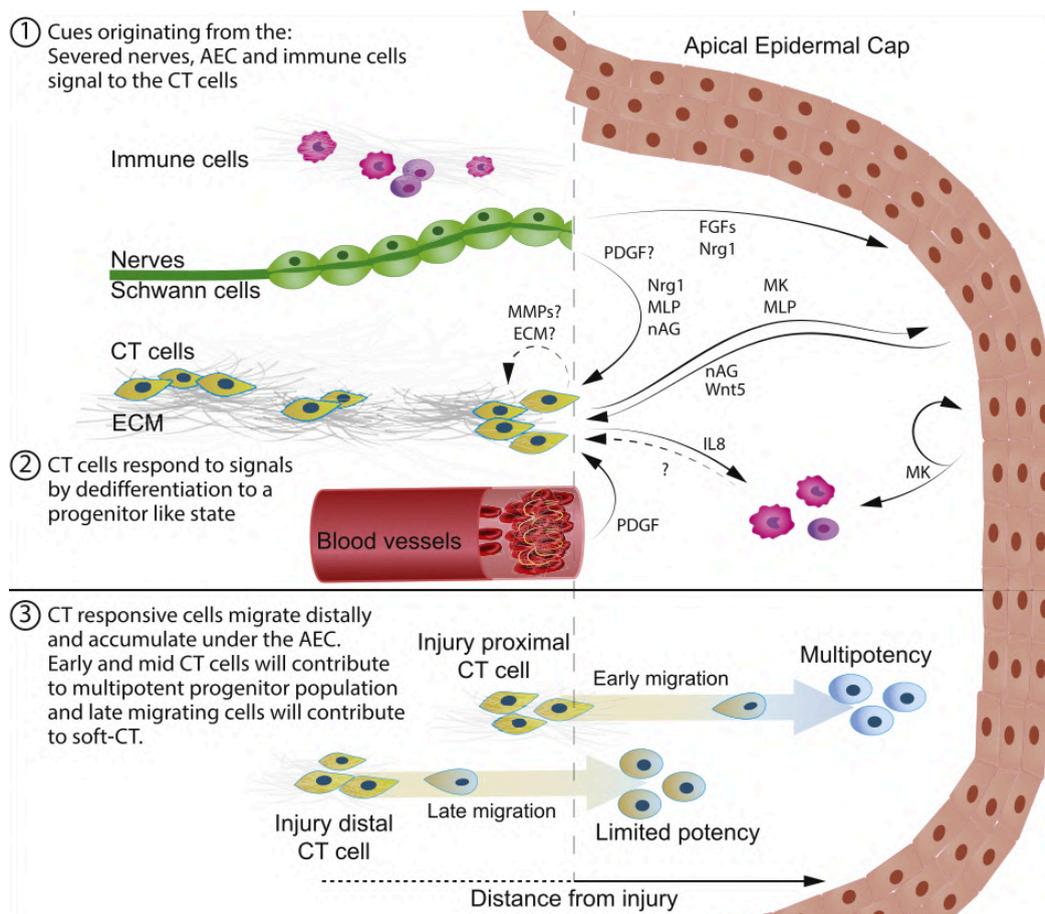


Figure 10 : Schéma des différents événements participant à la formation du blastème (Bassat, Tanaka 2021)

### 3.1.3. Comparaison de la régénération entre les espèces

Les salamandres sont considérées comme un groupe phylogénétiquement conservateur n'ayant pas excessivement divergé de leurs ancêtres. Bien que les salamandres présentent des caractéristiques ancestrales des tétrapodes basaux - y compris la capacité de régénérer les membres - les données provenant de fossiles ne sont pas encore disponibles. Des études ont testé les différences entre les espèces et suggèrent qu'il peut y avoir des variations considérables dans la façon dont les Salamandridae développent et régénèrent leurs membres (Scadding SR 1983).

Toutes les salamandres appartiennent à l'ordre des Caudata (Figure 11), qui comprend deux superfamilles taxonomiques représentant 10 familles : Cryptobranchidae (*Hynobiidae*, *Cryptobranchidae*) et Salamandridae (*Ambystomatidae*, *Dicamptodontidae*, *Salamandridae*, *Protidae*, *Rhyacotritonidae*, *Amphiumidae*, *Plethadontidae* et *Sirenidae*).



Figure 11 : Arbre phylogénétique de l'ordre Caudata (Projet Méta-Morphose 2023)

Ces 10 familles comptent environ 614 espèces, dont la majorité se trouve dans la famille des *Plethodontidae* (Baichman EJ, Herman TA 2014). La plupart des

connaissances sur la régénération des membres proviennent d'études portant sur un nombre relativement restreint d'espèces. La grande majorité des citations concernent *Ambystoma mexicanum* et dans un second temps *Notophthalmus viridescens* (Dwaraka, Voss 2021).

Malgré une évolution de la superfamille Salamandroidea depuis approximativement 297 millions d'années (fin du Permien), la régénération des membres semble être un caractère conservé parmi les espèces au cours de l'évolution. Des données comparatives de différentes espèces de salamandres soutiennent la théorie qu'elles sont toutes capables de régénérer des membres après amputation (Mueller et al. 2004).

Il existe cependant des différences entre et au sein des espèces, notamment par l'intervention de protéines spécifiques ou des mécanismes de structuration différents comme chez *Plethodon cinereus* (Figure 12) (Hanken, Dinsmore 1986).

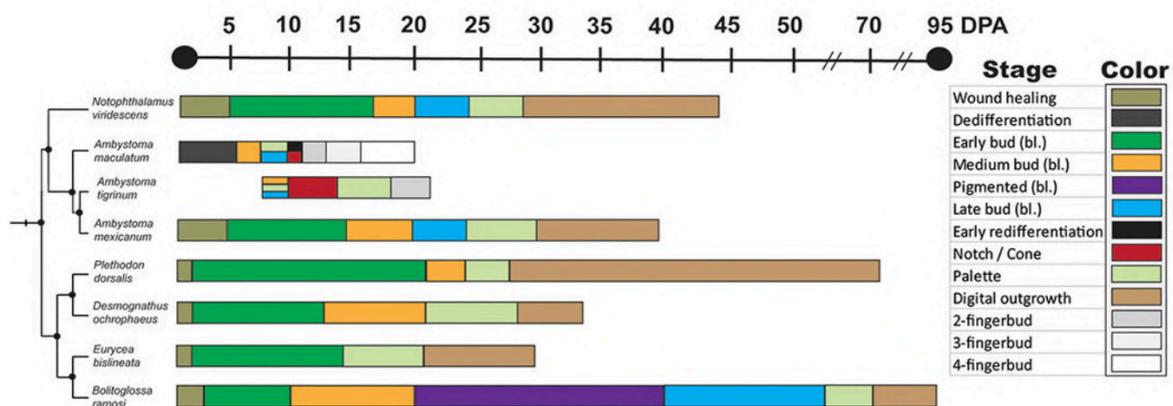


Figure 12 : Étapes et durée relative des stades de régénération des membres chez huit espèces de Salamandroidea de 3 familles différentes (Dwaraka, Voss 2021)  
DPA : days post amputation

Les génomes des Salamandroidea ne sont pas tous séquencés. Sans une connaissance complète de la séquence d'un gène, il est difficile de connaître la spécificité des anticorps pour les protéines homologues et des sondes d'hybridation pour l'ARNm. De plus, sans références génomiques, il est difficile d'établir dans les études comparatives que les mêmes gènes sont bien comparés, que les gènes sont représentés de manière différente entre les génomes, ou que différents paralogues de gènes remplissent des fonctions analogues.

Il est donc admis que les mécanismes de développement et de régénération des membres peuvent varier au sein des espèces. Des variations génétiques pour les caractéristiques de régénération peuvent exister au sein des populations d'amphibiens et potentiellement expliquer les différents processus observés.

### **3.2. La régénération du système nerveux**

Les salamandres peuvent remplacer les populations neuronales, réparer les fibres nerveuses endommagées et restaurer l'architecture des tissus dans la rétine, le cerveau et la moelle épinière. Ces néoformations permettent une récupération fonctionnelle (Joven, Simon 2018).

Les mécanismes sous-jacents ont longtemps été difficiles à étudier en raison de la rareté des outils génomiques disponibles. Les progrès technologiques récents, tels que le séquençage du génome, la transgénése et l'édition du génome, donnent un nouvel élan à l'interrogation systématique des processus de régénération dans le système nerveux central de la salamandre (Joven, Simon 2018).

#### **3.2.1. Section spinale consécutive aux amputations de la queue**

La régénération du système nerveux central (SNC) chez les salamandres a le plus souvent été étudiée après une lésion de la moelle épinière. Les deux principaux modèles de lésions de la moelle épinière chez les salamandres sont :

- chez les larves, l'amputation de la queue ;
- chez les adultes, la section de la moelle épinière.

Les Salamandroidae sont les seuls vertébrés - possédant des membres - capables de régénérer leur moelle épinière adulte après section à tous les niveaux axiaux. De plus, cette régénération, prouvée chez plusieurs espèces, permet de récupérer la locomotion, comme la nage par exemple (Piatt 1955).

