



HAL
open science

LES AMPHIBIENS ET LE MILIEU

Claude Combes, Louis-Philippe Knoepffler

► **To cite this version:**

Claude Combes, Louis-Philippe Knoepffler. LES AMPHIBIENS ET LE MILIEU. *Vie et Milieu*, 1970, pp.159-173. hal-02959415

HAL Id: hal-02959415

<https://hal.sorbonne-universite.fr/hal-02959415v1>

Submitted on 6 Oct 2020

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

LES AMPHIBIENS ET LE MILIEU

par Claude COMBES et Louis-Philippe KNOEPFFLER
C.S.U., 66 - Perpignan et Laboratoire Arago, 66 - Banyuls-sur-Mer

SOMMAIRE

Rapport des espèces d'Amphibiens avec le milieu aquatique	160
1. Amphibiens strictement inféodés au milieu aquatique	160
2. Amphibiens dont le cycle biologique se déroule en milieu aquatique et en milieu terrestre	161
3. Amphibiens entièrement libérés du milieu aquatique	165
Rôle des facteurs du milieu dans la biologie des Amphibiens	167
1. Facteurs abiotiques	168
2. Facteurs biotiques	170

Depuis plusieurs années, nous avons entrepris une étude parallèle des Amphibiens d'Europe et d'Afrique et de leurs parasites. Cette étude nous conduit à considérer toujours davantage l'écologie et l'éthologie des hôtes, car seule une connaissance parfaite de celles-ci permet la compréhension de l'écologie des cycles. Les rapports entre les Amphibiens et l'écosystème aquatique, qui varient dans des proportions considérables, ont une influence directe sur la nature du parasitisme, sur sa composition et sur son importance quantitative.

La courte étude qui suit, d'intérêt très général, est née de ces considérations.

Une caractéristique importante des Amphibiens est de comprendre des espèces qui, en règle générale et ainsi que le nom de la classe l'indique, ne sont ni totalement de mœurs aquatiques, ni totalement de mœurs terrestres. Pour cette raison, le facteur « eau »

doit prendre une place de premier plan dans l'étude des rapports des Amphibiens avec le milieu.

Nous examinerons donc en premier lieu comment le mode de vie des Amphibiens laisse apparaître des rapports tantôt étroits, tantôt beaucoup plus lâches avec le milieu aquatique envisagé d'une manière globale.

Dans une deuxième partie, nous analyserons le rôle que jouent, dans la biologie des Amphibiens, un certain nombre de facteurs du milieu, abiotiques et biotiques, envisagés séparément.

RAPPORT DES ESPÈCES D'AMPHIBIENS AVEC LE MILIEU AQUATIQUE

Lorsqu'on pense aux Amphibiens Anoures indigènes, il est classique d'opposer l'écologie aquatique du têtard à l'écologie terrestre de l'adulte. En nous référant à ce phénomène et d'après la dépendance plus ou moins grande des Amphibiens vis-à-vis du milieu aquatique, nous pensons qu'on peut grouper ceux-ci en trois catégories :

- espèces dont le développement larvaire et la vie à l'état adulte se passent entièrement dans l'eau.
- espèces dont le développement larvaire est aquatique, mais dont la vie à l'état adulte est en partie ou en totalité terrestre.
- espèces dont le développement larvaire et la vie à l'état adulte se déroulent entièrement hors de l'eau.

En fait, si une telle classification nous paraît commode pour situer les grandes tendances de l'évasion des Amphibiens hors du milieu aquatique, il va de soi qu'il existe des cas intermédiaires et de nombreux degrés dans cette évolution.

1. AMPHIBIENS STRICTEMENT INFÉODÉS AU MILIEU AQUATIQUE.

Les représentants des Amphibiens pour lesquels le mode de vie habituel est essentiellement aquatique se rencontrent principalement chez les Urodèles et les Anoures, exceptionnellement chez les Apodes.

En effet, chez les Apodes, un seul genre sur seize, *Typhlonectes*, groupe des espèces dont larves et adultes sont aquatiques.

