

Literatuuroverzicht van het geslacht *Hynobius* - Hoektandsalamanders

(door Henk Wallays)



Dit artikel dient geciteerd te worden als:

Henk Wallays, 2002. Literatuuroverzicht van het geslacht *Hynobius* – Hoektandsalamanders pag. 5-10; uit: BOUWMAN, A. S. BOGAERTS (samenstelling en redactie), 2002. Salamanders. Jubileumbundel. Uitgave: Salamandervereniging. ISBN 90-9016241-0.

Inleiding

Hoektandsalamanders (het geslacht *Hynobius*) zijn relatief weinig bestudeerd in gevangenschap. Het legsel van deze salamanders bestaat uit twee aan de bovenzijde met elkaar verbonden zakjes, waarin de individuele eitjes zich bevinden. De eitjes worden extern bevrucht, vaak door meerdere mannetjes. Aan het voortplantingsgedrag van *Hynobius* zijn vele, voornamelijk Japanse, studies gewijd. Omdat de kennis over deze zeldzaam gehouden soorten verspreid is over artikelen die niet echt makkelijk toegankelijk zijn, heb ik gepoogd om een kort literatuuroverzicht op te stellen. Daar waar mogelijk is dit aangevuld met enkele persoonlijke ervaringen. Doordat niet van alle aardrijkskundige namen de Nederlandse naam kon worden achterhaald is ervoor gekozen de Engelse namen te hanteren.

Verspreiding

De verspreiding van het geslacht *Hynobius* is beperkt tot in Oostelijk Azië. Momenteel noteren we minstens 24 soorten, waarvan er 18 in Japan voorkomen. De overige soorten komen voor in Taiwan, Korea en China. Wegens de aantasting van de leefgebieden zijn een aantal van de Japanse soorten eind 1999 op de nationale rode lijst geplaatst (Ikeda & Kawamura, pers. mededeling).

Poel- en beektypen.

Men kan het geslacht *Hynobius* op basis van hun ecologie en eiafzet indelen in twee groepen: het poeltype en het beektype (SATO, 1943). Dit onderscheid kan verder worden doorgetrokken op basis van de morfologische verschillen van volwassen dieren, larven en legsels (KAKEGAWA et al., 1989). Omdat sommige soorten echter in beide biotopen voorkomen, zoals bijv. *H. leechii*, heerst er nog onduidelijkheid over deze indeling. De criteria waarop deze indeling is gebaseerd zijn o.a. beschreven door HAYASÉ & YAMANÉ (1989) en hier samengevat.

1. Het poeltype: volwassen dieren hebben een in doorsnede enigszins afgeplatte staart en mannetjes hebben een knobbeltje op de cloaca. De eitjes zijn talrijk en donker gekleurd. De diameter van de eitjes is kleiner dan 3,2 mm. Het legsel wordt onder water afgezet, bijvoorbeeld aan takken of in het water hangende grassoorten of tussen bladeren op de bodem. De eitjes komen uit in een periode van 20 tot 50 dagen na afzet. Nadat de larven zijn uitgekomen is de dooierrest verdwenen en bezitten ze twee balanceerders, vinzomen en grote kieuwen. Aan de tenen van de larven bevinden zich geen zwarte klauwtjes. De larvenfase is doorgaans korter dan een jaar. Pas gemetamorfoseerde salamandertjes hebben een lengte tot 6 cm. Deze salamanders leven over het algemeen in een bosrijke omgeving in laag- of heuvelland. Deze groep wordt nog verder opgedeeld in twee groepen: *H. nebulosus* groep en de *H. lichenatus* groep. Tot de eerste groep behoren *H. nebulosus*, *H. tsuensis*, *H. abei* en *H. dunni*. Deze salamanders planten zich voort in stilstaand water met een slibachtige bodem. Tot de *H. lichenatus* groep behoren: *H. lichenatus*, *H. nigrescens*, *H. sadoensis* en *H. retardatus*. Deze salamanders planten zich voort in vijvers, beekjes en in (kleine) meertjes die gevoed worden door stroompjes. Hun eizakken zijn meestal vrij groot en vertonen lengtestrepen.

2. Het beektype: volwassen dieren hebben een in doorsnede enigszins ronde staart. De mannetjes hebben geen knobbeltje op de cloaca. De wit tot lichtbruin gekleurde eitjes zijn vrij groot (4 tot 6 mm), maar niet talrijk. Het legsel wordt afgezet onder stenen in beken en ondergrondse stromen. De eitjes komen uit na 130 tot 150 dagen. Na het uitkomen hebben de larven geen balanceerders en kleine kieuwen, de vinzomen zijn doorgaans laag. Ze beschikken over grote dooierresten. Sommige larven hebben zwarte klauwtjes aan de tenen en het larvale stadium is gemiddeld langer dan een jaar. De afmeting van de pas gemetamorfoseerde salamandertjes is 7 tot 8 cm. Deze salamanders leven in een bosrijke omgeving in laag- tot hooggebergte. Hiertoe behoren de *H. naevius* groep: *H. naevius*, *H. kimurai*, *H. okiensis*, *H. stejnegeri*, *H. sonani*, *H. arisanensis* en *H. formosanus* en de vertegenwoordigers van de Chinese *Hynobius* groep: *H. chinensis* en *H. leechii*.



Eizak en larven van *Hynobius leechii* (foto: Sergé Bogaerts).

Taxonomie

Dat de taxonomie van het geslacht *Hynobius* in de laatste twee decennia nog steeds in beweging is mag blijken uit het onderstaand overzicht.

