SALAMANDRES ET TRITONS

APERÇU SUR L'ORDRE DES URODÈLES *) AVEC QUELQUES CONSIDÉRATIONS SUR LA PHYLOGÉNIE DE CES ANIMAUX.

PAR

ROBERT THORN

Les Salamandres font partie de la classe des Amphibiens ou Batraciens. Des Lézards (= classe des Reptiles), auxquels elles ressemblent par la forme du corps, elles se distinguent nettement par une peau nue, parfois verruqueuse, mais toujours dépourvue d'écailles et de plaques cornées. Le nom scientifique de l'ordre qui comprend les Salamandres est les Urodèles ou *Caudata,* ce qui signifie pourvu d'une queue: Les Salamandres gardent l'appendice caudal après la métamorphose contrairement à ce qui se passe chez les Grenouilles et les Crapauds constituant l'autre ordre important de la classe des Amphibiens.

Les Urodèles occupent dans la phylogénie des animaux une place intéressante: Descendant de Poissons crossoptérygiens du dévonien, ils furent les premiers Vertébrés à s'aventurer sur la terre ferme et développèrent à cet effet la respiration aérienne et les quatre membres caractéristiques des Vertébrés supérieurs.

Les Salamandres se cantonnent principalement dans l'hémisphère boréal. Elles sont très bien représentées en Amérique du Nord où l'on compte environ 210 espèces. En Amérique du Sud on compte actuellement 18 espèces. Elles atteignent dans ce continent la Bolivie et l'embouchure de l'Amazone. En Europe il y a 21 espèces auxquelles s'ajoute une seule espèce pour l'Afrique du Nord. L'Asie détient 22 espèces dont 6 se rencontrent également en Europe.

---

*) Extraits d'une causerie accompagnée de la projection de diapositives présentée dans la séance du 7 décembre 1964.



Salamandra salamandra terrestris
Exemplaire des environs de Marienthal.



Salamandra salamandra terrestris
Exemplaire des environs de Reuland.

(Photos : A. ROOS.)

Les Urodèles sont représentés au Grand-Duché de Luxembourg par cinq espèces: La Salamandre tachetée (Feuersalamander), *Salamandra salamandra* (LINNÉ) est une assez grande espèce de couleur noire avec des taches ou deux bandes dorsales longitudinales jaune vif. Les Salamandres luxembourgeoises sont à rattacher à la sous-espèce *terrestris* LACÉPÈDE d'Europe occidentale. Cette race se caractérise par la tendance des taches dorsales à se grouper sur deux rangées longitudinales jusqu'à former deux bandes jaunes continues. Chez les exemplaires luxembourgeois il est assez rare de constater la présence de deux bandes jaunes continues sur toute la longueur du dos: Ces bandes, presque toujours interrompues, restent d'ailleurs assez étroites. Chez beaucoup d'exemplaires, le motif jaune reste subdivisé en taches parfois peu nombreuses et peu étendues qui peuvent même adopter une disposition assez irrégulière, rappelant la disposition irrégulière de la race nominative d'Europe centrale et du sud-est. Il n'est donc pas impossible que les populations luxembourgeoises de Salamandres soient intermédiaires entre la sous-espèce *terrestris* et la sous-espèce *salamandra,* avec forte prépondérance de la race occidentale. La Salamandre tachetée se rencontre dans les forêts suffisamment humides et ombragées à proximité ou même à bonne distance de petits ruisseaux où elle va déposer ses têtards lors de la reproduction.

Les quatre autres espèces rencontrées au Grand-Duché sont appelées communément les Tritons (Molche, genre *Triturus).* Ce sont en quelque sorte des Salamandres de mœurs plus aquatiques. On les trouve au printemps dans les mares où ils se livrent à leurs jeux nuptiaux. Les femelles fixent leurs œufs isolément aux feuilles de plantes aquatiques. L'éclosion a lieu après environ quatre semaines. Les larves mènent ensuite une vie aquatique jusqu'en automne. Elles perdent alors leurs branchies, se métamorphosent et se rendent à terre. La plupart des adultes quittent l'eau en été et mènent une vie terrestre fort dissimulée jusqu'au printemps suivant.

L'espèce la plus fréquente au Grand-Duché est le Triton alpestre (Alpenmolch), *Triturus alpestris alpestris.* Le Triton palmé (Fadenmolch), *Triturus helveticus helveticus* est également très commun. Le Triton ponctué (Teichmolch), *Triturus*

vulgaris vulgaris est un peu moins fréquent et peut manquer dans les mares limnocrènes. Le Triton crêté (Kammolch), *Triturus cristatus cristatus* semble être assez rare. L'auteur ne l'a constaté que dans les environs de Luxembourg ainsi que dans une mare située entre Bous et Ellange.