L'une de ces espèces sud-américaines porte le nom évocateur de *T. natans*. Ces animaux présentent la caractéristique, exceptionnelle chez les représentants de l'ordre, de se nourrir de Poissons.

Chez les Urodèles, les *Megalobatrachus*, *Siren* et *Proteus* ont des mœurs sensiblement voisines. *Megalobatrachus japonicus*, la grande Salamandre du Japon dont le poids peut dépasser 10 kg, habite en permanence des torrents de montagne dans lesquels elle chasse des Poissons et des Ecrevisses. Les *Siren* (et les *Pseudobranchius* très voisins) du Sud-Est des Etats-Unis, conservent, à côté des poumons, des branchies parfaitement développées. Les *Proteus* sont des Urodèles considérés comme néoténiques qui possèdent également des branchies et ne quittent pas l'eau des rivières souterraines de Carniole (Yougoslavie).

Chez les Anoures, il existe également un petit nombre d'espèces dont les adultes restent inféodés au milieu aquatique. C'est le cas principalement des *Pipa* d'Amérique du Sud, des *Xenopus* d'Afrique et des *Bombina* d'Europe. Ces genres (principalement les deux premiers) sont caractérisés par un corps déprimé, avec museau triangulaire et aplati et surtout des pattes postérieures puissantes à palmure très développée. Ces animaux ne se rencontrent que là où il existe des points d'eau permanents; c'est ainsi que dans la région méditerranéenne, les *Bombina* paraissent limités dans leur extension par l'absence de mares pérennes.

Une caractéristique très intéressante de ces Amphibiens à mœurs aquatiques — qu'il s'agisse des Apodes, des Urodèles ou des Anoures — est la persistance chez les adultes des organes de la ligne latérale, alors que celle-ci, présente chez les larves, disparaît normalement chez les Amphibiens adultes à mœurs plus ou moins terrestres. Les organes de la ligne latérale ont précisément pour rôle la perception des vibrations de basse fréquence en milieu liquide.

2. AMPHIBIENS DONT LE CYCLE BIOLOGIQUE SE DÉROULE EN MILIEU AQUATIQUE ET EN MILIEU TERRESTRE.

La moitié au moins des espèces d'Amphibiens actuellement vivants peut être considérée comme appartenant à cette catégorie. Ce sont les espèces dont les larves mènent une vie aquatique et dont les adultes, tout en fréquentant les lieux humides et tout en ayant avec l'eau des contacts cycliques ou accidentels, passent une partie de leur vie à terre. Il existe des étapes dans cette évvasion des adultes hors de l'eau et nous essaierons de dégager quelques types caractéristiques.

a) *Alternance typique entre le milieu aquatique et le milieu terrestre.*

Chez les Urodèles, parmi les espèces dont les larves se développent normalement en milieu aquatique, on trouve des adultes à mœurs plus ou moins terrestres. Ainsi, dans nos régions, les Tritons (*Triturus*) adultes vivent souvent en pleine eau dans les mares et les étangs, mais peuvent, en été, mener une vie terrestre entre les pierres, particulièrement dans le cas où ils habitent des mares temporaires. Ils revêtent alors une « livrée terrestre », leur peau devenant terne et hydrofuge. Les Euproctes (*Euproctus*) habitants de torrents et de lacs de montagne, présentent des mœurs très analogues. Parmi les Salamandres, *Salamandra salamandra* présente un cas plus tranché : l'adulte ne va à l'eau qu'au moment de la reproduction, où la femelle, ovovivipare, dépose ses jeunes dans l'eau; en dehors de cette période, l'adulte très mauvais nageur, se tient ordinairement en milieu humide : dans les mousses, les vieux murs, etc. Les jeunes, au contraire, vivent plusieurs mois en pleine eau.

