

Alain Morand

Les amphibiens à la loupe

?

60
clés pour
comprendre



éditions
Quæ

Les amphibiens à la loupe

60 clés pour comprendre

Collection *Clés pour comprendre*

Les mammifères de tout poil

90 clés pour comprendre

Patrick Haffner, Audrey Savouré-Soubelet, 2018, 168 p.

Les marées vertes

40 clés pour comprendre

Alain Ménesguen, 2017, 128 p.

Les tortues marines

70 clés pour comprendre

Jérôme Bourjea, Hendrik Sauvignat, Stéphane Ciccione, 2017, 112 p.

Les huîtres

60 clés pour comprendre

Marie Lescroart, 2017, 112 p.

Les étoiles de mer et leurs cousins

80 clés pour comprendre

Coralie Taquet, Marc Taquet, 2016, 148 p.

Quel est le meilleur chocolat ?

90 clés pour comprendre le chocolat

Michel Barel, 2015, 136 p.

Les sols ont-ils de la mémoire ?

80 clés pour comprendre les sols

Jérôme Balesdent, Étienne Dambrine, Jean-Claude Fardeau, 2015, 176 p.

Faut-il sentir bon pour séduire ?

120 clés pour comprendre les odeurs

Roland Salesse, 2015, 200 p.

Éditions Quæ

RD 10

78026 Versailles Cedex, France

www.quae.com

© Éditions Quæ, 2018

ISBN : 978-2-7592-2744-0

ISSN : 2261-3188

Le Code de la propriété intellectuelle interdit la photocopie à usage collectif sans autorisation des ayants droit. Le non-respect de cette disposition met en danger l'édition, notamment scientifique, et est sanctionné pénalement. Toute reproduction, même partielle, du présent ouvrage est interdite sans autorisation du Centre français d'exploitation du droit de copie (CFC), 20 rue des Grands-Augustins, Paris 6^e.

Alain Morand



**Les
amphibiens
à la
loupe**

?
60
**clés pour
comprendre**

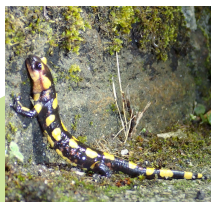
Éditions Quæ





Table des matières

Avant-propos	6
À la rencontre des amphibiens	9
Un peu de biologie...	27
Sexualité et stratégies de reproduction	59
Portraits d'amphibiens dans leur milieu	71
Les amphibiens se conjuguent au passé, au présent et au futur	93
60 clés pour comprendre les amphibiens	144
Bibliographie	147
Noms latins des espèces d'amphibiens citées	148
Crédits photographiques	150
Remerciements	151





Avant-propos

Que savons-nous des amphibiens au xxi^e siècle ? Grenouilles, crapauds et rainettes, tritons et salamandres, cécilies sont des représentants des trois grands groupes de la classe des amphibiens actuels, avec près de 8 000 espèces décrites à ce jour. Ils sont de lointains cousins des premiers vertébrés tétrapodes qui ont quitté, il y a environ 380 millions d'années, le milieu aquatique originel pour la vie sur terre en s'adaptant à ses nombreuses contraintes.

Aujourd'hui, ils constituent le groupe de vertébrés le plus menacé au monde par la crise de la biodiversité et la sixième grande extinction. Cependant, ils restent encore très faiblement étudiés et peu connus du grand public. À travers cet ouvrage, nous vous proposons un voyage illustré par des exemples d'espèces en France, en Europe, parfois sur d'autres continents, ainsi qu'un panorama des observations, des hypothèses et théories récentes élaborées par de nombreux spécialistes naturalistes et scientifiques.

Au-delà des caractères communs et des grandes ressemblances rendant compte *a priori* de l'identité du groupe, il existe un grand nombre de différences anatomiques, morphologiques et biologiques, en réponse notamment à la grande diversité des

contraintes de leurs habitats. En effet, certaines espèces ont perdu leurs pattes au cours de l'évolution, et vivent sous le sol, d'autres subsistent depuis des milliers d'années, aveugles dans des cavernes ou bien ne quittant jamais la cime des arbres de la forêt tropicale. La plupart des espèces retournent à l'eau pour déposer leurs milliers d'œufs et ne plus s'en occuper, alors que d'autres prennent grand soin de leur progéniture, en général peu nombreuse. Leurs stratégies de reproduction sont parmi les plus diversifiées de tous les vertébrés ! Autre curiosité, l'amplitude de leurs tailles, qui vont du timbre-poste (chez les minuscules grenouilles de Nouvelle-Guinée) à presque 2 m de long (chez la salamandre géante de Chine) et, phénomène étonnant, leur longévité exceptionnelle pour des vertébrés si petits. On trouve parmi les amphibiens des centenaires, qui défient les lois naturelles connues de la biologie.

