

I. Qu'est-ce-qu'un Urodèle ?

A. Position taxonomique

L'ordre des Urodèles est inclus au sein de la classe des Amphibiens. Les représentants de cette classe sont des Vertébrés Tétrapodes Anamniotes qui, pour la plupart, commencent leur vie à l'état larvaire dans l'eau douce puis gagnent le milieu terrestre après une métamorphose.

La classe des Amphibiens est divisée en trois ordres : les Anoures, les Urodèles et les Gymnophones (Bonnet *et al.*, 2008).

Les Anoures sont des Amphibiens sans queue qui peuvent vivre éloignés du monde aquatique, certaines espèces sont même vivipares. Ils possèdent des mains à quatre doigts et des pieds à cinq. Leurs membres postérieurs sont adaptés à la locomotion par saut. Cet ordre regroupe, entre autres, les grenouilles, les crapauds et les rainettes. Ils sont présents dans presque toutes les régions du globe.

Les Urodèles ont conservé une queue bien développée à l'état adulte et sont, pour la plupart, fortement inféodés au milieu aquatique. Chez de nombreuses espèces, la métamorphose est incomplète voire absente, entraînant la présence d'éléments larvaires, les branchies par exemple, à l'état adulte : ce phénomène est appelé néoténie. A l'exception de quelques espèces présentes en Amérique du Sud et en Océanie, les Urodèles ne sont présents que dans l'hémisphère Nord.

L'ordre des Urodèles comprend 9 familles (Raffaëlli, 2007) :

Les Cryptobranchidae, comprenant des espèces aquatiques de grande taille. Chez ces espèces, la métamorphose est incomplète sans que les branchies ne persistent à l'âge adulte (Raffaëlli, 2007). Les Cryptobranchidae sont ovipares à développement indirect.

Les Hynobiidae, comprenant des espèces à vie terrestre, aquatique ou semi-aquatique. Les larves se métamorphosent complètement (Amphibiaweb, 2011). Ces espèces sont ovipares à développement indirect.

Les Sirenidae, comprenant des espèces aquatiques chez lesquelles sont présents des poumons et des branchies à l'état adulte (Raffaëlli, 2007). Ces espèces sont ovipares à développement indirect.

Les Proteidae, comprenant des espèces aquatiques cavernicoles. Ces espèces présentent des branchies bien développées à l'âge adulte (Amphibiaweb, 2011). Bien que le mode de reproduction ovipare à développement indirect semble être le plus courant, la viviparité pourrait être possible.

Les Ambystomatidae, comprenant des espèces terrestres chez lesquelles la néoténie n'est pas un phénomène rare (exemple : Axolotl) (Amphibiaweb, 2011). Ces espèces sont ovipares à développement indirect.

Les Salamandridae comprenant des animaux aquatiques ou terrestres. Ces animaux peuvent être ovipares à développement indirect, ovipares à développement direct ou vivipares (Raffaëlli, 2007).

Les Rhyacotritonidae, comprenant des individus de petite taille, semi-aquatiques, possédant des poumons vestigiaux (Amphibiaweb, 2011). Ces espèces sont ovipares à développement indirect.

Les Amphiumidae, comprenant des espèces aquatiques, anguilliformes à métamorphose incomplète. Les poumons sont présents chez l'adulte (Raffaëlli, 2007). Ces espèces sont ovipares à développement indirect.

Les Plethodontidae, comprenant près de 70% des espèces de l'ordre des Urodèles. Les individus sont aquatiques, terrestres, arboricoles ou fouisseurs. Ils ne possèdent pas de poumons (Raffaëlli, 2007). La plupart sont ovipares à développement direct, quelques uns sont ovipares à développement indirect.

Les Gymniophones présentent un corps vermiforme avec une régression complète des membres. Ils mènent une vie fouisseuse sous les tropiques.

B. Synapomorphies

Les Urodèles possèdent un squelette ossifié présentant deux ceintures : pelvienne et scapulaire. Sur celles-ci, s'articulent les quatre membres locomoteurs, qui peuvent être atrophiés. Ils présentent, pour la plupart, des poumons alvéolés qui peuvent être perdus secondairement chez certaines espèces. Comme tous les Lissamphibiens, leurs dents sont pédicellées, elles possèdent une zone de moindre résistance entre la couronne et la base, et ils possèdent un deuxième osselet dans l'oreille moyenne : l'opercule. Ce dernier se situe à côté de la columelle et recouvre la fenêtre ovale. Les Urodèles possèdent tous une queue (Bonnet *et al.*, 2008).

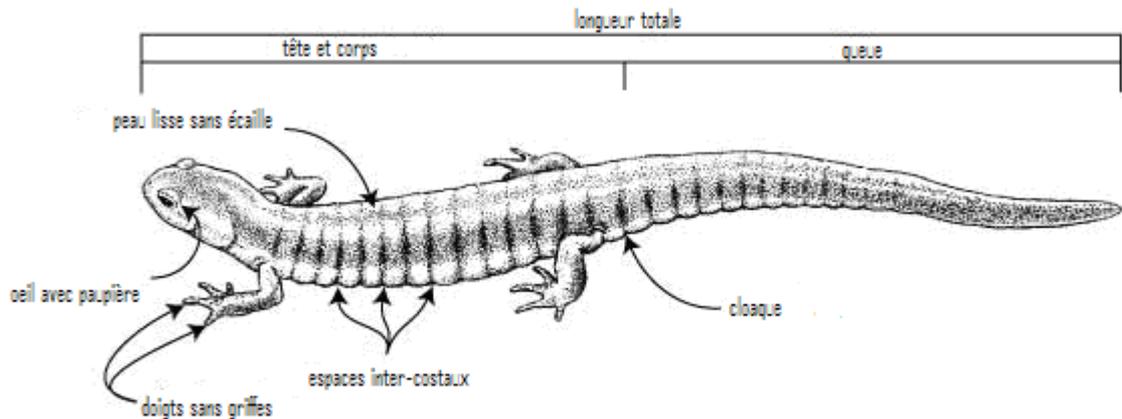
Ils pondent, pour la plupart, leurs œufs dans l'eau, enveloppés dans des gangues gélatineuses. Ces œufs sont dépourvus d'amnios, annexe assurant la protection mécanique de l'embryon et son homéostasie, et d'allantoïde, annexe assurant les échanges respiratoires et accumulant les déchets azotés.

Chez la plupart des espèces, ce sont des larves aquatiques pourvues de branchies qui sortent des œufs. On peut distinguer plusieurs stades larvaires. La larve passe par un premier stade post-embryonnaire caractérisé par une croissance sans modification apparente, suivi d'un second stade durant lequel s'effectue la morphogenèse des membres postérieurs. Ensuite, vient la phase de climax lors de laquelle ont lieu les changements anatomophysiologiques sous contrôle de l'axe hypothalamo-hypophyso-thyroïdien (Echalier G., 2002).