Parmi les Anoures, de nombreux genres, parmi lesquels on peut citer *Rana*, *Bufo*, *Discoglossus*, *Pelobates*, *Leptodactylus* présentent des rapports de ce type avec les milieux terrestre et aquatique. Cependant, chaque espèce possède une écologie montrant une dépendance plus ou moins grande vis-à-vis de l'eau. Par exemple, si on compare deux espèces indigènes comme *Rana esculenta* et *R. temporaria*, on constate que la première reste en permanence au voisinage immédiat des points d'eau, tandis que la seconde, au cours de la saison chaude, va chercher sa nourriture au milieu des prairies ou même, en montagne, au cœur des pelouses alpines les plus dénudées. Le cas des *Bufo* est à rapprocher de celui de *Salamandra salamandra* : les Crapauds, piètres nageurs, ne vont guère à l'eau qu'à l'époque de la reproduction.

b) *Tendance à l'éloignement de l'eau par la vie arboricole.*

Les exemples qui précèdent concernent des Amphibiens qui occupent des milieux terrestres et aquatiques que l'on peut qualifier de classiques. D'autres espèces prennent possession de la couverture végétale et méritent alors le qualificatif d'arboricoles. Ce monde de vie entraîne parfois un éloignement de l'eau, même au moment de la reproduction.

Ces espèces arboricoles, qui sont principalement des Anoures, exceptionnellement des Urodèles, se tiennent de préférence sur les arbres, parfois à grande hauteur, mais vont à l'eau pour la ponte

et pour l'hibernation dans leur majorité. C'est le cas par exemple de nombreux *Hyla*, *Rhacophorus*. L'adaptation à cette vie arboricole se traduit en particulier par la possession de ventouses à l'extrémité des doigts, ventouses qui permettent à l'animal de grimper le long des tiges et même de se tenir à la face inférieure des feuilles. Ce type d'Anoure est représenté dans nos pays par deux Rainettes, *Hyla arborea* et *H. meridionalis* que l'on rencontre couramment appliquées contre les feuilles de Roseaux et qui, en captivité, adhèrent parfaitement aux vitres des aquariums.

Un cas extrême et pittoresque de vie arboricole est présenté par *Rhacophorus reinwardtii* qui est capable de planer d'un arbre à l'autre. Cette espèce malaise appelée « Grenouille volante » possède une palmure interdigitale très développée qui lui permet de parcourir obliquement depuis le sommet d'un arbre jusqu'à la base d'un autre, des distances de 12 à 15 mètres. Pendant le « vol », l'animal écarte ses doigts au maximum et paraît capable de se diriger dans une certaine mesure.

A côté des Anoures, relativement nombreux, qui mènent une vie arboricole on doit citer les Urodèles Pléthodontidés, du genre *Ædipus* par exemple, qui fréquentent également les branches et les feuilles des végétaux.

c) Tendence à la ponte hors de la pleine eau.

La vie arboricole s'accompagne quelquefois de mœurs très originales dans la reproduction. C'est ainsi que les gaines foliaires des Broméliacées forment au Mexique et à la Jamaïque des micro-aquariums ou phytotelmes remplis par les eaux de pluie et dans lesquels des espèces d'*Hyla* déposent leur ponte. Tout le développement larvaire se fait dans l'eau de la gaine foliaire. En Afrique, les spathes d'Aracées jouent le même rôle pour certains *Afrixalus* et *Hyperolius*, tandis que les *Hoplophryne* pondent à l'aisselle des grandes feuilles de Bananier. Un cas plus curieux encore est celui d'une *Hyla* d'Amérique du Sud qui pond de manière habituelle dans les petites vasques remplies d'eau que constituent les nids de Guêpes abandonnés...

Ces biotopes de ponte « suspendus » se présentent comme une première manifestation d'indépendance vis-à-vis des milieux aquatiques traditionnels.

D'autres espèces arboricoles sont à un stade plus avancé d'éloignement du milieu liquide. Ce sont les espèces dont les têtards se développent dans l'eau, mais dont la ponte n'est pas déposée dans celle-ci.

