

Analyse qualitative et quantitative de la parade sexuelle du triton palmé *Triturus helveticus* (Razoumowsky 1798) *

par

P. WAMBREUSE et V. BELS

SUMMARY

Qualitative and quantitative analysis of the courtship behaviour of
Triturus helveticus

This paper deals with descriptive and quantitative analysis of the courtship and mating behaviour of the Palmate newt (*Triturus helveticus*). Fan (mouvement d'éventail) and distal wave (ondulation distale) are especially described and compared with the same movements in the Smooth newt (*Triturus vulgaris*). The sequential analysis of 39 courtships behavioural patterns emphasizes the species-specific differences between *T. helveticus* and *T. vulgaris* in the behavioural frequencies and in the frequencies in the dyadic transitions between the behavioural patterns. Contrary to *T. vulgaris*, the success of the spermatophore transfer is most frequent in the first sequences in *T. helveticus*. Finally our data support a comparison between courtship and mating behaviours in both species in order to emphasize the importance of the behavioural patterns in the isolating mechanisms.

RESUME

Nous présentons une description détaillée et une analyse quantitative de la parade sexuelle du triton palmé (*Triturus helveticus*). Les mouvements d'éventail (fan) et d'ondulation distale (distal wave) en particulier sont décrits et comparés avec les mouvements homologues chez le triton ponctué (*Triturus vulgaris*). L'analyse de 39 parades met en évidence des différences spécifiques entre *T. helveticus* et *T. vulgaris* dans les fréquences des comportements et dans les fréquences des transitions entre les comportements. Chez *T. helveticus*, la fréquence de prise du spermatophore est plus importante dans les premières séquences d'une parade sexuelle. A partir des résultats obtenus, nous avons comparé les parades sexuelles de *T. helveticus* et *T. vulgaris* afin de souligner l'importance du comportement sexuel en tant que mécanisme d'isolement entre les deux espèces.

(*) Contribution du Service d'Ethologie et Psychologie animale de l'Université de Liège (Prof. J.CI. RUWET), Laboratoire d' l'Aquarium (Conservateur J. VOSS), Unité de Recherches en Herpétologie (V. BELS).

I. INTRODUCTION

=====

Parmi les Amphibiens, l'ordre des Urodèles (Urodela = Caudata) comporte huit familles, cinq genres et trois cents espèces. Deux familles ont des représentants en Europe : les Salamandridés et les Protéidés. Deux genres sont assez répandus parmi la famille des Salamandridés : Salamandra (salamandres) et Triturus (tritons). Les tritons forment un groupe bien défini de neuf espèces, dont huit vivent en Europe (ARNOLD et BURTON, 1978). En Belgique, quatre espèces sont représentées (Triturus helveticus, T. vulgaris, T. alpestris et T. cristatus).

Les tritons mènent une vie terrestre pendant une partie de l'année, mais au printemps ils retournent en milieu aquatique pour s'y reproduire. L'accouplement consiste en une parade complexe où le transfert de sperme s'effectue sans contact entre le mâle et la femelle, grâce au dépôt d'un spermatophore. Depuis le rapport de SPALLANZANI (1780) sur le comportement sexuel chez Triturus, une série d'auteurs se sont attachés à décrire de façon anecdotique la parade sexuelle des tritons (RUSCONI, 1821; BOULENGER, 1892; CUMMINGS, 1910, 1911 et 1912; FINKLER, 1923; ZIPPELUS, 1948; PRECHT, 1951; NELSON, 1951; SMITH, 1951; STEWARS, 1969). Cependant, quelques études plus approfondies (TINBERGEN et TERPELKIJK, 1938; MARQUERIE, 1950) décrivent qualitativement la parade sexuelle du triton ponctué (T. vulgaris). Plus récemment, HALLIDAY (1972, 1974, 1975, 1976 et 1977) a effectué d'importantes études du comportement sexuel des tritons et particulièrement du triton ponctué (T. vulgaris) et a décrit en détail les comportements de la parade de cette espèce. Une analyse quantitative de la parade et une série d'expérimentations (HALLIDAY, 1975 et 1976) ont permis de discuter de la spécificité des parades des tritons européens et, à partir de là, l'aspect évolutif de la parade nuptiale. L'étude de HALLIDAY (1977) met en évidence la spécificité des parades sexuelles des tritons. Dès lors, l'aspect comparatif du comportement sexuel des différentes espèces du genre Triturus s'avère être un sujet intéressant dans l'étude des mécanismes d'isolement des espèces.

Dans ce travail, nous avons choisi de comparer les comportements sexuels chez T. helveticus et T. vulgaris. Cette comparaison nous permettra de discuter de la valeur fonctionnelle de la parade en tant que mécanisme d'isolement de ces deux espèces.

Les divers mécanismes qui empêchent ou réduisent l'hybridation entre les espèces ont été classifiés par MAYR (1963) sous deux dénominations : les mécanismes de pré-accouplement et de post-accouplement. Parmi les mécanismes de pré-accouplement, LILEY (1966) a catalogué comme facteurs d'isolement les barrières géographiques, les différences d'habitat et de saisons de reproduction, les barrières mécaniques et les barrières comportementales. Chez les espèces T. helveticus et T. vulgaris, seul le facteur comportemental semble jouer ce rôle de mécanisme d'isolement. L'absence de rapports d'observation d'hybrides se produisant naturellement (LANTZ, 1947; SPURWAY & CALLAN, 1960) suggère que cette barrière comportementale est hautement efficace.

Le but de notre étude est de présenter une analyse qualitative et quantitative de la parade de T. helveticus. La comparaison de nos résultats avec ceux obtenus sur T. vulgaris par HALLIDAY (1974 et 1975) nous conduisent à évaluer et à préciser les différences significatives entre T. helveticus et T. vulgaris. Afin de préciser ces différences

entre les deux espèces, nous avons porté une attention particulière à l'analyse de la phase dite d'exhibition. En effet, une première analyse montre que les autres phases de la parade sexuelle (la phase d'orientation et la phase de transfert du spermatophore) sont apparemment similaires chez les deux espèces. Cette conclusion confirme les premières observations de HALLIDAY (1972).

II. MATERIEL ET METHODES

=====

II.1. Animaux étudiés

Le triton palmé (*Triturus helveticus*, Razoumowsky, 1789) a une longueur moyenne de + 7,5 cm (maximum 9 cm). Le corps est élancé, la tête est légèrement plus longue que large avec un museau arrondi. Le mâle a une crête basse et droite en livrée nuptiale, la queue est terminée par un filament bien développé. Les orteils présentent une palmure de couleur noirâtre; la peau est lisse. La tête est ornée de bandes longitudinales sombres partant du museau et traversant l'oeil. La couleur du corps est généralement brun orangé ou brun olive, plus ou moins foncée, marbrée de noir. La gorge est de couleur claire, blanc crème, sans pigmentation; la face ventrale est blanchâtre avec une bande médiane orangé pâle. Les tritons capturés proviennent de plusieurs mares de la région de Mons (Hainaut). Approximativement cent couples ont été prélevés.

II.2. Maintien en captivité

Les tritons prélevés sont maintenus à l'extérieur dans trois bacs de 75 x 100 x 30 cm. Des séparations maintiennent isolés les tritons d'espèces, de populations et de sexe différents. Chaque compartiment (20 x 15 cm) à l'intérieur des bacs contient trois ou quatre individus. Un approvisionnement d'eau continu est disposé afin d'éviter une pollution trop importante et de conserver une eau suffisamment oxygénée. Des claies sont disposées au-dessus des bacs pour éviter les évasions et les mélanges de populations. Les tritons sont nourris de vers de vase, daphnies, ostracodes, tubifex, vers de terre, asticots et têtards de grenouilles rousses, suivant les disponibilités. Tous les tritons - ultérieurement relâchés dans leur milieu d'origine - ont été marqués par la méthode d'amputation d'un ou l'autre doigt ou orteil suivant un code similaire à celui de TWITTY (1966).

II.3. Méthode d'observation

L'observation du comportement sexuel des tritons est effectuée dans le laboratoire de la section "froide" de l'Aquarium de l'Université de Liège. Les conditions physiques du laboratoire, c'est-à-dire la température et la luminosité, sont relativement proches des conditions extérieures et suivent un cycle saisonnier.

Toutes les rencontres sexuelles sont observées dans un bac de 50 x 40 x 20 cm. Chaque triton est préalablement placé dans un bac intérieur pendant un ou deux jours pour éviter un trop brusque changement de conditions et minimiser les effets du stress.

L'enregistrement des comportements est réalisé à l'aide d'un magnétophone à cassette en observation directe. L'observation s'est faite couple par couple, les individus étant prélevés aléatoirement. Un mâle est introduit dix à quinze minutes avant la femelle. Si le mâle n'a pas commencé la parade nuptiale après quinze minutes, il est retiré du bac et si la femelle répond négativement au mâle exhibant une parade pendant quinze minutes, elle est également écartée. Sur plus de 110 rencontres, 39 parades sexuelles fructueuses, c'est-à-dire aboutissant au transfert du spermatophore, ont été observées et analysées.

III. RESULTATS

=====

III.1. Comportement sexuel du triton palmé (Triturus helveticus)

III.1.a. Inventaire et description des différents comportements de la parade sexuelle

Presque tous les mouvements de la parade sexuelle de T. helveticus, à l'exception de l'ondulation distale, ont été décrits par HALLIDAY (1974) (tableau 1). Il est cependant nécessaire de redéfinir la marche en avant (M) et l'ondulation (O) et de décrire plus en détail les mouvements d'éventail (E) et d'ondulation distale (O.D.). En effet, si les deux premiers comportements cités sont relativement semblables chez les deux espèces, T. helveticus et T. vulgaris, les mouvements d'éventail et d'ondulation distale présentent des différences d'une espèce à l'autre. De plus, le mouvement d'éventail est un comportement important de la parade; quant au mouvement d'ondulation distale, il n'avait pas encore été décrit.

