Propos sur le comportement sexuel et sur la reproduction en captivité chez quatre espèces de Salamandres de la famille des Hynobiidés (Amphibia, Caudata)

par

Robert THORN

Hynobius nebulosus (Temminck et Schlegel)

Des précisions sur le comportement sexuel avaient été établies et rapportées dans deux articles précédents (Thorn, 1963 et 1967). Des observations récentes en 1985 sur quatre mâles issus (après plusieurs générations) des exemplaires (deux mâles et deux femelles vraisemblablement) importés du Japon en 1959 confirment les observations publiées en 1963 et en 1967 à l'exception peut-être du gonflement du plancher buccal peu prononcé ou même absent chez les quatre mâles en question. Il est cependant évident que les postures du mâle (élévation du corps) suffisent à mettre en évidence la tache blanche de la face inférieure de la tête. Cette tache représente d'ailleurs un caractère sexuel visuel unique chez les Hynobiidés. Les mouvements rythmiques brusques (saccadés) du corps exécutés par le mâle en présence d'une femelle ou après son passage sont souvent accompagnés d'un faible mouvement de l'extrémité de la queue.

Dans les conditions climatiques (Luxembourg, chauffage d'appoint en hiver pour éviter le gel) et de nourriture auxquelles les animaux sont soumis, les mâles sont capables de se reproduire à l'âge de trois ans (après ponte) et les femelles à l'âge de quatre ans (après ponte). La tache blanche du mâle peut déjà apparaître à l'âge de deux ans. Elle est absente en été. Ces valeurs se réduisent d'un à deux ans dans des conditions climatiques plus clémentes.

Les larves sont élevées à présent dans des bacs en matière plastique par groupes de 10 à 20 animaux. On ajoute, au début de la métamorphose, quelques morceaux d'écorce de liège dans les bacs. Les jeunes salamandres pourront ainsi quitter l'eau tout en conservant la possibilité d'y retour-

ner. Cette dernière mesure s'est avérée favorable en vue d'éviter une maladie de la peau (qui devient terne) presque toujours fatale. On doit cependant accepter une certaine mortalité résultant surtout de la compétition entre jeunes pour la nourriture. Cette sélection éliminant les animaux les plus faibles a permis de maintenir en captivité une population saine, issue de deux couples, pendant déjà un quart de siècle. Les élevages contiennent toujours une grande majorité de mâles et il est probable que la température (ou un autre facteur) joue en rôle dans le rapport des sexes.

Hynobius retardatus Dunn

Des quelques exemplaires obtenus en 1978 provenant d'une ponte de printemps 1977 sur l'île de Hokkaido (Japon), un couple s'est reproduit fin février 1983. Nombre d'oeufs dans chaque sac de frai: 24 et 27 respectivement. Les sacs de frai légèrement opalescents sont moins translucides que ceux de *H. nebulosus*. L'éclosion des larves débuta le 23 mars, longueur d'une larve à l'éclosion, 13 mm. Les trois branchies sont présentes de chaque côté de la tête ainsi que le balancier assez court d'abord et fort allongé deux semaines plus tard. Pas de membres distincts au moment de l'éclosion. Les larves sont de couleur foncée (fin pointillé noir sur fond beige foncé à la loupe) tant sur les parties dorsales que ventrales du corps. La crête dorso-caudale et la crête caudale inférieure sont plus claires et translucides. Les larves sont pourvues d'une assez grosse tête par rapport au reste du corps leur donannt l'aspect d'un têtard d'Anoure. L'élevage ne réussit pas.

Une seconde ponte eut lieu le 2 mars 1984 (25 et 14 oeufs par sac de frai). L'éclosion fut provoquée artificiellement le 10 avril (longueur des larves: 17 mm). Après une haute mortalité des larves, cinq exemplaires ayant survécu se métamorphosèrent à partir du 8 juillet. Leur longueur variait entre 55 et 64 mm. La jeune salamandre métamorphosée a une coloration fort différente de celle de l'adulte. Les parties supérieures présentent des marbrures bronze doré sur fond foncé. Les parties ventrales sont gris clair. Leur croissance fut pratiquement nulle pendant l'hiver. Leur longueur variait entre 65 et 85 mm à la fin de l'année 1985.