Le cas le plus typique est celui des *Chiromantis*, de certains *Leptopelis* et *Rhacophorus* qui déposent leur ponte sur des feuilles surplombant l'eau. La liquéfaction des sécrétions gélatineuses qui accompagnent la ponte, éventuellement aidée par la pluie, entraîne le glissement des œufs vers le bord de la feuille, d'où ils tombent dans la mare. Les *Phyllomedusa* (Amérique du Sud) rapprochent plusieurs feuilles et les collent entre elles à l'aide des sécrétions de l'oviducte; les œufs sont déposés dans cette sorte de nid et, après l'éclosion, les jeunes têtards plongent dans l'eau au-dessus de laquelle est suspendu le nid; la sécrétion de l'oviducte joue un rôle protecteur et humidificateur vis-à-vis de la ponte.

d) *Tendance à la ponte en milieu sec.*

Les Apodes comprennent des espèces qui pondent en milieu sec, mais dont les larves sont aquatiques. La biologie de *Ichthyophis glutinosus* de l'Inde est bien connue : la femelle, de mœurs terrestres, pond une vingtaine d'œufs volumineux dans son terrier et s'enroule autour d'eux. Après une incubation de plusieurs semaines, les jeunes éclosent et se rendent à l'eau où ils demeurent jusqu'à leur métamorphose. Il faut noter toutefois que les jeunes *Ichthyophis* n'ont pas de branchies : celles-ci apparaissent dans l'œuf au cours du développement mais sont régressées à l'éclosion.

Chez les Anoures, si beaucoup d'espèces arboricoles montrent une tendance nette à l'abandon par l'adulte du milieu aquatique, cette tendance s'observe également chez des espèces non arboricoles, avec des modalités différentes. Chez le Crapaud accoucheur de nos régions (*Alytes obstetricans*), le mâle enroule la ponte fécondée autour de ses pattes postérieures et va la baigner périodiquement pour lui conserver une humidité suffisante; les têtards s'échappent au cours d'une de ces baignades; en dehors de celles-ci, les adultes, habitants des vieux murs et des pierriers, ne sont jamais vus à l'eau. Des phénomènes différents dans la forme mais analogues dans le résultat s'observent chez certains *Hemisus* africains : le couple dépose les œufs dans un terrier et la femelle les protège de son corps jusqu'à l'éclosion; à ce moment-là elle creuse jusqu'à l'eau une galerie inclinée par laquelle s'échappent les larves.

Des processus intermédiaires entre ceux qui sont décrits chez *Alytes* et chez *Hemisus* existent chez des *Dendrobates* d'Amérique centrale : la ponte est déposée à terre sur une feuille et le mâle entretient son humidité en faisant de continuelles allées et venues entre l'eau d'une mare et les œufs. A l'éclosion, les têtards s'agrippent au dos du mâle qui les transporte jusqu'à la mare. Chez les *Phyllobates*, les têtards restent accrochés au dos du mâle qui les baigne de temps à autre.

L'ensemble des exemples que nous citons montre que la tendance à une reproduction terrestre prend des aspects variés, parfois compliqués. Chez les espèces qui précèdent, on peut dire que, quels que soient le processus et le lieu de la ponte, le développement des têtards hors de l'eau n'a pas été résolu : ou bien la ponte est déposée hors de l'eau, mais glisse et se développe en milieu aquatique (cas des *Chiromantis*) ou bien ponte et développement embryonnaire se font tous deux hors de l'eau, mais dans ce cas, les parents sont astreints à des soins complexes pour assurer l'humidité des œufs et l'aboutissement en eau libre des jeunes. Pour toutes les espèces qui précèdent, la suite du développement (vie du têtard) se fait en pleine eau; tous ces Amphibiens répondent donc à des degrés divers, à la définition que nous avons donnée de cette deuxième catégorie.

3. AMPHIBIENS ENTIÈREMENT LIBÉRÉS DU MILIEU AQUATIQUE.

Ces Amphibiens, dont la vie larvaire, comme la vie à l'état adulte, se déroule hors de l'eau, se rencontrent chez les trois ordres, Apodes, Urodèles et Anoures.

C'est chez les Apodes que cette tendance est la plus marquée. De nombreux représentants de cet ordre mènent en effet une vie terrestre dans les lieux humides, creusant des galeries à la manière des vers de terre. C'est dans ces galeries que se passe le développement lui-même. En effet, si *Ichthyophis glutinosus* possède des larves aquatiques, chez les *Hypogeophis* (Iles Seychelles) et les *Idiocranium* (Afrique équatoriale), le stade aquatique est entièrement éliminé, les jeunes étant terrestres dès leur éclosion, tandis que chez les *Gymnopsis* (Mexique) et les *Schistometopum* (Afrique occidentale), il y a ovoviviparité, les jeunes ayant d'emblée une morphologie et une écologie voisines de celles de l'adulte.