Tableau 1. Inventaire des comportements sexuels

PHASES	COMPORTEMENTS	ABREVIATIONS	HALLIDAY (1974)
Orientation	Posture d'alerte Approche Reniflage Marche vers l'avant	P.A. A. S. M.	Alarm posture Approach Sniff Move to the front
Exhibition	Ondulation Coup de fouet Eventail Ondulation distale	O. F. E. O.D.	Wave Whip Fan -
Dépôt spermatophore	Se retourner Ramper Trembler Toucher la queue Ramper encore Freiner Repousser	S.R. C. T. T.Q. R.E. FR. RE.	Turn about Creep Quiver Touch-Tail Creep-on Brake Puch-Back

Les termes en français sont traduits des termes anglais désignés par HALLIDAY (1974) et disposés en regard.

Marche vers l'avant (M)

Mouvement d'orientation très manifeste et stéréotypé dans sa forme. Le mâle, le corps légèrement incliné vers l'avant, contourne la femelle en marchant rapidement puis il se tourne pour se retrouver devant son museau, prêt à faire un coup de fouet qui suit presque invariablement la marche vers l'avant (95,9 %, N = 658). Arrivé en face de la femelle, le corps du mâle forme un angle d'environ 120° avec le corps de celle-ci.

Ondulation (O)

Le mâle présente sa queue bien étendue d'un côté, formant un angle obtus avec le flanc proche de la femelle, et lui procure de légères ondulations pendant plus ou moins une seconde.

Coup de fouet (F)

Le mâle étend sa queue comme dans un mouvement d'ondulation, puis il la ramène violemment contre son flanc en créant ainsi un puissant courant d'eau vers la tête de la femelle. Quand le mâle reçoit une réponse positive de la femelle, cet acte est couplé avec un mouvement de recul dû à la force de réaction au coup de fouet.

Mouvement d'éventail (E)

Le mâle effectue lors de la phase d'exhibition quatre mouvements de la queue : le coup de fouet, l'éventail, l'ondulation et l'ondulation distale. Tous ces mouvements sont bien stéréotypés et distincts les uns des autres dans leur forme comme dans leur fréquence relative d'apparition (fig. 1)(*). Le mouvement d'éventail est non seulement le plus important quantitativement, mais il est également le mouvement le plus élaboré. La queue du mâle, le plus souvent après un coup de fouet (99,05 %, N = 963), est recourbée contre son flanc le plus proche de la femelle. La pointe de la queue vibrante est placée à l'extrémité postérieure d'une dépression (limitée vers le haut par l'arête dorso-latérale) dessinée dans le flanc du mâle. Il courbe alors le corps de façon à ce que cette dépression devienne plus profonde du côté où bat la queue. Le mouvement canalise le courant d'eau produit par la queue le long du flanc du mâle.

Le mouvement d'éventail est, avec l'ondulation distale, le seul à pouvoir être soutenu un certain temps. De ce fait, la femelle peut l'interrompre (interruption positive [E(+)] ou négative [E(-)]) ou non [E(0)] par son comportement. La figure 2 montre les fréquences des mouvements d'éventail non interrompus [E(0)] et des mouvements d'éventail interrompus, négativement [E(-)] et positivement [E(+)]. On constate que le mouvement d'éventail est le plus souvent interrompu par la femelle avec une majorité de réponses positives. Les figures 3a,b,c montrent dans quelles limites de temps le mouvement d'éventail est ininterrompu ou interrompu positivement ou négativement. Dans ces figures, on remarque que le mouvement d'éventail dure souvent longtemps lorsqu'il est ininterrompu. Ces longues périodes d'éventail permettent à la femelle de répondre soit négativement, soit positivement au mâle, et augmente ainsi les chances que le mouvement soit ininterrompu (fig. 2).

Ondulation distale (O.D.)

Ce mouvement consiste en une légère ondulation du bout de la queue (fig. 4a). Le mâle est en position d'éventail et, sur un mouvement ou non de la femelle, relève l'extrémité de sa queue toujours recourbée dans la position d'éventail; le mouvement vibratoire s'étant arrêté,

(*) Toutes les figures sont groupées en fin d'article.

l'extrémité de la queue se relève et forme un angle droit avec le reste de la queue, qui se recourbe davantage. L'extrémité de la queue se met alors à battre légèrement par saccades, de gauche à droite de l'axe du corps. Enfin, le mouvement se termine par le déploiement lent et progressif de la queue sur le côté. L'extrémité de la queue bat encore ou s'immobilise. Si la femelle répond positivement à ce comportement, elle se dirige vers le bout de la queue en action et non vers la tête du mâle (comme c'est le cas pour la plupart des autres actes).

L'ondulation distale existe également chez *T. vulgaris*, mais des différences d'exécution sont cependant observées (fig. 4b) : chez cette espèce, la queue est moins recourbée contre le corps et la base caudale. De plus, la queue ne se relève qu'à + 45° par rapport à l'axe du corps et les battements de l'extrémité de la queue sont généralement moins marqués. Cependant, une étude quantitative de ce mouvement serait nécessaire pour confirmer cette différence.

L'ondulation distale est presque invariablement précédée par un mouvement d'éventail et particulièrement par un mouvement ininterrompu (fig. 5). Les actes suivants présentent des différences de fréquences moins distinctes les uns des autres; on constate cependant une plus grande fréquence de succession pour la marche vers l'avant (M), l'ondulation (O), le coup de fouet (F) et le retrait et coup de fouet (R.F.). Le diagramme peut être complété par un histogramme de fréquence des réponses de la femelle (+, - ou 0) au comportement d'ondulation distale (fig. 6). Un deuxième histogramme (fig. 7) présente les fréquences de durées du mouvement. Il y a un plus grand nombre de réponses positives que de réponses négatives de la part de la femelle à ce mouvement du mâle (fig. 6), alors que dans le cas des mouvements d'éventail précédant l'ondulation distale, les réponses négatives de la femelle sont beaucoup plus importantes.

L'ondulation distale n'est pas seulement présente dans la phase d'exhibition, elle est surtout intégrée aux actes "Freiner" (Fr.) et "Repousser" (Re) lors de la phase du transfert de spermatophore. Elle semble jouer le rôle d'un mouvement directeur. En invitant la femelle à venir toucher la queue une deuxième fois à un endroit bien précis, le mâle semble la guider de telle sorte qu'elle prend la bonne direction pour ramasser le spermatophore.

L'ondulation distale est donc identique au mouvement présenté lors de la phase de transfert du spermatophore mais intégré ici à une situation différente.

III.1.b. Analyse séquentielle des actes du mâle lors de la phase d'exhibition

Le comportement du mâle est enregistré comme une séquence d'actions distinctes. Entre deux actions consécutives du mâle, il peut se passer une action de la femelle. Le comportement de la femelle peut être négatif (la femelle s'éloigne du mâle), positif (mouvement vers le mâle), ou statique (la femelle ne bouge pas). Elle présente également ces différents comportements durant le mouvement d'éventail. Le comportement du mâle est analysé comme une série de transitions de premier ordre. Toutes les transitions entre les actes de la parade du mâle sont réunies dans une matrice de transition (tableau 2). Un test de chi-carré ($\chi^2 = 11258,3$; d.f. = 49; $P < 0,001$) montre l'interdépendance entre les fréquences des comportements. A partir de ces données, un diagramme de déroulement illustre les différences de fréquences d'un acte à l'autre (fig. 8). Ce diagramme est réalisé à partir des pourcentages de chaque transition. Celles dont la fréquence est inférieure à 1 % ne sont pas reprises sur le schéma.

Tableau 2. Matrice de transition de premier ordre de la phase d'exhibition du mâle chez T. Helveticus

ACTIONS PRECEDENTES	M	F	E(0)	E(-)	E(+)	O.D	O	R.F	R	TOTAUX
M	-	631	2	7	-	3	15	-	-	658
F	4	2	377	403	174	1	2	-	-	963
E(0)	98	104	59	22	39	109	140	23	6	600
E(-)	326	27	7	11	-	40	14	-	-	425
E(+)	24	43	8	1	19	5	34	518	63	715
O.D	54	31	10	6	3	1	46	10	-	161
O	11	132	45	12	20	-	45	12	9	286
R.F	2	-	57	10	493	2	1	-	-	565
R	1	-	6	-	27	-	27	1	6	68
TOTAUX	520	970	571	472	775	161	324	564	84	4441

Abbréviations : E(0) : éventail ininterrompu; E(-) : interrompu négativement; E(+) : interrompu positivement; F : coup de fouet; M : marche vers l'avant; O : ondulation; O.D : ondulation distale; R : retrait; R.F : retrait et coup de fouet

Les parades aboutissant au dépôt du spermatophore ont été séparées de celles qui n'aboutissent pas (fig 9 a et b). Il y a des variations importantes dans les transitions entre les comportements qui sont en relation avec les interruptions de la femelle. Dans les parades qui aboutissent, les fréquences de transition entre les comportements de la parade de retraite, c'est-à-dire E(+)-R.F (13,5 %), F-E(+) (9 %), E(+)-R (2,3 %), sont beaucoup plus élevées. Cette augmentation de fréquence est directement liée à l'augmentation des réponses positives de la femelle. Ces réponses positives amènent le mâle à passer à la phase de dépôt du spermatophore E(+)-C (ramper). Dans les parades qui n'aboutissent pas, les réponses de la femelle sont le plus souvent négatives (40 %, N = 780) ou statiques (45 %, N = 780), ce qui modifie considérablement les suites de comportement du mâle. La phase de retraite est très réduite et la majorité des transitions appartient à la phase statique M-F (20 %), F-E(0) (11 %), E(0)-X (29 %) (X = différents comportements de la phase statique), c'est-à-dire finalement des transitions provoquées par des réponses statiques ou négatives de la femelle.