Les différentes familles d'Urodèles présentent une morphologie assez commune : la tête est large et déprimée, le tronc, élancé, est prolongé d'une longue queue, les quatre membres sont courts (Fig. 1).

Le corps s'allonge chez les espèces fouisseuses et aquatiques. Chez ces dernières, les pattes peuvent perdre de leur importance, elles sont vestigiales chez les Amphiumidae et les membres postérieurs ainsi que la ceinture pelvienne disparaissent totalement chez les Sirenidae.

Figure 1 : Anatomie externe d'une salamandre (Anonyme, 2002)



La larve présente la même morphologie que l'adulte, sa taille est inférieure et elle possède des branchies visibles.

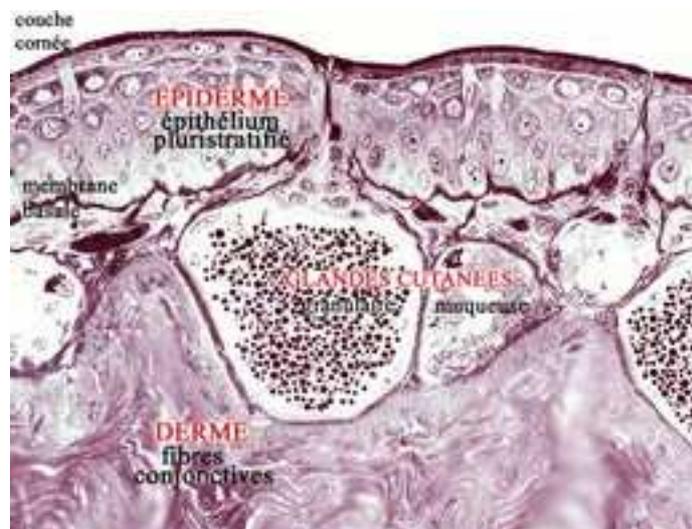
En moyenne, la longueur des animaux varie, selon les espèces, entre 5 et 20 cm. C'est parmi les Cryptobranchidae, famille d'urodèles aquatiques, que l'on trouve les plus grands spécimens avec *Megalobatrachus japonicus* qui atteint 1,6 m.

C. Tégument

1. Structure

La peau des amphibiens est nue, exception faite des premiers stades larvaires chez lesquels elle est ciliée. On y distingue deux parties : un épithélium superficiel, l'épiderme et un tissu conjonctif, le derme (Fig. 2).

Figure 2 : Coupe transversale de peau d'Urodèle (Echalier G., 2002)



L'épiderme présente une couche cornée très mince, parfois réduite à une seule assise cellulaire, ce qui la rend très perméable et favorise les échanges osmotiques ainsi que la respiration cutanée. Cette couche superficielle, formée de cellules mortes, s'élimine périodiquement lors de la mue : après qu'une nouvelle peau se soit formée sous l'ancienne, l'exuvie se détache en un seul morceau. Chez les Urodèles, elle s'éverse depuis le bord des lèvres jusqu'à la queue. Ils mangent presque systématiquement leur vieille peau.

Un autre caractère important de la peau des Amphibiens est sa richesse en formations glandulaires que l'on divise en deux catégories : les glandes muqueuses et les glandes granuleuses. Ce sont toutes des acini simples.

Les acini muqueux sont uniformément répartis sur tout le corps et sécrètent de façon continue un mucus fluide et transparent qui recouvre la peau d'un film protecteur hydrophobe. Son rôle est double, il permet d'une part la respiration cutanée et d'autre part empêche l'eau de traverser la peau, ce qui limite l'évaporation en milieu sec et ce qui assure l'équilibre osmotique interne en milieu aquatique.

Les glandes granuleuses sont groupées en amas glandulaires variables selon les espèces ; ainsi, elles sont regroupées en parotides au sein du genre *Salamandra*. L'activité de ces glandes est sporadique, le plus souvent en réponse à une agression (animal poursuivi, saisi, manipulé trop brutalement). Elles produisent alors un liquide épais blanchâtre riche en substances venimeuses et d'odeur souvent caractéristique de l'espèce. Ce venin, particulier à chaque espèce, peut être mortel par voie parentérale. Par contact, il n'a aucun effet sur la peau saine mais se révèle irritant sur les plaies et les muqueuses. Ainsi, ce venin a un rôle défensif vis-à-vis des prédateurs. Il sert aussi à protéger la peau des mycoses et des infections bactériennes.

2. Couleur

Nombre d'Urodèles présentent des livrées aux couleurs vives et variées. Les teintes foncées (noir, verte, brun) sont dominantes, mais toutes les autres couleurs sont représentées : rouge, bleu, jaune, blanc. L'agencement des couleurs, spécifique, peut parfois différer de façon importante entre deux individus au point de constituer un critère de reconnaissance individuelle. La coloration peut aussi varier chez un même animal en fonction des saisons ou des conditions extérieures.

Toutes ces couleurs résultent de la présence, en partie profonde du tégument, de chromatophores. Ceux-ci sont disposés en trois couches. En position supérieure, sous l'épiderme, se trouvent les xanthophores et les érythrophores contenant ptéridines et caroténoïdes responsables des couleurs jaune, orange et rouge. Puis, plus profondément, se situent les guanophores qui renferment des cristaux de guanine formant une couche plus ou moins réfringente selon leur orientation et responsables des reflets métalliques. Les mélanophores constituent la couche la plus profonde, ils contiennent la mélanine et peuvent insinuer des prolongements entre les cellules des couches supérieures. Ils possèdent la faculté de pouvoir faire migrer leurs pigments, soit concentrés dans les corps cellulaires profonds et donc inapparents, soit plus ou moins répartis dans les prolongements superficiels, assombrissant d'autant le tégument.

La couleur finale résulte de l'interaction des divers phénomènes présentés ci-dessus. Les variations de coloration sont dues aux migrations de mélanine et aux changements d'orientation des cristaux de guanine en réponse à des facteurs externes ou internes. Pour les variations à long terme telles que l'apparition de livrée nuptiale chez les tritons mâles ou l'évolution de la couleur avec l'âge : le contrôle est principalement hormonal. En revanche, pour ce qui est des variations rapides, le contrôle est neuro-hormonal : une hormone

(mélatonine, adrénaline) est sécrétée en réponse à l'excitation d'un organe sensoriel. C'est ainsi qu'une baisse de température provoque un assombrissement, que la dessiccation ou une illumination intense entraîne souvent un éclaircissement.