La récupération de la locomotion est liée à la ré-innervation par des projections glutamatergiques et sérotonergiques descendantes provenant des neurones du rhombencéphale (Chevallier et al. 2004). Les cellules épendymaires tapissent le canal central de la moelle épinière. Ce sont des homologues des cellules épendymogliales sous-ventriculaires du cerveau chez l'adulte. Ces cellules jouent un rôle majeur dans la régénération axonale. Dans le tube épendymaire pré-neural en régénération, les prolongements radiaux des cellules épendymaires forment des canaux dans lesquels les axones repoussent (Egar, Singer 1972). Ce sont ensuite la prolifération cellulaire, la migration et la croissance des fibres qui contribuent à entourer et protéger les neurones et axones en régénération.

Dans le cas d'une amputation de la queue, la région proche de la lésion génère des cellules neuronales progénitrices pour la régénération. Celles-ci s'étendent le long de l'axe antéro-postérieur grâce à une ré-orientation du fuseau mitotique au cours de la phase initiale de croissance. Au cours de la neurogenèse dans la moelle épinière nouvellement formée, elles conservent, la plupart du temps, leur position le long de l'axe dorso-ventral (Mchedlishvili et al. 2007).

Peu de données sont disponibles quant aux interactions moléculaires. Plusieurs facteurs seraient impliqués dans la prolifération des cellules épendymaires et la différenciation neuronale tels que l'acide rétinoïque, EGF et FGF-2. Contrairement aux animaux sains, les cellules épendymaires des sujets amputés favorisent l'expression de marqueurs sur les cellules neurales souches. Cela engendre des changements majeurs dans la composition des filaments intermédiaires, de la matrice extracellulaire et de l'adhésion (Joven, Simon 2018).

### **3.2.2. Exérèse de tissu cérébral**

Plusieurs études se sont intéressées aux régénérations cérébrales après exérèse de certaines zones de l'encéphale.

Concernant le télencéphale, des études réalisées au XX<sup>e</sup> siècle ont montré chez l'axolotl, qu'après l'ablation de presque tout un hémisphère, le cerveau antérieur repousse de l'extrémité caudale vers le bulbe olfactif. Ces résultats suggèrent un rétablissement de connexions fonctionnelles avec les moignons du nerf olfactif. Cette régénération serait permise par la division mitotique de cellules progénitrices situées dans l'encéphale et l'épithélium olfactif associées à la formation de nouvelles synapses par les fibres en croissance (Joven, Simon 2018).

D'autres études ont montré une régénération complète chez un Triturus adulte après l'ablation d'une partie du télencéphale ou du tectum optique. La prolifération de l'épendymoglia atteindrait son maximum sept jours après la lésion. La régénération complète de la lésion serait obtenue trois mois post ablation (Joven, Simon 2018).

La capacité de régénération du tectum optique a également été étudiée. Il a été montré chez le Cynops qu'après excision du tectum optique, il y avait non

seulement une neurogénèse et une régénération structurale complète mais également une récupération des projections rétino-tectales. La projection rétinienne serait également maintenue après section du nerf optique. Ces résultats indiquent la capacité de l'organisme à restaurer correctement les connexions fonctionnelles (Okamoto et al. 2007).

La salamandre est considérée comme un symbole de régénération. Ce petit urodèle présente en effet des capacités hors du commun qui ne relèvent pas du domaine fantastique. La superfamille des Salamandroidea a des caractères ancestraux conservés au cours de l'évolution qui permettent la régénération après amputation de tissus complexes fonctionnels comme les membres, la queue, des tissus nerveux,... Ces caractéristiques font de cette superfamille un modèle d'étude d'intérêt, en particulier pour la recherche dans le domaine de la médecine régénérative.

La régénération n'est pas le seul don accordé à la salamandre. Des légendes folkloriques affirment que cet amphibien venimeux est capable de décimer un village et de tuer des bovins par un poison cutané. Quelle serait alors la limite entre le conte et la réalité ?

### III. UN AMPHIBIEN CHIMISTE

La salamandre n'est pas seulement associée au feu. Ce petit urodèle est réputé - et surtout craint - pour son venin mortel. De nombreuses croyances, mythes et légendes gravitent autour de l'image de la salamandre depuis l'Antiquité.

#### 1. Une créature fantastique pouvant décimer un village entier par son poison

Des rumeurs remontant à l'Antiquité attribuent à la salamandre un poison mortel. Pline l'Ancien dans son encyclopédie accorde à la salamandre un venin mortel et dangereux. Il écrit en effet que "la sanie qu'il rejette par la bouche, et qui est laiteuse, fait tomber tous les poils du corps humain qu'elle touche, et il reste sur la place une tache blanche." (Pline L'ancien 74 apr. J.-C.a, liv. X) ou alors que "l'eau et le vin où meurt une salamandre empoisonnent; bien plus, il suffit que cet animal ait bu à même." (Pline L'ancien 74 apr. J.-C, liv. XI). Ce venin serait d'ailleurs tellement puissant qu'il serait capable de contaminer toute une population : "De tous les animaux venimeux le plus formidable est la salamandre; les autres ne frappent que des individus, ne tuent jamais d'un seul coup plusieurs personnes [...]; mais la salamandre peut donner la mort à des populations imprudentes. Si elle grimpe sur un arbre, elle infecte de son venin tous les fruits, et fait périr ceux qui en mangent par sa propriété frigorigène, aussi redoutable que l'aconit. Bien plus, si elle touche même de la patte le bois dans lequel on fait cuire le pain, ou si elle tombe dans un puits, le pain et l'eau sont empoisonnés." (Pline l'Ancien 74 apr. J.-C.b, liv. XXVIII). La salamandre serait ainsi recouverte d'un mucus empoisonné particulièrement redoutable et mortel, même à faible dose.

Ces fables se sont répandues et ont traversé les âges. Des poètes reprendront évidemment cette sorcellerie. Guillaume le Clerc de Normandie raconte dans son *Bestiaire divin* au XIII<sup>e</sup> siècle au sujet de la salamandre (Guillaume le Clerc de Normandie 1210):

*Venin porte de tel vertu,*

Elle sécrète un venin d'une telle puissance

<i>Que moult a tost home abattu ;</i>	Qu'elle peut abattre tout de suite un homme;
<i>Et si fet si grant destorbier.</i>	Elle ferait de grands dégâts.
<i>S'ele monte en un pommier,</i>	Si elle montait dans un pommier,
<i>Les pomes envenimer si,</i>	Les pommes seraient empoisonnées,
<i>Qui en menjue, il est honni ;</i>	Si un homme en mangeait, il mourrait ;
<i>Et se ele en un puiz chaieit,</i>	Si elle tombait dans un puits,
<i>Tote l'eve envenimerait.</i>	Elle empoisonnerait l'eau,
<i>Quer nus homs nen beivreit sanz</i>	Si les hommes en buvaient, ils en
<i>mort,</i>	mourraient
<i>Tant le venin d'ele est fort.</i>	Tant le venin de la bête est puissant.

Ces vers ressemblant fort à ceux déjà énoncés par Pline montrent la transmission importante de ce mythe. L'exactitude de la communication de cette légende est encore prouvée par les vers de l'auteur anonyme de *Rosarius* (retranscrit et traduit par Marty-Dufaut 2005, p. 126) :

<i>Une liqueur ist de sa bouche,</i>	Une liqueur sort de sa bouche,
<i>La quel se fame ou homme touche,</i>	Si une femme ou un homme la touche
<i>Li poil qui sont sur eus tuit chiient [...]</i>	Leurs poils tomberont [...]
<i>La liqueur est semblable a lait.</i>	La liqueur est semblable au lait.

Il est remarquable de voir à quel point les légendes se sont transmises à travers les époques et donnent une aura sordide à la salamandre.

D'autres légendes sont apparues et font partie du folklore de différentes régions françaises. En Auvergne, il est dit que "la salamandre tète les vaches couchées dans les bois, et leurs mamelles périssent" ou encore qu'une "vache qui touche du nez une salamandre dépérit et meurt" (Sébillot, Lacassin 2002, p. 940). Ou encore en Lorraine, "celui qui a été mordu par une salamandre doit faire autant de pèlerinages que ce reptile a de petits points noirs sur le dos" (Sébillot, Lacassin 2002, p. 941). Ces légendes revêtent presque un aspect grotesque et font partie de la culture contribuant à la mauvaise réputation des salamandres.

Des ouvrages contemporains jouent également sur cet aspect extraordinaire mais plausible en présentant la salamandre comme “une des plus venimeuses races de reptiles. Elles peuvent dépeupler des régions entières : grim pant dans les pommiers, elles contaminent les fruits consommés par les habitants et, en tombant dans les puits, elles infectent les eaux potables” (Professeur John Topsell, Malone, Pernerle 2007, p. 42, 43).

Les légendes entourant la salamandre la dotent également d’un souffle empoisonné. La salamandre serait alors capable de tuer à distance.