III.1.b. Analyse de la phase de transfert du spermatophore

La phase de transfert du spermatophore est la suite de comportements qui débute par le mouvement rampant du mâle et qui englobe le dépôt et le ramassage du spermatophore.

a) Amorce du mouvement rampant du mâle

Le mouvement rampant (C) suit invariablement une période de parade de retraite. Le mâle n'entreprend jamais la phase du dépôt du spermatophore sans que la femelle se soit approchée de lui d'une façon per-

sistante. Plus précisément, le mouvement rampant semble devoir être précédé par la succession de deux comportements de la parade de retraite: le coup de fouet et retrait (R.F.), précédant le mouvement d'éventail (E) (94 %, N = 78). Ces actes sont provoqués et interrompus par des réponses positives de la femelle lors de la phase de retraite.

b) Analyse séquentielle de la phase de transfert du spermatophore

La figure 10 présente le diagramme de déroulement des comportements exhibés lors de la phase de transfert du spermatophore. Lors de cette séquence, la femelle effectue deux "toucher de la queue" (T.Q.) : après le frémissment du mâle (T), et durant la position de freinage (F). Leur rôle est primordial dans l'aboutissement de la séquence. Il y a un très faible degré de variation dans la suite des comportements, chacun étant fortement prévisible. Cette observation contraste avec la phase d'exhibition durant laquelle les suites de comportement sont beaucoup moins stéréotypées.

c) Analyse du succès du transfert de spermatophore

On peut admettre que le comportement sexuel chez le triton est fructueux si le transfert du spermatophore du mâle à la femelle réussit. Les mâles, au cours d'une même parade, sont capables d'émettre plusieurs spermatophores, un lors de chaque séquence. Afin de comparer nos résultats à ceux de HALLIDAY (1974) sur *T. vulgaris*, le succès du transfert du spermatophore est analysé séquence par séquence (fig. 11 a et b). Le graphique (a) indique le pourcentage de spermatophores pris au cours de toutes les séquences réunies; le graphique (b) provient des données de parades lorsque celles-ci aboutissent au dépôt de 1, 2 ou 3 spermatophores. Les spermatophores émis lors des premières séquences jouissent d'une bonne probabilité d'être ramassés (PI). Le fait que la plupart des premiers spermatophores sont pris diminue la probabilité pour les spermatophores suivants d'être ramassés (fig. 12). Quoiqu'il en soit, il est raisonnable de penser qu'il est intéressant pour le mâle d'effectuer plusieurs dépôts. En effet, un seul spermatophore pourrait être suffisant (chaque spermatophore contient probablement assez de sperme pour féconder tous les oeufs d'une femelle (SMITH, 1951), mais en cas de non ramassage de la femelle, l'émission des spermatophores successifs augmente pour le mâle les chances de transfert de son patrimoine génétique. La fig. 12 montre la persistance des rencontres sexuelles (mesurée d'après le nombre de spermatophores déposés) dans le cas où le premier spermatophore a été ramassé et dans le cas où il a été manqué. Il n'y a pas de différence nette entre les deux cas, bien qu'une légère baisse de fréquence de durée à partir du troisième dépôt soit observée (lorsque le premier spermatophore a été pris). Le ramassage fructueux du premier spermatophore n'affecte donc pas la probabilité que d'autres séquences se réaliseront durant la rencontre sexuelle.

IV. DISCUSSION

=====

Dans le but de mettre mieux en évidence les différences interspécifiques au niveau des séquences, nous pouvons dresser, grâce aux données rassemblées au cours de ce travail, un schéma simplifié de la parade sexuelle de *Triturus helveticus* (fig. 13 a) et le comparer à celui de *Triturus vulgaris* établi d'après les résultats de HALLIDAY (1974, 1975, 1977) (fig. 13 b). Nous distinguons quatre phases successives dans la parade : la phase d'orientation, les deux phases d'exhibition (statique et de retraite) et la phase de transfert du spermato-

phore. Les parades sexuelles du triton palmé (*T. helveticus*) et du triton ponctué (*T. vulgaris*) apparaissent fort semblables. Cependant, si le déroulement général des phases d'orientation et de transfert du spermatophore est identique chez les deux espèces, on remarque des différences de transition entre les comportements lors des phases d'exhibition.

Les mécanismes d'isolement essentiellement comportementaux sont probablement localisés au niveau des différences dans la parade des deux espèces. Entre celles-ci, nous avons constaté une série de différences lors de la phase d'exhibition : des différences de fréquences relatives des actes (1), des différences dans la succession des actes (2) et dans la forme des mouvements de parade (3). En dehors de la phase d'exhibition, il existe des différences de succès du transfert du spermatophore, et à un autre niveau, des divergences marquées des caractères sexuels secondaires.

Chez les deux espèces, on constate des différences significatives dans les fréquences relatives des trois principaux actes de parade du mâle (fig. 14). Le mouvement le plus commun chez *T. vulgaris* est le "coup de fouet" (60 %, N = 2291), tandis que chez *T. helveticus* c'est le mouvement d'éventail qui est nettement prépondérant (61 %, N = 1978). Cela est particulièrement marqué dans la phase de retraite. Chez *T. vulgaris*, cette phase consiste presque entièrement en "coup de fouet", tandis que les mouvements d'éventail sont pratiquement de fréquences équivalentes avec les "coups de fouet" (respectivement 46 % et 44 %, N = 1121) chez *T. helveticus*. Signalons enfin que le mouvement d'ondulation est le moins fréquent des trois mouvements chez les deux espèces. Toutefois, la fréquence de ce mouvement est relativement plus importante chez *T. vulgaris*.

La comparaison des diagrammes de déroulement de la phase d'exhibition chez les deux espèces (fig. 15 a et b) montre des différences de fréquences relatives entre les transitions de chaque mouvement. Chez *T. helveticus*, les transitions comprenant le mouvement d'éventail (E) sont les plus importantes (75 %, N = 4441). Nous remarquons particulièrement la transition du coup de fouet (F) en mouvement d'éventail, la transition de la marche vers l'avant (M) en mouvement d'éventail, et également les transitions dans les deux sens entre l'éventail et le "retrait et coup de fouet" (R.F.). Chez *T. helveticus*, ces dernières transitions constituent presque entièrement la phase de retraite (90,2 %, N = 1121), les deux mouvements alternant plus ou moins l'un avec l'autre. Ces transitions sont relativement moins fréquentes chez *T. vulgaris*, chez lequel la phase de retraite consiste principalement en successions de mouvements "retrait et coup de fouet" (R.F.) (57 %, N = 578). De telles successions n'existent pratiquement pas chez *T. helveticus*. La séquence d'amorce du mouvement rampant (C) est ainsi différente : chez *T. vulgaris*, nous observons une suite du type R.F. → R.F. → C, alors que chez *T. helveticus*, la suite classique d'amorçage est R.F. → E → C. Les fréquences relatives des transitions concernant le mouvement d'ondulation (O) sont plus grandes chez *T. vulgaris*. Elles impliquent également un plus grand nombre de comportements que chez *T. helveticus*. Le mouvement d'ondulation est inclus plus fréquemment dans la phase de retraite chez *T. vulgaris*. Lors d'une réponse négative de la femelle, le mâle *T. helveticus* reprend préférentiellement sa parade par une "marche vers l'avant" (M). Par contre, *T. vulgaris* recommence par un mouvement typique d'orientation (aporoche, reniflage, ...). Il existe d'autres différences séquentielles entre les parades des deux espèces. Toutefois, les fréquences relatives des transitions non mentionnées sont nettement moins importantes. Nous pouvons estimer pour cette

raison que leur présence ou leur absence influence peu le déroulement général de la parade.

En plus de différences sur l'importance relative des comportements, nous constatons que des mouvements, chez l'espèce où ils sont plus importants, sont plus perfectionnés et plus précis dans leur rôle.

Nous remarquons ainsi que le mouvement de coup de fouet est plus puissant chez *T. vulgaris*. Il utilise la longueur totale de la queue, alors que *T. helveticus* ne bouge que la partie distale de sa queue, induisant peu de turbulence. D'après HALLIDAY (1977), ce comportement procure un stimulus mécanorécepteur à la femelle. L'information mécanique devrait donc être mieux transmise chez *T. vulgaris* qui utilise plus fréquemment ce mouvement que les autres (60 %, N = 2291).

Des différences distinctes entre les deux espèces sont observées lors du mouvement d'éventail bien que la position soit identique. Ce comportement est le plus important chez *T. helveticus*. Par rapport à *T. vulgaris*, le mouvement d'éventail est deux fois plus rapide et a tendance à durer beaucoup plus longtemps. De plus, chez *T. helveticus*, une adaptation morphologique - une dépression creusée dans le flanc - rend le mouvement fonctionnellement plus efficace. Certains auteurs (TINBERGEN et TER PELKWIJK, 1938; HALLIDAY, 1977) pensent que ce mouvement a pour effet de transmettre à la femelle l'odeur du mâle. Il s'agirait donc non seulement d'une stimulation vibratoire mais aussi d'une stimulation olfactive. La stimulation du mouvement d'éventail peut être renforcée par le mouvement d'ondulation distale qui semble être un mouvement déclencheur visuel important. Ce mouvement semble mieux différencié chez *T. helveticus* (fig. 4). Donc, par deux comportements qui se succèdent fréquemment lors de la parade, les mâles suscitent trois systèmes sensoriels de la femelle par des informations mécaniques, olfactives et visuelles. Contrairement au mouvement d'ondulation distale, le mouvement d'ondulation est réalisé plus efficacement par *T. vulgaris*. Il expose la longueur totale de sa queue à la vue de la femelle. Ce comportement est vraisemblablement une stimulation visuelle. Dès lors, il semble logique que les motifs de la queue les plus voyants et l'ampleur la plus marquée du mouvement soient concomitants chez une même espèce.