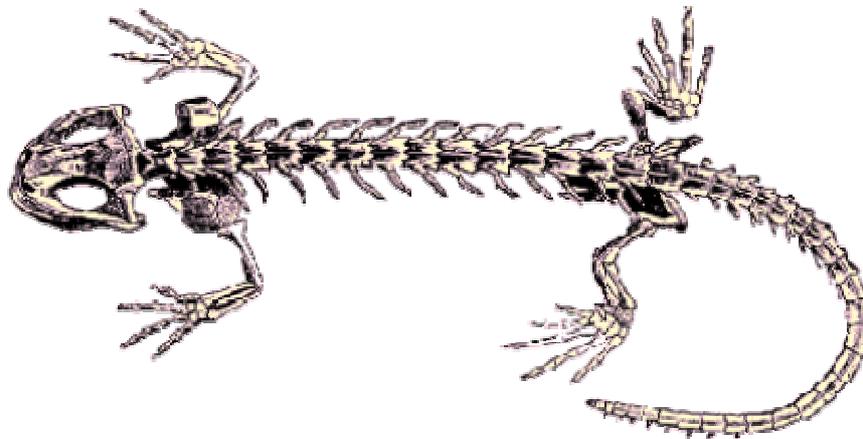
D. Locomotion

1. Bases anatomiques

a) Squelette axial et appendiculaire

Le squelette des Urodèles a peu évolué par rapport au modèle primitif des premiers Amphibiens (Fig. 3).

Figure 3 : Squelette type d'un Urodèle terrestre (Echalier G., 2002)



La colonne vertébrale est constituée d'un nombre variable de vertèbres, plus important chez les espèces purement aquatiques : 15 à 20 vertèbres pour le tronc, augmentées d'une trentaine de vertèbres caudales (chez *Amphiuma sp* : plus de 60 vertèbres pour le tronc et 35 pour la queue). La forme des vertèbres est relativement constante à l'exception de la première (l'atlas) qui présente une dent antérieure articulée sur le crâne, et de l'unique vertèbre sacrée sur laquelle se fixe le bassin. Les vertèbres pré-sacrées sont toutes munies d'une paire de côtes flottantes horizontales et courtes, ressemblant à des processus transverses. Les vertèbres caudales sont de taille décroissante. Toutes les vertèbres présentent un cartilage intervertébral important qui ne s'ossifie jamais.

La ceinture scapulaire se compose de deux scapula, deux coracoïdes et deux procoracoïdes. Tous ces éléments sont presque entièrement cartilagineux ; l'ossification n'est présente qu'autour de la cavité glénoïde. Les clavicules sont absentes. Les scapula recouvrent dorsalement les côtes des premières vertèbres. Les coracoïdes se chevauchent ventralement et se fixent au sternum.

Le membre antérieur des Urodèles est un membre transversal : l'humérus, horizontal, s'articule avec le radius et l'ulna, verticaux, ces deux os restant séparés. Les éléments du poignet et de la main constituent un arrangement très simple, horizontal (plantigradie). Le membre antérieur possède quatre doigts ayant respectivement 2, 3, 3 et 2 phalanges. Le nombre des doigts régresse chez les espèces purement aquatiques (trois doigts chez *Proteus anguineus*, un seul chez *Amphiuma pholeter*).

La ceinture pelvienne se compose des trois os caractéristiques des Tétrapodes. L'ilium, fixé à une unique vertèbre sacrée, est vertical, légèrement incliné crânio-ventralement. Ventralement, l'ischium et le pubis forment une masse unique soudée à son vis-à-vis.

Le membre postérieur est la réplique exacte du membre antérieur, le fémur est horizontal, le tibia et la fibula, distincts, sont verticaux. Le pied possède cinq doigts à 2, 2, 3, 3 et 2 phalanges. Notons que chez les Sirenidae, aquatiques, le membre postérieur ainsi que la ceinture pelvienne sont absents.

b) Musculature

La disposition segmentaire des muscles propres aux Poissons se retrouve chez les larves et les adultes. Elle permet les mouvements anguillaires de la nage.

2. Modes de déplacement

La marche est lente et stéréotypée : à l'avancée d'un antérieur succède celle du postérieur opposé. De plus, avec leur tronc allongé, le corps des Urodèles est animé d'ondulations et glisse sur le sol. L'animal rampe plus qu'il ne marche.

Les urodèles fouisseurs utilisent leur crâne pour creuser des galeries et évoluent dans la vase en marche avant.

Quelques Urodèles mènent une vie arboricole. Ils utilisent leur queue comme membre préhensile, telles les salamandres du genre *Aneides* (Pléthodontidae).

La nage ressemble à celle des Poissons. La propulsion est provoquée par des mouvements ondulatoires du corps et de la queue dont l'efficacité est parfois accrue par la présence de crêtes dorsales ou ventrales. Ces mouvements sont similaires à ceux de la marche.

E. Organes des sens

1. Système latéral

Comme chez les Poissons, on trouve chez de nombreux Urodèles un système latéral. Il est présent chez tous les stades larvaires et chez les adultes aquatiques permanents comme saisonniers. Il s'agit de petites cryptes épidermiques alignées renfermant des cellules sensorielles. Le plus grand de ces alignements intéresse tête et tronc et constitue la ligne latérale. Le système latéral est sensible aux variations de pression dans l'eau et apprécie donc à la fois les mouvements d'animaux à distance (prédateurs ou proies) et la profondeur à laquelle se trouve l'animal.

2. Toucher

Il est lié à deux structures. Des terminaisons nerveuses libres situées au sein de l'épiderme assurent une sensibilité plus algue que tactile. Des bourgeons sensitifs localisés surtout au niveau des doigts sont responsables du toucher proprement dit.

3. Goût

Très limité, on trouve des papilles gustatives sur la langue et le palais mais qui ne semblent distinguer que l'acide et le salé. La perception de la nature des aliments est surtout olfactive.

4. Olfaction

Des cellules olfactives sont disséminées dans l'épiderme des fosses nasales. Elles sont actives dans l'air comme dans l'eau, mais sont plus développées chez les espèces terrestres. On

trouve des cellules sensorielles d'un autre type dans deux cavités symétriques creusées dans la cloison nasale. Ces cavités constituent l'organe voméronasal ou organe de Jacobson. Ces cellules seraient plutôt sensibles aux odeurs émanant de la cavité buccale par les choanes, donc d'origine alimentaire.

5. Audition

Les adultes possèdent une oreille interne : le labyrinthe. L'oreille moyenne, constituée de la fenêtre ovale (cavité présentant deux orifices clos par des membranes) qui lui est associée, est atrophiée. Il n'y a pas de tympan mais la fenêtre ovale est liée à la ceinture scapulaire par l'intermédiaire de l'opercule. Ce dispositif permet la perception des vibrations du sol par les membres antérieurs.

6. Vision

Les larves possèdent un œil de Poisson : le cristallin est sphérique et appliqué à la cornée et les paupières sont absentes.

Chez les adultes, le cristallin est biconvexe et l'œil est muni de paupières, de glandes lacrymales et d'un canal nasolacrymal. La pupille est multiforme : selon les genres, elle est ronde, en ellipse plus ou moins arrondie, verticale ou horizontale.

L'accommodation se réalise non pas par déformation du cristallin mais par déplacement de celui-ci.

Selon le mode de vie, le développement des yeux est variable. Ainsi, ils sont atrophiés chez les espèces cavernicoles tel le Protée (*Proteus sanguineus*) et dépourvus de paupières chez les formes aquatiques strictes. Chez les Urodèles terrestres, les yeux sont globuleux et saillants. La vision est peu performante, ils distinguent les contours et sont surtout sensibles aux mouvements.