Chez les Urodèles, on doit citer l'exemple de *Salamandra atra*, espèce alpine beaucoup plus terrestre que *Salamandra salamandra* : il y a ovoviviparité et les jeunes, aussitôt nés, mènent une vie terrestre.

Chez les Anoures, il existe plusieurs solutions fournissant un milieu privilégié à l'ensemble du développement (y compris les métamorphoses) et permettant aux jeunes d'éviter le stade de vie aquatique.

Le cas le plus simple est celui où l'œuf, pourvu d'amples réserves en vitellus, simplement pondu dans un endroit humide, renferme un embryon qui subit l'ensemble du processus de méta-

morphose à l'intérieur de la coque pour donner naissance directement à un jeune Tétrapode terrestre. Ce cas s'observe chez des genres de plusieurs familles d'Anoures, avec des termes de passage permettant d'observer la naissance à des stades divers de métamorphose. Comme exemple d'espèce chez qui le jeune, mis à part la taille, naît en tous points semblable aux parents, on peut citer *Arthroleptis cruscum*, d'Afrique. Parfois les œufs sont surveillés par les parents, ordinairement le mâle (cas d'un *Asterophrys* de Nouvelle-Guinée). Chez quelques espèces, le jeune possède sur le museau un tubercule dur qui sert à briser la coque durcie de l'œuf, comme le diamant situé à l'extrémité du bec des poussins.

Dans d'autres cas, le milieu où se développe l'œuf est en relation anatomique directe avec l'un des parents.

La situation la plus naturelle est l'utérus : chez *Nectophrynoides occidentalis*, Bufonidé africain vivant dans les prairies du Mont Nimba totalement dépourvues de mares et de cours d'eau, l'embryon se nourrit aux dépens d'un liquide remplissant les oviductes maternels transformés en utérus dans lequel on observe la formation d'éléments pseudoplacentaires et d'une sorte de corps jaune. Les jeunes naissent à l'état parfait et la queue elle-même est régressée. Cette viviparité authentique (nutrition de l'embryon dans les voies génitales de la femelle) est cependant exceptionnelle chez les Amphibiens; on ne peut guère en rapprocher que le cas, déjà cité à propos des Urodèles, de *Salamandra atra*.

Mais l'incubation des jeunes peut se faire dans des organes parentaux beaucoup plus surprenants.

Ainsi, chez plusieurs *Nototrema* d'Amérique du Sud, appelés « Rainettes marsupiales », les œufs se développent dans une poche dorsale (à ouverture postérieure) de la femelle. S'ils achèvent leur développement dans l'eau chez certaines espèces, chez d'autres, les jeunes quittent cette poche (marsupium) sous la forme imaginale.

Un cas plus étonnant encore est celui d'un Anoure d'Amérique du Sud, *Rhinoderma darwini* : chez cette espèce, les larves sont happées par la bouche du mâle et introduites dans les sacs vocaux où ils accomplissent tout leur développement jusqu'à l'état parfait : les métamorphoses accomplies, le mâle rejette hors de ses sacs vocaux les jeunes *Rhinoderma*.

L'ensemble des exemples que nous venons de citer montre le rôle joué par des processus d'incubation particuliers dans l'éloignement du milieu aquatique.

De même qu'on relie volontiers, dans l'évolution des Vertébrés supérieurs, l'acquisition des annexes embryonnaires (amnios, allan-

toïde, placenta) à la conquête sans cesse plus parfaite des milieux terrestres, on serait donc tenté de tenir un raisonnement semblable à l'échelle des Amphibiens. On pourrait ainsi écrire qu'il existe un rapport entre la viviparité ou l'ovoviviparité par exemple et l'écologie terrestre des espèces concernées.

En fait, plusieurs observations paraissent de nature à refuser un parallélisme total des deux phénomènes.