## 2. Un animal au souffle empoisonné pouvant exercer son pouvoir funeste à distance

Diverses légendes se sont répandues au fil des siècles sans origine précise ni datée. Ces histoires font partie intégrante du folklore et sont ancrées dans les croyances locales de la campagne française. Paul Sébillot est un ethnologue folkloriste de la fin du XIX<sup>e</sup> siècle - début du XX<sup>e</sup> siècle. Il a rassemblé dans son recueil *Croyances, mythes et légendes des pays de France* de nombreux récits extraordinaires transmis depuis le Moyen Âge dans les villages français. Son ouvrage, riche en histoires transmises oralement, permet d'illustrer les croyances gravitant autour de la salamandre.

Plusieurs légendes confèrent à la salamandre un souffle mortel (Sébillot, Lacassin 2002, p. 937-938). Dans le Vaucluse, "la respiration de la salamandre fait qu'une personne enfle jusqu'à ce qu'elle crève dans sa peau". En Auvergne, elle porte le surnom de "soufflet", "souffle" ou "enfleboeuf", et serait à l'origine de la mort de bovins. De la même façon, dans le Berry, ancienne province historique de la France de l'Ancien Régime qui correspond aujourd'hui au sud de la région Centre-Val-de-Loire, sa présence même assez éloignée suffit pour faire enfler les bœufs. Il est également raconté que la salamandre - ou lebraude - respire une fois toutes les vingt-quatre heures. Si par malheur elle se trouve près d'un homme, d'un arbre ou d'une plante, son souffle les tue.

Plusieurs régions, pourtant éloignées entre elles, se rejoignent donc pour donner un pouvoir improbable à ce petit amphibien. Il est fort probable que l'appellation "salamandre" soit donnée à tout animal à l'allure de lézard.

Dans d'autres régions, la salamandre est capable d'exercer un néfaste pouvoir à distance, même séparé de sa victime par une couche de terre (Sébillot, Lacassin 2002, p. 938).

En Ile-et-Vilaine, il est dit "qu'une femme ayant ses règles, qui se coucherait sur un endroit où une *sourde-chaude* (salamandre femelle) est cachée, serait estropiée de quelques membres, si la bête n'est pas à plus de sept pieds en-dessous du sol". Il est également réputé dangereux voire interdit, de s'étendre sous les châtaigniers et surtout sous les noyers car les salamandres présentent dans les

racines seraient capables de mutiler celui qui s'installe sur leur repaire. En Basse-Normandie, une ferme aurait été abandonnée car tous ses habitants y mouraient. L'explication était que sous la demeure se trouvait un nid de *morons* (salamandres) (Sébillot, Lacassin 2002, p. 938).

Un dernier trait particulier de la salamandre serait son agressivité et surtout son obstination (Sébillot, Lacassin 2002, p. 940). Il est dit que lorsqu'un sourd mord un homme, on ne peut pas lui faire lâcher prise. Cette singularité est d'ailleurs à l'origine d'un proverbe en Haute-Bretagne. On dira effectivement au sujet d'une personne têtue qu'elle "est comme sourd ; elle ne démord pas". En Basse-Normandie, on raconte également que "les morons sautent au visage de celui qui les attaque et y demeurent attachés ; si on les arrache, ils emportent le morceau et l'on en meurt ; il faut tâcher de les faire démordre, soit en leur offrant du lait, soit en approchant d'eux un fer rouge".

Aujourd'hui ces légendes font partie du folklore régional. Cependant, les croyances tenaces autour de la salamandre continuent à être exploitées et perpétuées. "Malamandre" (Pokémon 2019a) est un pokémon d'aspect reptilien (Figure 13) de type poison et feu qui "étourdit ses adversaires avec son gaz toxique". Son nom et son physique évoquent la salamandre. Un élément supplémentaire est que "Malamandre" est l'évolution de "Tritox" (Figure 13). Ce nom rappelle le genre des tritons *Triturus* appartenant à la même famille des *Salamandridae* que les salamandres !

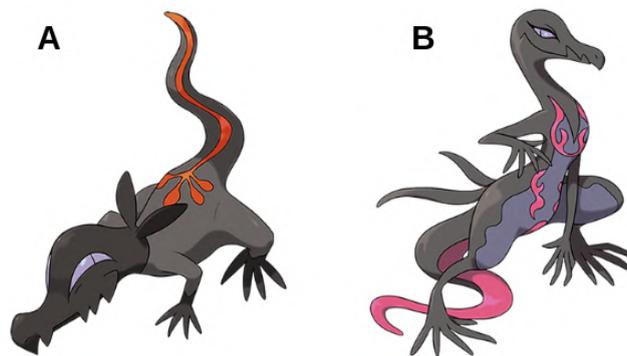


Figure 13 : Illustration Pokémon  
A : Tritox N° 0757 (Pokémon 2019b)  
B : Malamandre N° 0758 (Pokémon 2019a)

Bien souvent, la nature inspire les contes. Dans quelle proportion ces légendes sur la toxicité de la salamandre s'éloignent-elles de la biologie réelle de ces petits amphibiens ?

### 3. Une production de mucus neurotoxique

Comme décrit dans les légendes, la salamandre est bien capable de produire un poison cutané. La différence est que celui-ci est beaucoup moins toxique que ce qui est rapporté. En effet, il est écrit dans *Survivre à tout prix, les ruses des animaux*, ouvrage de vulgarisation scientifique, que la peau de la salamandre “contient un poison assez violent pour tuer de petits mammifères.” (Royer 2005, p. 16). D’ailleurs, la peau de la salamandre annonce déjà la couleur !

#### 3.1. Aposématisme

L'aposématisme est défini comme l'association d'un signal d'alerte (visuel, olfactif) à un mécanisme de défense tel que la toxicité, le caractère désagréable ou la nocivité (Tim Lüddecke et al. 2018). Le signal d’alerte créé par les couleurs vives est visible dans les photographies ci-contre (Figure 14) :



Figure 14 : Illustration de l'aposématisme

A : *Salamandra a. atlantica* (Deschandol 2023)

B : *Salamandra s. terrestris* (Fahr 2020)

Les effets négatifs d'une rencontre avec une proie aposématique (Servedio 2000) doivent être mémorisés par les prédateurs et pris en compte dans leur décision future d'attaquer une proie non rentable. L'aposématisme nécessite une réalité quantitative ou qualitative du signal : soit la présence d'une couleur voyante est couplée à la présence d'une défense chimique, soit l'intensité du signal d'alerte est proportionnelle à l'intensité de la défense.

L'aposématisme est présent dans une grande variété de taxons d'amphibiens et a fait l'objet de nombreuses études sur les salamandres et les grenouilles

venimeuses. Cependant, aucune preuve scientifique expérimentale n'a prouvé l'évitement actif des amphibiens aux couleurs vives par leurs prédateurs naturels (Rivera X, Donaire-Barroso D, Arribas O 2014).

La majorité des auteurs considère que les salamandres sont aposématiques. Cependant, il est important de rappeler qu'il existe les espèces de salamandres alpines (*Salamandra lanzai* et *Salamandra atra*) ayant une peau totalement noire (Figure 15). La coloration des salamandres pourrait donc être qualifiée de cryptique (Tim Lüddecke et al. 2018). La question d'une coloration cryptique ou aposématique reste donc en suspens pour les espèces du genre *Salamandra*.



Figure 15 : Photographies de salamandres alpines

A : *Salamandra lanzai* (Daniele Seglie 2014)

B : *Salamandra atra* (Salden 2022)

Bien que le rôle de la coloration de la peau de la salamandre reste encore indéterminée, la salamandre est pourtant bien capable de synthétiser un poison cutané.

### 3.2. Alcaloïdes stéroïdiens

Le poison produit par la salamandre a intéressé de nombreux scientifiques dont le célèbre Linné (Carl von Linné 1774, part. 3 : Les amphibiens) qui supposait que le liquide blanc produit par les salamandres contenait une toxine liquide. Cette substance était produite par des “verrues” formant deux lignes sur le dos de l’animal.

Le poison produit par la peau des individus de la famille *Salamandridae* a été étudié majoritairement entre 1930 et 1970. Malheureusement la majorité des articles de recherche sont des petites études rédigées en allemand. Depuis 2014, les études sur les toxines cutanées de la famille des *Salamandridae* ont connu une recrudescence.

#### 3.2.1. Production par des glandes cutanées

La peau des salamandres, comme celle de tout amphibien, est couverte d’une couche kératinisée fine permettant les échanges physiologiques. Cette faible protection cutanée est compensée par la sécrétion d’un mucus superficiel provenant de diverses glandes exocrines localisées dans le derme spongieux.

