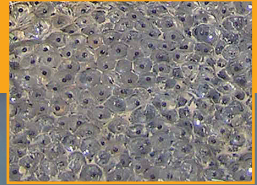


Claude Miaud
Jean Muratet

Les Amphibiens de France

Guide d'identification des œufs
et des larves



éditions
Quæ

Les Amphibiens de France

Guide d'identification
des œufs et des larves

Claude Miaud
et Jean Muratet

Éditions Quæ

Cet ouvrage est une édition revue et augmentée de l'ouvrage des mêmes auteurs intitulé *Identifier les œufs et les larves des amphibiens de France* paru en 2004 aux éditions de l'INRA.

© Éditions Quæ, 2018

ISBN : 978-2-7592-2665-8

Éditions Quæ

RD 10

78026 Versailles Cedex

www.quae.com

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.

Préface

Bienvenue aux œufs et aux larves !

Dans un article scientifique américain des années cinquante consacré aux têtards d'Amphibiens Anoures (grenouilles, rainettes et crapauds), figurait un dessin humoristique représentant un têtard en larmes, se lamentant : « Ah, si seulement quelqu'un m'avait prêté un peu d'attention ! » En effet, pour les Amphibiens, ou Batraciens, tout comme pour les Insectes et d'autres groupes d'animaux à métamorphose, l'attention des biologistes, et *a fortiori* des non-spécialistes, s'est longtemps concentrée sur les adultes, beaux papillons ou bruyantes rainettes. Pourtant les larves représentent leurs espèces tout autant « dignement » que les adultes, et elles jouent souvent un rôle écologique au moins aussi important que ces derniers dans les écosystèmes où elles vivent.

C'est ainsi que les têtards d'Anoures, souvent présents par millions dans les étangs, mares ou cours d'eau où ils se développent pendant plusieurs semaines, représentent transitoirement une biomasse considérable dans ces milieux. Ils y jouent un rôle non négligeable de transformateurs de la matière organique, se nourrissant soit par raclage du substrat (végétation, animaux morts, déchets), soit par filtrage de l'eau et absorption des microorganismes de celle-ci : ils occupent ainsi des places écologiques comparables à celles des détritivores terrestres et des vers de terre dans les sols, et jouent dans le fonctionnement des écosystèmes aquatiques un rôle aussi utile que ceux-ci dans les milieux aériens. Une grande proportion d'entre eux n'atteindra pas le stade adulte, ni même la métamorphose, étant consommés par des prédateurs aquatiques ou terrestres : ce faisant, ils auront contribué à recycler une partie non négligeable de la biomasse aquatique et à lui permettre de repasser dans le milieu aérien.

Il est donc regrettable que ces organismes soient souvent négligés ou même entièrement ignorés dans nombre d'études écologiques, limnologiques ou même faunistiques des milieux aquatiques : cette ignorance s'explique en partie par le fait que leur présence dans ces milieux n'est que transitoire (et parfois relativement brève), mais sans doute aussi par le fait que, jusqu'à présent, ces larves, ainsi que les œufs qui les ont précédés, sont d'une identification difficile par les non-spécialistes, en l'absence d'ouvrages détaillés, accessibles à tous, aidant à leur détermination taxinomique, c'est-à-dire permettant de savoir à quelle espèce ou au moins à quel genre appartiennent une ponte, des larves ou des têtards donnés. Le présent ouvrage vient donc remplir une lacune importante, et sera apprécié par tous les naturalistes de terrain, les écologues, les chargés d'études, les associations et les curieux de tous poils (ou de toutes

branchies) qui souhaitent pouvoir « mettre un nom » sur les têtards et les larves d'une mare ou d'un ruisseau.