Toutes les espèces luxembourgeoises font partie de la famille des Salamandridés. Dans la suite nous donnons un bref aperçu sur les familles et principaux genres de l'ordre en question.

La famille des *Hynobiidae,* la plus primitive de l'ordre, est représentée par de petites Salamandres chez lesquelles la fécondation des œufs est encore externe et donc pratiquée après la ponte. Les œufs sont groupés dans des sacs gélatineux allongés pondus par paires, soit un sac par oviducte. Le mâle enduit ces sacs de semence en les faisant glisser entre ses pattes postérieures. Citons l'*Hynobius nebulosus* des régions méridionales du Japon. Les parties supérieures de cette Salamandre d'une longueur d'environ 10 cm sont d'un brun jaunâtre plus ou moins foncé. Les parties ventrales sont grises à violacées. Les autres espèces de ce genre se rencontrent également au Japon, en Corée et en Chine. L'*Hynobius keyserlingii* a une répartition très étendue. On le rencontre en Sibérie, de l'Océan Pacifique à l'Oural et il a même été signalé de plusieurs localités situées en Russie d'Europe. Mentionnons encore l'*Onychodactylus japonicus,* une Salamandre allongée et élancée qui présente pendant certaines périodes des doigts et des orteils pourvus de griffettes aiguës recourbées vers le bas. Cette espèce se trouve au Japon. Une espèce très proche se rencontre en Corée et Sibérie orientale. Citons pour mémoire le genre *Batrachuperus* d'Asie centrale. Nous parlerons un peu plus loin du genre *Ranodon.*

La famille des *Cryptobranchidae* comprend des Salamandres entièrement aquatiques atteignant une taille considérable. La Salamandre géante du Japon *(Megalobatrachus japonicus)* dépasse normalement un mètre et peut même atteindre une longueur de 1,4 m. Une espèce semblable existe en Chine. Mentionnons encore le Hellbender des Etats-Unis *(Cryptobranchus alleganiensis)* qui atteint une longueur de 70 cm. Les œufs de

ces espèces sont groupés dans de longs cordons et la fécondation est externe.

La famille des *Ambystomatidae* comprend environ 30 espèces qui se rencontrent toutes en Amérique du Nord. Par leurs mœurs ces Salamandres rappellent encore les Hynobiidés. Les œufs sont groupés dans des sacs de forme globuleuse. Mais la fécondation est interne comme chez la famille suivante des Salamandridés. Le mâle dépose à cet effet un spermatophore devant la femelle et, après des jeux d'amour plus ou moins compliqués et variables selon les différentes espèces, il amène la femelle à placer son ouverture cloacale sur le spermatophore. La plupart des espèces se reproduisent au printemps et déposent leurs œufs dans l'eau. L'*Ambystoma opacum* occupant une vaste région du sud-est des Etats-Unis fait une exception notable à ce comportement. La reproduction a lieu en automne et se passe sur la terre ferme. La femelle dépose ses œufs à proximité d'une mare sous un amas quelconque de détritus et reste auprès de sa progéniture jusqu'à ce que les pluies d'automne aient fait monter le niveau de la mare au point de submerger les œufs. L'éclosion des larves peut alors avoir lieu.

Passons maintenant à l'importante famille des *Salamandridae* dont les représentants se trouvent dans toute la région paléarctique et débordent même sur la région orientale. Deux genres sont propres à la région néarctique. La fécondation est interne et peut avoir lieu à terre ou dans l'eau. Les œufs sont pondus dans l'eau, soit isolément, soit plus rarement en petites grappes. La Salamandre noire des Alpes *(Salamandra atra)* est entièrement terrestre et vivipare. Un seule œuf se développe dans chaque oviducte. L'embryon absorbe d'abord sa propre substance vitelline. Il se nourrit ensuite du restant des œufs avortés. Dans une troisième et dernière phase il développe de grandes branchies qui s'appliquent contre la paroi de l'oviducte fonctionnant comme une paroi utérine. De petites Salamandres entièrement développées et dépourvues de branchies sont mises au monde. La gestation dure environ quatre ans à une altitude de 2000 m. La Salamandre tachetée *(Salamandra salamandra)* est une espèce de la région paléarctique occidentale. Sa limite septentrionale coïncide avec celle du hêtre. Men-