Les glandes des amphibiens sont divisées en quatre catégories (Brizzi et al. 2001):

- les glandes granuleuses ou séreuses ou “glandes à poison” (Figure 16) : elles libèrent une substance sous forme de granules, épaisse et d’aspect crémeux. Ces sécrétions sont riches en protides et contiennent des toxines dont la nature est variable selon les espèces (Serre Collet, Hulot 2019, p. 20).
- les glandes muqueuses (Figure 16) : elles sont impliquées dans les échanges salins et gazeux, ainsi que dans la régulation de la perte d’eau pendant les phases terrestres ou dans la réduction des frottements lors de la nage. Elles sécrètent un mucus composé de mucine, d’eau, de sels inorganiques, de cellules épithéliales, de leucocytes et de mucopolysaccharides (Serre Collet, Hulot 2019)).
- les glandes mixtes : produisent à la fois un subsistance séreuse et muqueuse.

- les glandes lipidiques : sécrètent un produit lipidique qui agit comme lubrifiant pour les mouvements dans l'eau et permet également de réduire la déshydratation lors de phases en milieu terrestre.

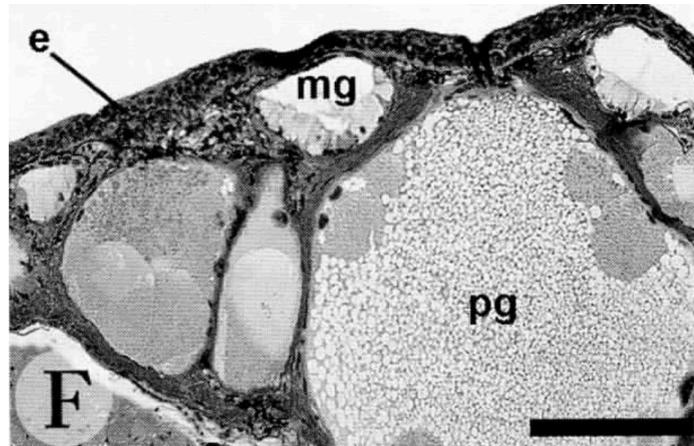


Figure 16 : Coupe de derme de *Salamandra lanzai* (Brizzi et al. 2001)  
e : épiderme ; mg : glande muqueuse ; pg : glande parotoïde

Bien qu'ayant des fonctions différentes, les quatre types de glandes ont une structure similaire. Leur acinus est entouré d'une gaine myoépithéliale reliée à l'unité sécrétoire. Un tractus intercalaire relie le corps de la glande à son canal intradermique qui conduit ses composés à la surface de la peau (Brizzi et al. 2001).

Les glandes granuleuses sont regroupées en amas situés bilatéralement le long de la ligne médiane dorsale, sur les flancs, ainsi que derrière les yeux. Cette accumulation dense de glandes granuleuses forme les glandes parotoïdes à l'arrière de la tête de l'animal (Figure 17) (Phisalix-Picot M 1900).



Figure 17 : Visualisation des glandes parotoïdes chez *Salamandra salamandra* (Tusee 2019)  
Flèches : glandes parotoïdes caudales aux yeux

Les salamandres sont des animaux venimeux passifs car elles ne possèdent pas de système pour inoculer leur venin, ni de fibres musculaires pour le projeter.

Cependant, les glandes parotoïdes peuvent être exhibées devant un prédateur dans un but dissuasif.

En cas d'agression, la sécrétion du poison provient exclusivement des glandes granuleuses dorsales médianes. Ces glandes sont enfouies dans la musculature. Grâce aux contractions musculaires, les glandes sont mises sous pression et expulsent le venin entraînant l'apparition de gouttelettes blanches sur le dos de l'animal (Figure 18). Bien que la plus forte concentration de glandes granuleuses se trouve dans les glandes parotoïdes, ces macro-glandes ne sont pas reliées à des muscles et ne peuvent donc pas être utilisées activement pour la pulvérisation de venin.



Figure 18 : *Salamandra atra* sécrétant un poison cutané contenant les alcaloïdes neurotoxiques (Tim Lüddecke et al. 2018)

L'expulsion des toxines face à un stimulus donné est un processus contrôlé en deux étapes. Il y a d'abord la contraction de la musculature épaxiale mettant sous pression les glandes. Dans un second temps, les glandes se déchargent de façon continue grâce à la régulation active de leurs pores (Brodie ED, Smatresk NJ 1990).

### 3.2.2. Description des alcaloïdes

Dans la famille des *Salamandridae*, les toxines appartiennent à la classe des alcaloïdes stéroïdiens. Ils sont usuellement nommés "salamander alkaloids" ou samandarines avec l'utilisation de l'acronyme "SAM".

Chez les amphibiens, les toxines sont généralement obtenues selon deux processus : soit par biosynthèse, soit par séquestration notamment par apport alimentaire. Dans le cas des salamandres, les SAM sont biosynthétisés et ce, dès la pro métamorphose du développement larvaire (John W. Daly, al. 1986).

Les principales SAM sont la samandarine, la samandarone et l'O-acétylsamandarine (Figure 19).

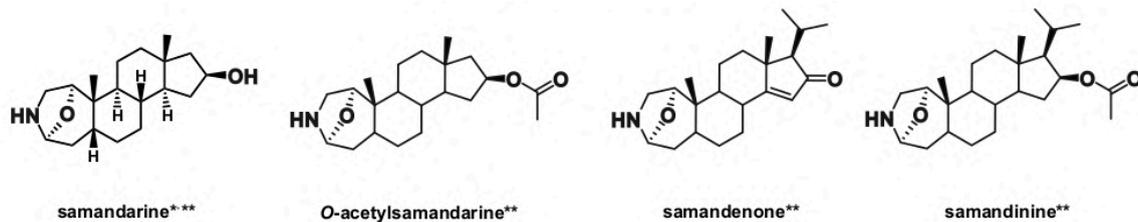


Figure 19 : SAM (Tim Lüddecke et al. 2018)

Les études menées sur la famille des *Salamandridae* semblent indiquer que les mêmes alcaloïdes sont produits entre les espèces mais dans des quantités différentes (Miguel Vences 2014). Les salamandres alpines de couleur noire (*S. atra* et *S. lanzai*) semblent produire de la samandarine comme principale SAM, tandis que les espèces noires et jaunes (*S. algira*, *S. corsica*, *S. infraimmaculata* et *S. salamandra*) présentent des pourcentages plus élevés de samandarone. L'O-acétylsamandarine est présente chez toutes les espèces (Miguel Vences 2014).

D'autres études indiquent qu'il y a de grandes variations entre les populations et les individus. Des facteurs environnementaux comme la saison ou leur stade de croissance pourraient faire varier la composition de leur poison (De Meester et al. 2021).

### 3.2.3. Effets toxiques anti prédateurs

Les toxines cutanées sécrétées par la peau des salamandres sont un excellent système de défense.

Ce poison cause de sévères intoxications chez de nombreux vertébrés. Les SAM agissent comme des neurotoxines convulsives. Ces toxines provoquent une augmentation de l'excitabilité des neurones de la moelle épinière (Michl E, Kaiser E 1963).

Chez les insectes, des solutions de SAM conduisent à des paralysies réversibles et rarement mortelles (Netolitzky F 1904).

Sur les amphibiens tels que les grenouilles et les crapauds, ces toxines provoquent des convulsions intenses et durables suivies d'une paralysie respiratoire légère après l'injection sous-cutanée. L'effet des toxines a également été étudié sur

les larves de salamandres en étant mises en contact cutané avec le poison. Ces dernières ont présenté des signes de toxicité, non retrouvés dans les études sur les adultes (Geßner O 1932).

Les reptiles, notamment colubridés (par exemple *Natrix natrix*) et vipéridés (comme *Vipera berus*), tolèrent de plus grandes doses de SAM mais sont tout de même affectés par les toxines. Les signes cliniques sont caractérisés par des crises d'épilepsie mortelles (Geßner O, Möllenhoff P 1932).

Pour les mammifères, la souris et le lapin développent un opisthotonos suivi d'une paralysie respiratoire mortelle (Geßner O, Möllenhoff P 1932). La toxicité a également été décrite chez le cheval qui présente des crampes sévères. Cette forte toxicité est également connue et rapportée chez le chat et surtout chez le chien qui peuvent faire de la prédation sur les salamandres (Erjavec, Lukanc, Žel 2017).

#### **3.2.4. Effets antimicrobiens**

La production d'alcaloïdes chez les amphibiens a été étudiée, notamment pour rechercher des effets anti-microbiens. Certaines de ces toxines alcaloïdes ont démontré des effets antimicrobiens (Hovey et al. 2018), (Macfoy et al. 2005). Ces études ont majoritairement été réalisées sur la grenouille dendrobate, *Oophaga pumilio*.

Une étude récente a montré que le peptide salamandrin-I, prélevé à partir de sécrétions cutanées d'une *Salamandra salamandra* ne présentait aucune activité antimicrobienne contre des bactéries Gram-positif ou négatif (Plácido et al. 2020). Au regard de la diversité des toxines, ce résultat ne peut pas être appliqué à l'ensemble des alcaloïdes synthétisés par les salamandres.