Les *Typhlonectes* que nous avons cités parmi les Apodes à mœurs aquatiques, sont vivipares au même titre que les espèces les plus « terrestres » de l'ordre. Chez les *Pipa*, qui sont les Anoures les plus inféodés au milieu aquatique, les œufs accomplissent tout leur développement dans des petites loges individuelles qui se développent sur le dos de la femelle : il y a là un phénomène d'incubation très analogue à celui que nous connaissons chez les *Nototrema* ou même chez *Rhinoderma darwini*.

Ces exceptions ne signifient d'ailleurs nullement qu'il n'existe pas de rapport entre les phénomènes d'incubation privilégiée et la conquête de milieux terrestres ou même de milieux secs. Elles doivent seulement mettre en garde contre une interprétation trop élémentaire d'un processus complexe où, comme c'est très fréquemment le cas, l'adaptation biologique et les changements écologiques présentent des corrélations apparemment imparfaites. On ne saurait écarter la possibilité, au cours de l'évolution, de retours « secondaires » vers l'écosystème aquatique.

ROLE DES FACTEURS DU MILIEU DANS LA BIOLOGIE DES AMPHIBIENS

Nous examinerons successivement le rôle d'un certain nombre de facteurs abiotiques et biotiques :

facteurs abiotiques :

- caractéristiques physico-chimiques de l'eau
- degré hygrométrique de l'air
- température
- lumière

facteurs biotiques :

- proies
- prédateurs
- parasites
- vie sociale

1. FACTEURS ABIOTIQUES.

Caractéristiques physico-chimiques de l'eau.

Contrairement à toutes les autres classes de Vertébrés, les Amphibiens n'ont pas conquis le milieu marin : tous sont adaptés physiologiquement à la vie dans les eaux douces. Les formes fréquentant occasionnellement des eaux saumâtres sont elles-mêmes très rares (*Triturus vulgaris*, *T. helveticus*, *Bufo viridis* par exemple). Quant aux rivages marins, ils ne sont fréquentés que par *Rana cancrivora* (Inde) et *R. moodei* (Philippines). Bien que les adultes de *R. cancrivora* supportent temporairement le contact avec l'eau de mer, ces espèces se reproduisent tout de même en eau douce (ou faiblement salée pour *R. moodei*).

Les fortes acidités de l'eau ne sont pas davantage favorables aux Amphibiens, dont les œufs de rares espèces résisteraient cependant à pH 3,8.

La teneur en sels minéraux (calcium et potassium) possède une influence sur la métamorphose.

La teneur en oxygène dissous de l'eau est également importante, mais les adultes peuvent compenser la baisse du taux d'oxygène par la respiration aérienne.

Le mouvement du milieu aquatique entraîne, aussi bien chez les adultes que chez les larves, des adaptations morphologiques : ainsi, les larves vivant en eau calme ont un corps massif et une queue très large, tandis que les larves vivant dans un courant violent ont un corps aplati et une bouche formant ventouse qui permet l'adhérence au substrat (cas des *Ansonia* de Bornéo et des Philippines).

Degré hygrométrique de l'air.

Les échanges d'eau à travers la peau entre l'animal et son milieu étant importants chez les Amphibiens, l'humidité de l'air ne doit pas descendre au-dessous d'un minimum, variable suivant les espèces. Une grande majorité d'Amphibiens dits terrestres reste tout de même inféodée à des milieux très humides.

La résistance à la dessiccation est forte chez beaucoup d'Amphibiens terrestres des régions où règne un climat à saison aride : la plupart des *Bufo* résistent à une perte d'eau égale à 50 % du poids du corps.

En saison sèche, certains Amphibiens s'enterrent profondément : le Leptodactylidé des déserts australiens *Chiroleptes platycephalus* accumule de l'eau pendant la saison des pluies et s'enfouit dans un terrier pendant la saison sèche.

Température.

Certains Amphibiens aiment la chaleur; c'est le cas de nos Rainettes indigènes qui se chauffent au soleil pendant les belles journées jusqu'à atteindre des températures élevées. Mais beaucoup d'Amphibiens, et spécialement les espèces à mœurs aquatiques, habitent des eaux fraîches ou froides. Le cas extrême est celui des *Ascaphus* des torrents d'Amérique du Nord qui vivent dans des eaux ne dépassant pas $+4^{\circ}$. D'une manière générale et entre les limites convenant à l'espèce, l'activité d'un Amphibien, le développement de ses œufs, la croissance des jeunes sont fonction de la température.