Négligés dans les travaux d'inventaires et d'environnement, les têtards restent encore très mal connus d'un point de vue morphologique et systématique. À l'échelle de la planète, si plus de 5 200 espèces d'Amphibiens sont actuellement connues (un nombre qui augmente actuellement de près d'une centaine par an), les larves de bien moins de la moitié d'entre elles ont jusqu'à présent été découvertes et décrites par les batrachologues. Pourtant, l'étude approfondie des caractères anatomiques des larves, et tout particulièrement de l'anatomie externe et interne de la cavité buccale des têtards d'Anoures, est riche en enseignements, jusqu'ici ignorés, sur l'évolution des Amphibiens. Une vision simpliste de l'évolution pourrait laisser croire que, les Amphibiens étant les premiers vertébrés « sortis des eaux » et effectuant la transition entre les poissons osseux et les Reptiles, présenteraient lors de leur développement une « récapitulation » de l'évolution des Vertébrés : selon cette vision, le têtard serait une sorte de poisson et l'Amphibien adulte une sorte de Reptile. Il n'en est rien : les adultes de Batraciens, dépourvus d'écailles, présentent de nombreux caractères différents de ceux des Reptiles ; leurs œufs, dépourvus de coquille calcifiée, ont un mode de développement également fort différent ; quant à leurs larves, elles n'ont rien à voir avec des poissons : les têtards d'Anoures sont des organismes très particuliers, qui ne ressemblent de près à rien d'autre dans le règne animal ; en revanche, les larves d'Urodèles ressemblent déjà beaucoup aux adultes de ces animaux, dont elles se distinguent surtout par leur respiration branchiale et non pulmonaire, ainsi que par divers autres caractères liés à la vie aquatique permanente que mènent la plupart d'entre elles. La biologie des larves d'Amphibiens, et tout particulièrement des têtards d'Anoures, constitue depuis quelques décennies un champ de recherche scientifique à part, actuellement en plein essor.

Le présent ouvrage, toutefois, n'aborde pas ces aspects car il s'adresse avant tout aux non-professionnels, gestionnaires de l'environnement, amateurs et passionnés, qui souhaitent pouvoir reconnaître les espèces auxquelles appartiennent des œufs ou des larves d'Amphibiens de France, sans avoir à tuer, fixer et conserver ces spécimens pour une identification ultérieure au laboratoire. Contrairement aux régions tropicales, les régions tempérées comme la France n'abritent qu'un nombre très faible d'espèces d'Amphibiens, et les œufs et les larves de celles-ci sont tous connus, souvent depuis la fin du XIX^e siècle, à la suite des travaux des pionniers de la batrachologie, comme le Français Héron-Royer et les Belges Van Bambeke et Boulenger. Malgré cela, le présent livre est unique au monde. Alors que ce sont souvent les mêmes illustrations, surtout des dessins, que l'on retrouve inlassablement reproduites dans de nombreux livres consacrés aux Amphibiens,

celui-ci ne propose que des illustrations originales et de qualité, principalement des photos en couleur d'animaux vivants. Peut-être moins précises d'un point de vue anatomique que des dessins scientifiques, ces photos, associées aux descriptions sommaires et aux clés de détermination, constituent un guide irremplaçable pour l'identification de larves vivantes sur le terrain, avant de remettre celles-ci en liberté. Elles donnent une excellente idée non seulement des couleurs et des principaux caractères externes de ces larves, mais encore, et peut-être surtout, de leur « allure », de leur aspect général, qui bien souvent s'avèrent plus utiles pour identifier de manière « globale » des animaux vivants sur le terrain que l'étude analytique laborieuse des caractères donnés par des clés ou des descriptions. Une telle approche serait insuffisante pour une étude fine et détaillée des caractères anatomiques des larves et leur utilisation pour des recherches systématiques ou évolutives, mais elle est pertinente pour servir de guide à des études de terrain sur ces animaux.

Cet ouvrage permettra enfin de prendre en compte les larves et les œufs dans les études de terrain sur les Amphibiens de France. Souhaitons qu'il fasse école et soit bientôt suivi d'une édition plus ambitieuse, intégrant les espèces des autres pays d'Europe, et disponible dans plusieurs langues européennes. Dès aujourd'hui en tout cas, pour les batrachologues français, les têtards, larves et œufs cessent d'être les mal-aimés et les méconnus du monde fascinant des Batraciens : souhaitons-leur la bienvenue !