F. Respiration

1. Respiration branchiale

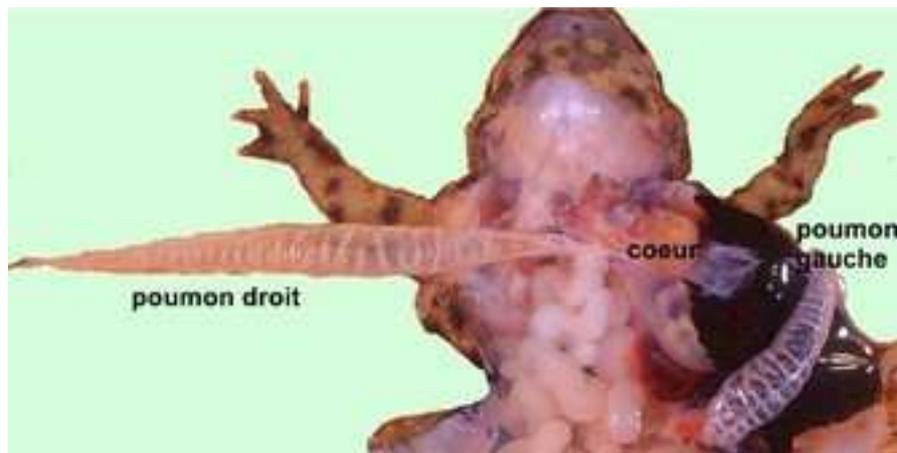
Caractéristique du milieu liquide, elle est l'apanage des larves mais aussi de certains Urodèles purement aquatiques. Les Amphibiens possèdent des branchies externes c'est-à-dire qu'elles se développent à partir de l'épiderme et sont soutenues par la face externe des arcs branchiaux.

Les larves possèdent trois paires de branchies qui régressent lors de la métamorphose. Toutefois certaines espèces conservent toute leur vie ces caractères larvaires. Ce phénomène, appelé néoténie, se rencontre chez les Sirenidae, les Proteidae et quelques Pléthodontidae, tous aquatiques stricts évidemment.

2. Respiration pulmonaire

On trouve une paire de poumons (Fig. 4) qui apparaissent lors de la métamorphose. Ceux-ci sont de type sacculaire : une vaste cavité et des parois minces ; l'épithélium pulmonaire élève des replis simples et constitue des alvéoles périphériques. Le poumon n'est pas un organe constant chez les Urodèles, en particulier toute la famille des Pléthodontidae en est dépourvue (apneumie). Le rôle du poumon dans la respiration reste faible (moins de 50% de la respiration est pulmonaire), mais il présente d'autres utilités, comme jouer le rôle de vessie natatoire en modifiant la densité corporelle de l'animal lors de la phase aquatique.

Figure 4 : Poumons sacculaires des Urodèles (Echalier G., 2002)



Les Urodèles n'ont ni cage thoracique, ni diaphragme. Les mouvements respiratoires sont assurés par le plancher buccal : l'abaissement de celui-ci, bouche fermée, fait pénétrer l'air dans la bouche par les narines, puis, les narines internes (choanes) étant obturées, son relâchement chasse cet air dans les poumons. L'air vicié s'échappe lors de la réouverture des choanes. La fréquence respiratoire reste faible : par exemple, chez la Salamandre tachetée (*Salamandra salamandra*) au repos, on ne compte pas plus d'un mouvement respiratoire toutes les quinze minutes.

3. Respiration cutanée

La peau fine, à couche cornée réduite, très vascularisée et généralement humide grâce aux sécrétions des acini muqueux permet une respiration cutanée efficace, aussi bien dans l'eau que dans l'atmosphère. La surface en contact avec le milieu extérieur est parfois augmentée par des replis cutanés divers comme la nageoire caudale des Urodèles aquatiques. Cette respiration constitue un mode respiratoire constant et primordial chez tous les Urodèles.

4. Respiration buccopharyngée

La muqueuse buccopharyngée, elle aussi fine et très vascularisée, permet de la même façon des échanges gazeux à condition toutefois que l'air soit fréquemment renouvelé à son contact. Cette ventilation est assurée comme celle pulmonaire par les mouvements du plancher buccal. On distingue aisément les deux types de respiration : alors que les mouvements de ventilation pulmonaire sont amples et rares, la ventilation buccopharyngée s'effectue par des mouvements rapides et de faible amplitude du plancher buccal, entre 60 et 200 par minute.

G. Circulation

1. Vaisseaux sanguins

Comme tous les Vertébrés, les Urodèles ont un appareil circulatoire fermé : le sang circule successivement dans des artères, des capillaires et des veines. L'organisation des principales artères au départ du cœur dérive des arcs aortiques des Poissons à disposition simple et symétrique. Chez la larve, à respiration branchiale, l'ébauche de deux artères pulmonaires constitue la seule différence avec les Poissons. Les arcs aortiques régressent ou restent en place lors de la métamorphose.

La disposition des veines et des capillaires ne présente aucune particularité.

Le volume sanguin représente de 10 à 25% de la masse corporelle des Urodèles aquatiques. Chez les Urodèles terrestres, ce pourcentage est plus proche de ce que l'on rencontre chez les autres vertébrés terrestres : 7 à 9,5% (Chai *et al.*, 2008). On peut prélever 10% de la masse en volume sans que cela ne soit un problème pour les animaux.

2. Cœur

Le stade larvaire présente un cœur de Poisson : tubulaire à quatre cavités successives (le sinus veineux, l'oreillette, le ventricule et le bulbe aortique).

Chez l'adulte, le cœur est globuleux et présente trois cavités principales : deux oreillettes et un ventricule. Le sinus veineux où débouchent deux veines caves antérieures et une veine cave postérieure (Fig. 6) communique avec l'oreillette gauche alors que l'oreillette droite reçoit le sang des veines pulmonaires. Ces deux oreillettes s'ouvrent sur un ventricule unique auquel fait suite le bulbe cardiaque. Ce dernier est imparfaitement divisé en deux rampes par une lame spirale, l'une débouchant sur les artères pulmonaires, l'autre sur les carotides et l'aorte dorsale (Fig. 5).

Il y a donc chez les Amphibiens une grande et une petite circulation qui demeurent en contact au niveau du ventricule. Cependant, cette anatomie n'est pas nuisible au bon transport de l'oxygène, car l'oreillette droite se contracte avant la gauche et la pression sanguine des artères pulmonaires est inférieure à celle du tronc aortique. Le sang circule donc successivement dans l'oreillette droite, le ventricule, l'artère pulmonaire, les poumons, la veine pulmonaire, l'oreillette gauche, le ventricule et le tronc aortique. Par ailleurs, du fait du rôle limité du poumon dans l'hématose par rapport à la respiration cutanée, les taux d'oxygène des deux circulations sont peu différents.