Une troisième ponte eut lieu dans la nuit du 27 au 28 février 1985 (28 et 24 oeufs). L'élevage ne réussit pas, les oeufs ayant été atteint de mycose. C'est à l'occasion de cette ponte qu'un mouvement caractéristique du mâle put être observé à plusieurs reprises. Le mâle, constamment dans l'eau à l'époque de la reproduction, fut observé régulièrement à partir du 25 février en train d'exécuter un mouvement brusque du corps. Ce mouvement n'implique pas de déplacement notable de la queue. Il représente, de la tête à la région pelvienne surtout, une oscillation brusque unique dans le sens latéral du corps qui est répétée après un intervalle de trois à plusieurs secondes. Mis en présence de la femelle, le mâle exécute ce mouvement plus souvent. Mais il l'exécute également en son absence, aussi bien avant qu'après la ponte. Il pourrait bien représenter un mouvement homologue

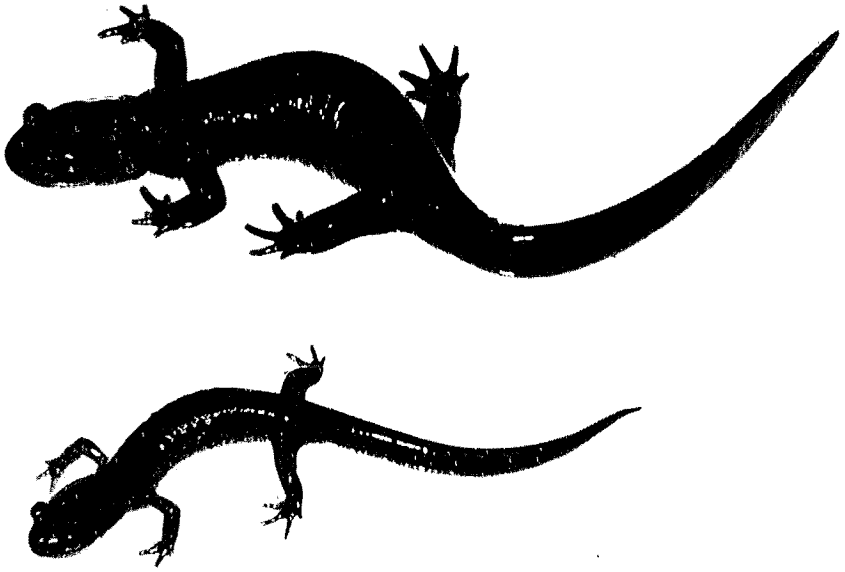


Fig. 1. - *Hynobius retardatus* Dunn.
Adulte et jeune exemplaire d'élevage âgé d'un peu moins de trois ans. (Photo M. Bartimes).

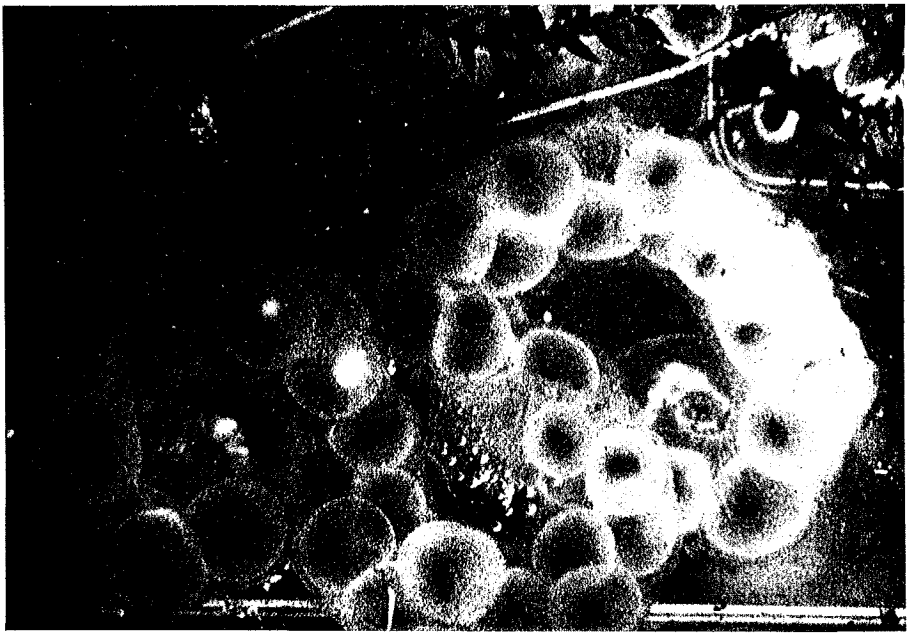


Fig. 2. - Sacs de frai de *Hynobius retardatus* en voie de développement.

aux mouvements saccadés signalés chez *H. nebulosus* et chez *H. naevius* (Thorn, 1972).