Nieuwe soorten: GU (1992) ontdekte in Mountain Longwan, Angi County, in de Chinese provincie Zhejiang een nieuwe soort: *H. amjiensis*. Deze grote, beektype, salamander is verwant aan *H. chinensis*. De mannetjes worden groter dan 15 cm en de vrouwtjes kunnen een lengte bereiken tot 13 cm. Hun gedraaide eizakken kunnen tot 45 cm lang zijn. Een eizak kan 54 tot 90 eitjes bevatten, die onregelmatig over de eizakken zijn verdeeld. Een volledig legsel bevat 140 tot 174 eitjes.

Kleurafbeeldingen van deze dieren, biotoop en eizakken zijn te zien in IIZUKA (1996).

Een soort die nauw verwant bleek aan de kou minnende *H. abei* werd gevonden door Thosio Takeda in 1971 en werd beschreven door MATSUI & MIYAZAKI (1984) als *H. takedai*

Opsplitsing: MORI (1928) beschreef de ondersoort *H. leechii quelpartensis*, maar hij werd later (SATO, 1943; KANG & YOON, 1975) teruggefloten. De taxonomische status van deze soort is sinds de opdeling een twistpunt geweest. Uit vrij recent onderzoek blijkt nu dat deze soort bestaat uit 3 genetisch verschillende groepen (YANG et al., 1997). Hierbij wordt de meest zuidelijk voorkomende vorm opgenomen in groep B. Deze vorm komt voor op de eilanden ten zuiden van Korea, o.a. op het eiland Cheju vroeger Quelpart geheten, en langs de kustgebieden van Zuid en West Korea. Rond de Kori kerncentrale (te Kyongsangnam) werd zelfs een nieuwe vorm (groep C) ontdekt die in deze studie als nieuwe soort werd voorgesteld. De andere, meer landinwaarts voorkomende populaties, behoren tot een derde groep (groep A). Een tussenvorm van groep A en B werd gevonden in Jangseong. Deze opsplitsing zou 1,2 tot 1,5 miljoen jaar geleden hebben plaatsgevonden.

Niet meer erkende soorten: *H. tenuis* werd door NAMBU (1991) beschreven. Deze, beektype, salamander komt voor in de Hida Mountains, Centraal Japan, op een hoogte van 900 tot 1530 meter. Later werd *H. tenuis* beschouwd als een synoniem van *H. hidamontanus*, die eerder door MATSUI (1987) werd ontdekt. De door SATO (1940) beschreven *H. sadoensis* wordt door SATO (1992) niet langer als soort erkend en als synoniem van *H. nigrescens* beschouwd. Deze salamanders komen voor op de Japanse eilanden Sado en Honshu.

Door CAI (1985) werd een nieuwe Chinese *Hynobius* beschreven: *H. yiwuensis*. Dit wordt later herleid tot *H. chinensis* (ADLER & ZHAO, 1990).

H. retardatus werd door ADLER & ZHAO (1990) voor korte tijd ondergebracht in een apart genus *Satobius*. Dit werd later terug gedraaid.

De afsplitsing van *Pachypalaminus boulangeri* (door THOMPSON in 1912) uit *Hynobius* is op basis van studie van NISHIO et al., (1987) weer bij het geslacht *Hynobius* gevoegd.

Weer erkende soorten: De Taiwanese *Hynobius*-soorten hebben ook een lange taxonomische rit achter de rug. Het verhaal begint bij MAKI (1922, 1927) die 3 soorten beschrijft. DUNN (1923) & THORN (1968) erkennen echter slechts één soort, nl. *Hynobius sonani*. SATO (1940) spreekt over 2 soorten die hij onderverdeelt in een poeltype (*H. sonani*) en een beektype. Deze laatste wordt later door CHEN & LUE (1986) opgesplitst in *H. formosanus* en *H. arisanensis*. Dat het hier om drie verschillende soorten gaat, wordt later door KAKEGAWA et al., (1989) bevestigd via een studie van het chromosomenaantal. Hieruit blijkt ook duidelijk de verwantschap met het Japanse beektype *Hynobius*, meerbepaald met *H. kimurae* en *H. naevius*. Ze herstellen de drie soorten zoals die destijds door MAKI (1922, 1927) werden vastgesteld: *H. formosanus*, *H. sonani* en *H. arisanensis*. Het betreffen allen beektype salamanders die in een steile bergomgeving leven (2000 meter). Omdat deze gebieden door de overheid voor het publiek niet toegankelijk worden gesteld is over deze prachtige salamanders, op een paar zeldzame rapporten na, nog niet zoveel bekend.



Hynobius tokyoensis (foto: Henk Wallays).