tionnons également le Chioglosse portugais *(Chioglossa lusitanica)* de forme allongée et svelte. On le rencontre dans le nord-ouest de l'Espagne et du Portugal où il a pu survivre l'époque glaciaire grâce au climat océanique prononcé de cette région. La Salamandre du Caucase *(Mertensiella caucasia)* est de forme semblable mais se distingue par la présence de taches jaunes. Le mâle présente une glande hédonique au-dessus de la base de la queue. La Salamandrine à lunettes *(Salamandrina terdigitata)* se rencontre en Italie le long de la chaîne des Apennins. Le Pleurodèle *(Pleurodeles waltli)* est une espèce plus aquatique qui s'accouple encore de la même façon que les espèces du genre *Salamandra, Chioglossa* et *Mertensiella.* On le trouve au Maroc et en Espagne. Le *Pleurodeles poireti* est plus petit. Il se trouve en Algérie et en Tunisie.

Les Tritons (genre *Triturus)* sont représentés en tout par neuf espèces dont quatre se retrouvent au Grand-Duché comme nous l'avons vu dans ce qui précède. La distribution du genre *Triturus* s'étend sur l'Europe, la Sibérie occidentale et l'Asie Mineure. Les genres *Cynops, Paramesotriton* et *Hypselotriton* d'Extrême-Orient s'apparentent au genre *Triturus.* La position des genres *Pachytriton* de Chine et *Neurergus* d'Asie Mineure est encore incertaine. Quant aux Salamandridés d'Amérique du Nord *(Notophthalmus, Taricha),* ils occupent une position particulière, la fécondation étant précédée d'un accouplement spécial. Il en est de même des Euproctes *(Euproctus)* dont les trois espèces (Pyrénées, Corse, Sardaigne) présentent des adaptations à une vie dans les ruisseaux et torrents de montagne.

La famille des *Proteidae* est représentée par le célèbre Protée anguillard *(Proteus anguinus)* des eaux souterraines de Dalmatie. C'est le seul Vertébré entièrement cavernicole d'Europe. C'est une espèce néoténique de couleur blanchâtre. Les yeux font défaut aux adultes, mais fait curieux, les jeunes larves sont distinctement pourvues d'un œil rudimentaire qui se résorbe ensuite. La reproduction du Protée rappelle celle des Tritons. Le *Necturus maculosus* ou Mudpuppy des Etats-Unis est généralement rangé dans la même famille. C'est une espèce néoténique fréquentant les lacs et les rivières.

Passons maintenant à l'importante famille des *Plethodonidae* représentée par environ 180 espèces. Deux espèces se trouvent en Europe, toutes les autres se rencontrent en Amérique du Nord et dans les parties septentrionales de l'Amérique du Sud. Les Pléthodontidés sont entièrement dépourvus de poumons, la respiration se faisant en grande partie par la peau. La fécondation est interne comme chez les Salamandridés. La ponte peut avoir lieu dans l'eau avec développement de larves comme chez les Tritons. Chez un grand nombre d'espèces les œufs sont pondus à terre dans des fissures et cavités humides du sol. Ces œufs sont assez gros et présentent une épaisse gangue gélatineuse. Tout le développement jusqu'à l'état de petite Salamandre capable de vivre à l'air libre se fait à l'intérieur de la gangue. Une espèce de Californie et certaines espèces d'Amérique centrale et d'Amérique du Sud ont développé des habitudes arboricoles. Quelques espèces sont plus ou moins cavernicoles. Un cas remarquable de zoogéographie est la distribution du genre *Hydromantes* dont deux espèces se rencontrent en Europe alors que les autres espèces se retrouvent en Californie. Les Hydromantes d'Europe sont des espèces troglophiles. Les yeux sont pourtant grands et bien développés. A l'exception des parties ventrales de l'*Hydromantes genei* de Sardaigne, les animaux sont fort bien pigmentés. L'*Hydromantes italicus* se trouve en Italie et en France dans les Alpes-Maritimes.

L'*Amphiuma means*, le Congo Eel du sud-est des Etats-Unis est l'unique représentant de la famille des *Amphiumidae*. C'est une grande espèce aquatique à corps cylindrique pourvu de membres très réduits. La famille des *Sirenidae* occupe une place un peu spéciale dans l'ordre des Urodèles. Ces animaux ne possèdent pas de membres postérieurs et les branchies subsistent chez les adultes. Cette famille contient deux genres représentés chacun par une espèce. La distribution s'étend sur le sud-est des Etats-Unis.