La fécondation des oeufs ne fut pas observée. Elle a été décrite par Sasaki (1924). Geyer (1942) donne un bon compte-rendu des observations de Sasaki et il signale également une ponte en terrarium. En l'absence d'un mâle, les oeufs ne furent pas fécondés.

Hynobius kimurai Dunn

Ne disposant que d'un seul exemplaire (mâle), il fut mis en présence d'une femelle d'*Hynobius naevius,* espèce assez proche de *H. kimurai* et également originaire du Japon. Des observations effectuées du 7 au 9 avril 1985 permettent de distinguer les éléments suivants de l'éthologie sexuelle de l'espèce en question:

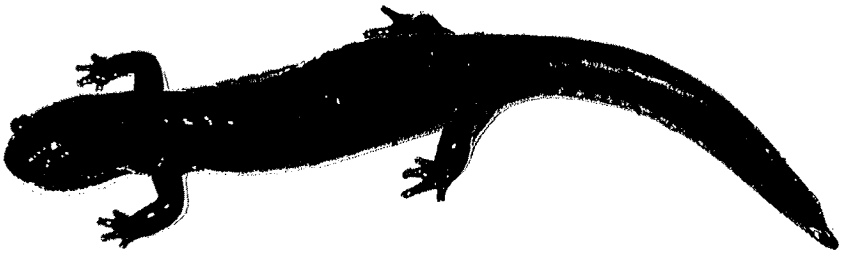


Fig. 3. - *Hynobius kimurai* Dunn.
Mâle adulte. Les petites taches jaune pâle sont caractéristiques de cette espèce. (Photo M. Bartimes).

Le mâle exécute, en eau peu profonde, un petit mouvement sec répété dans le sens latéral du corps et impliquant surtout la région pelvienne et la queue, en poursuivant la femelle *H. naevius.* Ce mouvement rappelle celui du mâle de *H. naevius* (Thorn, 1972). Le mâle flaire les flancs de la femelle et exécute ensuite un tressaillement longitudinal de tout le corps, peut-être une tentative de mordre ritualisée. Le mâle passe sous la femelle, tressaille avec mouvement latéral de la tête. La femelle s'éloigne et le mâle la mord brièvement dans une patte postérieure. Le passage répété sous le partenaire a également été observé chez *H. naevius* alors que le mouvement longitudinal du corps avec tentative de mordre semble être propre à *H. kimurai.*

Ranodon sibiricus Kessler

C'est en 1985 que l'auteur de ces lignes a pu observer la ponte et la fécondation chez cette grande espèce habitant les torrents de montagne de la chaîne de l'Ala Tau (Sibérie) et des régions avoisinantes de Chine. On peut résumer l'étholgie sexuelle de cette espèce comme suit (Thorn, 1986):

La reproduction a lieu fin mars ou en avril dans les conditions où sont maintenus les animaux. Le mâle se tient alors constamment dans l'eau, la femelle s'y rendant périodiquement. La reconnaissance de la femelle par le mâle comprend les éléments suivants: Le mâle est d'abord attiré par tout ce qui bouge. Il flaire ensuite la femelle principalement aux flancs et à la racine caudale.

Il peut ensuite la mordre, aux flancs par exemple ou exécuter une tentative de mordre, représentant un mouvement brusque vers la femelle, peut-être une morsure en voie de ritualisation. La tentative de mordre pourrait représenter, du point de vue évolutif, l'origine des mouvements brusques saccadés observés chez les espèces du genre *Hynobius.*

Dans l'attente de la ponte, le mâle observe attentivement la femelle, surtout lorsqu'elle a tendance à s'élever, pour respirer par exemple, ou pour se rendre sur la partie terrestre de l'aquarium. La femelle reste passive à l'égard du mâle pendant les premiers jours, mais, au fur et à mesure qu'approche le moment de la ponte, elle a tendance à se rapprocher de son partenaire pour le frôler en se déplacant dans l'aquarium.