Nous avons donc montré précédemment qu'il existe des différences de fréquence, de transition et de forme des comportements entre les espèces *T. helveticus* et *T. vulgaris*. A partir de là, nous pouvons émettre des hypothèses quant à la façon dont agissent ces différences sur les mécanismes d'isolement comportementaux :

- 1) Les différences de forme et de fréquence des comportements provoqueraient des différences de stimulation (visuelle, olfactive et mécanique) des femelles de chaque espèce.
- 2) De même, les différences de succession des comportements des mâles stimuleraient différemment les femelles de chaque espèce.
- 3) Les femelles ne seraient sensibles qu'à des stimulations spécifiques.

Ces hypothèses (et particulièrement la troisième) peuvent être étayées par des expériences de tentative d'hybridation (HALLIDAY, 1977). Ces expériences ont montré que des femelles *T. helveticus* appariées successivement à un mâle conspécifique et à un mâle hétérospécifique ont répondu positivement à la cour des mâles *T. vulgaris*. Des spermatophores ont été ainsi recueillis par les femelles. Il importe de souligner que l'appariement hétérospécifique n'est réalisé que lorsqu'il est mené à quelques minutes de l'appariement conspécifique. Si, avant de rencontrer le mâle *T. vulgaris*, la femelle *T. helveticus* n'est pas placée avec un

mâle conspécifique, l'appariement hétérospécifique n'a pas lieu. Il est donc vraisemblable que la réponse positive de ces femelles aux mâles hétérospécifiques soit due au fait qu'elles aient été stimulées par des mâles conspécifiques. Ceux-ci ont réalisé, à la place des mâles hétérospécifiques, la phase d'exhibition, phase où résident les principales différences entre les deux espèces. Ils ont ainsi induit chez les femelles une réponse positive et les ont conduites à la phase de dépôt du spermatophore, identique chez les deux espèces. L'expérience de HALLIDAY (1977) n'aboutit pas à l'hybridation avec des femelles *T. vulgaris* et des mâles *T. helveticus*. Cet échec peut provenir des divergences des caractères sexuels secondaires. En effet, la robe nuptiale des mâles *T. vulgaris* est plus frappante que celle des mâles *T. helveticus*, leur apparence peut stimuler visuellement les femelles. De ce fait, l'apparence plus terne des mâles *T. helveticus* ne provoquerait aucune réponse chez les femelles *T. vulgaris*. Le problème ne semble pas devoir se poser dans la situation inverse, où le mâle est plus coloré. Ces observations semblent confirmer l'hypothèse d'une stimulation spécifique lors de la phase d'exhibition, due à la forme, à la fréquence et à la succession des différents comportements. Le fait que l'hybridation ne se réalise qu'avec des femelles *T. helveticus* peut également s'expliquer par des différences de succès du transfert de spermatophore lors des premières séquences. En effet, nous observons chez *T. helveticus* une fréquence nettement plus importante de prise de spermatophores lors de la première séquence (70 % de spermatophores ramassés) par rapport à *T. vulgaris* (30 %). Ce faible pourcentage pourrait expliquer les échecs des appariements avec des femelles *T. vulgaris*, si l'on sait que les rencontres hétérospécifiques ne comportent qu'une séquence. Cela s'explique par un manque de stimulation spécifique après la phase de dépôt du spermatophore. Les principaux mécanismes d'isolement reproductif entre *T. vulgaris* et *T. helveticus* apparaissent donc comme le résultat d'un pouvoir sélectif de la femelle. Elle fait probablement la distinction entre les mâles conspécifiques et hétérospécifiques en fonction de leur apparence et de leurs mouvements de parade. Une divergence se serait marquée dans l'évolution des caractères épigamiques des deux espèces. Au même titre, si les mêmes phases et les mêmes mouvements de parade existent chez les deux espèces, ils semblent avoir évolué dans le sens d'une réduction de l'ambiguïté entre les comportements sexuels des formes sympatriques de *Triturus vulgaris* et *Triturus helveticus*, la parade jouant finalement un rôle important dans la reconnaissance des espèces.

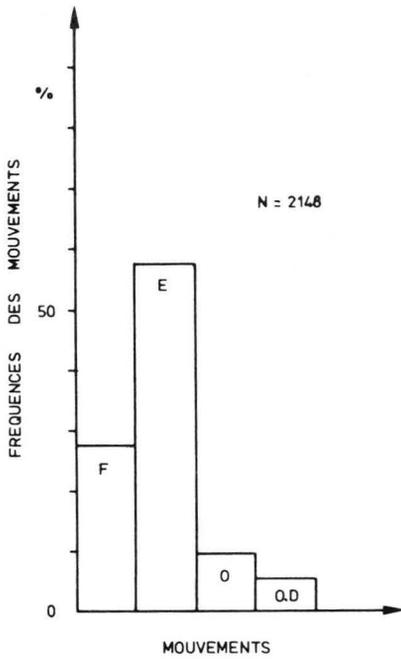


Fig. 1.

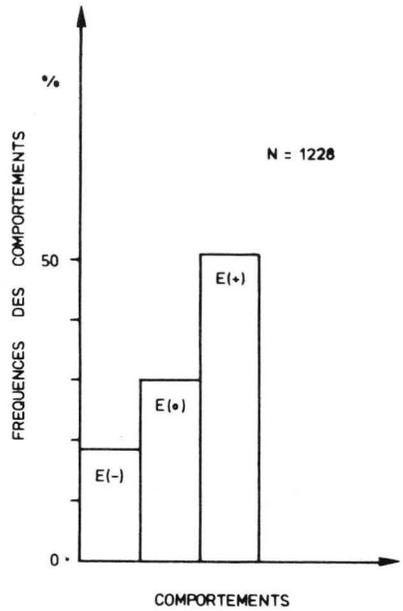


Fig. 2.

Fig. 1. Fréquences relatives des différents mouvements de queue chez *T. helveticus*.

Abréviations : E : éventail; F : coup de fouet; O : ondulation; O.D. : ondulation distale

Fig. 2. Fréquences des différents comportements de la femelle durant le mouvement d'éventail.

Abréviations : E(0) : éventail ininterrompu; E(-) : éventail interrompu négativement; E(+): positivement.

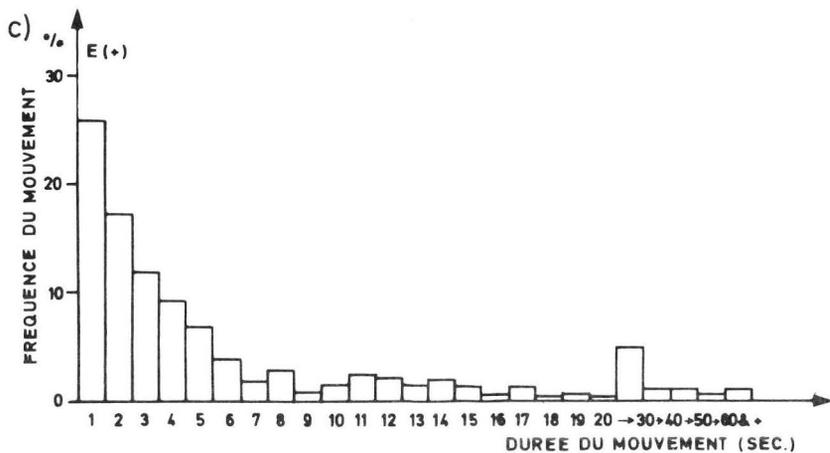
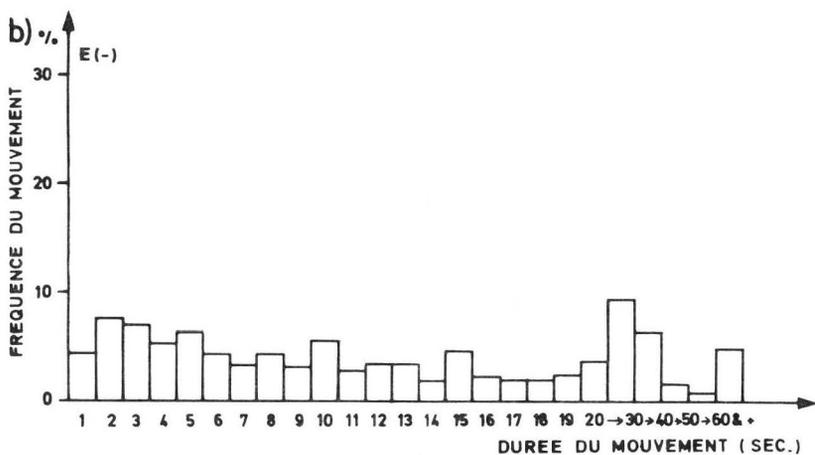
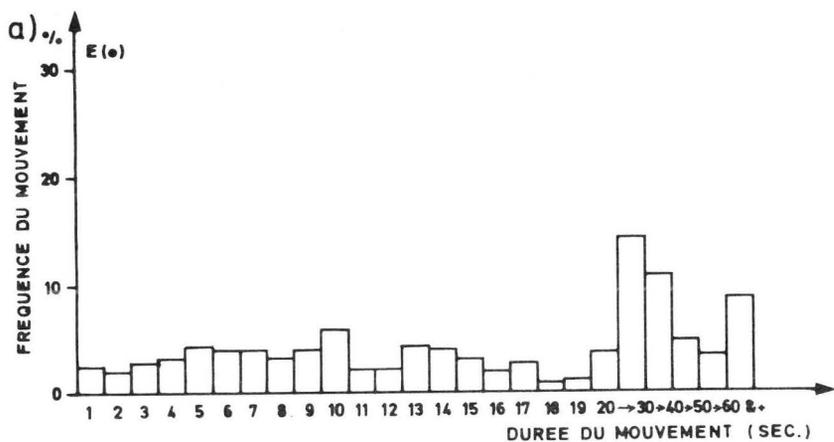
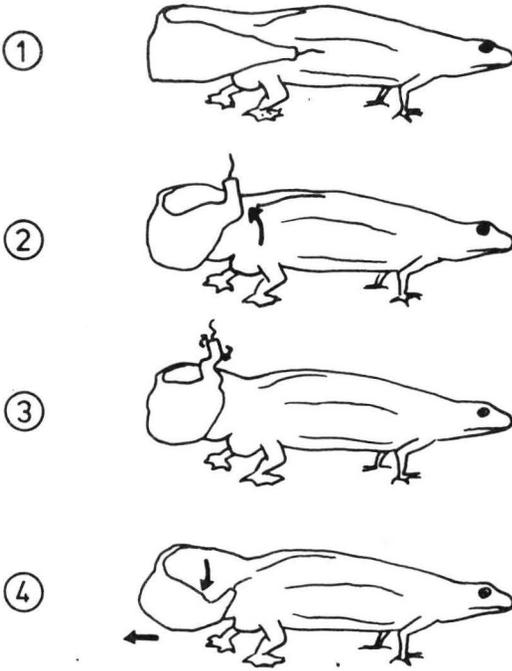