Tout au long de leur histoire commune, les relations entre les amphibiens et l'homme n'ont pas été univoques, ce dont les superstitions, mythes, contes et légendes populaires donnent un aperçu. Pourtant, l'homme leur doit de grandes découvertes qui ont servi de modèles expérimentaux, notamment en embryologie, en médecine ou dans la conquête spatiale. C'est grâce à eux que Lazaro Spallanzani, au XVIII^e siècle, mettra en évidence l'existence de la fécondation externe, et que d'autres scientifiques travailleront sur le test de grossesse et le comportement en apesanteur. Actuellement, ce groupe fait l'objet de recherches sur les processus de régénération, si utiles à l'amélioration des greffes de tissus et d'organes ; il est étudié également en immunologie, en physiologie du froid, sans oublier le biomimétisme.

Les 60 questions-réponses et leurs illustrations vous permettront d'abandonner des préjugés coriaces sur les amphibiens, en apprenant à mieux les connaître et à les protéger. Nous utiliserons, à chaque fois qu'ils existent, les noms courants francophones ; en fin d'ouvrage, vous trouverez une liste des noms latins correspondants.



À la rencontre des amphibiens



1 Qu'est-ce qu'un amphibien au XXI^e siècle ?

En zoologie, il n'est pas si simple de définir la classe des amphibiens sans faire appel à leur anatomie, leur morphologie, leur biologie et leur histoire évolutive, d'autant qu'ils ont été les premiers vertébrés tétrapodes à quitter le milieu aquatique. Cette étape fondamentale dans l'histoire de la vie s'est réalisée très probablement il y a près de 380 millions d'années, grâce à l'existence de milieux de transition comme les deltas, estuaires, marais et lagunes. Lors de cette période chaude, le paysage est couvert de luxuriantes forêts de fougères arborescentes ou encore de sortes de mangroves, et peuplé d'arthropodes géants, notamment des libellules, des blattes, des scorpions et des mille-pattes.

Cependant, les amphibiens d'aujourd'hui ne sont pas totalement affranchis des milieux aquatiques. Ils occupent une position intermédiaire entre les poissons et les reptiles si l'on considère leur histoire évolutive, mais également leur écologie. D'ailleurs, le mot « amphibien » signifie en grec « à vie double », par allusion aux modes de vie aquatique et terrestre de ces animaux. En effet, la grande majorité des amphibiens actuels retourne à l'eau pour se reproduire. Beaucoup vivent ainsi la première partie de leur vie sous la forme d'une larve aquatique, puis acquièrent, au terme d'une métamorphose, les différents organes d'un jeune adulte en miniature, entre autres un poumon (rudimentaire mais fonctionnel) permettant le passage à la vie aérienne et terrestre. Les amphibiens vivant de nos jours se répartissent en trois grands groupes (ou ordres) et constituent ensemble la sous-classe des amphibiens actuels appelés « lissamphibiens » (amphibiens à peau lisse, non écaillée) :

- les anoures (*a* : « sans » ; *uros* : « queue »), dépourvus de queue, comprenant ce que l'on appelle communément les grenouilles, crapauds et rainettes ;
- les urodèles (*uros* : « queue » ; *dêlos* : « visible »), avec les tritons et salamandres ;
- les gymnophiones (*gymnos* : « nu » ; *ophio* : « serpent »), anciennement appelés apodes (*a* : « sans » ; *podos* : « pattes »), sont des espèces vermiformes et dépourvues de pattes qui vivent généralement sous terre et, plus rarement, dans le milieu aquatique.