Professeur Alain Dubois

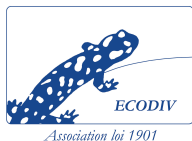
Muséum national d'histoire naturelle, Paris

Remerciements

La réalisation de ce guide a nécessité la recherche des œufs ou des pontes dans le milieu naturel et l'élevage des larves et têtards de la plupart des espèces. L'aide bénévole, amicale et précieuse de nombreux naturalistes — qui ont pu nous accompagner sur le terrain — a permis sa réalisation et sa présente réédition. Pour la construction des clés et la rédaction des monographies, de nombreux herpétologues français et étrangers, amateurs ou professionnels, nous ont fait partager leurs connaissances de la détermination des espèces. Cette réédition a également bénéficié de la parution de plusieurs guides (en Allemagne et Italie) dédiés aux larves et têtards, qui n'existaient pas en 2004. Enfin, notre sollicitation pour des illustrations d'espèces et de comportements reproducteurs a été particulièrement fructueuse grâce à la mobilisation des naturalistes photographes. Que l'ensemble de ces personnes trouve ici l'expression de nos remerciements sincères et de notre gratitude, en particulier Damien Aumaitre, Franco Andreone, Paolo Bergo, Mathieu Berroneau, Valérie Bosc, Olivier Buisson, Olivier Calvez, Marc Cheylan, Dan Cogalniceanu, Christophe Coïc, Pierre-André Crochet, Matthieu Daudé, Michel Delaugerre, Mathieu Denoël, Mathieu Detaint, Christophe Eggert, Philippe Evrard, Philippe Geniez, Olivier Guillaume, Alberto Gosà, Kurt Grossenbacher, Robert Guyétant, Christiane Jakob, Pierre Joly, Bernard Le Garff, Jean Lescure, Thierry Lodé, Jean-Christophe de Massary, John Measey, Gabriel Michelin, Michelle Monegon, Alain Pagano, Cyril Ruoso, David Sautet, Dirk S. Schmeller, Roberto Sindaco, Jean-Marc Thirion, Jean-Pierre Vacher et Stéphane Vitzthum (toutes nos excuses aux personnes dont le nom aurait pu être oublié).

Un remerciement tout spécial à Philippe Geniez pour sa relecture attentive de tous les textes, et ses tests des clés de détermination et des critères d'identification.

Ce guide n'aurait pas pu être réalisé sans le soutien de la Société herpétologique de France, de l'association Ecodiv, de l'Université de Savoie, de l'École pratique des hautes études, du laboratoire Centre d'écologie fonctionnelle et évolutive (UMR 5175 CEFE) de Montpellier.



Sommaire

Préface	3
Remerciements.....	6
Biologie des Amphibiens	9
Les modalités de la reproduction des Amphibiens.....	9
La gamétogenèse et la fécondation	10
Le développement des œufs	17
La larve à l'éclosion.....	19
Le développement des larves jusqu'à la métamorphose	20
Méthodes d'inventaire	25
Techniques sans capture (ne nécessitant pas d'autorisation)	25
Techniques avec capture (nécessitant une autorisation).....	26
Exemple de mise en place d'un inventaire	27
Recommandation importante.....	30
Clés de détermination	33
Utilisation des clés de détermination	35
Clé de détermination des œufs et des pontes	39
Clé de détermination des larves et des têtards.....	42
Illustration de répartition d'une espèce	46
Description des espèces	47
Ordre des Urodèles	47
Ordre des Anoures.....	99
Une sélection d'ouvrages utilisés dans ce guide	217
Glossaire	219
Index des noms scientifiques français	223
Index des noms scientifiques latins	224
Crédits iconographiques	225

Biologie des Amphibiens

La batrachofaune de France métropolitaine comporte actuellement 40 espèces¹ d'**Amphibiens**². Ces vertébrés à la peau nue et souvent abondamment pourvue de glandes sont **ectothermes**. Ils possèdent deux membres antérieurs avec quatre doigts et deux membres postérieurs avec cinq doigts. La respiration est pulmonaire et cutanée.

Ils sont classés dans deux ordres : les **Anoures** (sans queue), représentés en France métropolitaine par sept familles autochtones (Alytidés, Bombinatoridés, Bufonidés, Hylidés, Pélobatidés, Pélodytidés et Ranidés), et les **Urodèles** (avec une queue), constitués de deux familles (Salamandridés et Pléthodontidés).