#### **3.2.5. Intérêt pour la recherche**

Des résultats récents ont mis en évidence des propriétés antioxydantes du peptide salamandrin-I (Plácido et al. 2020). Ces résultats sont encourageants pour l'établissement de modèles pour la conception de nouvelles molécules antioxydantes. Des applications possibles concernent l'élaboration de formulations topiques pharmaceutiques anti-âge ou le développement de neuroprotecteurs putatifs. Cette dernière application pourrait contribuer au développement de

stratégies thérapeutiques visant à contrôler le stress oxydatif dans les maladies neurologiques.

Une meilleure compréhension de la nature et de la fonction des sécrétions cutanées de la famille des *Salamandridae* sont de la plus haute importance face à l'émergence d'une maladie fongique (due à *Batrachochytrium salamandrivorans*) provoquant un déclin catastrophique des salamandres de feu en Europe centrale depuis 2010 (Beukema et al. 2021).

## DISCUSSION

La salamandre est entourée de mythes et légendes donnant un aspect fantastique à cet animal pourtant bien réel.

La salamandre est fortement associée au feu. Elle serait capable de vivre dans les flammes mais aussi d'en ressusciter. Ces mythes ont été largement répandus à travers l'Europe et les âges. Ces croyances sont si fortes que le nom vernaculaire de la salamandre tachetée *Salamandra salamandra* est : la "salamandre de feu". Pourtant, aucune preuve scientifique ne démontre la capacité de résistance au feu des salamandres. Des théories peuvent être formulées comme la couleur cutanée jaune si particulière et originale pouvant faire penser aux flammes. Une autre idée pourrait être que les salamandres trouvent cachette dans des tas de bois destinés au feu, pour hiberner par exemple. Leur métabolisme est alors ralenti et nécessite plusieurs heures avant d'être fonctionnel. Il ne serait alors pas étonnant de voir des salamandres bondir d'un fagot de bois venant d'être mis au feu.

Depuis l'antiquité, des auteurs d'œuvres se voulant savantes - tel Pline avec son encyclopédie ou Aélien avec son bestiaire - attestent que la salamandre résiste au feu. Que ce soit par son "cuir" ou sa "laine", la salamandre serait également capable de se régénérer par les flammes. La plupart des ouvrages ne décrivent pas la salamandre. Celle-ci possède pourtant des caractéristiques assez particulières comme sa peau noire et jaune. Dans ces textes, la salamandre est principalement représentée par son don d'endurance et de survie aux chaleurs ardentes. Cette description imprécise, par propriété et non par attribut physique, donne un aspect magique à la salamandre. La limite entre l'imaginaire et le réel est floue. La salamandre n'appartient à aucune catégorie : elle n'appartient ni aux animaux fantastiques, ni aux animaux réels. C'est justement ce point précis qui donne de la profondeur à la symbolique de la salamandre.

La symbolique de la résistance au feu et de la régénération dépasse la simple salamandre en tant qu'animal. C'est le feu lui-même qui donne toutes les nuances de la métaphore. Ce phénomène de combustion incarne en effet plusieurs idées philosophiques, plus ou moins contradictoires entre elles. L'interprétation du feu engendre le sens de l'allégorie de la salamandre. L'animal n'est qu'un exemple

d'application dans le monde réel d'un principe, d'une vertu ou d'une idée dont l'explication varie. Les croyances autour de la salamandre, et notamment sa légendaire capacité de résistance aux flammes, ont enraciné dans les esprits et l'imaginaire collectif une association entre le feu et la salamandre. La salamandre est donc l'allégorie d'un phénomène portant déjà une part de mystère. Son image a été utilisée pour représenter diverses notions abstraites. La salamandre n'est que l'incarnation d'une autre représentation du feu.

Ainsi, toutes les symboliques prêtées à la salamandre peuvent être expliquées selon le sens donné au feu représenté par l'animal.

Quant aux capacités de régénération attribuées aux salamandres, les légendes sont un euphémisme de la réalité ! Les remarquables capacités de régénération des salamandres en font un sujet d'étude prisé concernant la médecine régénérative. Ses capacités de reconstruction tissulaire sont hors du commun et particulièrement extraordinaires dans le monde animal. Il est d'ailleurs étonnant que ces caractéristiques ne marquent pas plus les esprits et ne fassent pas preuve de multiples légendes.

Dans les histoires rapportées, les salamandres symbolisent la résurrection, notamment la renaissance par les flammes. Ce n'est pas tant leur capacité biologique à reconstituer des membres amputés qui est illustrée mais plutôt une variante de l'allégorie de la résistance au feu. Encore une fois, ce n'est pas la salamandre en tant qu'animal qui est décrite mais plutôt une vision symbolique liée aux flammes. Les capacités de résurrection données aux salamandres sont peut-être plus liées à l'association salamandre-feu qu'à de réelles observations empiriques.

Malgré des capacités biologiques incroyables, les illustrations de la régénération des salamandres passent par des intermédiaires et en particulier par la production d'une "laine" ignifuge. Une interrogation peut découler de cette réflexion : y a-t-il une confusion entre la salamandre et le bombyx du mûrier, *Bombyx mori* ? Ce lépidoptère domestique originaire du nord de la Chine est élevé pour produire de la soie naturelle. Son stade de chenille est appelé "vers à soie" et ses larves sont parfois tachetées de noir, pouvant créer des similitudes avec la salamandre. De plus, le ver à soie produit un tissu difficilement inflammable. Il est connu que la façon la plus efficace pour tester la soie est par le feu ; quand on brûle de la vraie soie, aucune flamme n'est visible contrairement à la soie synthétique. Il est ainsi fort

probable que des amalgames et confusions soient faits entre l'amphibien et le lépidoptère !

Concernant le côté venimeux de la salamandre, il est fort probable que des observations empiriques soient à l'origine des légendes folkloriques. En effet, la nature inspire la littérature depuis toujours. Les histoires transmises ont certainement été amplifiées donnant un aspect monstrueux aux salamandres.

De plus, beaucoup d'approximations scientifiques ouvrent des portes à l'imaginaire. Par exemple, on appelle dragon volant un petit lézard arboricole possédant des membranes alaires entre ses membres antérieurs et postérieurs, dragon de Komodo un gros reptile dont la salive putride et chargée en bactéries rend sa morsure souvent mortelle et dragon de mer feuillu une espèce d'hippocampe draconiforme. Est-ce à partir de l'observation de ces animaux que le mythe du dragon est né ou par similarité entre le dragon et ces animaux qu'ils ont été nommés ainsi ? De la même façon, l'appellation salamandre regroupe de nombreux amphibiens qui, bien qu'ils fassent aujourd'hui partie d'une même famille phylogénétique, n'étaient peut-être pas les salamandres des légendes. Il est probable que n'importe quel animal pouvant ressembler à un lézard prenait le nom de salamandre.

Finalement, la salamandre observable dans la nature est tellement dotée de capacités incroyables qu'elle devient une créature presque magique. Les descriptions sont floues, confuses et des amalgames sont faits par associations d'idées. C'est ainsi que cet amphibien à la peau nue possède une "laine" incombustible ou que tout animal venimeux à l'apparence de lézard peut s'appeler "salamandre". Étant donné que les représentations font intervenir des propriétés à la place d'une description physique, toutes ces croyances font sens. Plus qu'une famille phylogénétique, les salamandres sont des symboles. Il n'y a pas de frontière entre la réalité et les croyances populaires. De prime abord, on peut douter des attributs donnés à la salamandre. Cependant, ce sont les réelles capacités biologiques des salamandres qui rendent ces histoires plausibles. C'est d'ailleurs pour cela qu'elles sont des sujets d'études scientifiques très intéressants dans divers domaines !



## CONCLUSION

La salamandre, petit amphibien peuplant les zones humides et les montagnes d'Europe, est une créature aux multiples casquettes. Cet animal représente un symbole fort dans la culture européenne et notamment française. De nombreux mythes et légendes entourent cet urodèle, lui donnant un caractère extraordinaire et magique.

Certains mythes rejoignent la réalité biologique de cet animal. La salamandre possède des capacités de régénération extraordinaires. Elle est capable de régénérer des structures complexes et de récupérer leur fonctionnalité. Ces caractéristiques font de la superfamille des Salamandroidae un modèle d'étude dans le domaine de la médecine régénérative en permettant d'étudier les comportements et communications cellulaires dans le processus de régénération.

La salamandre est également capable de biosynthétiser des alcaloïdes neurotoxiques. Ces molécules auraient des effets supposés antibactériens mais aucune étude fiable disponible pour le moment ne permet de vérifier cette propriété. Une étude récente a prouvé qu'une des toxines synthétisées par les salamandres a des actions anti oxydantes. L'étude de ce venin, atraumatique pour l'animal, pourrait avoir des impacts dans le domaine médical et pharmacologique.

Finalement, l'observation seule sans expérimentation aboutit parfois à des conclusions justes comme la régénération ou le caractère venimeux de la salamandre. Elle peut également conduire à des extrapolations comme avec les histoires rapportant le cas d'intoxication de villages entiers à cause d'une unique salamandre. Ces observations sans preuves peuvent également mener à des interprétations totalement erronées : voir une salamandre fuir un feu de bois ne signifie pas qu'elle est née des flammes ou vit dedans. Pour que la vérité puisse triompher des mythes et légendes, une démarche scientifique rigoureuse doit être mise en place. Dans le cas de la salamandre, les preuves scientifiques opposées aux fables n'enlèvent en rien le charme de ces petites créatures étonnantes.