Ces trois groupes font encore aujourd'hui l'objet de controverses entre les scientifiques en ce qui concerne leur origine et la recherche de leur ancêtre. Anoures et urodèles, souvent désignés sous l'appellation de « batraciens » (en grec, « grenouille »), descendraient d'un cousin ancestral commun. Des formes fossiles ont été trouvées pour ces deux groupes.

Le site « Amphibian Species of the World » 6.0 (site consulté en février 2018), base de référence mondiale tenue par D. Frost du Muséum d'histoire naturelle de New York, comptabilise actuellement 7 799 espèces d'amphibiens modernes décrites et recensées. Elles se répartissent de manière inégale : 6 876 espèces d'anoures, 716 espèces d'urodèles et seulement 207 espèces de gymnophiones. Tous ces amphibiens sont des vertébrés tétrapodes, avec ou sans pattes, à la peau mince, nue et très glanduleuse qui les empêche de demeurer longtemps à l'air libre, sous peine de se déshydrater rapidement.

Mais le développement embryonnaire des autres tétrapodes s'effectue dans un sac plein de liquide (ou cavité amniotique), lui-même dans une coquille protectrice (reptiles et oiseaux) ou dans l'utérus maternel (mammifères) ; ces tétrapodes bénéficient de nombreux échanges d'oxygène et de nourriture grâce à deux membranes allant de pair, l'amnios et l'allantoïde. Les amphibiens, eux, sont anamniotes, leurs œufs ont peu de matière nutritive et sont dépourvus des innovations embryonnaires majeures liées à l'adaptation à la vie terrestre. Les amphibiens ont en commun avec les reptiles une température corporelle variable, car ils ne régulent pas leur température interne. Ils dépendent donc de la chaleur extérieure (d'où l'appellation d'« ectothermes »), des conditions climatiques et de leurs changements. C'est pourquoi, sous nos latitudes, ils ne peuvent rester actifs en hiver, recherchent un abri et entrent en vie ralentie, au risque de périr gelés (voir question 13). Leur régime alimentaire adulte est fondamentalement celui d'un carnivore et leur comportement celui d'un prédateur opportuniste. Si les urodèles possèdent, au stade larvaire, de petites dents et consomment notamment de petits invertébrés, les larves d'anoures, ou têtards, sont généralement végétariennes et se nourrissent de particules alimentaires de très petite taille. Parmi les autres innovations évolutives de ce groupe, les amphibiens modernes, à part quelques exceptions, partagent un squelette relativement robuste, doté de membres avec des « mains » et des « pieds » liés à la contrainte de passer du milieu aquatique au milieu terrestre. Ils ont aussi des dents et une vraie langue, des paupières, de véritables oreilles (voir question 20), une structure permettant de vocaliser, le larynx (voir question 45), ainsi qu'un appareil de détection des odeurs dans les fosses nasales, l'organe voméro-nasal.

2 Que faut-il pour être un anoure ?

Les anoures sont des amphibiens dépourvus de queue à l'état adulte. Ils ont d'ordinaire le corps trapu et court, une grosse tête à grande bouche, de petites pattes antérieures et des pattes postérieures longues et musclées. Leurs yeux proéminents font d'eux d'excellents chasseurs de proies vivantes et mobiles (voir question 16).

Il existe une multitude d'anoués, qui se sont différenciés en près d'une soixantaine de familles et plusieurs milliers d'espèces (aujourd'hui 6 876 espèces décrites) depuis l'apparition des premiers « vrais » anoués, il y a probablement 200 millions d'années environ. Le fossile du plus vieil ancêtre des anoués connu, nommé *Triadobatrachus massinoti*, également le plus vieux lissamphibien au monde, a été découvert dans le nord de Madagascar et décrit la première fois en 1936. Bien que possédant une courte queue, il ressemblait beaucoup à une grenouille et vivait il y a près de 250 millions d'années.

L'ordre des anoués est le plus diversifié des amphibiens actuels, avec près de 90 % de toutes les espèces. Il est particulièrement bien représenté dans les forêts tropicales (voir question 5) : l'herpétologue américain W. Duellman a dénombré plus d'une cinquantaine d'espèces en une soirée dans le bassin de l'Amazonie, en Équateur, alors que la France métropolitaine compte moins de 30 espèces d'anoués et l'Europe une cinquantaine.