Figure 5 : Système artériel des Urodèles (anonyme, 2004)

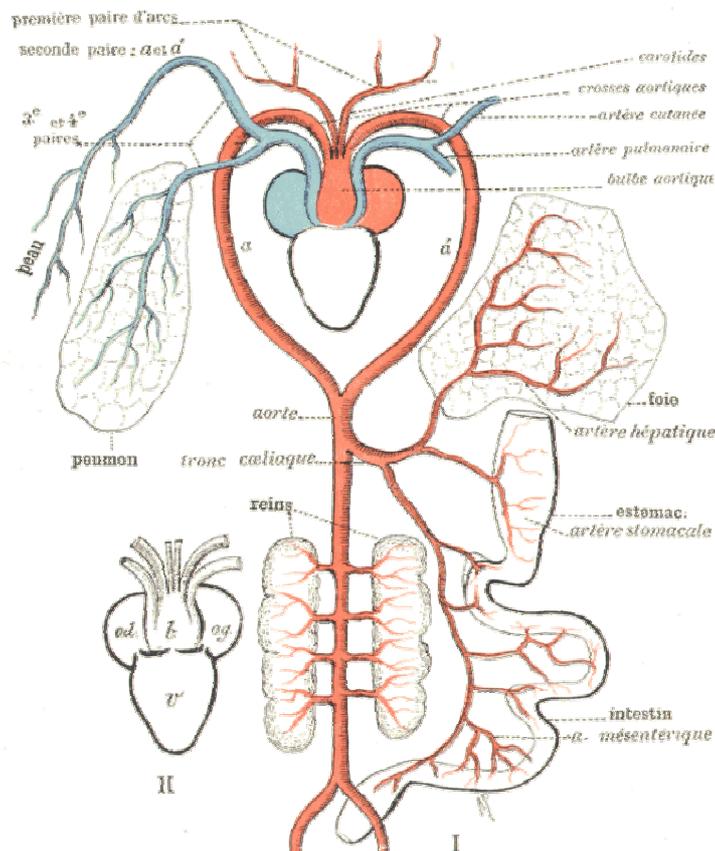
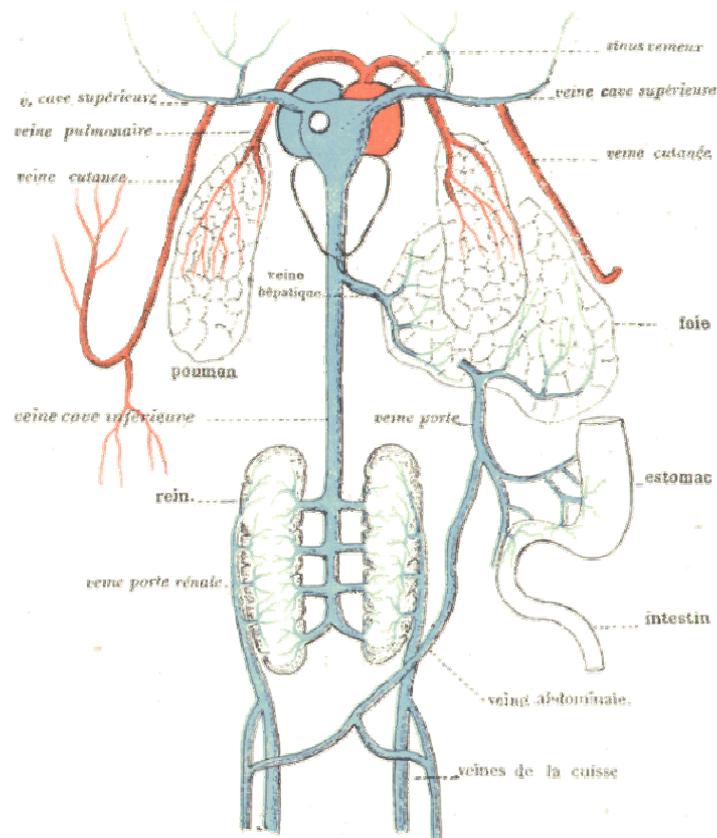


Figure 6 : Système veineux des Urodèles (anonyme, 2004)



3. Éléments figurés du sang

Les globules rouges sont nucléés, ovalaires, de grande taille et peu nombreux ($6 \cdot 10^5 / \text{mm}^3$) ; ils sont de l'ordre de $7 \cdot 10^6 / \text{mm}^3$ chez les Bovidae et de $7 \cdot 10^{12} / \text{mm}^3$ chez les carnivores domestiques.

L'hémoglobine des Urodèles présente une affinité pour l'oxygène inférieure à celle des Mammifères. Son taux sanguin varie entre 7,5 et 13,5 g/L, selon les espèces, avec des extrêmes à 15,5 g/L pour les animaux vivant en altitude.

Le rapport globules rouges / globules blancs est de 20 à 70. On distingue des leucocytes mononucléaires et des leucocytes polynucléaires.

Les thrombocytes sont fusiformes et nucléés.

4. Système lymphatique

Le réseau lymphatique est profond et très développé. La lymphe est drainée vers le système veineux grâce à des cœurs lymphatiques au nombre d'une dizaine au niveau du tronc.

Ce système intervient dans l'équilibre osmotique. En effet, comme les Urodèles ne boivent pas, l'absorption de l'eau se fait au niveau cutané, vers les vaisseaux lymphatiques qui la redistribuent dans tout l'organisme.

H. Excrétion

1. Appareil excréteur

Les Urodèles possèdent un néphron de Poisson. L'unité excrétrice du rein est un mésonéphron (Fig. 7) ouvert à glomérule intranéphronique constitué :

- d'un néphrostome ouvert dans la cavité générale
- d'un canal néphrostomial
- d'un glomérule irrigué par une artère afférente rénale
- d'un tube contourné débouchant sur un canal collecteur, l'uretère primaire

Les larves présentent une unité moins évoluée : le pronephros (Fig. 8).

Figure 7 : Mésonéphros de l'adulte

(Université Pierre et Marie Curie, 2006)

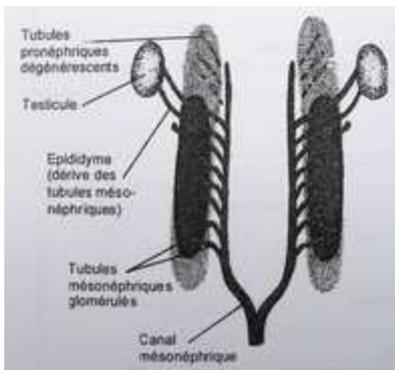
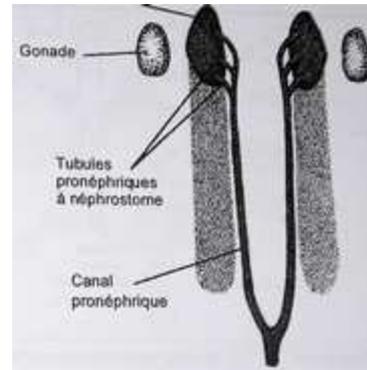


Figure 8 : Pronephros de la larve



Les reins sont des organes allongés et aplatis, appliqués dorsalement de part et d'autre de la colonne vertébrale. Chez les Urodèles mâles, la partie antérieure du rein est peu développée : elle a perdu sa fonction excrétrice pour se connecter au testicule par les canalicules du *rete testis*. Chez la femelle, cette partie est dégénérée. La partie postérieure assure seule l'excrétion. Tous les canaux collecteurs débouchent presque au même niveau dans la partie terminale de l'uretère.