Lumière.

Bien que l'activité diurne ou nocturne des Amphibiens paraisse résulter davantage de conditions hygrométriques que de conditions lumineuses, il est démontré qu'une partie des Amphibiens sont résolument lucifuges : par exemple, chez les Urodèles Amphiumidés, il existe un authentique phototropisme négatif.

D'assez nombreuses espèces s'enterrent pendant la journée et ne reprennent leur activité que la nuit : c'est le cas, chez les Anoures, des *Pelobates* et des *Scaphiopus* qui s'enfoncent dans le sable, des *Hemisus* qui s'enfoncent dans la terre.

Quelques Amphibiens vivent à l'abri de toute lumière et sont les habitants des grottes et rivières souterraines. Ce sont pratiquement tous des Urodèles. Dans le Sud de la France, *Hydromantes genei* vit dans des grottes humides ou tout au moins dans des crevasses ou anfractuosités à l'abri de la lumière. *Eurycea lucifuga* (Amérique du Nord) montre des mœurs analogues à celles de l'*Hydromantes*. Plus spécialisés sont les authentiques cavernicoles dont le type est le Protée (*Proteus*), que nous avons cité à propos des espèces ne quittant jamais l'eau. Habitant de rivières souterraines, il est dépigmenté et aveugle. Les *Typhlotriton*, *Typhlomolge* et *Haideotriton* sont des Tritons également cavernicoles, vivant en Amérique du Nord, tous également plus ou moins dépigmentés et aveugles.

En dehors de ces espèces, bien des Amphibiens peuvent être rencontrés occasionnellement dans des grottes ou même y former

des colonies; ainsi l'Euprocte des Pyrénées (*Euproctus asper*) vit parfois dans les rivières souterraines et y revêt alors une livrée très claire; des Anoures (*Bufo* notamment) sont également rencontrés accidentellement dans les grottes ou les avens.

Les facteurs abiotiques du milieu que nous venons de passer en revue mettent l'accent sur un ensemble d'observations qui montrent que les Amphibiens, en règle générale, recherchent l'humidité. Même en traitant du degré hygrométrique de l'air, de la température ou de la lumière, on constate qu'il est toujours difficile de dissocier ces facteurs du facteur « eau » que nous avons étudié préalablement en détail.

2. FACTEURS BIOTIQUES.

Proies.

D'une manière générale, les Apodes et les Urodèles sont carnivores, aussi bien à l'état larvaire qu'à l'état adulte, tandis que les Anoures sont habituellement herbivores à l'état larvaire et carnivores à l'état adulte.

Les proies sont ordinairement des Invertébrés : Mollusques, Annélides, Arthropodes. Toutefois, il existe des Amphibiens faisant leur nourriture de petits Vertébrés; c'est le cas des *Ceratophrys*, Grenouilles agressives et de grande taille vivant en Amérique du Sud. En outre, il n'est pas rare que les Amphibiens avalent leurs jeunes et ce phénomène est bien connu chez certains Anoures (*Rana temporaria*, par exemple).

Prédateurs.

Les Amphibiens ont de très nombreux ennemis, parmi lesquels les Reptiles et les Oiseaux tiennent une place importante.

Leurs moyens de défense sont ordinairement passifs : homochromie, immobilité, possession de venins cutanés. L'homochromie est parfois tout à fait remarquable : l'exemple de nos Rainettes indigènes, toujours difficiles à découvrir dans les feuillages, est classique; de même, certains *Dendrobates* ont la peau ornée de rayures longitudinales qui s'harmonisent avec les herbes verticales du bord des eaux.

Cependant, de nombreux Amphibiens ne sont pas en harmonie avec le milieu : c'est le cas de la Salamandre indigène *Salamandra salamandra*, violemment colorée.