Variabiliteit binnen de soort

Sommige soorten vertonen een grote variabiliteit in kleurpatroon, soms zelfs ook morfologisch. OKAWA & UTSUNOMIYA (1989) noteren voor *H. nebulosus* in Hiroshima prefectuur drie groepen. De zuidoostelijke groep is geelbruin met kleine zwarte stippen. De populaties uit de noordwestelijke bergstreken vertonen gele strepen op de zijkanen van de staart en de noordelijke bergstreekpopulaties hebben slechts 4 in plaats van 5 tenen aan hun achterpoten. Een andere soort waar variabiliteit is aangetoond is *H. naevius*. Deze beektype salamander leeft in de bergstreken van zuidwest Japan. SATO et al., (1994) voerden onderzoeken uit op 21 locaties in Kyushu aan 108 dieren. Ze ontdekten hierin drie verschillende vormen. De salamanders in Noord Kyushu kenmerken zich door tal van kleine witte vlekken op de flanken, buik en staart, die op de rug ontbreken. Deze vorm heeft kortere poten dan de andere vormen en een relatief brede kop. De gemiddelde lengte van deze salamanders ligt tussen 116 en 136 mm. De salamanders van Oita prefecturen (Centraal- en Zuid Kyushu) vertonen ook witte vlekken op hun rug. De salamanders uit Centraal Kyushu zijn met een gemiddelde totale lengte van 129 tot 141 mm de grootste vorm. Enkele dieren waren zelfs groter dan 150 mm. Ze hebben lange ledematen en een smallere kop dan de andere vormen. De salamanders uit Zuid Kyushu hebben het meest uitgesproken vlekkenpatroon; ze hebben doorgaans kleine vlekjes. Deze vorm is de kleinste met een gemiddelde totale lengte van 83 tot 114 mm. Naast de hierboven vermelde verschillen onder volwassen dieren, vertonen de juvenielen vaak een ander kleurpatroon dan hun ouders. Jongen van *H. retardatus* vertonen op de rug mooie koper- tot goudkleurige vlekken die bij de ouders geheel ontbreken. Ook kunnen de juvenielen onderling verschillen. Onder nakweek van *H. dunni* noteerde ik blauwzwarte dieren en bruine dieren met en zonder zwarte vlekken. Allen vertonen daarbij op de flanken en soms ook op de rug, blauwe iridiserende vlekjes. Naarmate ze ouder werden kregen ze allemaal het normale volwassen kleurpatroon.

Voortplanting

Zoals eerder vermeld vindt de voortplanting plaats in het water. Mannetjes migreren eerder het water in dan vrouwtjes. De periode waarin de voortplanting plaatsvindt is afhankelijk van klimatologische omstandigheden. Zo noteerden OKAWA & UTSUNOMIYA (1989) voor populaties van *H. nebulosus* in het laagland paringsactiviteiten vanaf december tot januari, terwijl een populatie in het hoogland zich voortplanten van april tot mei. De voortplantingstijd start als de temperatuur stijgt en de sneeuw smelt. Het loskomen van de verharde bevroren grond en het smeltwater zou een mogelijke stimulans kunnen zijn om zich voort te planten. Hieromtrent worden nog steeds onderzoeken verricht.

Secundaire geslachtskenmerken: In de voortplantingstijd krijgen mannetjes een bredere kop en ontwikkelen zich vinzomen boven en onder de staart. Bij sommige soorten wordt een witte of grijze vlek op de keel zichtbaar: zoals bijv. bij *H. leechii quelpartensis* (BOUWMAN, 1995), *H. nebulosus* (THORN, 1967), *H. naevius* (THORN, 1986), *H. okiensis* en *H. dunnii* (pers. observatie). Bij *H. dunnii* was deze vlek niet bij alle mannetjes opgekleurd. Bij de meest seksueel actieve man was deze vlek het witst. HASUMI & IWASA (1990) deden studie aan *H. nigrescens* omtrent de toename in de breedte van de kop. TANAKA (1987) meldt van *H. takedai* dat hoe groter de man, hoe hoger de vinzomen en breder de kop wordt tijdens de voortplantingsfase. Na de voortplantingstijd verdwijnen deze kenmerken. HASUMI (1994) bestudeerde de relatie tussen de secundaire geslachtskenmerken en hun impact op de bevruchting van het legsel. Hieruit blijkt dat hoe groter het lichaam van de man des te korter de gezamenlijke bevruchtingsfase. Het idee is dat een groter territoriaal mannetje, vanwege zijn grotere lichaamsoppervlak, beter slaagt in het monopoliseren van de kleine eizakjes en zodoende de andere geïnteresseerde mannetjes ontmoedigt.