La ponte et la fécondation des oeufs furent observées le 10.4.85. La température de l'eau était de 11° C. C'est à 16 h 30 que la femelle se met à remonter le long des racines aquatiques d'un *Acorus gramineus* en croisant les membres antérieurs ou encore le long de la paroi rocheuse, cherchant visiblement un support pour fixer le frai. Elle applique finalement son ouverture cloacale sur la face rocheuse verticale à environ 4 cm sous la surface de l'eau. Un cordon blanchâtre apparaît bientôt déjà solidement fixé au rocher par son extrémité un peu plus massive. Le mâle se précipite sur la femelle pour s'accoupler à elle (amplexus dorsal comme chez *Taricha* et certains *Ambystoma).* Cet amplexus est très bref et ne dure que quelques secondes. Il s'éloigne ensuite pour revenir sur la femelle et répéter brièvement l'amplexus dorsal. Il quitte alors la femelle pour saisir de ses membres antérieurs le frai qui commence à apparaître et repousse de ses membres postérieurs la femelle en faisant glisser le premier sac de frai entre les pattes poussant la femelle. Le mâle s'accouple ensuite au premier sac de frai entièrement libéré en formant une boule, son corps en cercle fermé du museau à la région cloacale. Le sac de frai, à peine visible, est maintenu par le corps et par les membres postérieurs (sur lesquels sont placés les pattes antérieures) contre le ventre et la région cloacale. Le mâle reste dans cette position environ une minute, presque immobile, et son corps tressaille plusieurs fois, vraisemblablement au moment de l'émission du sperme. Le mâle s'éloigne pour aller respirer à la surface de l'eau. Il retourne sur la femelle et répète l'amplexus dorsal préliminaire bref, mais cette fois sur la queue de sa partenaire (des amplexus „erronés" sont fréquents chez bien des espèces d'Urodèles). Il repasse de nouveau au premier sac de frai qu'il féconde à nouveau, le corps en boule comme déjà décrit. Il va de nouveau respirer et tente ensuite de libérer la femelle du second sac d'oeufs en la poussant avec la tête et ensuite avec les pattes postérieures en s'appuyant à l'avant sur la paroi rocheuse. Le dernier sac de frai sort un peu plus de l'ouverture cloacale de la femelle toujours immobile. Le mâle va de nouveau respirer et exécute une troisième fécondation du premier sac, son corps en boule. Le mâle, après s'être rendu plusieurs fois à la surface de l'eau pour

respirer, se rend sur la femelle pour exécuter un amplexus dorsal bref. Cette dernière tente alors de nager et se libère de ce fait du deuxième et dernier sac de frai qui la reliait encore à la paroi rocheuse. Le mâle enlace ensuite, son corps en boule, le dernier sac qu'il féconde comme déjà décrit. Tout le processus a duré environ une heure. Alors que le mâle persiste à rester dans l'eau, la femelle retourne bientôt sur la partie terrestre de l'aquarium.

Par comparaison à ce que l'on connaît chez d'autres espèces d'Hynobiidés on peut affirmer ce qui suit:

a) L'amplexus dorsal bref préliminaire signalise sans doute à la femelle la présence d'un mâle pour l'efforcer à se libérer du frai. Un comportement analogue pourrait exister chez *Hynobius nebulosus* (Thorn, 1967) et existe chez *Hynobius keyserlingii* (Bassarukin & Borkin, 1984).

b) Le glissement du sac entre les pattes postérieures du mâle repoussant la femelle a également été observé par Sasaki chez *Hynobius retardatus* (voir Geyer, 1942). Sasaki considère que la fécondation des oeufs a lieu également en ce moment. En ce qui concerne *Ranodon sibiricus,* l'émission du sperme a vraisemblablement lieu lors de l'enlacement en boule. Le second sac de frai, dans l'observation qui vient d'être décrite, n'a d'ailleurs pas glissé entre les pattes postérieures du mâle et a uniquement subi l'enlacement en boule; les oeufs de ce sac se sont tout aussi bien développés que les oeufs du premier sac.