## BIBLIOGRAPHIE

ACADÉMIE FRANÇAISE, 2019. Dictionnaire de l'Académie française | 9e édition. [en ligne]. 2019. [Consulté le 21 février 2024]. Disponible à l'adresse : <http://www.dictionnaire-academie.fr/article/A9S0209>

AELIAN, 175apr. J.-C. De Natura Animalium, Livre 2. [en ligne]. 175apr. J.-C. [Consulté le 9 avril 2023]. Disponible à l'adresse : <http://www.attalus.org/translate/animals2.html>

AMERICAN MUSEUM OF NATURAL HISTORY, Darrel Richmond Frost, 2023. Amphibian Species of the World 6.1, an Online Reference. [en ligne]. Disponible à l'adresse : <https://amphibiansoftheworld.amnh.org/Amphibia/Caudata/Salamandridae/Salamandrinae/Salamandra>

ANDRÉ CHATROUX, 2002. *Photographie de larve de salamandre tachetée*. 18 février 2002.

ANTONIO RICCARDI, 1591. *Commentaria symbolica*.

BADKE, David, 2022. Medieval Bestiary: Encyclopedia: Claudius Aelianus. [en ligne]. 20 décembre 2022. [Consulté le 9 avril 2023]. Disponible à l'adresse : <https://bestiary.ca/prisources/psdetail1495.htm>

BAITCHMAN EJ, HERMAN TA, 2014. *Flowers zoo and wild animal medicine - Caudata (Urodela): Tailed amphibians*.

BASSAT, Elad et TANAKA, Elly M., 2021. The cellular and signaling dynamics of salamander limb regeneration. *Current Opinion in Cell Biology*. 1 décembre 2021. Vol. 73, pp. 117-123. DOI 10.1016/j.ceb.2021.07.010.

BEUKEMA, Wouter, ERENS, Jesse, SCHULZ, Vanessa, STEGEN, Gwij, SPITZEN-VAN DER SLUIJS, Annemarieke, STARK, Tariq, LAUDELOUT, Arnaud, KINET, Thierry, KIRSCHHEY, Tom, POULAIN, Marie, MIAUD, Claude, STEINFARTZ, Sebastian, MARTEL, An et PASMANS, Frank, 2021. Landscape epidemiology of Batrachochytrium salamandrivorans: reconciling data limitations and conservation urgency. *Ecological Applications: A Publication of the Ecological Society of America*. juillet 2021. Vol. 31, n° 5, pp. e02342. DOI 10.1002/eap.2342.

BOUKE TEN CATE, 2018. *Photographie de salamandre tachetée adulte*. avril 2018.

BRIZZI, R, DELFINO, Giovanni, JANTRA, Silke, ALVAREZ, B et SEVER, David, 2001. The amphibian cutaneous glands; some aspects of their structure and adaptive role. In : . pp. 43-49.

BRODIE ED, SMATRESK NJ, 1990. *The antipredator arsenal of fire salamanders: spraying of secretions from highly pressurized dorsal skin glands*.

CARL VON LINNÉ, 1774. *Système naturel complet. Traduction française par P. C. S. Müller*. Nürnberg.

CHARLES BAUDELAIRE, 1869. *Les dons des fées*.

CHEVALLIER, Stéphanie, LANDRY, Marc, NAGY, Frédéric et CABELGUEN, Jean-Marie, 2004. Recovery of bimodal locomotion in the spinal-transected salamander, *Pleurodeles waltlii*. *The European Journal of Neuroscience*. octobre 2004. Vol. 20, n° 8, pp. 1995-2007. DOI 10.1111/j.1460-9568.2004.03671.x.

CURRIE, Joshua D., KAWAGUCHI, Akane, TRASPAS, Ricardo Moreno, SCHUEZ, Maritta, CHARA, Osvaldo et TANAKA, Elly M., 2016. Live Imaging of Axolotl Digit Regeneration Reveals Spatiotemporal Choreography of Diverse Connective Tissue Progenitor Pools. *Developmental Cell*. 21 novembre 2016. Vol. 39, n° 4, pp. 411-423. DOI 10.1016/j.devcel.2016.10.013.

DANIELE SEGLIE, 2014. Salamandre de Lanza (*Salamandra lanzai*). *iNaturalist* [en ligne]. 12 mars 2014. [Consulté le 26 février 2024]. Disponible à l'adresse : <https://www.inaturalist.org/taxa/27732-Salamandra-lanzai>

DE MEESTER, Gilles, ŠUNJE, Emina, PRINSEN, Els, VERBRUGGEN, Erik et VAN DAMME, Raoul, 2021. Toxin variation among salamander populations: discussing potential causes and future directions. *Integrative Zoology*. 2021. Vol. 16, n° 3, pp. 336-353. DOI 10.1111/1749-4877.12492.

DESCHANDOL, Frank, 2023. Sous-espèces *Salamandra algira atlantica*. *iNaturalist* [en ligne]. décembre 2023. [Consulté le 26 février 2024]. Disponible à l'adresse : <https://www.inaturalist.org/observations/194513989>

DWARAKA, Varun B. et VOSS, S. Randal, 2021. Towards comparative analyses of salamander limb regeneration. *Journal of experimental zoology. Part B, Molecular and developmental evolution*. mars 2021. Vol. 336, n° 2, pp. 129-144. DOI 10.1002/jez.b.22902.

EGAR, Margaret et SINGER, Marcus, 1972. The role of ependyma in spinal cord regeneration in the urodele, *Triturus*. *Experimental Neurology*. 1 novembre 1972. Vol. 37, n° 2, pp. 422-430. DOI 10.1016/0014-4886(72)90085-4.

ERJAVEC, Vladimira, LUKANC, Barbara et ŽEL, Jurij, 2017. Intoxication of a dog with alkaloids of the fire salamander. *Medycyna Weterynaryjna*. 1 janvier 2017. Vol. 73, pp. 186-188. DOI 10.21521/mw.5648.

FAHR, Jakob, 2020. Salamandre tachetée (*Salamandra salamandra*). *iNaturalist* [en ligne]. 24 mai 2020. [Consulté le 24 février 2024]. Disponible à l'adresse : <https://www.inaturalist.org/observations/47119765>

FEDER, M. E. et BURGGREN, W. W., 1985. Cutaneous gas exchange in vertebrates: design, patterns, control and implications. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*. février 1985. Vol. 60, n° 1, pp. 1-45. DOI 10.1111/j.1469-185x.1985.tb00416.x.

GABRIEL SIMEONI, 1556. *Vita di M. Gabriel Symeoni, di natione fiorentino, et*

*d'obbligo lucchese.*

GAULT, William J., ENYEDI, Balázs et NIETHAMMER, Philipp, 2014. Osmotic surveillance mediates rapid wound closure through nucleotide release. *Journal of Cell Biology*. 22 décembre 2014. Vol. 207, n° 6, pp. 767-782. DOI 10.1083/jcb.201408049.

GÉRARD DE NERVAL, 1852. Les Illuminés. In : [en ligne]. [Consulté le 20 juin 2023]. Disponible à l'adresse : [https://fr.wikisource.org/wiki/Les\\_Illumin%C3%A9s\\_\(1868\)/Cagliostro](https://fr.wikisource.org/wiki/Les_Illumin%C3%A9s_(1868)/Cagliostro)

GESSNER O, 1932. Die Wirkung der Krampfgifte Strychnin, Pikrotoxin und Samandarin auf glattmuskelige Organe. . 1932.

GESSNER O, MÖLLENHOFF P, 1932. Zur Pharmakologie der Salamander-Alkaloide. . 1932.

GHOSH, Sukla, ROY, Stéphane, SÉGUIN, Carl, BRYANT, Susan V. et GARDINER, David M., 2008. Analysis of the expression and function of Wnt-5a and Wnt-5b in developing and regenerating axolotl (*Ambystoma mexicanum*) limbs. *Development, Growth & Differentiation*. mai 2008. Vol. 50, n° 4, pp. 289-297. DOI 10.1111/j.1440-169X.2008.01000.x.

GLLAWM, 2018. *Photographie de salamandre tachetée juvénile*. 7 avril 2018.

GUERRERO, Margarita et ROSSET, Françoise, 2017. *Le livre des êtres imaginaires*. Paris : Gallimard. ISBN 978-2-07-071102-4.

GUILLAUME LE CLERC DE NORMANDIE, 1210. *Bestiaire divin*.

HANKEN, James et DINSMORE, Charles E., 1986. Geographic Variation in the Limb Skeleton of the Red-Backed Salamander, *Plethodon cinereus*. *Journal of Herpetology*. mars 1986. Vol. 20, n° 1, pp. 97. DOI 10.2307/1564136.