Voortplantingsstrategie: KUSANO (1980) beschrijft het voortplantingsgedrag van het poeltype *H. tokyoensis* als volgt. Tijdens de voortplantingsperiode zoeken de meest dominante mannetjes een mogelijke afzetplaats voor de legsels. Andere mannetjes, die wegens de beperktheid van dergelijke afzetplaatsen geen territorium kunnen opbouwen, houden zich in de omgeving van een territorium op van een mannetje dat wel een territorium heeft kunnen bezetten en proberen dit soms binnen te dringen. Deze mannetjes noemt men sneakers. Het dominante mannetje verjaagt doorgaans deze sneakers uit zijn territorium. Als een vrouwtje, dat legrijpe eitjes draagt, zich in het territorium ophoudt, richt de dominante man al zijn aandacht op haar. Indien het vrouwtje haar legsel afzet stort het dominante mannetje zich op de eizakjes en beweegt zich over de eizakjes, waarbij hij zijn cloaca over de eizakjes heen schuurt waarbij sperma wordt uitgestoten. Op dat moment wordt het territorium niet meer verdedigd, zodat de sneakers hun kans schoon zien zich eveneens op de eizakjes te storten en ook deelnemen aan de bevruchting. TANAKA (1989) beschrijft de paringsstrategie van *H. nebulosus*. De bestudeerde populatie bestond uit 38 mannetjes en 39 vrouwtjes. Ook hier migreren de mannetjes eerder en meer geconcentreerd naar het water dan de vrouwtjes. Hoe groter het lichaam van de mannetjes, hoe vroeger ze het water introkken. 11 van de 13 territoriale mannetjes migreerden in de eerste twee weken van de voortplantingstijd. Mannetjes die een territorium bezetten blijven ook langer in het water (tot 13 weken) dan de sneakers. De migratie van de vrouwtjes gebeurt meer verspreid. Er werden maximum 3 vrouwtjes per dag in het water waargenomen. De territoriums waarin meerdere legsel werden afgezet, bleken bezet te zijn door grotere mannetjes. De sneakers concentreerden zich vooral rond deze territoriums. Mannetjes die een territorium bezetten waar legsels in waren afgezet, verlieten dit niet. Mannetjes die een territorium bezetten waarin geen legsels werden afgezet werden soms 1 tot 2 meter van hun territorium aangetroffen. In één geval werd een mannetje dat een territorium had bezet, een sneaker. Sommige mannetjes die een territorium verdedigden waarin geen legsels werden afgezet verloren hun territorium. Dit werd dan ingenomen door grotere mannetjes. Niet alle soorten vertonen een dergelijk territoriaal gedrag. Bij *H. dunnii* bijvoorbeeld, wordt volgens mijn (huidige) waarnemingen geen territorium gevormd. De mannetjes kruipen over de bodem en klauteren tussen de takken, waaraan de legsels worden afgezet, zonder dat ze elkaar verjagen. Deze tolerantie wijzigt wel bij de aanwezigheid van een vrouwtje dat legrijpe eitjes draagt. TANAKA (1986 & 1987) meldt voor *H. takedai* uit een populatie van Joyama, Toyama, ook territoriaal gedrag. Gedurende een 15-tal dagen verdedigen mannetjes hun territorium. De afmetingen van het territorium waren gemiddeld 22 x 22 cm. Ook hier blijken de territoriale mannetjes vroeger het water in te gaan dan de sneakers. Het zijn voornamelijk de grotere mannen die in staat zijn hun territorium adequaat te beschermen en de sneakers te kunnen verjagen. REHBERG (1962) rapporteert als eerste Europeaan over de wijze van bevruchting van een legsel van *H. nebulosus*. Maar ook THORN heeft een reeks artikelen over dit onderwerp gepubliceerd. Bij het paringsritueel van *H. naevius* (een beektype) noteert THORN (1972) dat het mannetje probeert onder het vrouwtje te kruipen. Wanneer het mannetje wat verwijderd is van het vrouwtje kromt hij af en toe zijn rug. Na een bepaalde tijd draaiden de rollen hier zelfs om en begon het vrouwtje dit gedrag te vertonen naar de man toe. SATO (1992) meet als eerste tijden bij de voortplanting van *H. retardatus*. De gemiddelde tijdsduur waarin vrouwtjes hun legsel hadden afgezet was slechts 68,5 sec (vanaf het vastnemen van de tak waaraan het legsel werd afgezet tot dat het legsel het lichaam had verlaten). De mannetjes hadden gemiddeld 571,3 seconden nodig, gemeten vanaf het draaien van hun

kop (naar een naderende vrouw) tot de voltooiing van de bevruchting. THORN (1991) meldt voor diezelfde soort dat de volledige cyclus van eiafzet en bevruchting 3 minuten duurde. Verschillende foto's, uit Japanse handboeken, vertonen een groot aantal mannetjes van *H. retardatus* die de legfels samen bevruchten. De concentraties liggen hierbij zo hoog dat het geheel op een wriemelende salamandermassa lijkt, dit noemt men de 'mating ball'. In de veldobservaties van KAWAKAMI (1963) lezen we dat de bevruchting van een legsel van *H. retardatus* gelijktijdig door maximaal 5 mannen gebeurt. Het belang van de monopoliepositie van het territoriale mannetje wordt aangetoond door de bevindingen van IWAO (1989) voor *H. nebulosus*: de eitjes kunnen slechts gedurende 2 minuten bevrucht worden. Dit staat dan weer haaks op de observaties van HASUMI et al. (1993), die aantonen dat eitjes van *H. nigrescens* bij temperaturen van 8° C tot 180 minuten na afzetten nog voor 100% bevrucht kunnen worden. Verder werden bij *H. takedai* (TANAKA 1986 & 1987) enkel legfels afgezet in territoria waarbij het niet-territoriale mannetjes zelden lukte om ook aan de bevruchting deel te nemen. De (territoriale) man die dus doorgaans als eerste op de eizakjes zit heeft dus meer kans om deze te blijven monopoliseren en eventueel zelfs als enige te bevruchten. Na de eiafzet komt het vrouwtje geheel uitgeput op de bodem terecht waar ze tot 26 seconden bewegingsloos blijft liggen, waarna ze een schuilplaats opzoekt (SATO, 1992). Ook THORN (1967) vermeldt een uitgeput vrouwtje van *H. nebulosus* na het afzetten van haar legsel. Tijdens deze fase zijn vrouwtjes vanwege de uitputting zo goed als weerloos en traag.

Vroedvrouw'-gedrag: USUDA (1993) rapporteert voor *H. nigrescens* dat het mannetje het vrouwtje actief 'helpt' bij de eiafzet; men hanteert de term 'vroedvrouw' techniek. Eerst maakt het vrouwtje de punt van het legsel vast aan een voorwerp en probeert daarna het legsel uit haar lichaam te trekken door zich van het punt waaraan het legsel is vastgehecht te verwijderen. Voordat de eizakjes het lichaam hebben verlaten heft het mannetje haar met de voorpoten op terwijl hij gelijktijdig een eizak vastklemt met zijn achterpoten, hierbij plooit hij zich waardoor hij het legsel als het ware uit het lichaam van het vrouwtje trekt. HASUMI (1994) noteert dat het mannetje na het opheffen van het vrouwtje van positie wisselt en roteert en de eizakjes vervolgens vastpakt met de voorpoten om zo het vrouwtje met de achterpoten te kunnen wegduwen. Op deze manier blijft hij op het eizakje zitten, waardoor hij de eitjes als eerste kan bevruchten. In een andere populatie werd de afwezigheid van deze rotatiebeweging genoteerd, waardoor (kostbare) tijd verloren gaat en andere, minder dominante, mannetjes rapper kunnen deelnemen aan de gezamenlijke bevruchting. SATO (1992) meldt een identiek gedrag bij *H. retardatus*, terwijl THORN (1967) dit - onder voorbehoud - ook bij *H. nebulosus* observeert.