Parmi toutes ces espèces, on distingue très grossièrement trois grands types aux appellations francophones de « grenouilles », « crapauds » et « rainettes ». La forme est élancée et la peau souvent lisse et humide chez les grenouilles, aux mœurs fréquemment aquatiques. Ces espèces ont de longues pattes postérieures adaptées au saut et à la nage.

Grenouille ibérique (*Rana iberica*) chassant dans une tourbière d'altitude en Espagne.



Les crapauds, plus terrestres, ont une forme de corps plus trapue et la peau verruqueuse. Ils se déplacent souvent par petits sauts ou en marchant. Enfin, les rainettes, relativement élancées, possèdent des pelotes adhésives au bout des doigts et des orteils, et sont d'excellentes grimpeuses. Ces aperçus constituent une simplification de l'extrême diversité de formes et d'adaptations des anoués. De plus, parmi ces trois grandes catégories, certaines espèces se ressemblent mais n'ont aucun lien de parenté entre elles. Elles ne font que partager des modes de vie et adaptations : il s'agit de convergence évolutive. C'est ainsi qu'en France, l'alyte accoucheur et le sonneur à ventre jaune sont souvent rattachés aux crapauds en raison de leur ressemblance physique à première vue et de leurs pustules. Ils se classent en réalité respectivement dans les familles des alytidés et des bombinatoridés, apparues plus tôt dans l'arbre de l'évolution que celle des vrais crapauds, ou bufonidés.

La majorité des anoués (environ 70 % des espèces) retourne à l'eau ou à proximité pour se reproduire et déposer des œufs ou des têtards — terme privilégié pour la larve des anoués. Au sein de ce groupe, la métamorphose est très marquée et spectaculaire. C'est le « cycle du têtard » (voir question 21) que l'on enseigne à l'école. Une fois sorti de l'eau et après une période de croissance d'une durée variable selon les espèces et l'environnement, le jeune métamorphosé atteint une taille raisonnable et sa maturité sexuelle (voir question 23) ; devenu adulte, il peut se reproduire en retournant à l'eau.

Il existe huit familles d'anoués en France métropolitaine (sont prises en compte ici les espèces natives et celles introduites observées en milieu naturel) :

- les alytidés, avec deux genres : *Alytes* (une espèce) et *Discoglossus* (trois espèces) ;
- les bombinatoridés, avec un seul genre (*Bombina*) et deux espèces ;
- les pélobatidés, avec un seul genre (*Pelobates*) et deux espèces ;
- les pélodytidés, avec un seul genre (*Pelodytes*) et une espèce ;
- les bufonidés, avec trois genres (*Bufo*, *Bufotes* et *Epidalea*) et quatre espèces ;
- les ranidés, avec trois genres : *Rana* (quatre espèces), *Pelophylax* (trois espèces et deux complexes, c'est-à-dire l'association d'au moins une espèce parentale et son hybride) et *Lithobates* (une espèce) ;
- les hylidés, avec un seul genre (*Hyla*) et quatre espèces ;
- les pipidés, avec un seul genre (*Pipa*).

Un peu de classification...

3 Que faut-il pour être un urodèle ?

Les urodèles forment le deuxième groupe d'amphibiens le plus important en nombre d'espèces (716 espèces, dont une quarantaine en Europe). Ils se répartissent en une petite dizaine de familles dans le monde. Tous ont un corps allongé et pourvu d'une queue, même à l'état adulte, quatre pattes sensiblement égales (sauf pour les espèces anguilliformes de la famille des sirénidés, possédant seulement une paire de pattes antérieures de toute petite taille). Les larves ressemblent sensiblement aux adultes, avec une métamorphose des espèces aquatiques, majoritaires en Europe, qui est nettement moins spectaculaire que chez les anoures.



Triton crêté mâle en livrée nuptiale.
Vu sa crête dorsale élevée et dentelée, sans doute un individu âgé. Un miroir blanchâtre parcourt le muscle caudal.