HAZIEL, 2021. *Les fées: sylphes, gnomes, ondines, salamandres*. Paris : Éditions Bussière. Collection Poche. ISBN 978-2-85090-821-7. 131

HOVEY, Kyle J., SEITER, Emily M., JOHNSON, Erin E. et SAPORITO, Ralph A., 2018. Sequestered Alkaloid Defenses in the Dendrobatid Poison Frog *Oophaga pumilio* Provide Variable Protection from Microbial Pathogens. *Journal of Chemical Ecology*. 1 mars 2018. Vol. 44, n° 3, pp. 312-325. DOI 10.1007/s10886-018-0930-8.

HSIA, Connie C. W., SCHMITZ, Anke, LAMBERTZ, Markus, PERRY, Steven F. et MAINA, John N., 2013. Evolution of Air Breathing: Oxygen Homeostasis and the Transitions from Water to Land and Sky. *Comprehensive Physiology*. avril 2013. Vol. 3, n° 2, pp. 849-915. DOI 10.1002/cphy.c120003.

INRS, 2022. [en ligne]. [Consulté le 23 février 2024]. Disponible à l'adresse : <https://www.inrs.fr/risques/amiante/presentation-amiante.html>

INVENTAIRE NATIONAL DU PATRIMOINE NATUREL, 2024. Salamandra salamandra (Linnaeus, 1758). *Inventaire National du Patrimoine Naturel* [en ligne]. février 2024. [Consulté le 28 février 2024]. Disponible à l'adresse : [https://inpn.mnhn.fr/espece/cd\\_nom/92](https://inpn.mnhn.fr/espece/cd_nom/92)

JOHN W. DALY et AL., 1986. Further classification of skin alkaloids from neotropical poison frogs (dendrobatidae), with a general survey of toxic/noxious substances in the amphibia. *Toxicon Oxford*. 29 décembre 1986. Vol. Vol.25, n° 10, pp. p;1023-1095.

JOVEN, Alberto et SIMON, Andrés, 2018. Homeostatic and regenerative neurogenesis in salamanders. *Progress in Neurobiology*. 1 novembre 2018. Vol. 170, pp. 81-98. DOI 10.1016/j.pneurobio.2018.04.006.

JUNG, C. G, 1964. *L'homme et ses symboles*. Paris.

KRAGL, Martin, KNAPP, Dunja, NACU, Eugen, KHATTAK, Shahryar, MADEN, Malcolm, EPPERLEIN, Hans Henning et TANAKA, Elly M., 2009. Cells keep a memory of their tissue origin during axolotl limb regeneration. *Nature*. 2 juillet 2009. Vol. 460, n° 7251, pp. 60-65. DOI 10.1038/nature08152.

LAROUSSE, Éditions, 2022. Claude Galien en grec Klaudios Galênos en latin Claudius Galenus - LAROUSSE. [en ligne]. 2022. [Consulté le 23 février 2024]. Disponible à l'adresse : [https://www.larousse.fr/encyclopedie/personnage/Claude\\_Galien/120690](https://www.larousse.fr/encyclopedie/personnage/Claude_Galien/120690)

LÉGIFRANCE, 1976. Loi n° 76-629 du 10 juillet 1976 relative à la protection de la nature -chapitre I-article 3. [en ligne]. 10 juillet 1976. [Consulté le 23 février 2024]. Disponible à l'adresse : <https://www.legifrance.gouv.fr/loda/id/LEGITEXT000006068553/2021-01-22/>

MACFOY, Cyrus, DANOSUS, Douglas, SANDIT, Raj, JONES, Tappey H., GARRAFFO, H. Martin, SPANDE, Thomas F. et DALY, John W., 2005. Alkaloids of anuran skin: antimicrobial function? *Zeitschrift Fur Naturforschung. C, Journal of Biosciences*. 2005. Vol. 60, n° 11-12, pp. 932-937. DOI 10.1515/znc-2005-11-1218.

MARTY-DUFAUT, Josy, 2005. *Les animaux du Moyen âge: réels & mythiques*. Gémenos : Autres temps. Temps mémoire. ISBN 978-2-84521-165-0. 809.933 62

MCCUSKER, Catherine, BRYANT, Susan V. et GARDINER, David M., 2015. The axolotl limb blastema: cellular and molecular mechanisms driving blastema formation and limb regeneration in tetrapods. *Regeneration*. 2015. Vol. 2, n° 2, pp. 54-71. DOI 10.1002/reg2.32.

MCCUSKER, Catherine, MONAGHAN, James et WHITED, Jessica, 2021. Salamander models for elucidating mechanisms of developmental biology, evolution, and regeneration: Part one. *Developmental Dynamics: An Official Publication of the American Association of Anatomists*. juin 2021. Vol. 250, n° 6, pp. 750-752. DOI 10.1002/dvdy.358.

MCHEDLISHVILI, Levan, EPPERLEIN, Hans H., TELZEROW, Anja et TANAKA, Elly

M., 2007. A clonal analysis of neural progenitors during axolotl spinal cord regeneration reveals evidence for both spatially restricted and multipotent progenitors. *Development*. 1 juin 2007. Vol. 134, n° 11, pp. 2083-2093. DOI 10.1242/dev.02852.

MICHL E, KAISER E, 1963. *Chemie und Biochemie der Amphibiengifte*. . 1963.  
MIGUEL VENCES, 2014. Nuclear and mitochondrial multilocus phylogeny and survey of alkaloid content in true salamanders of the genus *Salamandra* (Salamandridae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 8 janvier 2014. N° 208–216.

MINO, Gabriele, 2022. La salamandre de François Ier. *BnF Essentiels* [en ligne]. avril 2022. [Consulté le 22 février 2024]. Disponible à l'adresse : <https://essentiels.bnf.fr/fr/histoire/temps-modernes/ccf48dc0-ff3c-4432-9b57-7e838f7a6721-francois-ier-entre-pouvoir-et-image/article/430a9a24-500f-4f05-be95-5030cb87076a-salamandre-francois-ier>

MUELLER, Rachel Lockridge, MACEY, J. Robert, JAEKEL, Martin, WAKE, David B. et BOORE, Jeffrey L., 2004. Morphological homoplasy, life history evolution, and historical biogeography of plethodontid salamanders inferred from complete mitochondrial genomes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 21 septembre 2004. Vol. 101, n° 38, pp. 13820-13825. DOI 10.1073/pnas.0405785101.

MUSEUM HISTOIRE NATURELLE, 2020. Axolotl. *Muséum national d'Histoire naturelle* [en ligne]. 2020. [Consulté le 26 février 2024]. Disponible à l'adresse : <https://www.mnhn.fr/fr/axolotl>

NETOLITZKY F, 1904. Untersuchungen über den giftigen Bestandteil des Alpensalamanders, *Salamandra atra* Laur. . 1904.

OKAMOTO, Mitsumasa, OHSAWA, Hatsuki, HAYASHI, Toshinori, OWARIBE, Katsushi et TSONIS, Panagiotis A., 2007. Regeneration of retinotectal projections after optic tectum removal in adult newts. *Molecular Vision*. 15 novembre 2007. Vol. 13, pp. 2112-2118.

PAOLO GIOVIO, 1556. *Dialogo dell'impresse militari e amorse*.

PARACELSE, TRADUIT PAR PARIS SYLVIE, 1998. *Le livre des nymphes, des sylphes, des pygmées, des salamandres et de tous les autres esprits*. Nîmes : C. Lacour. Colporteur. ISBN 978-2-84406-026-6. 1

PETHEY-GIRARD, Bruno, VÈNE, Magali, BOEUF-BELILITA, Estelle, TRUNEL, Lucile et BIBLIOTHÈQUE NATIONALE DE FRANCE (éd.), 2015. *François Ier: pouvoir et image*. Paris : Bibliothèque nationale de France. ISBN 978-2-7177-2622-0. DC113 .F73 2015

PHISALIX-PICOT M, 1900. *Recherches embryologiques, histologiques et physiologiques sur les glandes à venin de la Salamandre terrestre*. Paris.

PIATT, Jean, 1955. Regeneration of the spinal cord in the salamander. *Journal of Experimental Zoology*. 1955. Vol. 129, n° 1, pp. 177-207. DOI 10.1002/jez.1401290109.

PLÁCIDO, Alexandra, BUENO, João, BARBOSA, Eder A., MOREIRA, Daniel C., DIAS, Jhones do Nascimento, CABRAL, Wanessa Felix, ALBUQUERQUE, Patrícia, BESSA, Lucinda J., FREITAS, Jaime, KUCKELHAUS, Selma A. S., LIMA, Filipe C. D. A., BATAGIN-NETO, Augusto, BRAND, Guilherme D., RELVAS, João B., LEITE, José Roberto S. A. et EATON, Peter, 2020. The Antioxidant Peptide Salamandrin-I: First Bioactive Peptide Identified from Skin Secretion of Salamandra Genus (*Salamandra salamandra*). *Biomolecules*. avril 2020. Vol. 10, n° 4, pp. 512. DOI 10.3390/biom10040512.