Golvende beweging: In het voorjaar, bij het uitvoeren van de jaarlijkse grote schoonmaak, zag ik, bij toedienen van (kouder) water, bij mannetjes een "eigenaardige" laterale beweging, zowel bij *H. dunni* als *H. leechii quelpartensis*. Het leek alsof de dieren hun lichaam verstijfden en vervolgens zachtjes doormidden knikte en zich dan plots ontspanden. Dit resulteerde in een zachte knikkende of golvende zweepbeweging. Ook THORN (1991) meldt dergelijk gedrag tijdens de voortplantingsfase bij *H. retardatus*. In de beschrijving over het voortplantingsgedrag van *H. retardatus* door SATO (1992) wordt hier echter geen melding van gemaakt. Ook BOUWMAN (1995) maakt tijdens de voortplantingsfase bij de mannetjes van *H. leechii quelpartensis* melding van golvende bewegingen met het lichaam. USUDA (1995) rapporteert dat de golvende beweging van de *H. nigrescens* mannetjes wel degelijk deel uitmaakt van het paringsritueel. Doch het doel van deze beweging is nog onduidelijk. Bij *H. leechii quelpartensis* werd de dag na het observeren van dergelijk gedrag een legsel afgezet.

Eizakjes

De lengte en vorm van de eizakjes variëren, al naar gelang de soort, van 9 tot 45 cm. Tevens is de lengte van de eizakken positief gerelateerd aan de lengte van het vrouwtje. Bij mij afgezette eizakken van *H. retardatus* waren 25, 5 cm lang. Bij sommige soorten worden de eizakken, naarmate ze ouder worden, spiraalvormig. Bij andere soorten zijn ze kort en banaanvormig. De melkachtig witte eizakken van *H. nigrescens* zijn, zover bekend, de enige die niet transparant zijn. De eizakjes zijn net na de afzet vrij klein, doch worden later door waterabsorptie een flink stuk groter. Bij veel soorten wordt hierbij de lengte van het moederdier zelf overtroffen. HASUMI et al. (1994) bestudeerden dit opzwellingeffect bij legfels van *H. nigrescens*: na 27 dagen bleek een eizakje 60 keer meer te wegen dan het aanvankelijke gewicht. Op basis van hun metingen werd een formule gevonden om, uitgaande van de massa van eizakjes, de ouderdom te bepalen. Hierbij speelt het aantal eitjes in de eizak geen rol. De variabiliteit van het aantal eitjes is bij deze soort namelijk erg groot. KURASAWA & IWASAWA (1977) melden dat deze variabiliteit, tot op zekere hoogte, negatief gerelateerd is aan de hoogte van het leefgebied. SATO (1989) veronderstelt dat de salamanders afzetplaatsen kiezen met iets hogere temperaturen. Dit zou de ontwikkeling van de embryo's ten goede komen. Het omhulsel van de eizakjes is na enkele dagen een taaie veerkrachtige stof, die op basis van eigen bevinding bij *H. leechii quelpartensis*, *H. retardatus*, *H. tokyoensis* en *H. dunni* niet makkelijk in stukken getrokken kan worden. Hierdoor worden de eitjes beschermd, zowel tegen predatie als tegen uitdroging. Tot nu toe heb ik in mijn bakken nog geen predatie, van bijvoorbeeld Platwormen (*Planaria* sp.), op eitjes van *Hynobius* kunnen waarnemen. Omdat de ouderdieren, in tegenstelling tot andere salamandersoorten, de eizakken ook niet proberen op te peuzelen laat ik de eizakjes sinds 2001 in de moederbak.



Eizakken van *Hynobius okiensis* (links) en *Hynobius dunni* (rechts)(foto: Henk Wallays)

Broedzorg

Of er al dan niet broedzorg bestaat onder *Hynobius* is nog steeds een onbeantwoorde vraag. Het is met name niet eenvoudig uit te maken of de man de eizakjes, die zich in zijn territorium bevinden, dan wel zijn territorium verdedigt. THORN (1962 & 1963) meldt als eerste een territoriaal gedrag bij *H. nebulosus* : één van de beide mannetjes verdedigt de eizakken ook daadwerkelijk en bijt hierbij zelfs in een potlood als men dit te dicht naar het legsel toe beweegt. Als men de eizakjes voor één dag verwijdert is de interesse van de man voor het potlood minder. Vervolgens werden de eitjes teruggeplaatst in een andere hoek van het aquarium. Deze werden na 1 uur door de man gevonden waarna hij in de omgeving van het legsel bleef. Ook KAWAMURA (in THORN, 1963) meldt dat men in de natuur regelmatig mannen van deze soort bij de legfels terugvindt, ook als er geen vrouwtjes aanwezig zijn. THORN (1967) meldt voor *H. nebulosus* tevens dat andere mannen uit de omgeving van een dergelijk posterend mannetje blijven. Bij eventuele benadering springt het mannetje als het ware naar de indringer toe en poogt deze te bijten. Daarna zwaait hij langzaam met zijn staart. Zelf kon ik bij *H. dunni* noteren dat één bepaalde man zich veelvuldig onder de eizakjes bevond en gelijktijdig vrij alert was op de bewegingen die zich voor het terrarium afspeelden. In 2001 werd eenmaal een man waargenomen die tijdens de toenaderingsfase van een legrijp vrouwtje zijn concurrenten met wijd opengesperde muil bedreigde.