De même qu'au sein des anoures, il n'existe pas un mode de vie commun à tous les urodèles, certaines espèces sont aquatiques, d'autres exclusivement terrestres, ou encore amphibiens. Enfin, une spécificité de ce groupe, pour les espèces qui partagent leur vie entre la terre et l'eau, est ce phénomène étrange appelé « néoténie » ou « pedomorphisme », qui est la capacité de se reproduire à l'état juvénile. Selon les espèces, la métamorphose peut être facultative, comme chez le triton alpestre, ou ne jamais avoir lieu durant la vie des individus, ce qui implique une néoténie obligatoire (par exemple chez le protée anguillard, voir question 38). La métamorphose facultative entraîne parfois la présence, dans un même habitat, de sous-populations, les unes aux individus pedomorphes, les autres métamorphes (voir question 22). Cette coexistence de populations mixtes d'une même espèce est particulièrement étudiée en écologie évolutive pour comprendre l'avantage adaptatif d'une forme ou de l'autre à son environnement.



Spelerpès de Supramonte adulte dans une grotte. Sa queue, plus courte que le corps, est de section ronde.

En Europe, on distingue les « vrais » tritons des autres espèces, qui sont plus proches des salamandres. Tous les tritons adultes ont une queue comprimée latéralement, alors que les salamandres ont une queue de section ronde. Les tritons retournent obligatoirement à l'eau pour se reproduire et passent plusieurs mois à s'y déplacer, survivre et s'y nourrir, de l'œuf à l'adulte. Leur queue souple et développée permet une mobilité efficace chez les adultes comme chez les larves, et elle augmente la surface pour les échanges respiratoires (voir question 11). D'ailleurs, les larves aquatiques de la salamandre tachetée possèdent une queue d'abord à section latérale, qui s'arrondit au fur et à mesure de leur métamorphose jusqu'à leur passage au mode de vie terrestre.

Il existe deux grandes familles d'urodèles en France métropolitaine (sont prises en compte ici les espèces natives et celle introduite observée en milieu naturel):

- les salamandridés, avec six genres : *Salamandra* (quatre espèces), *Triturus* (trois espèces), *Lissotriton* (deux espèces), *Ichthyosaura* (une espèce), *Calotriton* (une espèce), *Euproctus* (une espèce);
- les pléthodontidés, avec un seul genre : *Speleomantes* (une espèce).

Un peu de classification...

4 Les gymnophiones se prennent-ils pour des vers de terre ?

En raison de leurs mœurs discrètes et de leur distribution uniquement tropicale, les gymnophiones, ou apodes, sont les amphibiens les moins bien connus à la fois du grand public et des scientifiques. Deux cent sept espèces vivant en Afrique, aux Seychelles, en Inde, en Amérique centrale et en Amérique du Sud sont décrites qui, fin 2017, se répartissaient en 10 familles et plus d'une trentaine de genres. Les cécilidés (42 espèces) constituent l'une des deux familles les plus importantes de cet ordre.

Tous les amphibiens apodes, très difficilement observables dans la nature, présentent un allongement du corps, une absence de ceinture pectorale, de bassin (les os qui portent les membres) et de pattes. Ils ont une petite tête, des yeux atrophiés et très petits, voire absents, souvent dissimulés sous la peau, constituée de minuscules écailles chez les espèces les plus primitives. L'oreille est également très atrophiée et dépourvue des parties externe et moyenne. La peau contient des glandes venimeuses. On leur connaît peu de prédateurs. Aveugles et sourds, ils sont néanmoins dotés de sens (goût et/ou odorat), et d'un organe très performant devant l'œil : une paire de tentacules sensoriels en mesure de les orienter dans l'obscurité vers des proies détectées par l'odorat et très probablement par la perception des mouvements.



Un gymnophione de Guyane, *Rhinatrema bivittatum*.

À l'exception de quelques espèces, de taille inférieure à 10 cm, ou de *Caecilia thompsoni*, qui dépasse 1,50 m, leur taille moyenne se situe entre 15 et 50 cm. Ils vivent généralement dans le sous-sol, mais certaines espèces sont aquatiques. Ils se sont parfaitement adaptés à la vie souterraine et fouguseuse, et mènent une vie de ver de terre, dont ils partagent l'aspect allongé, cylindrique et sillonné d'anneaux transversalement, et qu'ils consomment.