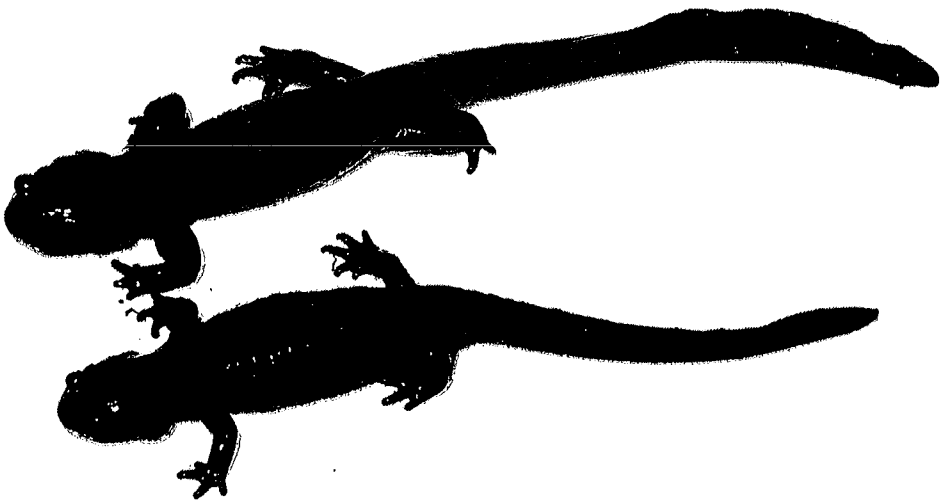


Fig. 4. - *Ranodon sibiricus* Kessler
Le mâle (en haut) et la femelle vivant bientôt 17 ans en captivité. (Photo M. Bartimes).

c) L'accouplement en boule par le mâle aux sacs de frai n'a pas encore été observé chez d'autres Hynobiidés. Le mâle forme dans cette posture une sorte de coupe contenant les oeufs. Ceci pourrait fort bien représenter une adaptation à l'eau courante des torrents de montagne en vue d'éviter la perte du sperme risquant d'être emporté par l'eau. Un enlacement des sacs

de frai par enroulement plus incomplet du mâle, à juger d'après les figures de Sasaki (op. cit), existe également chez *H. retardatus.*

d) Le fait de flairer la femelle (reconnaissance chémoréceptive) et de la mordre a été observé chez d'autres espèces d'Hynobiidés. Par contre, les différents mouvements de la queue, les petits mouvements saccadés brusques de différents *Hynobius,* manquent chez *Ranodon sibiricus.* Le mouvement caudal ondulant du mâle observé chez *Hynobius nebulosus* et par les auteurs russes chez *Hynobius keyserlingii* (danse du mâle, voir Bassarukin & Borkin, 1984) n'existe pas chez *Ranodon sibiricus.* Servant probablement à répartir dans l'eau des substances attirant la femelle, ce mouvement ne serait guère utile dans un biotope d'eau courante.

e) Comme caractère sexuel visuel, on peut mentionner la haute queue ondulée du mâle en période de reproduction, caractère qu'on retrouve également chez *Hynobius nebulosus* par exemple (voir Thorn, 1963 fig. 4).

Les deux cordons reliant les sacs de frai au point d'attache sont très tendus et allongés par la traction exercée par la femelle ou le mâle lors de la ponte et de la fécondation des oeufs. Ils deviennent ensuite plus courts pour se confondre finalement plus ou moins avec le point d'attache les sacs d'oeufs se gonflant par absorption d'eau. D'autres observations devront préciser les modalités de l'aide apportée par le mâle à la femelle pour lui permettre de se libérer du frai.

Paraskiv (1953) a donné de nombreuses précisions sur l'écologie et la biologie de *Ranodon sibiricus.* Il décrit dans son étude des spermatophores contenant des spermatozoides. Ils sont assez semblables aux sacs d'oeufs de la femelle (à la base desquels on les trouve fixés), mais sont de taille bien plus petite. Chez le couple en captivité dont il est question dans cette étude, le dépôt d'un spermatophore n'a jamais été observé et ne semble pas nécessaire dans le mode de fécondation observé. De nouvelles observations en milieu naturel et sur d'autres exemplaires devront élucider la question posée par les observations de Paraskiv reprises par Bannikov (1958) et par la présente étude. Il y a lieu de noter à ce sujet la tendance du mâle captif à enlacer régulièrement pendant la période de reproduction des objets protubérants, par exemple le thermomètre de l'aquarium; il pourrait s'agir d'un comportement anormal. Notons à ce sujet que le mâle d'*Hynobius keyserlingii* s'agrippe à des herbes aquatiques pour exécuter son mouvement caudal ondulant. Ce réflexe de s'accrocher existe d'ailleurs également chez la femelle peu avant la ponte, même chez celle de *Ranodon sibiricus,* donc chez une espèce d'eau courante qui ne fixe pas son frai normalement à des herbes aquatiques, mais sur des surfaces rocheuses.