Larven

KUSANO (1981) toont aan, in een studie omtrent de ecologie van de larven van *H. tokyoensis*, dat veel larven net na uitkomen ten prooi vallen aan predatie: net uitgekomen larfjes zijn nog niet zo beweeglijk en daardoor een makkelijke prooi. Als de larven groter zijn kunnen ze zich over een grotere afstand en sneller voortbewegen, waardoor de kans op ontsnapping groter wordt. Overwinterende kannibalistische larven kunnen ook een zware tol eisen op het jonge broed. Het overlevingspercentage voor *H. tokyoensis* van uitkomen tot metamorfose varieert van 0,2 tot 10,7% (gemiddeld 5,6%). Grotere vrouwtjes leggen grotere eizakken waaruit ook grotere larven komen (KUSANO, 1981). Door hun grotere vorm kunnen deze ook grotere prooien aan, o.a. hun kleinere soortgenoten. NISHIHARA (1996) rapporteerde dat bij hoge concentratie van *H. retardatus* larven, zich een vorm met een grotere kop ontwikkelt, die predateert op de larven van normale afmetingen. Bij kannibalisme onder *H. tokyoensis* wordt door KUSANO (1985)

genoteerd dat het slachtoffer meestal eerst bij de kop wordt gegrepen. Kannibalistische larven groeien doorgaans sneller dan niet kannibalistische larven.

Juvenielen

Artikelen over de ecologie van juveniele salamanders zijn zelfs voor de meest onderzochte salamanders een zeldzaamheid. Dit geldt ook voor de vertegenwoordigers van het geslacht *Hynobius*. Via KUSANO & MIYASHITA (1984) vernemen we dat de jongen van

H. tokyoensis zich na de metamorfose o.a. schuilhouden in gangenstelsels van regenwormen en andere kleinere dieren. Terwijl de adulten zich tot 100 meter van het water ophouden, blijven de juvenielen dicht bij het water. Deze verspreiden zich per jaar ongeveer 30 meter verder van de plas. Bij *H. dunni* kan ik opmerken dat, naarmate de dieren ouder worden, ze het water, buiten de voortplantingsperiode om, steeds minder opzoeken. Dit in tegenstelling met *H. tokyoensis* en *H. nebulosus* die vooral in de schemering vaak wel in het water te zien zijn. In jaren met grote larvenconcentraties en weinig natuurlijke vijanden is de natuurlijke voedselcompetitie zo groot dat de dieren kleiner metamorfoserend dan gewoonlijk. Toch noteerde men in de jaren erna geen toename van dieren met de 'vang en hervang' techniek (gecombineerd met teenknippen). Eenmaal op het land maken dergelijke kleinere dieren blijkbaar minder kans op overleven. Het overlevingspercentage van de gemetamorfoseerde juvenielen ligt vrij hoog. In de studie van KUSANO (1982) aan *H. tokyoensis* betrof dit 70%. Dit wordt o.a. toegeschreven aan de vroege activiteitsperiode en de verscholen levenswijze van de dieren. Op het moment van voortplanting zijn hun natuurlijke predatoren (bijvoorbeeld bepaalde slangensoorten) nog niet echt actief. Tijdens de zomerperiode vertonen mijn *Hynobius* soorten een vrij immobiel leven en worden pas actief bij de lagere temperaturen in de herfst.

Groei en seksuele geslachtsrijpheid

Salamanders vertonen een constante groei; in de eerste jaren wordt alle energie doorgaans benut voor de groei van het lichaam. Wanneer ze geslachtsrijp zijn wordt een groot deel van de energie gebruikt voor de voortplanting. Dit gaat ten koste van de lichaamsgroei. KUSANO (1982) meldt dat juveniele van *H. tokyoensis*, die metamorfoseerde bij 24,2 mm kop-romplengte, in hun eerste levensjaren maximaal 8 mm (kop-romplengte) per jaar groeien. Deze groeisnelheid is rechtsreeks verbonden aan de temperatuur (hier 17°C). Vanaf 25°C daalde deze groeicurve sterk. Na geslachtsrijpheid valt deze groeisnelheid sterk terug en vertoont bijkomend een verschil per geslacht: nl. 1,78 mm kop-romplengte voor de vrouwen en 1,08 mm voor de mannetjes. Mannetjes konden zich reeds voortplanten vanaf 50 mm kop-romplengte (na 4 jaar), vrouwtjes pas vanaf 55 mm kop-romplengte (na 5 jaar). Ook THORN (1963) meldt een dergelijke gediversifieerde geslachtsrijpheid voor *H. nebulosus*: 1 tot 2 jaar voor de mannen en 2 tot 3 jaar voor de vrouwtjes. Mijn nakweek dieren van *H. dunni* werden doorgaans geslachtsrijp in het derde jaar.

Gevangenschap en nakweek

De vertegenwoordigers van het geslacht *Hynobius* behoren niet bepaald tot de meest gehouden salamandersoorten, zodat kweekresultaten op zich al niet echt gewoon zijn. Toch werden deze salamanders sinds de jaren '60 reeds succesvol gehouden en zelfs nagekweekt (zoals *H. naevius*, *H. nebulosus*, *H. retardatus* door Robert Thorn). *H. leechii quelpartensis*, die voor het eerst succesvol nagekweekt werd door Frits van Leeuwen en Rens Vos in 1983, kent de laatste 5 jaar een vernieuwde interesse. Dit is grotendeels te danken aan de inzet van Ad Bouwman. In 2001 zijn opnieuw kweekresultaten gemeld door drie salamanderhouders.