On ne saurait oublier enfin que l'Homme constitue pour les Amphibiens, comme pour tout le règne vivant, un facteur du milieu non négligeable, par la destruction des habitats naturels. En outre, les Amphibiens sont consommés dans certains pays et font l'objet d'un commerce actif.

Parasites.

Parmi les maladies des Amphibiens, les affections parasitaires sont les plus fréquentes et les mieux connues : elles sont causées par des Protozoaires (Trypanosomes) ou des Helminthes (Trématodes, Cestodes, Monogènes, Nématodes, Acanthocéphales). Certains ectoparasites (Sangsues) peuvent également s'attaquer aux Amphibiens. En général, l'effet pathogène de ces parasites est limité et l'Amphibien continue à mener une vie normale.

Certains Protozoaires (Opalines, Nyctothères) qui vivent dans le tube digestif doivent être considérés comme des symbiotes plutôt que comme des parasites.

Vie collective.

Enfin, il est évident que les individus de sa propre espèce constituent un facteur du milieu pour tout Amphibien. Il semble exister des cas où chaque individu, ou bien chaque couple, occupe un domaine vital déterminé, qui est, surtout en période de reproduction, défendu contre les intrus. D'autres espèces, au contraire, paraissent sociales, car on les rencontre par groupes très importants, mais c'est peut-être la réunion d'un certain nombre de facteurs écologiques favorables qui est à l'origine de ces rassemblements. Les Amphibiens peuvent se déplacer en groupe, notamment au moment de la reproduction, qui se fait souvent dans des biotopes précis où se rassemblent de nombreux couples.

L'étude de ces facteurs biotiques montre que les Amphibiens représentent un élément important des biocénoses. Leur place dans les chaînes alimentaires, que ce soit à l'état larvaire ou à l'état adulte, est parfaitement définie et, sur le plan quantitatif, le rôle qu'ils peuvent jouer dans l'équilibre biologique est certainement important.

RÉSUMÉ

Dans le cadre de leurs recherches sur le parasitisme chez les Amphibiens, les auteurs ont été amenés à étudier les phénomènes éthologiques et écologiques qui président à l'existence de ces derniers et tout particulièrement leurs relations spatiales et temporelles avec l'écosystème aquatique. Ils exposent ici quelques considérations d'ordre général sur la vie de ces Vertébrés dont l'extrême originalité réside dans le fait qu'ils sont les premiers ayant quitté le milieu liquide.

SUMMARY

The authors, in their research on the parasitism in Amphibians have been lead to study the ecological and ethological phenomena which direct their temporal and spatial relationships with the aquatic ecosystem. They expose a few general considerations about their life whose utmost originality consists of the fact that they are the first vertebrates to have left the aquatic environment.

ZUSAMMENFASSUNG

Im Rahmen ihrer Untersuchungen über die Parasitenfauna der Amphibien Europas und Afrikas haben die Autoren festgestellt dass diese Fauna streng mit der Lebensweise des jeweiligen Wirtes und besonders seiner Abhängigkeit vom Wasser zusammenhängt. Aus dieser Erkenntniss ist diese kurze, allgemein verständliche Abhandlung entstanden.

BIBLIOGRAPHIE

- ANGEL, F., 1946. Faune de France. 45 : Amphibiens et Reptiles. Lechevalier, Paris.
- ANGEL, F., 1947. Vie et mœurs des Amphibiens. Payot, Paris.
- COCHRAN, D.M., 1961. Living Amphibians in the World. Hamish Hamilton, London.

- COMBES, C., 1968. Biologie, écologie des cycles et biogéographie de Digènes et Monogènes d'Amphibiens dans l'Est des Pyrénées. *Mém. Mus. natn Hist. nat., Paris*, 51 : 1-195.
- GUIBE, J., 1965. Les Batraciens. Presses Universitaires de France, Paris.
- MERTENS, R., 1959. La vie des Amphibiens et Reptiles. Horizons de France, Paris.
- NOBLE, G.K., 1931. The Biology of the Amphibia. Mc Graw-Hill, New York, London.
- SCHREIBER, E., 1912. Herpetologia europaea. G. Fischer, Iena.

Reçu le 24 juin 1969.