Après cet aperçu sur l'ordre des Urodèles, revenons à la famille des Hynobiidés et en particulier au *Ranodon sibiricus* KESSLER de l'Ala Tau en Sibérie centrale. C'est une espèce de haute altitude fréquentant les torrents de montagne. BANNIKOV (1958) a récemment donné des détails intéressants au sujet de

la biologie de cette forme. Il signale pour la première fois la présence d'un spermatophore chez cette espèce, ce qui représente un cas unique chez un Hynobiidé. Ce spermatophore consiste en une petite masse gélatineuse de forme plus ou moins conique contenant la masse agglutinée des spermatozoïdes. Le mâle fixe ce spermatophore sur une pierre d'un ruisseau et la femelle vient ensuite y attacher ses deux sacs de frai. Les spermatozoïdes peuvent alors pénétrer à l'intérieur des sacs pour féconder les œufs. La fécondation est donc encore toujours externe, mais la présence d'un spermatophore nous montre que le *Ranodon sibiricus* a atteint un niveau d'évolution plus élevé que celui des autres Hynobiidés. En effet, c'est grâce à l'usage du spermatophore que les familles des Ambystomatidés, des Salamandridés et des Pléthodontidés, pour ne citer que les plus importantes, ont réussi à assurer une fécondation interne des œufs. Cette faculté a donné aux espèces de ces familles la possibilité de s'affranchir du milieu aquatique, permettant une évolution allant jusqu'à la viviparie complète *(Salamandra atra)* ou jusqu'à la ponte dans le milieu terrestre (certains Pléthodontidés). Une fécondation interne ainsi qu'une ponte des œufs à terre sont également des conditions préalables à une évolution vers l'œuf cléidoïque, donc à coquille solide, tel que l'ont finalement réalisé les Reptiles.

La présence d'un spermatophore chez le *Ranodon sibiricus* démontre donc que cette espèce a atteint un niveau d'évolution plus élevé que celui des autres Hynobiidés. Il semble donc justifié de séparer ce genre des autres genres d'Hynobiidés et nous proposons de le placer dans une nouvelle famille, les *Ranodontidae* fam. nov. contenant le seul genre *Ranodon* KESSLER. La fécondation restant toutefois externe, il est indiqué de maintenir les Ranodontidés dans le sous-ordre des *Cryptobranchoidea* DUNN contenant en outre les familles des *Hynobiidae* et des *Cryptobranchidae*. Une étude histologique comparée de la région cloacale et en particulier des glandes cloacales et abdominales permettra de donner un avis définitif à ce sujet. Quant au *Ranodon wushanensis* LIU, HU et YANG (1960), il est encore trop peu connu pour pouvoir se prononcer d'une façon définitive. A juger des informations et des illustrations publiées par les auteurs de cette nouvelle espèce, il ne semble pas

qu'un spermatophore soit placé au contact des sacs de frai. Les œufs sont peu nombreux et assez gros rappelant la disposition qu'on trouve chez les genres *Batrachuperus* et *Onychodactylus*. De ces deux derniers genres, le *Ranodon wushanensis* se sépare toutefois nettement par la présence de cinq orteils (quatre chez *Batrachuperus)* et par un corps assez trappu (allongé et svelte chez l'*Onychodactylus)*. La disposition des dents vomériennes, caractère taxonomique important chez les Urodèles, semble très particulière et ne rappelle en rien ce qu'on trouve chez les autres Hynobiidés ainsi que chez le *Ranodon sibiricus*. Il semble donc douteux qu'on puisse conserver le *Ranodon wushanensis* dans le genre *Ranodon*.