PLINE L'ANCIEN, 74apr. J.-C.a. *Histoire naturelle : Livre X*. Rome antique.

PLINE L'ANCIEN, 74apr. J.-C.b. *Histoire naturelle : Livre XXVIII*. Rome antique.

PLINE L'ANCIEN, 74apr. J.-C.c. *Histoire naturelle : Livre XI*. Rome antique.

POKÉMON, Nintendo, 1995. Salamèche N° 0004. [en ligne]. 2024 1995. [Consulté le 16 février 2024]. Disponible à l'adresse : <https://www.pokemon.com/fr/pokedex/salameche>

POKÉMON, Nintendo, 2019a. Malamandre N°0758. [en ligne]. 2019. [Consulté le 16 février 2024]. Disponible à l'adresse : <https://www.pokemon.com/fr/pokedex/malamandre>

POKÉMON, Nintendo, 2019b. Tritox N° 0757. [en ligne]. 2019. [Consulté le 25 février 2024]. Disponible à l'adresse : <https://www.pokemon.com/fr/pokedex/tritox>

PROFESSEUR JOHN TOPSELL, MALONE, Dan et PEMERLE, Didier, 2007. *Dragons, le guide du maître*. Paris : Nathan. ISBN 978-2-09-251555-6. 809

PROJET MÉTA-MORPHOSE, 2023. Phylogénie des salamandres incluses dans le projet Méta-Morphose. [en ligne]. 4 juillet 2023. [Consulté le 25 février 2024]. Disponible à l'adresse : <https://metamorphosis-project.org/fr/ensembles-de-donnees/phylogenie-des-salamandres-incluse-dans-notre-projet-forme-fonction/>

RANDLE HOLME, 1688. *The Academy of armory, or, a storehouse of armory and blason*.

RIVERA X, DONAIRE-BARROSO D, ARRIBAS O, 2014. Hipótesis sobre el origen y función del patrón de coloración y de las estrategias reproductivas en el género *Salamandra Laurenti*. . 2014.

RODGERS AK, SMITH JJ, VOSS SR, 2020. Identification of immune and non-immune cells in regenerating axolotl limbs by single-cell sequencing. . 18 juin 2020. DOI <https://doi.org/10.1016/j.yexcr.2020.112149>.

ROYER, Anne, 2005. *Survivre à tout prix, les ruses des animaux*. Évreux : Éd. Atlas jeunesse. Atlas junior des animaux, 013. ISBN 978-2-7312-3232-5. 591.508 3

SADER, Fadi, DENIS, Jean-François, LAREF, Hamza et ROY, Stéphane, 2019. Epithelial to mesenchymal transition is mediated by both TGF- $\beta$  canonical and non-canonical signaling during axolotl limb regeneration. *Scientific Reports*. 4 février 2019. Vol. 9, n° 1, pp. 1144. DOI 10.1038/s41598-018-38171-5.

SAINT AUGUSTIN, 413apr. J.-C. *La cité de Dieu*.

SALDEN, Tobias, 2022. Salamandre noire (*Salamandra atra*). *iNaturalist* [en ligne]. 2 octobre 2022. [Consulté le 26 février 2024]. Disponible à l'adresse : <https://www.inaturalist.org/observations/137307129>

SATOH, Akira, BRYANT, Susan V. et GARDINER, David M., 2012. Nerve signaling regulates basal keratinocyte proliferation in the blastema apical epithelial cap in the axolotl (*Ambystoma mexicanum*). *Developmental Biology*. 15 juin 2012. Vol. 366, n° 2, pp. 374-381. DOI 10.1016/j.ydbio.2012.03.022.

SCADDING SR, 1983. Can differences in limb regeneration ability between individuals within certain amphibian species be explained by differences in the quantity of innervation? *Journal of Experimental Zoology*. 1983.

SÉBILLOT, Paul et LACASSIN, Francis, 2002. *Croyances, mythes et légendes des pays de France*. Paris : Omnibus. Omnibus. ISBN 978-2-258-05989-4. 398.209 44

SEIFERT AW, MONAGHAN JR, VOSS SR, MADEN M, 2012. Skin Regeneration in Adult Axolotls: A Blueprint for Scar-Free Healing in Vertebrates. . 2 avril 2012. DOI <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0032875>.

SERRE COLLET, Françoise et HULOT, Nicolas, 2019. *Salamandres, tritons & cie Ed. 1* [en ligne]. Editions Quae. [Consulté le 5 décembre 2022]. ISBN 978-2-7592-3071-6. Disponible à l'adresse : <http://univ.scholarvox.com/catalog/book/docid/88898082?searchterm=salamandre>

SERVEDIO, Maria R., 2000. The Effects of Predator Learning, Forgetting, and Recognition Errors on the Evolution of Warning Coloration. *Evolution*. 2000. Vol. 54, n° 3, pp. 751-763.

SIR THOMAS BROWNE, 1650. *Pseudodoxia epidemica*.

THE TEMPLAR COMPANY, Plc Londres, 2006. *Le livre des secrets de Merlin, Magicologie*. Cedex : Milan. ISBN 978-2-7459-2164-2.

TIM LÜDDECKE, STEFAN SCHULZ, SEBASTIAN STEINFARTZ, et MIGUEL VENCES, 2018. A salamander's toxic arsenal: review of skin poison diversity and function in true salamanders, genus *Salamandra*. *The Science of Nature* [en ligne]. 06 2018. Disponible à l'adresse : <https://doi.org/10.1007/s00114-018-1579-4>

TSAI, Stephanie L, BASELGA-GARRIGA, Clara et MELTON, Douglas A, 2020. Midkine is a dual regulator of wound epidermis development and inflammation during the initiation of limb regeneration. NEWMARK, Phillip A, AKHMANOVA, Anna et CURRIE, Joshua (éd.), *eLife*. 14 janvier 2020. Vol. 9, pp. e50765. DOI 10.7554/eLife.50765.

TUSEE, 2019. *Photographie de Salamandra salamandra*. 13 juillet 2019.

UICN FRANCE, 2015. Tableau liste rouge amphibiens. *UICN France* [en ligne]. 9 septembre 2015. [Consulté le 23 février 2024]. Disponible à l'adresse : <https://uicn.fr/liste-rouge-reptiles-amphibiens/>

WAKE, David B. et KOO, Michelle S., 2018. Amphibians. *Current Biology*. 5 novembre 2018. Vol. 28, n° 21, pp. R1237-R1241. DOI 10.1016/j.cub.2018.09.028.



NOM : CHAPON Déborah

TITRE : ANALYSE CRITIQUE DES MYTHES ET LÉGENDES ASSOCIÉS À LA SALAMANDRE EN REGARD DES DONNÉES SCIENTIFIQUES SUR SA BIOLOGIE

RÉSUMÉ : La salamandre est un amphibien appartenant à l'ordre des Urodèles. Le genre *Salamandra* comprend 6 espèces présentes en Europe centrale, Europe du Sud, Afrique du Nord et au Moyen-Orient.

La salamandre est entourée de croyances appartenant au folklore : des textes remontant à l'Antiquité témoignent de sa capacité de résistance aux flammes. Ce don a traversé les âges, à tel point que l'image de la salamandre associée au feu a été utilisée pour symboliser la résurrection, la foi ou encore le courage. D'autres mythes témoignent d'une capacité de guérison incroyable ou de la sécrétion d'un poison pouvant décimer des villages entiers. Ces légendes, parfois extravagantes, ne font qu'amplifier la réalité.

En effet, les salamandres sont utilisées actuellement en recherche pour l'étude de la régénération tissulaire et pour l'étude de la biosynthèse d'alcaloïdes neurotoxiques. L'objet de ma thèse est de confronter les croyances issues de l'imaginaire collectif avec la biologie des salamandres.

MOTS-CLÉS : SALAMANDRE - SYMBOLIQUE - FEU - RÉGÉNÉRATION DES MEMBRES - POISON - PHYSIOLOGIE

---

TITLE : CRITICAL ANALYSIS OF THE MYTHS AND LEGENDS ASSOCIATED WITH THE SALAMANDER IN THE LIGHT OF SCIENTIFIC DATA ON ITS BIOLOGY

ABSTRACT : The salamander is an amphibian belonging to the Urodeles order. The *Salamandra* genus comprises 6 species found in Central Europe, Southern Europe, North Africa and the Middle East.

The salamander is surrounded by folklore: texts dating back to Antiquity testify to its ability to resist flames. This gift has endured through the ages, so much so that the image of the salamander associated with fire has been used to symbolize resurrection, faith and courage. Other myths bear witness to the salamander's incredible healing powers, or to the secretion of a poison that could decimate entire villages. These extravagant legends only amplify reality.

Indeed, salamanders are currently used in research to study tissue regeneration and neurotoxic alkaloids biosynthesis. Comparing the beliefs of the collective imagination with the biology of the salamander is the aim of this work.

KEYWORDS : SALAMANDER - SYMBOLISM - FIRE - LIMB REGENERATION - POISON - PHYSIOLOGY