La vessie quant à elle correspond à une dilatation ventrale du cloaque sans connexion avec les uretères qui débouchent dorsalement.

2. L'excrétion

L'urine est un liquide clair, émis en grande quantité (jusqu'au tiers du poids de l'animal par jour) et toujours hypotonique. Depuis le plasma sanguin de l'artère afférente rénale, le glomérule filtre une grande quantité d'eau mais aucune macromolécule. Le tubule sécrète les produits azotés à éliminer : il s'agit soit d'urée (uréotélie) ou d'ammoniaque (ammoniotélie). Le rein a donc comme principaux effets une forte élimination d'eau et une rétention de sels que l'animal doit compenser par une importante absorption d'eau et un régime pauvre en chlorure de sodium.

Selon les conditions extérieures (sécheresse en particulier), il peut y avoir sécrétion de sels par le tubule et réabsorption d'eau par ce dernier et la vessie. Ces possibilités d'économie d'eau restent très limitées : l'excrétion est mal adaptée à la vie en milieu sec.

I. Digestion

1. Anatomie

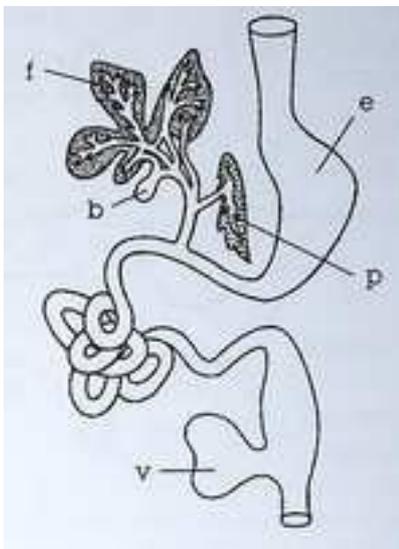
a) Bouche

C'est l'organe de préhension des aliments. L'ouverture de la bouche est très large. La cavité buccale est munie de nombreuses petites dents implantées sur les mâchoires et les os du palais. Ces dents sont toutes identiques, coniques et sont fréquemment remplacées, environ deux fois par an. La plupart possèdent une langue, parfois soudée au plancher buccal, le plus souvent protractile. Contrairement aux Anoures, la langue est fixée par son bord postérieur. Enfin, des glandes à mucus sont disposées dans les parois buccales ou sur l'extrémité libre de la langue : leurs sécrétions, à propriétés adhésives pour les proies et lubrifiantes pour la déglutition, n'ont aucun pouvoir enzymatique.

b) Tube digestif et ses glandes annexes

Relativement simple, il est court, en accord avec le régime carnassier des adultes et des larves. L'œsophage, rectiligne, transporte les proies de la bouche à l'estomac, transit facilité par des glandes muqueuses œsophagiennes. L'estomac tubulaire, légèrement renflé et incurvé, présente une grande capacité de dilatation, sa muqueuse renferme de nombreuses glandes indifférenciées sécrétant à la fois pepsine et acide chlorhydrique. Un sphincter pylorique marque le début de l'intestin grêle, il s'élargit dans sa partie terminale en un rectum qui communique avec le cloaque (Fig. 9).

Figure 9 : Tube digestif des Urodèles adultes (Université Pierre et Marie Curie, 2006)



b = vésicule biliaire
e = estomac
f = foie
p = pancréas
v = vessie

Le foie est antérieur à la masse intestinale, il est très développé et muni d'une vésicule biliaire.

Le pancréas est adhérent à l'intestin et difficile à repérer au vu de sa petite taille.

c) Anatomie chez la larve

Chez les larves d'urodèles, la cavité buccale porte déjà des dents véritables, pourvues d'un seul tubercule (dents monocuspides) et constituées de dentine que recouvre une mince couche d'émail. Leur tube digestif est très semblable à celui des adultes.

2. Digestion

Il n'y a pas de mastication, les dents ne servent qu'à la préhension. La déglutition est assurée par la musculature de la paroi buccale et, dans bien des cas, par les globes oculaires. En effet, pour avaler, l'animal ferme les paupières et fait saillir ses globes oculaires dans la cavité buccale, chassant ainsi les aliments dans l'œsophage. La déglutition est facilitée par les sécrétions muqueuses des glandes buccales et œsophagiennes.

La digestion à proprement parler débute dans l'estomac par l'action des sucs gastriques et se poursuit dans l'intestin grâce aux enzymes pancréatiques aidées des sels biliaires. La vitesse de digestion dépend de la température : elle est ralentie en-dessous de 10°C et généralement stoppée en-dessous de 5°C. En captivité, il faut donc supprimer toute distribution de nourriture quelques jours avant la mise en hibernation.

Comme tous les animaux, les Urodèles possèdent des réserves énergétiques. Ce sont des réserves lipidiques, dans le foie et en région sous-cutanée, et des réserves glucidiques sous forme de glycogène, dans le foie uniquement. Ces réserves atteignent leur maximum avant la phase d'hibernation.