Fig. 3. Distribution de fréquence des durées du mouvement d'éventail chez *T. helveticus* :

- a) Éventail ininterrompu;
- b) éventail interrompu négativement;
- c) éventail interrompu positivement.

a)



b)

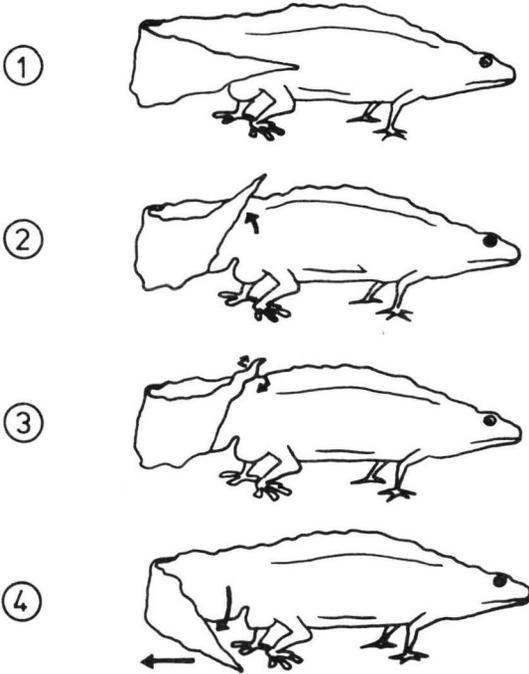


Fig. 4. Mouvement d'ondulation distale
a) chez *T. helveticus*
b) chez *T. vulgaris*

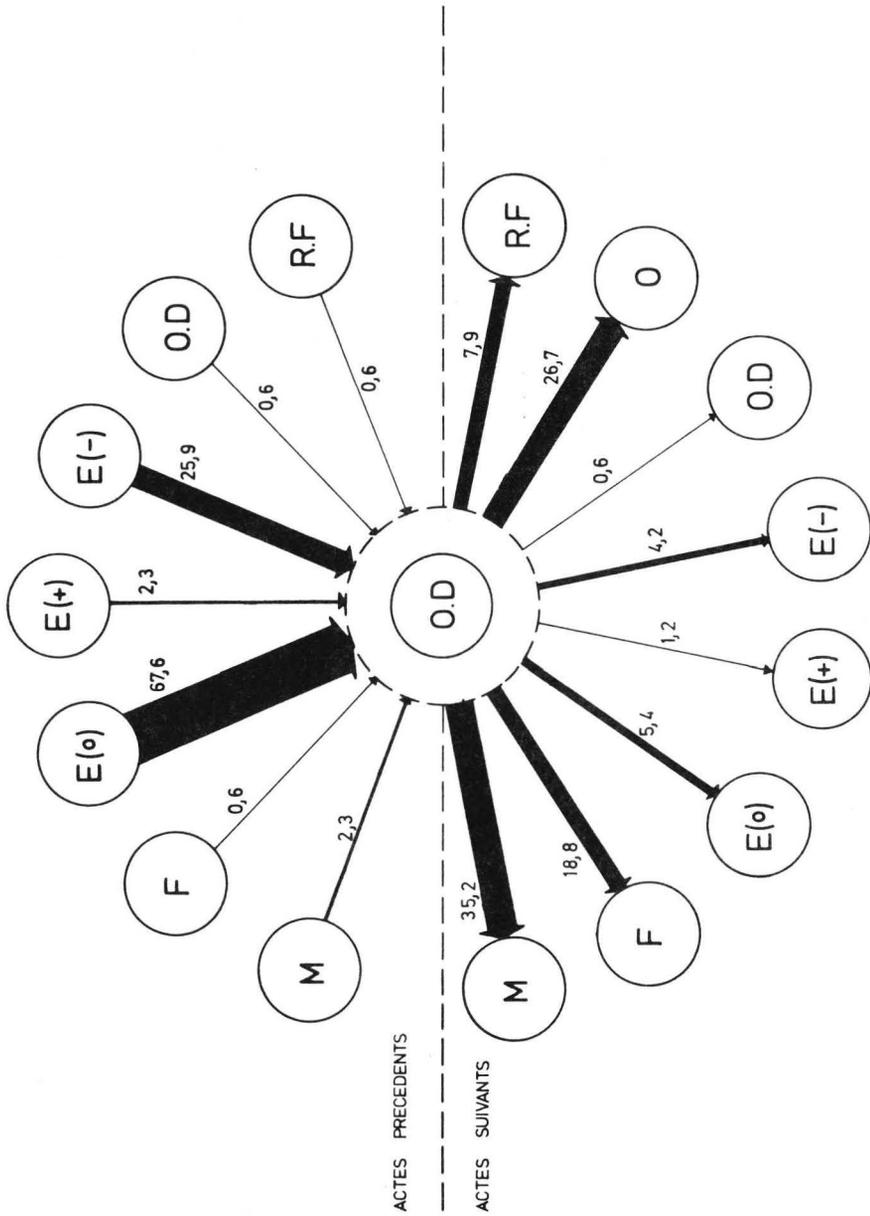


Fig. 5. Diagramme de déroulement des actes précédant et suivant le mouvement d'ondulation distale. L'épaisseur des flèches est proportionnelle à la fréquence de transition (N = 170).

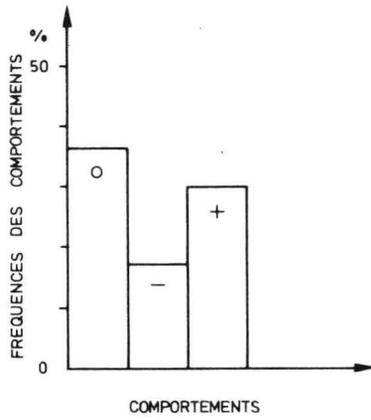


Fig. 6. Fréquence des réponses de la femelle au comportement d'ondulation distale (N = 73).
 0 : ininterrompu; - : interrompu négativement;
 + interrompu positivement.

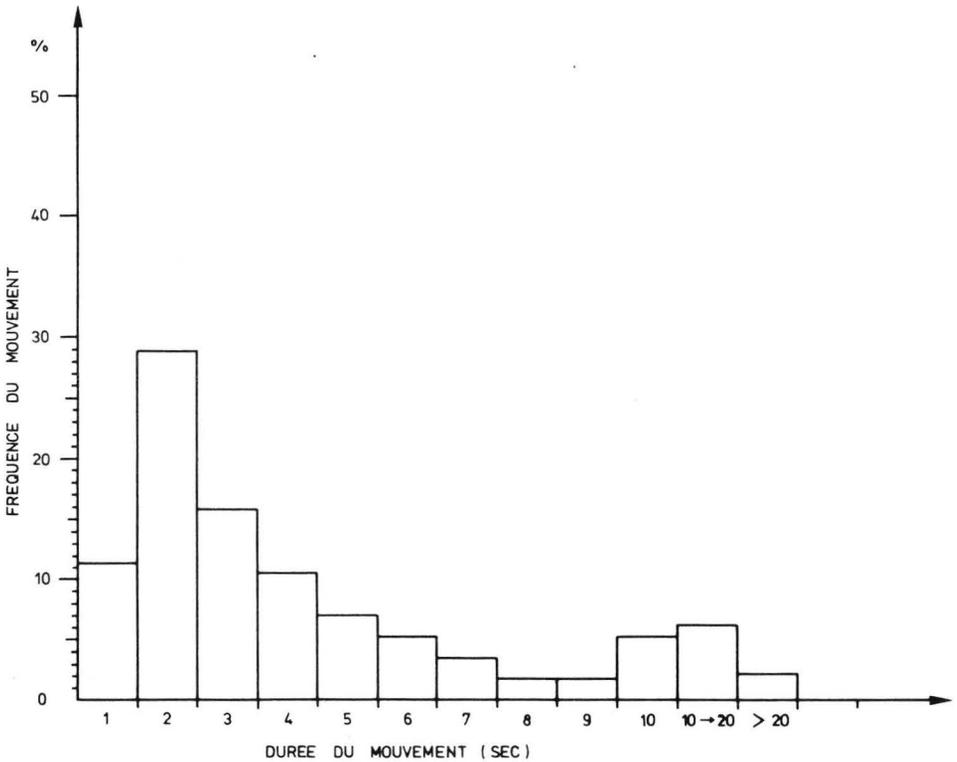


Fig. 7. Distribution de fréquence des durées de l'ondulation distale (N = 170).