À ces espèces natives de la batrachofaune française métropolitaine, il faut ajouter les six espèces introduites établies, c'est-à-dire des espèces ayant une aire naturelle de répartition en dehors de la France métropolitaine, qui y ont été introduites volontairement ou accidentellement et qui s'y sont établies. Il s'agit d'une espèce chez les Urodèles (Salamandridés) et de cinq espèces chez les Anoures (Alytidés, Bombinatoridés, Pipidés et Ranidés).

Les modalités de la reproduction des Amphibiens

Il existe une grande diversité des modalités de la reproduction et du développement des jeunes chez les Amphibiens. Pour toutes les espèces, la production d'embryons nécessite un mâle et une femelle (reproduction sexuée).

Les Tritons, Grenouilles, Rainettes et Crapauds sont **ovipares** et leur reproduction est aquatique. Le cycle vital se compose d'une phase aquatique (l'œuf et la **larve**) et d'une phase terrestre (le **juvénile** et l'adulte). Le passage de l'œuf à la larve (l'éclosion) marque le passage d'un stade immobile à un stade libre. Le passage de la larve au juvénile (la **métamorphose**) se traduit par de grands changements anatomiques et physiologiques permettant à la vie terrestre. Un seul crapaud fait exception : la **fécondation** et le développement de l'œuf ont lieu en milieu terrestre chez l'Alyte accoucheur, mais l'éclosion des têtards a lieu dans l'eau et le cycle se poursuit suivant le schéma classique.

On trouve une plus grande diversité chez les Salamandres. La Salamandre tachetée et la Salamandre corse ont une fécondation et un développement embryonnaire terrestres, alors que le développement larvaire est mixte. Les embryons se développent dans l'oviducte, y effectuent leur éclosion et le début du développement larvaire. Les larves grandissent en consommant

1. Voir la liste des Urodèles p. 47 et celle des Anoures p. 99-100.

2. Les mots en vert sont définis dans le glossaire en fin d'ouvrage.

leurs importantes réserves vitellines. La femelle va ensuite les déposer dans l'eau, où elles achèveront leur développement jusqu'à la métamorphose et le passage en milieu terrestre. Ces espèces sont dites **ovovivipares**.

Les Salamandres noires des Alpes sont entièrement terrestres. Les embryons et les larves se développent dans les oviductes. La métamorphose s'y réalise et la mise-bas voit apparaître des jeunes copies conformes en miniature des adultes. Les larves et les jeunes métamorphosés se nourrissent d'un magma « utérin » formé par les ovocytes non fécondés riches en vitellus. En fin de développement, la larve se nourrit en abrasant des portions de la paroi « utérine ». Ce développement embryonnaire et larvaire « intra-utérin » peut s'étaler sur quatre années chez la Salamandre de Lanza. Ces Salamandres sont **vivipares**. Les Salamandres tachetées dans certaines populations des Pyrénées peuvent déposer des larves dans l'eau, ou bien de grandes larves proches de la métamorphose sur le sol, ou encore des jeunes métamorphosés. Si une quinzaine d'œufs atteint chaque oviducte, quelques larves peuvent se développer en mangeant les autres œufs ou embryons (oophagie et cannibalisme « intra-utérin », ou adelphophagie), produisant ces grandes larves et jeunes développés.

Le Spélerpès de Strinati est également entièrement terrestre. La femelle pond des œufs hors de l'eau qu'elle garde auprès d'elle. L'embryon donne une larve qui reste et se développe dans les enveloppes de l'œuf grâce aux substances nutritives contenues dans une vésicule vitelline. La métamorphose se réalise peu avant l'éclosion, qui voit alors sortir un jeune similaire à l'adulte. Cet Urodèle est dit « ovipare à développement direct ».