L'usage du spermatophore semble donc avoir trouvé primitivement son utilité dans des ruisseaux à eau courante. Solidement fixé au substrat rocheux, il diminue le risque d'entraînement par l'eau des spermatozoïdes retenus dans la masse gélatineuse. Le spermatophore des Salamandridés n'est pas fixé d'une façon solide au substrat, mais chez les espèces de cette famille, la fécondation a lieu à terre ou dans des eaux stagnantes. Ce n'est que chez les Euproctes, qui ont dû se réadapter plus tard à l'action de l'eau courante, que l'on constate une réduction du spermatophore. Mais la fécondation est précédée chez les espèces de ce genre par un accouplement caractéristique grâce auquel le mâle est capable de déposer la masse du sperme à proximité de l'ouverture cloacale de la femelle. Le contact avec l'eau est donc très court et ces espèces évitent ainsi que le sperme soit entraîné par l'eau des torrents. L'accouplement des Euproctes a lieu en principe dans l'eau. En ce qui concerne l'*Euproctus montanus* de Corse, l'auteur de ces lignes a pu observer récemment un accouplement sur la partie terrestre d'un vivarium dûment pourvu d'un réservoir convenable d'eau. Cette observation montre à quel point certaines espèces d'Urodèles se trouvent en plein état d'évolution et démontre en tout cas les grandes possibilités d'adaptation que ces espèces possèdent pour répondre à toute pression sélectrice. Elle illustre tout comme la présence du spermatophore chez le *Ranodon sibiricus* le rôle important qu'a pu jouer le milieu à eau courante des régions accidentées dans l'évolution des Tétrapodes vers une adaptation complète au milieu terrestre.

Ajoutons ici que GOIN et GOIN (1962) ont émis une hypothèse analogue au sujet de l'origine des Reptiles et en particulier de l'œuf cléidoïque et amniote propre à cette classe. Ces auteurs font remarquer que la reproduction des Amphibiens vivant dans une région accidentée est nécessairement effectuée dans des eaux fraîches et courantes. Ceci nécessite de nombreuses adaptations parmi lesquelles une reproduction terrestre apparaît comme une propriété extrêmement favorable. Les mêmes auteurs relèvent en particulier que l'augmentation de la grandeur de l'œuf et donc de la substance vitelline ainsi qu'une réduction du nombre d'œufs se retrouvent chez la plupart des Batraciens se reproduisant dans des eaux fraîches et courantes ainsi que chez les Batraciens à reproduction terrestre. L'augmentation des réserves nutritives de l'œuf et une fécondation interne étant des conditions nécessaires préalables à l'apparition de l'œuf cléidoïque et amniote, l'apparition des premiers Reptiles dans un milieu accidenté apparaît comme une hypothèse valable et toute aussi justifiée que les hypothèses plus anciennes.

Les Urodèles sont des animaux qui mènent une vie cachée et retirée. Modestes habitants des forêts, des ruisseaux et des mares, ils sont à peine connus du grand public. Et pourtant, en y regardant de plus près, on découvre bientôt une richesse de formes, de couleurs et surtout de mœurs, qui donnent à cet ordre une place de choix dans le règne animal. Les Urodèles illustrent en outre des étapes capitales de l'évolution des Tétrapodes.

BIBLIOGRAPHIE SOMMAIRE

BANNIKOV, A. G., 1958. — Die Biologie des Froschzahnmolches *Ranodon sibiricus* KESSLER. Zool. Jahrb. Abt. Syst. Ökol. Geogr. der Tiere, Jena, 86, 3 : 245—252.

BEDRIAGA, J. von, 1897. — Die Lurchfauna Europas. II. *Urodela*, Schwanzlurche. Bull. Soc. imp. Nat. Moscou (N. S.), 10 (1896): 187—322, 363—476, 575—760.

BISHOP, S. C., 1947. — Handbook of Salamanders. The Salamanders of the United States, of Canada, and of lower California. Comstock, New York, XIV + 555 p.

BRAME Jr., A. H., et D. B. WAKE, 1963. — The Salamanders of South America. Contr. in Sci. Los Angeles Cty. Mus., 69, 72 p.

GOIN, O. B., et C. J. GOIN, 1962. — Amphibian eggs and the montane environment. Evolution, 16 : 364—371.

LIU, C., S. HU et F. YANG, 1960. — Amphibians from Wushan, Szechwan. Acta zool. sinica, Peking, 12, 2 : 278—292.

POPE, C. H., et A. M. BORING, 1940. — A survey of Chinese amphibia. Peking nat. Hist. Bull., 15, 1 : 13—86.

SATO, I., 1943. — (Traité général sur les Urodèles du Japon). Nippon Publ., Osaka, 520 p.

SMITH, H. M., et E. H. TAYLOR, 1948. — An annotated checklist and key to the amphibia of Mexico. U. S. nation. Mus., Washington, Bull. 194, IV + 118 p.

TAYLOR, E. H., 1952. — The salamanders and caecilians of Costa Rica. Univ. Kansas Sci. Bull. 34, 2, 12 : 695—791.

THORN, R., sous presse. — Les Salamandres d'Europe, d'Asie et d'Afrique du Nord. Lechevalier, Paris.