Une grande disparité vertébrale entre les trois groupes d'amphibiens

Les anoures ont le corps plus court et leur épine dorsale possède rarement plus de 9 vertèbres, alors que les urodèles comptent entre 30 et 100 vertèbres et que la colonne vertébrale des gymnophiones peut comporter jusqu'à 250 vertèbres environ. Ces différences trouvent leur origine dans leur histoire évolutive, en relation avec leurs modes de vie et adaptations, notamment pour se déplacer dans les milieux occupés.

5 Où vivent les amphibiens ?

Des cavernes à la cime des arbres et du niveau de la mer aux régions de haute montagne à plus de 4 500 m d'altitude, dans l'Himalaya et les Andes, les amphibiens occupent de très nombreux habitats. Ils sont présents sur tous les continents sauf l'Antarctique, absents de l'extrême nord de l'Europe, de l'Asie et de l'Amérique du Nord, ainsi que de la plupart des îles océaniques.

Cette occupation d'habitats diversifiés, qui sont autant de niches écologiques, s'est étalée sur des millions d'années d'évolution.

La répartition et l'abondance des espèces actuelles résultent donc autant de leur histoire passée que de celle se déroulant aujourd'hui. En effet, les amphibiens subissent la contrainte de facteurs extérieurs, principalement la température et la pluviométrie, mais également des phénomènes de compétition et de prédation, du parasitisme et des maladies interagissant dans leur environnement.

La grande majorité des gymnophiones vit et occupe les galeries souterraines dans les zones tropicales en Amérique du Sud, en Amérique centrale, en Afrique de l'Ouest, en Afrique centrale et de l'Est, en Asie du Sud et en Asie du Sud-Est. Ils sont absents d'Australie, de Madagascar, de Nouvelle-Guinée et des Antilles. On trouve les urodèles très largement répandus dans les régions tempérées de l'hémisphère nord, avec une famille aux nombreuses espèces, les pléthodontidés, bien représentée dans les régions tropicales d'Amérique centrale et du Nord ainsi que d'Amérique du Sud. Quant aux anoures, ils présentent la plus large répartition et se trouvent dans de nombreuses régions du monde, mais avec une plus grande diversité spécifique dans les zones tropicales ou intertropicales.



L'une des rares espèces torrenticoles en Europe : la salamandre à lunettes (ici photographiée dans la région de Gênes).

Où la diversité des anoues est-elle la plus grande ?

Selon J. Lescure, taxinomiste au Muséum national d'histoire naturelle de Paris et herpétologue de terrain, la diversité des anoues dans la forêt guyanaise n'a nul équivalent au monde. Vue du ciel, cette forêt ressemble à un moutonnement de canopées, alternant petits massifs montagneux et végétation arborée, parcouru par un réseau très dense de petites rivières et de fleuves. Dans sa dimension verticale, du sol au plus haut sommet (jusqu'à 50 m), en passant par toutes les strates intermédiaires, c'est un ensemble foisonnant d'écosystèmes et de microhabitats en perpétuel renouvellement, et autant de niches écologiques pour les nombreuses espèces d'amphibiens.

C'est l'une des raisons prépondérantes expliquant une plus grande richesse spécifique dans la forêt guyanaise que dans de nombreuses autres forêts tropicales en dessous de 1000 m, telles que dans le massif de Yaoundé au Cameroun, la région de Makokou et M'Passa au Gabon, la forêt Taï en Côte d'Ivoire et la région du mont Nimba en Guinée, où l'on trouve entre 40 et 55 espèces tout au plus, tandis que la diversité atteint 65 espèces sylvoicoles dans la région de Trois-Sauts en Guyane (richesse décrite en 1994) ! Ce n'est guère que dans les contreforts des Andes, à Santa Cecilia en Équateur (altitude 340 m), qu'elle est dépassée (en 1978, W. Duellman y recensait déjà 73 espèces). La Guyane possédant actuellement le plus grand bloc de forêt tropicale non fragmentée du monde, l'enjeu est considérable pour la conservation de la biodiversité, et celle des amphibiens en particulier. À ce jour, 131 espèces d'amphibiens, en majorité des anoues et quelques gymnophiones, sont décrites pour la seule Guyane française !

Cette rainette mâle de Guyane (*Dendropsophus leucophyllatus*) chante pour attirer une femelle.