La gamétogenèse et la fécondation

La reproduction sexuée des Amphibiens nécessite la présence d'un mâle et d'une femelle. Les **gamètes** mâles — les spermatozoïdes — sont produits dans les tubes séminifères des testicules. La **spermatogenèse** est un processus de multiplication et de différenciation cellulaire amenant la formation des spermatozoïdes matures, utilisés pour la fécondation. Chez les femelles, les gamètes femelles — les **ovocytes** — sont produits dans l'ovaire. L'**ovogenèse** est également un processus de multiplication et de différenciation cellulaire : à la métamorphose, le nombre d'ovocytes dans l'ovaire augmente rapidement. Le nombre total des ovocytes utilisés au cours de la vie de l'adulte est ainsi produit dès le début de la vie juvénile, soit près de 40 000 chez le Crapaud commun. L'**ovogenèse** est complétée par une accumulation très importante de substances nutritives dans le cytoplasme des ovocytes. C'est le phénomène de **vitellogenèse** : les lipides stockés dans les corps gras répartis dans tout le corps de la femelle sont mobilisés dans le foie, transformés en **vitellus** et transférés aux ovocytes (fig. 1).

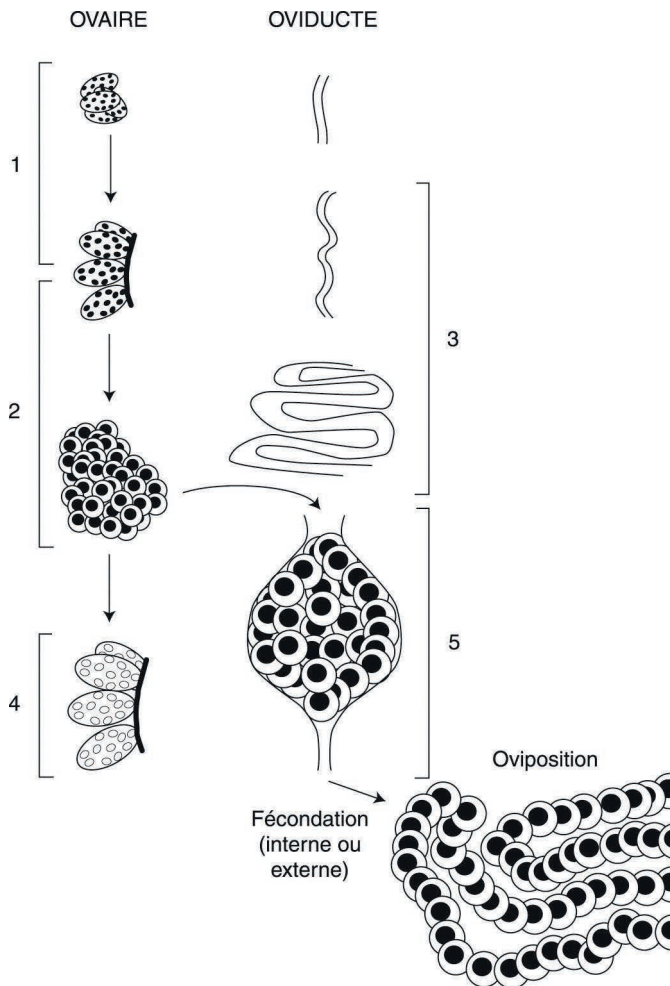


Figure 1. Développement des ovocytes. 1 : croissance prévitellogénique et vitellogénique ; 2 : dépôt du vitellus (les lipides stockés dans les corps gras répartis dans tout le corps sont mobilisés dans le foie, transformés en vitellus et transférés aux ovocytes) ; 3 : hypertrophie des oviductes ; 4 : follicules post-ovulatoires ; 5 : ovocytes mûrs en attente de la ponte. Après la ponte, le processus est répété, durant la même saison ou l'année suivante, suivant les espèces et les environnements.

La croissance vitellogénique d'une fraction des ovocytes d'une femelle est modulée par une hormone — la gonadotropine — et signale le début d'un cycle ovarien. Chez la femelle adulte, les ovaires contiennent donc un ensemble de petits ovocytes non vitellogéniques et un ensemble de gros ovocytes mûrs riches en vitellus.

L'ovulation se produit par rupture des cloisons folliculaires et ovariennes qui entouraient les ovocytes mûrs. Les ovocytes, entourés d'une membrane vitelline, sont libérés dans la cavité générale de la femelle. Ils sont captés par le pavillon cilié de chaque oviducte supérieur. Des couches de mucoprotéines et polysaccharides (gangues) sont alors déposées sur les ovocytes au cours de leur trajet dans les oviductes et forment ainsi une capsule de protection. Le nombre de gangues autour des ovocytes, et donc des œufs s'il y a fécondation, varie suivant les espèces.