Les sacs de frai avaient immédiatement après la ponte les dimensions suivantes: longueur environ 6,5 cm, diamètre 1,5 cm. Ils s'agrandissent ensuite progressivement par absorption d'eau. L'éclosion a lieu environ cinq à six semaines après la ponte. Longueur des larves alors 18 à 20 mm. Elles sont capables de percer les parois latérales du sac. Dans les conditions d'élevage réalisées, à des températures d'eau supérieures à celles du milieu naturel (surtout en été), la métamorphose complète peut déjà avoir lieu un an après l'éclosion. Moins brusque que chez les larves de tritons à branchies d'eau stagnante, elle peut se faire attendre jusqu'à la deuxième

année après l'éclosion. Dans le milieu naturel, la métamorphose a lieu durant la troisième année d'âge. Un couple provenant d'oeufs pondus fin avril 1978 s'est reproduit pour la première fois fin avril 1983 donc à l'âge de cinq ans ce qui corrobore les observations de Bannikov à ce sujet. L'un des sacs contenait cinq et l'autre 19 oeufs, donc bien moins que dans les pontes d'exemplaires plus âgés.

Les sacs de frai pondus en 1985 contenaient en tout 122 oeufs. 18 oeufs n'étaient pas fécondés ou avortèrent. La mortalité est toujours très haute immédiatement après l'éclosion. Fin 1985, 32 larves étaient encore en vie et en parfaite santé. On peut estimer d'après les élevages prédédents que 10 à 15 % des oeufs se développeront pour atteindre le stade d'animaux âgés de cinq ans (maturité sexuelle).

Je tiens à remercier tous ceux qui, d'une manière ou d'une autre, ont collaboré à la réalisation de cette étude: Dr. Ilja Darevsky, Léningrad (U.R.S.S.), Prof. Dr. T. Kawamura, Hiroshima (Japon), Mme Galina Kousnjetzova, Luxembourg, M. E.J. Maruska, directeur du Jardin zoologique de Cincinnati, Ohio (U.S.A.) et Mme Nina Savrassova, Luxembourg.

REFERENCES

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

BASSARUKIN (A.M.) & L.J. BORKIN, 1984. -Distribution, ecology and morphological variability of the Siberian salamander *Hynobius keyserlingii* of the Sakhalin island.-*Proc. of the Zool. Inst. U.S.S.R. Acad. of Sci., Leningrad, 124: 12-54*

GEYER, H., 1942. - Bericht über Gefangenschaftsbeobachtungen und Lebensgewohnheiten einiger Hynobiiden. -*Wochenschr. für Aq.- und Terrarienkunde, Braunschweig, 1942: 265-270.*

PARASKIV, K.P., 1953. - Semiretchenskij Triton (Ljaguschkosub).-*Isv. Akad. Nauk Kazakskoi S.S.R., Biol.,vyp. 8 : 47-56.*

SASAKI, M., 1924. - On a Japanese salamander in lake Kuttarush which propagates like the Axolotl. - *Journ. College Agric., Hokkaido Imp. Univ., Sapporo, 15: 1-36.*

THORN, R., 1963. - Contribution à l'étude d'une Salamandre japonaise l'*Hynobius nebulosus* (Schlegel). - *Archs Inst. gr.-duc. Luxemb., Sect. Sci. N.S., 29 (1962):201-215.*

THORN, R., 1967. - Nouvelles observations sur l'éthologie sexuelle de l'*Hynobius nebulosus* (Temminck et Schlegel). -*Archs Inst. gr.-duc. Luxemb., Sect. Sci. N.S., 32 (1966): 267-271.*

THORN, R., 1972. - Ethologie sexuelle et reproduction en captivité de l'*Hynobius naevius* (Temminck et Schlegel). - *Archs Inst. gr.-duc. Luxemb., Sect. Sci., N.S., 35 (1970/71): 129-133.*

THORN, R., 1986. - Comportement sexuel, ponte et fécondation chez la Salamandre du Semiretchensk *Ranodon sibiricus* Kessler. - *Archs Inst. gr.-duc. Luxemb., Sect. Sci., N.S., 40 (1981-1984).*

Adresse de l'auteur: Robert Thorn
456, route de Longwy, L-1940 Luxembourg