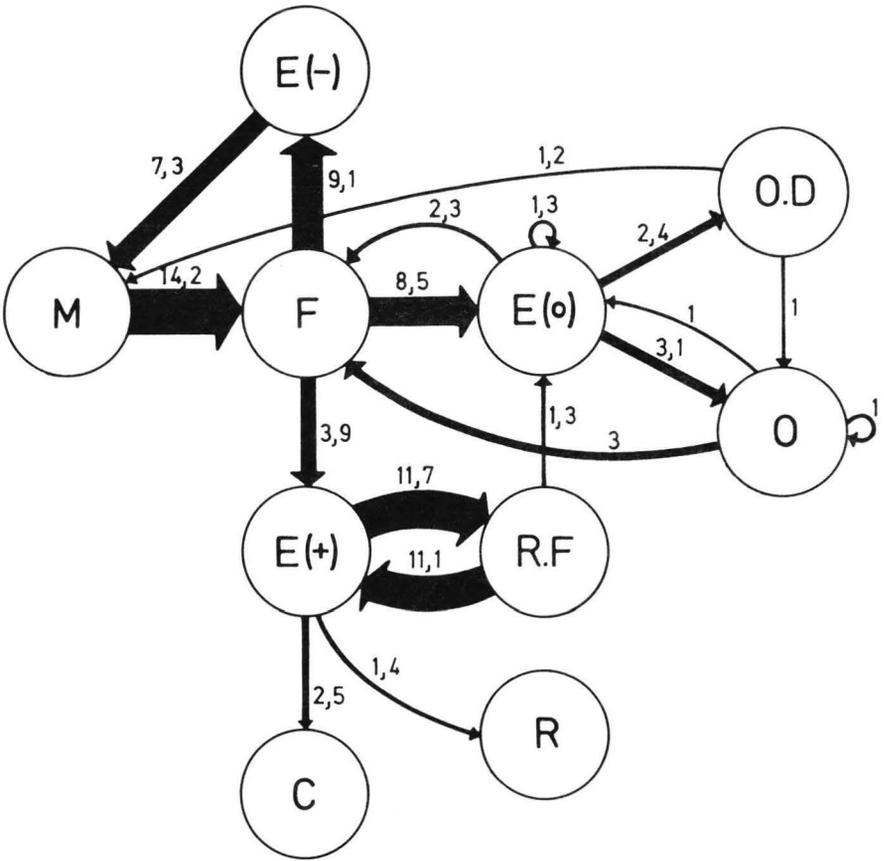
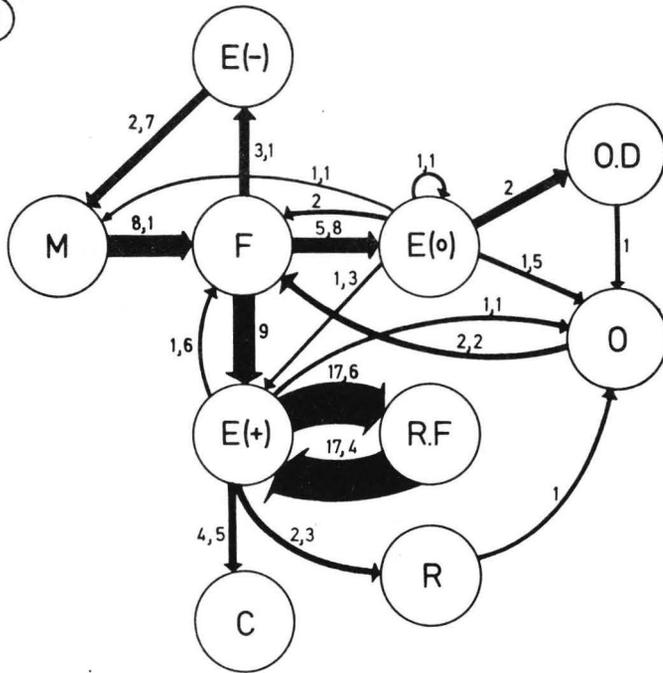


Fig. 8. Diagramme de déroulement de la phase d'exhibition du mâle. L'épaisseur des flèches est proportionnelle à la fréquence de transition (N = 4441).

a)



b)

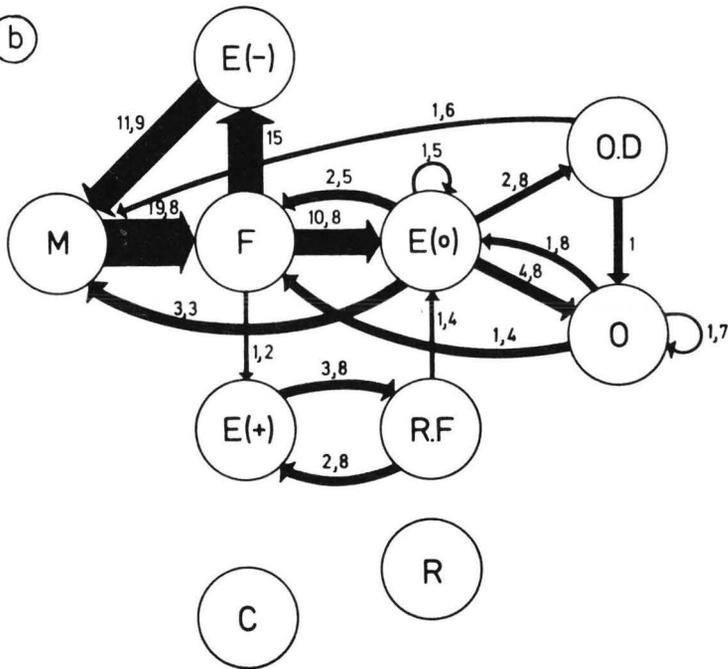
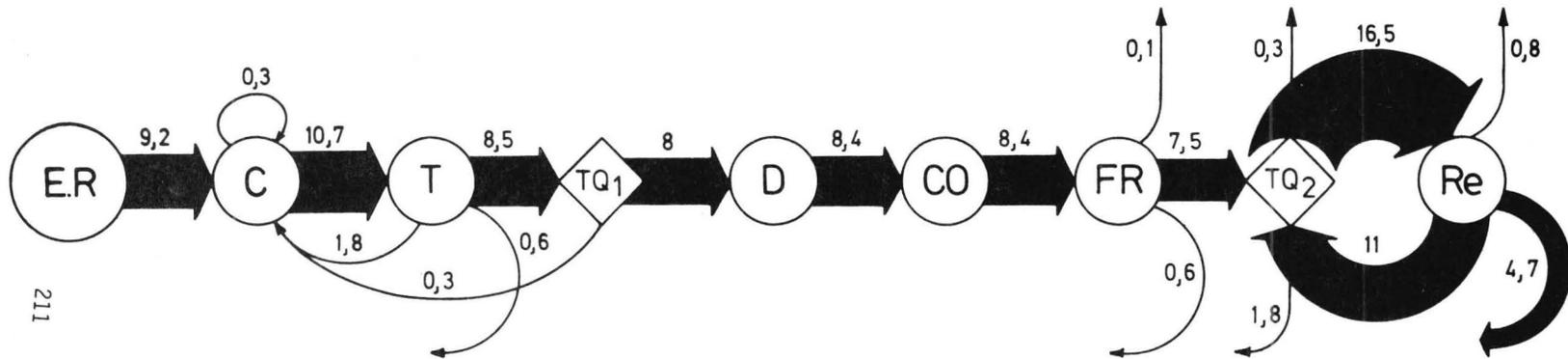


Fig. 9. Diagramme de déroulement de la phase d'exhibition du mâle (N = 4441).

- a) La parade aboutit.
- b) La parade n'aboutit pas.



211

Fig. 10. Diagramme de déroulement de la phase de transfert du spermatophore chez *T. helveticus* (N = 968). L'épaisseur des flèches est proportionnelle à la fréquence de transition. Les flèches indiquant la gauche marquent un retour à la parade de retraite (E.R.). Les flèches indiquant le haut marquent un délaissement du comportement sexuel pour aller respirer.

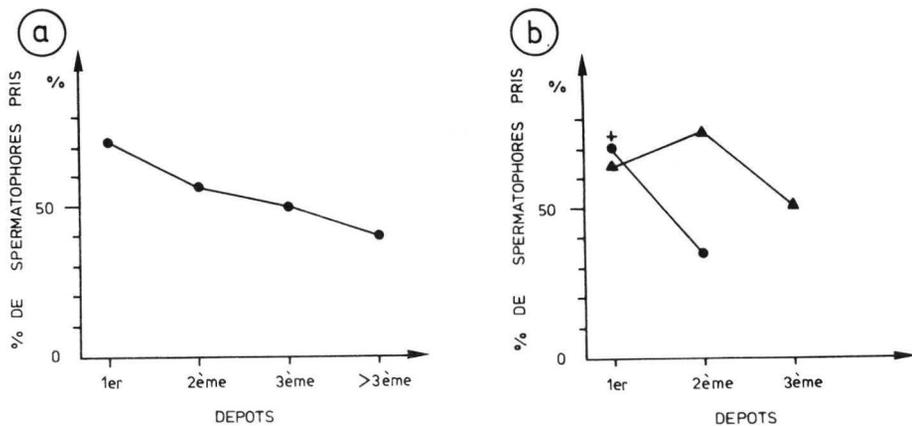


Fig. 11. Succès de séquence :

- a) données combinées pour toutes les rencontres;
 b) données pour les rencontres comprenant une seule séquence (+), 2 séquences (●), 3 séquences (▲) (N = 79).