Chez les Urodèles, cinq couches superposées protègent l'ovocyte puis l'embryon qui se développera dans une « chambre capsulaire » : l'enveloppe la plus interne est très hydratée et fluide, permettant les mouvements de l'embryon, alors que la seconde est mince et résistante. Les autres gangues sont disposées selon une alternance de couches molles/gluantes et minces/résistantes. Chez les Tritons, la dernière couche est adhésive, permettant la fixation des œufs dans la végétation (fig. 2). Chez le Spéléropès, qui pond ses œufs en milieu terrestre, une couche externe plus résistante protège les embryons.

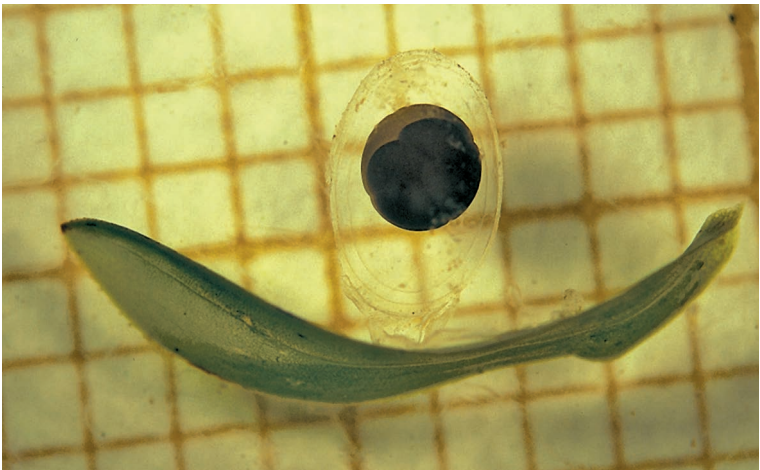


Figure 2. Œuf de Triton palmé (*Lissotriton helveticus*) au stade 8 blastomères. L'embryon se développe dans la chambre capsulaire. L'alternance de différentes couches est visible par transparence vers la périphérie, la dernière couche adhésive permettant la fixation dans la végétation aquatique.

Chez les Anoures, les gangues (jusqu'à 5 chez les Ranidés) entourent l'ovocyte sans chambre capsulaire, sauf chez les Alytidés (*Alytes*, *Discoglossus*). La gange externe peut permettre l'adhésion des œufs à un support (par exemple *Bombina* et *Pelodytes*). Immédiatement après la ponte, la gange externe enfle sous l'action de l'entrée d'eau. La proportion de la taille des gangues par rapport à la taille de l'embryon varie en fonction des paramètres physico-chimiques de l'eau, et entre les espèces. La gange externe est par exemple d'autant plus grande que l'eau est faiblement minéralisée chez les Grenouilles (fig. 3). Cette gange est renforcée chez l'Alyte qui porte ses œufs en milieu terrestre, protégeant ainsi l'embryon de la dessiccation.

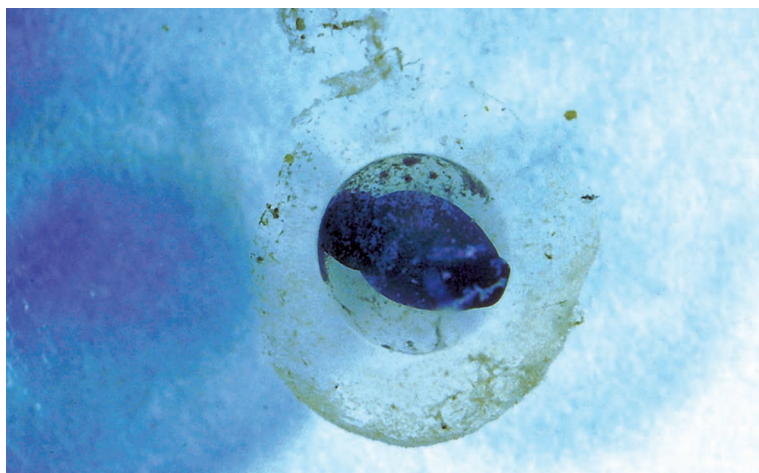


Figure 3. Œufs de Grenouille des Pyrénées (*Rana pyrenaica*) au stade bourgeon caudal. La gange externe s'est gorgée d'eau après le dépôt de la ponte dans le milieu aquatique.