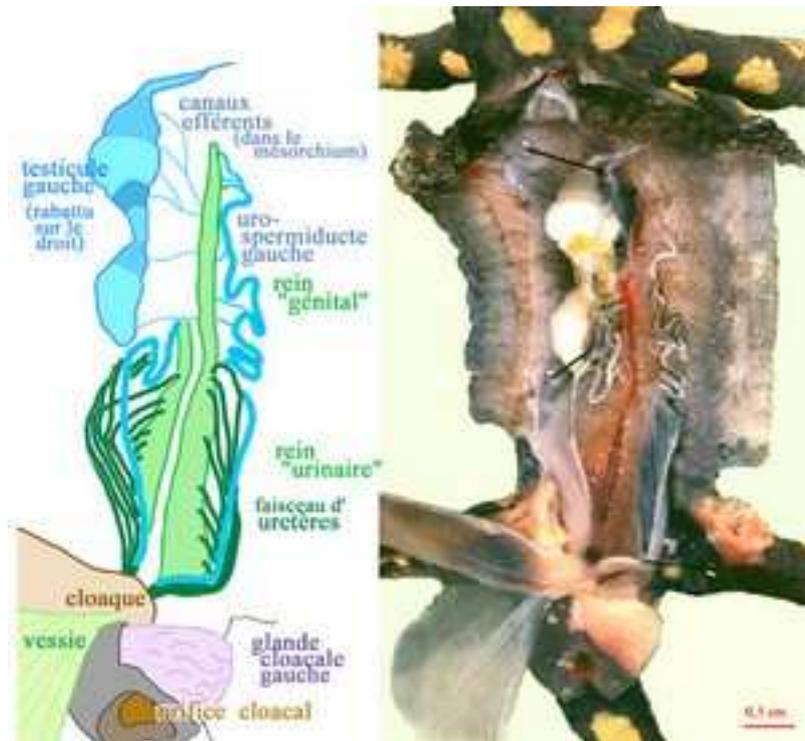
J. Reproduction

1. Anatomie

a) Appareil génital mâle

Les testicules sont constitués d'éléments unitaires : les cystes séminifères. Au départ, une spermatogonie s'entoure de cellules nourricières, elle se multiplie et se différencie pour aboutir à la formation de nombreux spermatozoïdes. L'ensemble gamètes-enveloppe nourricière constitue le cyste qui vient s'ouvrir dans des canalicules permanents et libère les spermatozoïdes. Les testicules sont étroitement associés à la partie antérieure des reins par un réseau de canaux qui s'abouchent sur les canaux afférents urinaires et par conséquent communiquent avec le canal de Wolf (Fig. 10). Chez les Urodèles, la portion antérieure du canal de Wolf ayant perdu sa fonction rénale, le plus gros de la partie antérieure du canal de Wolf fait office de canal déférent.

Figure 10 : Appareil uro-génital d'une Salamandre tachetée (*Salamandra salamandra*) mâle (Echalier, 2002)

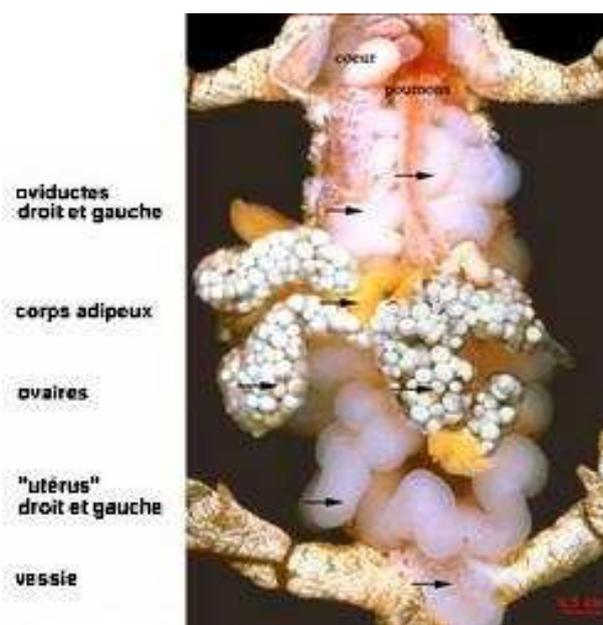


Les spermatozoïdes constitués classiquement d'une tête renfermant le noyau et d'un flagelle, ont des morphologies très variables selon les espèces. Chez les Urodèles, ils sont le plus souvent groupés en spermatophores. Ceux-ci sont des sécrétions gélatineuses molles et translucides produites par des glandes cloacales, dont la forme est un moulage du cloaque. Les spermatozoïdes y sont regroupés dans la partie supérieure.

b) Appareil génital femelle

Les ovaires, pairs, sont voisins des reins dont ils sont totalement indépendants. Ce sont des organes creux à vaste lumière centrale (le sac ovarien). Après maturation, les ovules sont libérés dans la cavité générale et captés par l'ostium du canal de Müller. Ce dernier est composé de deux parties. Tout d'abord l'oviducte, faisant suite à l'ostium, il est long, grêle et sécrète la gangue mucopolysaccharidique entourant les ovules, puis l'utérus, large et court, ayant un rôle de stockage des œufs. En général, chaque utérus s'ouvre séparément dans le cloaque (Fig. 11). Chez certaines espèces, le cloaque émet un diverticule près des orifices génitaux (la spermathèque) où peuvent être stockés les spermatozoïdes (ex : *Triturus sp.*).

Figure 11 : Appareil génital femelle des Urodèles (Echalier, 2002)



Les ovules sont sphériques, entourés d'une fine enveloppe (le chorion) et d'une gangue muqueuse qui gonfle au contact de l'eau. Leur taille, liée à la quantité de vitellus, varie selon les espèces entre le millimètre et le centimètre. Le nombre d'œufs pondus par saison est lui aussi très variable.

2. Fécondation

Dans la majorité des cas, la reproduction s'effectue en milieu aquatique. La fécondation est précédée d'une parade nuptiale.

La parade nuptiale démarre par une phase de reconnaissance des partenaires. Cette reconnaissance du partenaire s'effectue à deux niveaux : par la vue et par l'odorat. En effet, en période de reproduction, les mâles peuvent arborer une livrée nuptiale caractérisée par des couleurs vives (ex : *Triturus sp.*). Ainsi, les femelles repèrent leurs partenaires grâce à leur vue, et les mâles font de même avec leurs rivaux. Par ailleurs, des glandes tégumentaires ou glandes hédoniques produisent des substances odorantes spécifiques, attirantes et excitantes pour les partenaires. Ces glandes sont diversement réparties sur le corps, essentiellement sur le museau, le menton, les flancs et l'extrémité de la queue. Leur champ d'activité semble limité dans l'espace et ne concerne ainsi que les individus en étroit contact durant la parade.

Suite à cette première phase, les deux partenaires s'excitent mutuellement. Le mâle exécute une véritable danse devant la femelle : il se place face à elle, se bat les flancs avec sa queue, la poursuit si elle tente de fuir. Cette dernière répond par une immobilité parfaite si elle est réceptive.

Selon un schéma général, le mâle se place devant la femelle dont le museau lui flaire le cloaque, il dépose un spermatophore et avance lentement. La femelle le suit et vient saisir le spermatophore entre ses lèvres cloacales. Puis elle le presse avec ses pattes postérieures pour en extraire les spermatozoïdes. Elle rejette alors la partie inférieure du spermatophore, vide. Il peut y avoir ainsi plusieurs transmissions successives de spermatophores. Une partie des

spermatozoïdes remonte l'oviducte vers les ovules alors que la plupart sont stockés dans la spermathèque, quand elle est présente, pour permettre une fécondation différée.

Ce schéma général souffre plusieurs variations. Certaines espèces ne retournent pas à l'eau, les différentes phases sont alors plus ou moins simplifiées du fait de la moins grande facilité de mouvements sur le sol. Certains Urodèles présentent une fécondation interne avec accouplement comme chez les Euproctes (*Euproctes sp.*) où l'enlacement des deux individus permet le rapprochement des lèvres cloacales pour le transfert du spermatophore. Cet enlacement est appelé amplexus.