Zelf heb ik momenteel kweekervaringen met *H. dunni* (1998 t/m 2001), *H. retardatus* (2000 & 2001), *H. leechii quelpartensis* (1999 t/m 2001) en *H. okiensis* (2000). Bij deze laatste ging het om een bevrucht legsel waarvan de opkweek spijtig genoeg niet lukte. De laatste 3 jaar mag het geslacht *Hynobius* duidelijk rekenen op wat meer belangstelling, wat zich ondertussen ook heeft vertaald in enkele interessante kweekresultaten. Ik hoop met dit verhaal het enthousiasme voor deze bijzondere soorten nog wat meer aan te wakkeren. Er is immers nog veel te ontdekken aan deze bijzondere salamanders.

Summary

Due to the high density of information appearing in this article a summary would never be successful. The article itself is in fact a review of several articles, with added personal observations from the author. For detailed information the author is always willing to help you.

Literatuur

- ADLER K. & E. ZHAO, 1990. Studies on Hynobiid Salamanders, with description of a new genus, Asiatic Herpetological research 3 : 37-45.
BOUWMAN, A., 1995. Temperatuur en kweeksucces met de Hoektandsalamander van Leech (*Hynobius leechii*). Lacerta 53: 91-95.

- CAI, C., M., 1985. A survey of tailed amphibians of Zhejiang, with description of a new species of *Hynobius*. *Acta Herpetologica Sinica* 4: 109-114.
- CHEN, S.-H. & K.Y. LUE, 1986. The study of salamanders from Taiwan (1) History, distribution and morphology, Monograph on the Symposium of Wildlife Conservation –Wildlife in National Parks Natural Reserves, Forestry reports, C.O.A. 13: 79-104 (Chinees).
- DUNN, E.R., 1923. The salamanders of the family *Hynobiidae*. *Proceedings of the American Academy of Arts and Sciences* 58: 445-523.
- GU, H.- Q., 1992 . A new species of *Hynobius* – *Hyn. Amjiensis*. *Animal Science Research, China Forestry Press, Beijing*: 39-43.
- HASUMI, M., Y. HASEGAWA & H. IWASAWA, 1993. Long-term maintenance of egg-fertilizability in water in the salamander *Hynobius nigrescens*. *Japanese journal of Herpetology* 15 (2): 71-73.
- HASUMI, M., 1994. Reproductive behavior of the salamander *Hynobius nigrescens* : monopoly of egg sacs during scramble competition. *Journal of herpetology* 28(2):264-267.
- HASUMI, M. & I. IWASA, 1990. Seasonal changes in body shape and mass in the salamander, *Hynobius nigrescens*. *Japanese journal of herpetology* 24: 113-118.
- HASUMI, M., Y. HASEGAWA & H. IWASAWA, 1994. Water absorption in the egg sac o/t salamander *Hynobius nigrescens*. *Japanese journal of herpetology* 28.
- HAYASE, N. & S. YAMANE, 1989. Habitats and reproductive modes in Japanese Hynobiid Salamanders, *Proc. Ibaraki Univ. (Nat. Scii)* 38: 85-102 (in Japans).
- IIZUKA, K., 1996. Salamander of Chinese Highland, Zhejiang. *Iden* 50 : 102-103.
- IWAO, Y., 1989. An electrically mediated block to polyspermy in the primitive urodele *Hynobius nebulosus* and the phylogenetic comparison with other amphibians. *Dev. Biol.* 143: 438-445.
- KAKEGAWA M., K. IIZUKA & S. KUZUMI, 1989. Morphology of egg sacs and larvae just after hatching in *Hynobius sonani* and *H. formosanus* from Taiwan, with an analysis of skeletal muscle protein compositions. *Current Herpetology in East Asia*: 147-155.
- KAWAKIMI, K., 1963. Ecological observations of *Hynobius retardatus*. *Development of Biological Materials for teaching* (3): 96-101 (Japans).
- KANG, Y.S. & I.B. YOON, 1975. *Illustrated Encyclopedia of Fauna and Flora of Korea*. Amphibia, Reptilia, Korea Ministry of Education, 17: 1-191.
- KURASAWA ,J. & H. IWASAWA, 1977. Correlation between the number of eggs deposited in the egg sac and the altitude of the spawning place in the Salamander *Hynobius nigrescens* *Japanese Journal of herpetology* 7(2): 27-31.
- KUSANO, T., 1980. Breeding and egg survival of a population of a salamander, *Hynobius nebulosus tokyoensis* TAGO. *Res. Popul. Ecol.* 21:181-196.
- KUSANO,T., 1981. Growth and survival rate of the larvae of *Hynobius nebulosus tokyoensis* TAGO (Amphibia, Hynobiidae), *Researches on Population ecology* 23: 360-378.
- KUSANO, T., 1982. Post metamorphic growth, survival, and age at first reproduction of the salamander *Hynobius nebulosus tokyoensis* Tago in relation to a consideration on the optimal timing of first reproduction. *Researches on Population ecology* 24(2): 329-344.
- KUSANO T. & K. MIYASHITA, 1984. Dispersal of the salamander *Hynobius nebulosus tokyoensis*. *Journal of Herpetology* 18(3): 349-353.
- KUSANO, T., 1985. Size related cannibalism among larval *Hynobius nebulosus*. *Copeia*(2): 472-476.
- MAKI, M., 1922. Notes on the salamanders found in the Island of Formosa, *Dobutsugaku-Zasshi (Zool.Mag., Tokyo)*, 34 : 635-639.
- MAKI, M., 1927. Notes on salamanders found in Formosa, *Annot. Zool.Japon.*, 11 : 129-135.
- MASHIBA, S. 1969. Ecology of *Hynobius dunni* – chiefly its breeding activity. *Saishu to Shiiku (Collecting & Breeding)* 31(5): 122-135 (Japans).
- MATSUI, M. 1987. Isozyme variation in Salamanders of the *nebulosus-lichenatus* complex of the genus *Hynobius* from Eastern Honshu, Japan, with description of a new species. *Japanese Journal of Herpetology* 12(2): 50-64.
- MATSUI M. & K. MIYAZAKI, 1984. *Hynobius takedai* (Amphibia, Urodela), a New Species of Salamander from Japan. *Zoological Science* 1: 665-671.
- MORI, T., 1928. On a new *Hynobius* from Quelpart Isl. *J. Chosen Nat. Hist. Soc.* 6:53.
- NAMBU, H., 1991. *Hynobius tenuis* (Caudata, Hynobiidae), a New Species of Salamander from Central Japan. *Zoological Science* 8 :991-997.
- NISHIHARA, A., 1996. Effects of density on growth of head size in larvae of the salamander *Hynobius retardatus*. *Copeia* 1996(2): 478-483.
- NISHIO K., M. MATSUI & M. TASUMI, 1987. The lacrimal bone in salamanders of the genera *Hynobius* and *Pachypalaminus* : a reexamination of its taxonomic significance. *Monitore Zool Ital.* 21: 307-315.
- OKOWA, H. & T. UTSUNOMIYA, 1989. *Hynobius nebulosus* from Hiroshima prefecture, *Current Herpetology in East Asia* 142: 146.
- REHBERG, F., 1962. Beobachtungen über die Fortpflanzung des *Hynobius nebulosus*, *Mitteilungsblatt Salamander Ges. für Terrarienfr.*, Buchloe 9: 62-63.
- SATO, I., 1937. Order Caudata. *Fauna. Fauna Nipponica, Sanscudo Tokyo*, 15 : 1-74.