Le contrôle hormonal du cycle de reproduction des Amphibiens des pays tempérés est calé sur celui des saisons. La vitellogenèse et la phase de multiplication des spermatozoïdes ont lieu avant la période d'inactivité hivernale. Après l'hiver, les ovocytes matures peuvent être déposés en une ponte unique, en plusieurs paquets successifs ou un à un au cours de la saison de reproduction selon les espèces.

En l'absence d'organes copulateurs, la rencontre des gamètes mâles et femelles se fait suivant des modalités variables.

Chez les Urodèles, la fécondation est interne. Chez les Tritons, les adultes des deux sexes effectuent en général une migration de reproduction qui les fait passer du milieu terrestre aux sites aquatiques de reproduction. Les

mâles, après avoir acquis des caractères sexuels secondaires traduisant leur maturité (appareils nuptiaux tels que large crête dorsale, coloration vive), exécutent une parade nuptiale complexe (fig. 4a). Par des oscillations de la queue repliée le long du corps, le mâle dirige un courant d'eau chargé de phéromones sexuelles sécrétées par des glandes situées sur son flanc. La femelle réceptive suit le mâle dans cette parade et finira par capter grâce aux lèvres de son cloaque le **spermatophore** déposé sur le fond par le mâle. Les spermatophores successivement récoltés et stockés par les femelles serviront de réserves de spermatozoïdes pour féconder les ovocytes expulsés un à un de l'oviducte lors de la ponte. Le Calotriton des Pyrénées et l'Euprocte de Corse réalisent un **amplexus caudal** au cours duquel les cloaques du mâle et de la femelle sont en contact étroit permettant le transfert du spermatophore (fig. 4b). Chez les Salamandres et le Spélerpès, la fécondation a lieu en milieu terrestre. La période des accouplements est en général l'automne pour la Salamandre tachetée et la Salamandre corse, l'été pour les Salamandres « noires » alpines. Le mâle sort par les nuits pluvieuses et attend dressé sur ses pattes antérieures le passage d'une femelle. Lorsque celle-ci est repérée, il se précipite et essaye d'enlacer ses membres antérieurs en une sorte de prise de bras (**amplexus brachial**) (fig. 5).



Figure 4a. Parade nuptiale chez le Triton alpestre (*Ichthyosaura alpestris*). Le mâle (à droite) exécute une série d'actes comportementaux précis alliant mouvements et stimulations chimiques (phéromones). La femelle réceptive (à gauche) suit le mâle dans cette parade, menant ainsi au transfert du spermatophore.



Figure 4b. Amplexus caudal chez le Calotriton des Pyrénées (*Calotriton asper*). Les cloaques du mâle et de la femelle sont en contact étroit, permettant ainsi le transfert du spermatophore.



Figure 5. Amplexus brachial chez la Salamandre tachetée (*Salamandra salamandra*). Le mâle, placé en dessous, maintient la femelle sur son dos par une prise des membres antérieurs.

Une fois dans cette position, le mâle frotte son museau sous le menton de la femelle. Il dépose un spermatophore sur le sol et pivote sur le côté pour laisser la place à la femelle, qui capte alors ce spermatophore dans son cloaque. Les spermatozoïdes peuvent être stockés dans un ensemble de petits tubes (*organe de Siebold*) débouchant dans le cloaque. Ils serviront à féconder le lot d'ovocytes mûrs de la femelle.

Chez les Anoures, la fécondation est externe. À l'exception de l'Alyte accoucheur, la reproduction est aquatique : les mâles signalent leur présence aux femelles ou les attirent vers les sites de ponte par leurs vocalisations. Le mâle agrippe la femelle dans une position caractéristique selon les familles. Cet amplexus peut être *axillaire* (Bufonidés, Hylidés et Ranidés) ou *lombaire* (Alytidés, Bombinatoridés, Pélobatidés, Pélodytidés et Pipidés) (fig. 6a et 6b). Le mâle féconde les ovocytes mûrs relâchés par la femelle. Chez l'Alyte accoucheur, cette fécondation a lieu en milieu terrestre. Au cours de l'amplexus, le mâle féconde les ovocytes pondus, enroule les œufs reliés par un cordon entre ses pattes postérieures et les porte ainsi durant l'incubation. À la date d'éclosion, il les dépose dans un site aquatique où se poursuivra le développement larvaire.