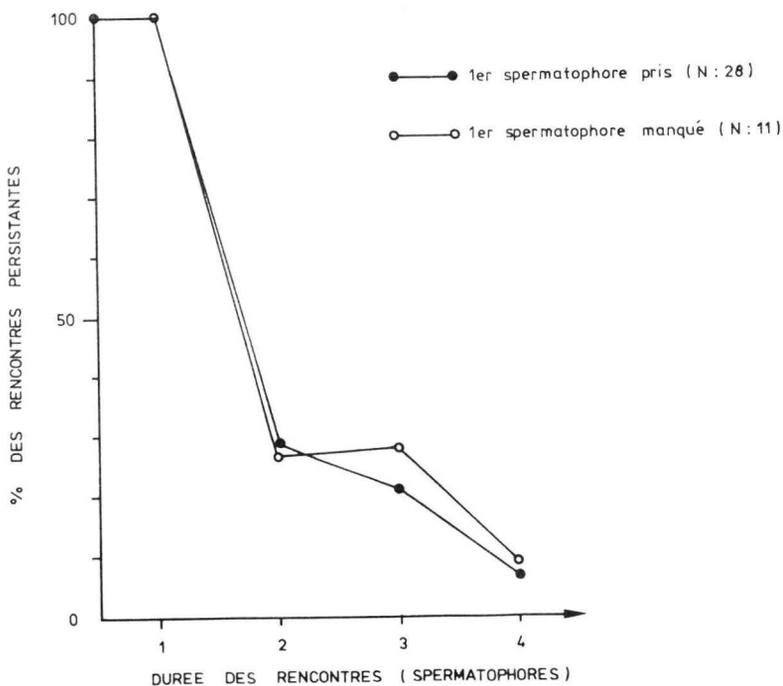


Fig. 12. Persistance des rencontres sexuelles suivant que le premier spermatozoïde est pris ou manqué chez T. helveticus.

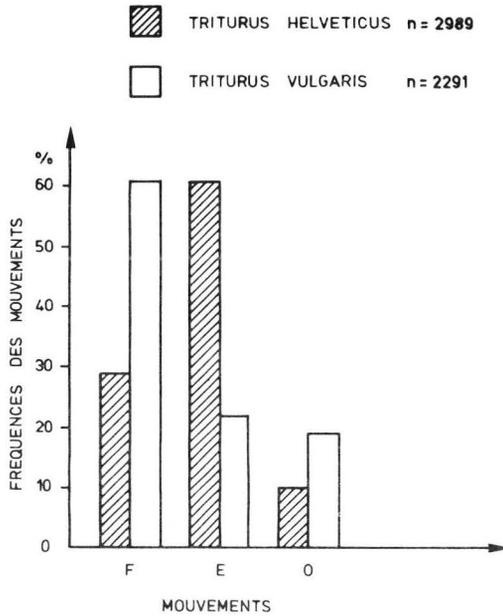


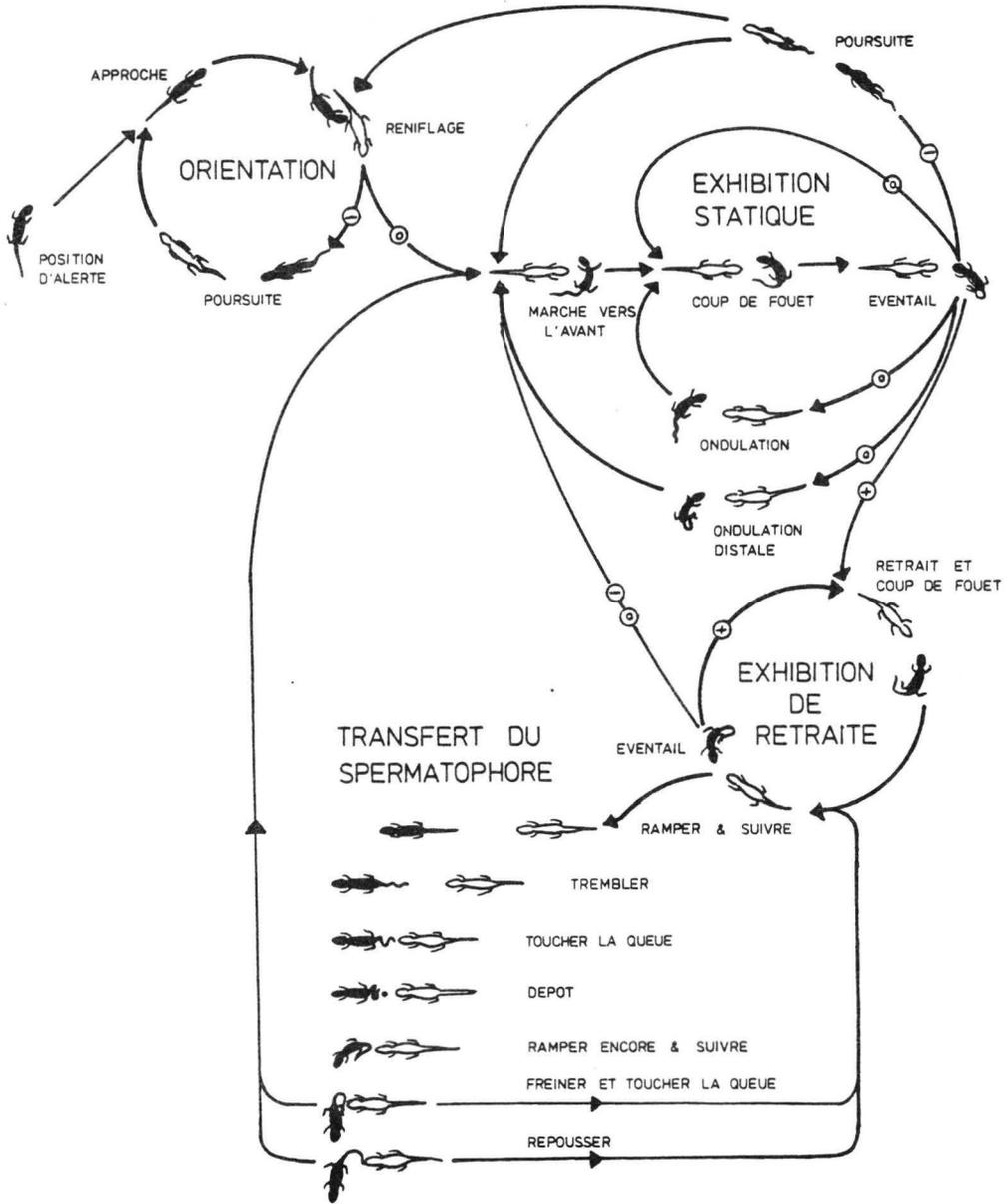
Fig. 14. Fréquences des différents mouvements de queue chez les deux espèces.

REMERCIEMENTS

=====

Nous remercions Monsieur le Professeur J.C1. RUWET pour le soutien continu qu'il a apporté à ce travail. Nous remercions particulièrement Monsieur J. VOSS (Conservateur de l'Aquarium de l'Université de Liège) pour son accueil et ses conseils judicieux. Nous remercions enfin tout le personnel de l'Aquarium de l'Université de Liège pour son aide efficace.

Voir fig. 13 a et b ci-après.



* LE ♂ EST EN NOIR

* LA ♀ :

● RESTE STATIQUE

⊕ AVANCE VERS LE ♂

⊖ S'ÉLOIGNE DU ♂

Fig. 13a. Séquence du comportement sexuel de *Triturus helveticus*. Le mâle est en noir. Les flèches comprenant un cercle sont les transitions effectuées par les mâles suivant la réponse de la femelle. o : la femelle reste statique; + : réponse positive; - : réponse négative.