- SATO, I., 1940. On a *Hynobius* from Sado Island. Zool.Mag (Dobutsugaku Zasshi), Tokyo, 52 : 298-309.
- SATO, I., 1943. A monograph of the Tailed Batrachians of Japan, Nippon Shuppan-sha, Osaka, 27-40.
- SATO, T., 1989. Breeding Environment and Spawning of a salamander, *Hynobius retardatus*, at the foot of Hidaka Mountains, Hokkaido, Japan. Current Herpetology in East Asia : 292-304.
- SATO, T., 1992. Reproductive behaviour in the Japanese salamander *Hynobius retardatus*. Japanese Journal of Herpetology 14(4): 184-190.
- SATO T., M. KURAMOTO & Y. ONO, 1994. Morphological variation in *Hynobius naevius* (Caudata : *Hynobiidae*) in Kyushu, Japan. Japanese Journal of Herpetology 15(4): 119-125.
- TANAKA, K., 1986. The territorial behaviour of *Hynobius takedai* in the breeding season (Amphibia : *Hynobiidae*). Japanese Journal of Herpetology 11(4): 173-181.
- TANAKA, T., 1987. Body Size and Territorial behaviour of male *Hynobius takedai* in Breeding Season (Amphibia : *Hynobiidae*). Japanese Journal of Herpetology 12(2): 45-49.
- TANAKA, T., 1989. Mating strategy of Male *Hynobius nebulosus* (Amphibia : *Hynobidae*). Current Herpetology in East Asia : 437-448.
- THORN, R., 1962. Protection of the brood by the male of the salamander *Hynobius nebulosus*, Copeia : 638-640.
- THORN, R., 1963. Contribution a l'étude d'une salamandre japonaise l'*Hynobius nebulosus* (Schlegel). Comportement et reproduction en captivité, Archives Inst.Gr.-de Luxembourg XXIX: 201-215.
- THORN, R., 1967. Nouvelles observations sur l'ethologie sexuelle de l'*Hynobius nebulosus* (Temminck et Schlegel), Archives Inst.Gr.-de Luxembourg XXXII: 267-271.
- THORN, R., 1968. Les Salamandres d'Europe, d'Asie et d'Afrique du Nord, Ed. Paul Le Chevalier 1-376.
- THORN R., 1972, Ethologie sexuelle et reproduction en captivité de l'*Hynobius naevius* (Temminck et Schlegel, 1 838) (Amphibia, Caudata , *Hynobiidae*) Archives Inst. Gr.-de Luxembourg XXXV: 129-133.
- THORN, R., 1986. Propos sur le comportement sexuel et sur la reproduction en captivité chez quatre espèces de Salamandres de la famille des *Hynobiidés* (Amphibia, Caudata). Bull.Soc.Nat.luxemb. 86: 67-74.
- THORN, R., 1991. Observations et notes sur diverses espèces de Salamandres (Amphibia, Caudata). Bull.Soc.Nat.luxemb. (92): 79-83.
- USUDA, H., 1993. Reproductive behavior of *Hynobius nigrescens*, with special reference to male midwife behavior . Japanese Journal of Herpetology 15(2): 64-70.
- USUDA, H., 1995. Waving behavior and its effect on the reproductive behavior of *Hynobius nigrescens*, . Japanese Journal of Herpetology 16(1): 19-24.
- YANG S-Y, J-B. KIM, M-S. MIN, J-W. SUH & H-Y SUK, 1997, Genetic and Phenetic differentiation among three forms of Korean salamander *Hynobius leechii*, Korean J. Biol. Sci, 1: 247-257.

© Copyrights 2002 de Salamandervereniging, www.salamanders.nl.

De Salamandervereniging staat ingeschreven bij de Kamer van Koophandel, te Nijmegen, onder nummer 09126981.