Figure 6a. Amplexus axillaire chez la Rainette méridionale (*Hyla meridionalis*). Le mâle enserme la femelle en plaçant ses membres antérieurs sous ceux de la femelle.



Figure 6b. Amplexus lombaire chez le Sonneur à ventre jaune (*Bombina variegata*). Le mâle maintient la femelle en plaçant ses pattes antérieures en avant des pattes postérieures de la femelle.

Le développement des œufs

Les ovocytes sont fécondés dans les voies génitales femelles chez les espèces à fécondation interne et au moment de leur expulsion chez les espèces à fécondation externe. Les œufs sont de type **hétérolécithe**. Le développement embryonnaire débute par une **segmentation** totale et inégale. L'observation de ce développement est particulièrement aisée dans les pontes de la Grenouille agile et de la Grenouille rousse. La vitesse de développement est fonction de la température de l'eau (par exemple, à une température de 20 °C, il faut 3 heures pour passer du stade à 1 cellule au stade à 32 cellules). À part chez le Spéléropès de Strinati où la femelle garde ses œufs, il n'y a pas de soins parentaux chez les autres espèces d'Amphibiens de France métropolitaine. Cependant, le comportement d'enveloppement des œufs des Tritons dans la végétation aquatique augmente leur survie. La réussite est principalement basée sur le nombre pour les espèces qui forment des frayères importantes (*Rana*, *Pelophylax*, *Bufo*). D'autres espèces sélectionnent des sites aquatiques temporaires où la pression de prédation par les invertébrés aquatiques et les poissons est plus faible (*Epidalea calamita*, *Bombina variegata*, *Salamandra salamandra*). Les grandes étapes du développement embryonnaire sont identifiables à la fois chez les Urodèles et chez les Anoures.

Principales étapes du développement d'un embryon de Triton

- Stade 1 : fécondation et formation des deux premiers **blastomères**
- Stade 2 : passage de 4 à 32 cellules
- Stade 3 : **blastula** (limites entre les cellules encore visibles)
- Stade 4 : début de la **gastrulation** (apparition de l'encoche blastoporale)
- Stade 5 : milieu de la gastrulation (**blastopore** circulaire et bouchon vitellin)
- Stade 6 : fin de la gastrulation (blastopore fermé), début d'aplatissement avec l'ébauche de la **plaque neurale**
- Stade 7 : formation des bourrelets neuraux
- Stade 8 : début de rapprochement des bourrelets neuraux, dernier stade sphérique de l'embryon
- Stade 9 : soudure des bourrelets neuraux, tube neural constitué, stade **bourgeon caudal**
- Stade 10 : apparition des **placodes optiques** et individualisation de la tête
- Stade 11 : extension de la tête, apparition de la queue et des **placodes olfactives**
- Stade 12 : allongement du corps, apparition des **balanciers**
- Stade 13 : corps rectiligne, balanciers en forme de bourgeon conique
- Stade 14 : apparition de la première paire de bourgeons branchiaux, pigmentation
- Stade 15 : trois paires de bourgeons branchiaux
- Stade 16 : apparition du bourgeon conique des membres antérieurs
- Stade 17 : bourgeon du membre antérieur cylindrique, balanciers claviformes
- Stade 18 : ramifications branchiales
- Stade 19 : membre antérieur en forme de palette
- Stade 20 : balanciers renflés à leur extrémité, éclosion, vie libre de la larve.

Principales étapes du développement d'un embryon de Grenouille

- Stades 1 à 8 : de la fécondation à la formation du tube neural, similaire à l'œuf de Triton
- Stade 9 : allongement marqué de l'embryon, gouttière neurale profonde presque fermée
- Stade 10 : début de concavité dorsale, rotation de l'embryon devenant libre à l'intérieur de la **membrane vitelline**
- Stade 11 : bourgeon caudal à concavité dorsale marquée, ébauche de la queue, 3 premiers **somites** apparents