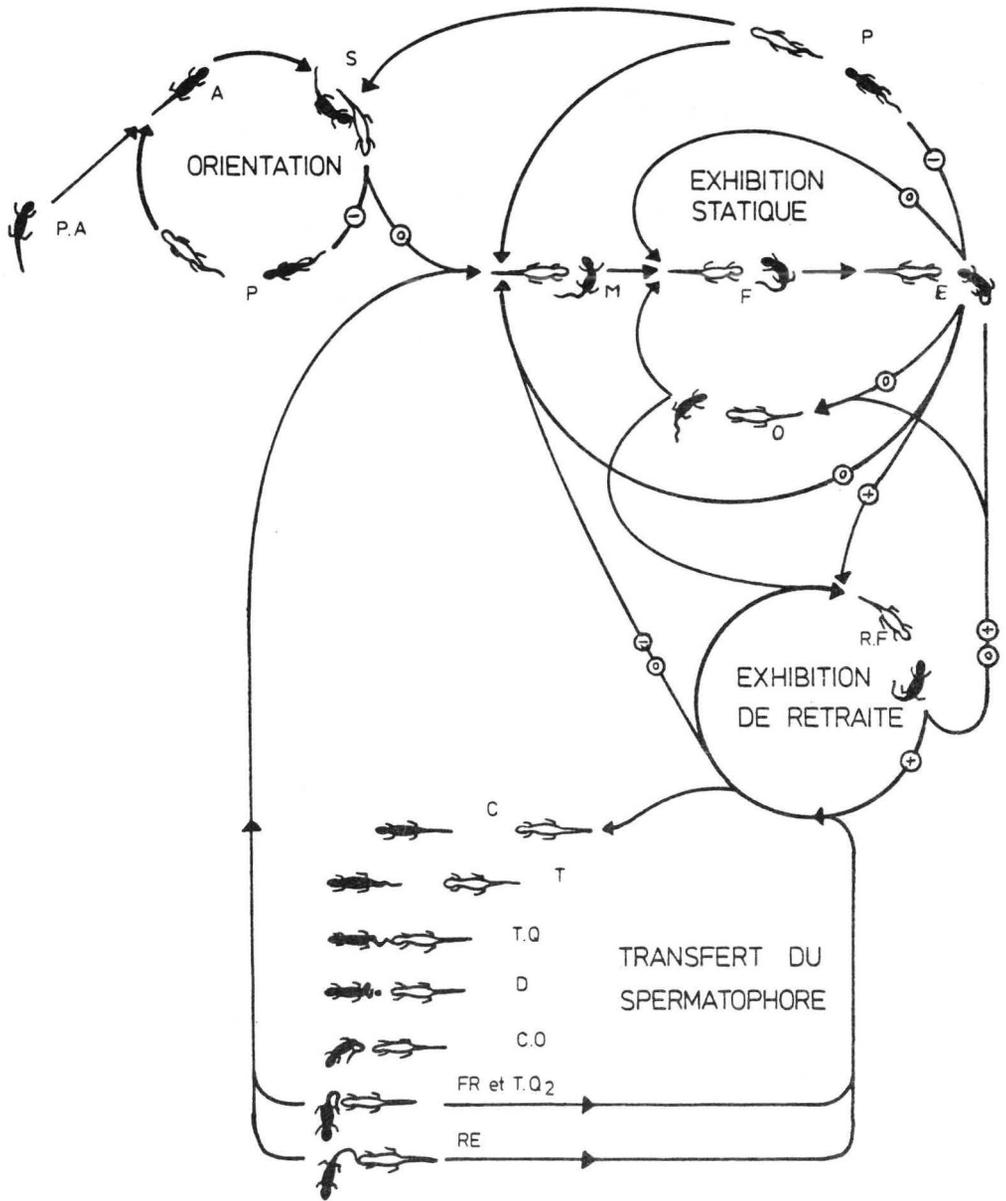


Fig. 13b. Séquence du comportement sexuel de *Triturus vulgaris*.

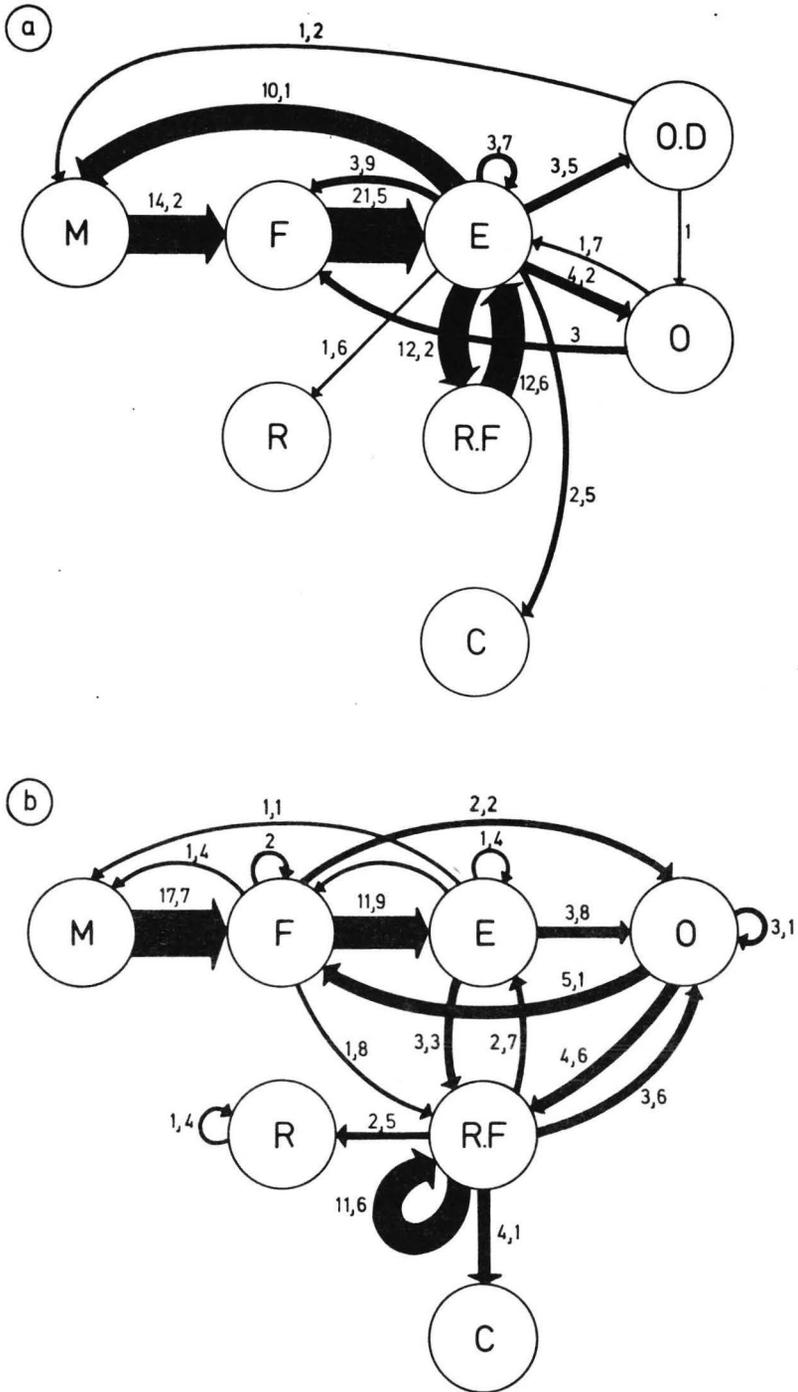


Fig. 15. Comparaison des diagrammes de déroulement de la phase d'exhibition des mâles des deux espèces.

- a) *T. helveticus*
 b) *T. vulgaris*

BIBLIOGRAPHIE

=====

- ARNOLD, E.N., J.A. BURTON, D.W. OWENDEN, 1978
A Field Guide to the Reptiles and Amphibiens of Britain and Europe.
Collins, London, 272 p.
- BOULENGER, G.A., 1892
Fecundation in the tailed Batraciens. A Summary Review of recent Discoveries.
Zool. Ib. (syst.), 6 : 447 p.
- CUMMINGS, B.F., 1910
The Formation of useless Habits in two British Newts (Molge cristata, Leur., and M. palmata, Schneid.) with Observations on their general Behavior.
Zoologist, 14, 161-175; 211-222.
- CUMMINGS, B.F., 1911
Some Features of Behaviour in the Courtship Display of the Palmate Newt (Molge palmata, Schneider).
J. Anim. Behav., 1 : 305-306.
- CUMMINGS, B.F., 1912
Distant Orientation in Amphibia.
Proc. Zool. Soc. London, 8-19.
- FINKLER, W., 1923
Analytical Studies on the Factors causing the sexual Display in the Mountain Newt (Triturus alpestris).Proc.Roy.Soc.Ser.B 95 : 356-364.
- HALLIDAY, T.R., 1972
A Study of the Behaviour of Newts.
D. Phil. Thesis, Oxford.
- HALLIDAY, T.R., 1974
Sexual Behavior of the Smooth Newt (Triturus vulgaris) (Urodela, Salamandridae).
J. Herpetol., 8 : 277-292.
- HALLIDAY, T.R., 1975
An Observational and Experimental Study of Sexual Behaviour in the Smooth Newt, Triturus vulgaris. Anim. Behav., 23 : 291-322.
- HALLIDAY, T.R., 1976
The Libidinous Newt. An Analysis of Variations in the sexual Behaviour of the Mâle Smooth Newt, Triturus vulgaris.
Anim. Behav., 24 : 398-414.
- HALLIDAY, T.R., 1977
The Courtship of European Newts. An evolutionary Perspective.
In : Reproductive Biology of Amphibians (TAYLOR, D.H. and S.C. GUTTMAN, Eds.).
Plenum Press, N-Y, p. 185-232.
- LANTZ, L.A., 1947
Hybrids between Triturus cristatus Laur. and Triturus marmoratus Laur.
Proc. Zool. Soc. Lond., 117 : 247-258.
- LILEY, N.R., 1966
Ethological isolating Mechanisms in four sympatric Species of Poeciliid Fishes.
Behaviour, Supplement 13.

- MARQUERIE, J.G.M., 1950
 De Balts van de Kleine Watersalamander.
De Lev. Nat., 53 : 147-155.
- MAYR, E., 1963
Animal Species and Evolution.
 Oxford University Press.
- NELSON, J.B., 1959
 The Courtship Behaviour of Triturus cristatus.
 Honours Thesis St. Andrews University.
- PRECHT, H.F.R., 1951
 Zur Paarungsbiologie einiger Molcharten.
Z. Tierpsychol., 8 : 337-348.
- RUSCONI, M., 1821
 Amours des Salamandres aquatiques.
 Milan.
- SMITH, 1951
The British Amphibians and Reptiles.
 Collins, London. 4th ed., 204 p.
- SPALLANZANI, L., 1780
 Dissertazioni di fisica animale e vegetabile.
 Modena.
- SPURWAY, H. and H.G. CALLAN, 1960
 The Vigour and mâle Sterility of Hybrids between the Species
Triturus vulgaris and Triturus helveticus.
J. Genet., 57 : 84-116.
- STEWART, J.W., 1969
The Tailed Amphibians of Europe.
 David and Charles, Newton Abbot, 180 p.
- TINBERGEN, N. and J.J. TER PELKWIJK, 1938
 De Kleine Watersalamander.
De Lev. Nat., 43 : 232-237.
- ZIPPELIUS, H.M., 1948
 Untersuchungen über das Balzverhalten einheimischer Molche.
 Verh. Dt. Zool. Kiel.