3. Ponte et soins aux œufs

La ponte typique des Urodèles correspond au dépôt des œufs, isolés ou par petits groupes, par la femelle dans la végétation (le plus souvent aquatique). Certaines espèces effectuent des pontes en chapelet au sein desquels les œufs se suivent sur un fil muqueux comme les perles d'un collier.

Dans la majorité des cas, les œufs sont abandonnés par les parents. Chez certaines espèces, comme la Grande Salamandre de Chine (*Megalobatrachus japonicus*), le mâle monte la garde autour des œufs. Ce comportement est souvent en rapport avec un nombre modeste d'œufs pondus. On le retrouve pour la femelle des Spelerpes bruns (*Speleomantes strinatii*) qui prend soin des œufs avant l'éclosion.

4. Développement et métamorphose

Je ne décrirai pas ici les diverses étapes du développement de l'œuf (segmentation, gastrulation, neurulation et organogénèse). Ces étapes sont identiques à celles des autres classes de Vertébrés. Nous nous limiterons à la vie larvaire et la métamorphose.

a) Larve et métamorphose

Dès l'éclosion, la larve ressemble à l'adulte, sans les membres, avec l'ébauche des trois paires de branchies ainsi qu'une paire de balanciers dont les extrémités sont adhésives (Fig. 12). Ces derniers disparaissent rapidement. La bouche et les fentes branchiales s'ouvrent précocement, et la queue et le dos développent une crête faisant office de nageoire. La larve est libre et carnivore comme l'adulte. Lors de la métamorphose, les membres antérieurs précèdent les postérieurs. Les dernières étapes de la métamorphose sont rapides : régression puis perte des branchies, apparition des paupières mobiles et pigmentation de la peau.

Figure 12 : Larve d'Urodèle (Echalier, 2002)



b) Développement direct

Chez certaines espèces, il n'y a pas de stade larvaire : l'éclosion libère un jeune déjà métamorphosé. C'est le cas chez de nombreux Pléthodontidae et Salamandridae terrestres. Dans ce cas, les différentes étapes du développement larvaire se succèdent de façon plus ou moins simplifiée à l'intérieur de l'œuf. Il existe aussi de nombreux cas intermédiaires entre l'éclosion d'une larve de premier âge et celle d'un jeune identique à l'adulte. Chez la Salamandre tachetée (*Salamandra salamandra*) par exemple, la ponte ne suit pas la fécondation, il s'écoule quelques mois pour que la femelle "mette bas" dans une mare de jeunes larves munies de branchies et de pattes. Les œufs se sont développés dans l'utérus de la mère, il s'agit là d'un cas d'ovoviparité.

La viviparité vraie, c'est à dire le développement d'œufs pauvres en vitellus dans les voies génitales femelle, est rare. Citons pour exemple la Salamandre noire (*Salamandra atra*) chez laquelle, après la fécondation, un seul ovule par utérus est viable, les autres dégénèrent et constituent une source alimentaire pour les deux embryons restants. Ce phénomène est toutefois facultatif puisqu'à faible altitude, son mode de reproduction peut être identique à celui de *Salamandra salamandra*.

c) Néoténie

Elle est assez fréquente chez les Urodèles. Il s'agit de la faculté pour un individu de se reproduire tout en demeurant à l'état larvaire. Nous pouvons citer l'Axolotl (*Ambystoma tigrinum*) qui est à l'origine de la notion de néoténie. On considérait en effet l'Axolotl comme une espèce propre (*Siradon mexicanus*) jusqu'à ce que des individus captifs se métamorphosent en adultes d'une espèce déjà connue : *Ambystoma tigrinum*. Il existe aussi des Urodèles néoténiques stricts tel le Protée (*Proteus anguineus*) dont on ne connaît pas de forme adulte.

De nombreuses études ont été menées sur ce sujet. On sait que l'injection d'extraits thyroïdiens provoque la métamorphose (cela reste sans effet sur le Protée ou le Necture (*Necturus sp.*)). On peut, à l'inverse, bloquer la métamorphose par thyroïdectomie, ce qui n'entrave pas le développement des gonades.

K. Régulation thermique et hibernation

Les Urodèles sont des animaux poïkilothermes, c'est à dire que leur température centrale n'est pas constante mais fluctuante, en rapport avec le milieu extérieur. Cette température subit évidemment des variations journalières et surtout saisonnières pouvant être très importantes. Pour survivre, ils ont dû développer des techniques de défense contre les températures extrêmes.

1. Lutte contre le froid

A de rares exceptions près, tous les urodèles meurent s'ils sont soumis plusieurs heures à une température inférieure à 0°C, leur métabolisme étant trop modeste pour lutter longtemps contre une température négative. Pour éviter la congélation durant la saison froide, les espèces des régions tempérées pratiquent l'hibernation dans des endroits naturellement protégés du gel. Il s'agit d'un état de torpeur durant lequel le métabolisme est minimum : l'animal ne bouge pas, ne s'alimente pas et sa respiration est uniquement cutanée. Les endroits préférentiellement choisis sont : les fissures de roche, sous les souches ou l'enfouissement. La durée de latence hivernale dépend des conditions climatiques et varie donc pour une même espèce selon la latitude et l'altitude. Si le climat reste doux, ce qui peut être le cas en captivité, les animaux peuvent rester actifs toute l'année. Toutefois, chez certaines espèces comme les tritons des pays tempérés, l'hibernation est indispensable au développement des cellules sexuelles : son absence ne nuit pas à la santé des animaux mais interdit toute reproduction.

Il faut citer le cas d'un Urodèle qui supporte des températures de quelques degrés négatives : *Salamandrella keyserlingii*. Cette espèce vit au nord du cercle arctique en Sibérie et, à l'approche de l'hiver, perd une certaine quantité d'eau interne ce qui entraîne une augmentation de salinité et ainsi une baisse de sa température de congélation.

2. Lutte contre la chaleur

Il faut distinguer la lutte contre la chaleur proprement dite et la lutte contre un de ses effets majeur : la déshydratation.

La température supportée par les espèces les plus résistantes avoisine les 40°C. Ils peuvent maintenir une température corporelle inférieure à celle du milieu ambiant grâce à l'évaporation cutanée principalement mais aussi buccopharyngée et pulmonaire. Les fortes températures entraînent l'augmentation du rythme respiratoire et le halètement. Les pertes d'eau supportables sont considérables, jusqu'à 45% du poids du corps pour des espèces semi-aquatiques, et 60% pour les espèces terrestres. Lorsque les températures deviennent trop élevées, les animaux pratiquent l'estivation. Ils recherchent alors des endroits sombres et humides pour se protéger de la chaleur. Ces lieux sont les mêmes sites que ceux d'hibernation.

Excepté dans les forêts tropicales où l'atmosphère est saturée en eau, tous les Urodèles sont menacés par la déshydratation. Ils luttent par le biais de deux modes de vie parfois complémentaires :

- la vie aquatique stricte ou partielle, toujours en eau douce
- la vie crépusculaire et nocturne pour les espèces terrestres, ces animaux peuvent être actifs de jour par temps de pluie.