GROUPE HERPÉTOLOGIQUE DES PAYS DE LA LOIRE

# Les *Pelophylax* pour les nuls

Photo : Michel Evrard

Rédaction : Philippe Evrard, Martin Bonhomme et Didier Montfort – novembre 2016
Photographies : Philippe Evrard (sauf mention contraire)
Un grand merci à Pierre André Crochet (CNRS) pour son soutien scientifique et à Cécile Patrelle pour sa relecture attentive et ses conseils.

# Rappel du contexte

Comme annoncé dans le guide d'investigation de l'atlas des amphibiens et des reptiles des Pays de la Loire (mars 2016) disponible sur le site du Groupe Herpéto, il apparaît utile, dans le cadre de ce projet régional, de proposer un document et un protocole spécifiques pour le groupe des grenouilles vertes ou *Pelophylax*.

En effet, du fait d'une situation génétique complexe et encore en pleine évolution, certaines espèces et hybrides restent très difficiles à déterminer sur le terrain dans la mesure où les critères phénotypiques sont insuffisants à eux seuls pour aboutir à des diagnoses fiables.

Ceci explique pourquoi de nombreux atlas n'aboutissent malheureusement qu'à des cartes globales intégrant tous les taxons alors que les enjeux conservatoires ne sont pas les mêmes selon les espèces.

Ainsi, on ne peut parfois distinguer la présence de la Grenouille de Lessona (*Pelophylax lessonae)* ou celle de la Grenouille de Pérez (*Pelophylax perezi)*, deux espèces fragiles et en voie de régression (*P. lessonae* et *P. perezi* figurent en catégorie « quasi menacée » - NT sur la liste rouge nationale 2015 et avec une priorité élevée sur la liste rouge régionale 2009) de celle du groupe des grenouilles rieuses (dont *Pelophylax ridibundus)*, allochtones invasifs en pleine progression avec pour conséquence une forte pollution génétique.

A noter également que dans la liste rouge nationale révisée en 2015, la Grenouille verte commune *Pelophylax* kl. *esculentus* a également été placée dans la catégorie « quasi menacée » du fait, entre autres, de l'expansion des grenouilles de type « rieuse ».

Concernant plus spécifiquement l'atlas régional des Pays de la Loire, **les objectifs prioritaires** liés à de meilleures déterminations sur le terrain pour ce complexe d'espèces sont les suivants :

- **mieux connaître la répartition actuelle des grenouilles vertes du groupe des rieuses** et, par la suite, en mesurer l'expansion probable ;
- **mieux connaître la répartition de la Grenouille de Lessona**, les sites hébergeant cette espèce présentant des enjeux prioritaires de conservation à l'échelle régionale et même nationale (listes rouges) ;
- **retrouver la Grenouille de Pérez et son hybride associé, la Grenouille de Graf**, dont les aires de répartition sont censées atteindre le littoral sud de la Vendée, les données les plus septentrionales de l'atlas national ayant été récemment invalidées ;
- enfin, comme cela a été montré dans le sud-ouest de la France, **voir s'il existe une zone de sympatrie possible entre la Grenouille de Lessona et la Grenouille de Pérez**, toujours dans le sud Vendée.

# Un peu d'histoire et de taxinomie

En 1758, le grand zoologiste suédois Carl Linné propose dans son système de nomenclature binominale la création du genre *Rana* rassemblant les grenouilles vertes et les grenouilles brunes telles que la Grenouille rousse.

Dès 1843, le zoologiste autrichien Léopold Fitzinger propose de séparer les grenouilles vertes dans un groupe à part de celui des grenouilles brunes.

Cet avis n'est pas suivi par les auteurs des XIX$^{e}$ et XX$^{e}$ siècles qui conservent un seul genre rassemblant les grenouilles vertes et les grenouilles brunes.

En 1992, Alain Dubois, grand spécialiste des amphibiens et directeur du laboratoire Amphibiens et Reptiles du Muséum National d'Histoire Naturelle, reprend cette idée en rassemblant les grenouilles vertes du Paléarctique dans le sous-genre *Pelophylax*, à l'intérieur du genre *Rana*.

Enfin, en 2006, lors d'une révision phylogénétique des amphibiens du monde basée sur de nombreuses analyses génétiques (Frost *et al.*, 2006), les grenouilles vertes apparaissent dans un groupe à part des grenouilles brunes, et il est finalement décidé de créer le genre *Pelophylax* pour les grenouilles vertes d'Europe et d'Afrique du nord.

Celles-ci, au nombre actuel de 21 taxons, sont rassemblées désormais dans le genre *Pelophylax*, de la famille des *Ranidae.*

Le mot *pelophylax* provient du grec et signifie « gardien (*phylax*) de la boue (*pelos*) », du fait des mœurs de ces espèces qui se tiennent presque toujours dans ou au bord de l'eau.

Cette nouvelle classification a été prise en compte à partir de 2008 dans une liste taxinomique actualisée des Amphibiens et Reptiles de France proposée par la Société Herpétologique de France et le Muséum National d'Histoire Naturelle.

**Nota** *: Pelophylax* est un nom masculin alors que *Rana* est un nom féminin, ce qui explique que les noms latins des espèces se terminent désormais en « *us* ». À titre d'exemple, l'espèce *Rana ridibunda* est devenue *Pelophylax ridibundus.*

# L'origine des taxons actuels

Depuis le XIXe siècle, les naturalistes avaient noté les grandes différences de taille, de forme, de couleur et de milieux occupés chez les grenouilles vertes en Europe mais longtemps, elles furent classées en une seule unité taxinomique, *Rana esculenta,* et il a fallu des élevages en laboratoire sur plusieurs générations, et surtout les progrès de la génétique pour distinguer différents taxons qui restent morphologiquement très proches et très difficiles à identifier sur le terrain.

La répartition actuelle des différents taxons en Europe est due à la différenciation d'un ancêtre commun, dont les individus auraient été séparés lors des périodes de glaciations du quaternaire.

Plusieurs groupes d'individus se sont ainsi retrouvés isolés dans des refuges au climat plus clément, tels la péninsule Ibérique, l'Italie et les Balkans, évoluant chacun de leur côté et aboutissant à des espèces différentes. Après la dernière glaciation du Würm, la période de réchauffement qui a suivi durant l'holocène a permis aux différentes espèces de grenouilles vertes d'étendre leur aire de répartition vers le nord et l'ouest de l'Europe et de rentrer en contact les unes avec les autres. C'est alors que sont apparus des hybrides issus du croisement entre espèces.

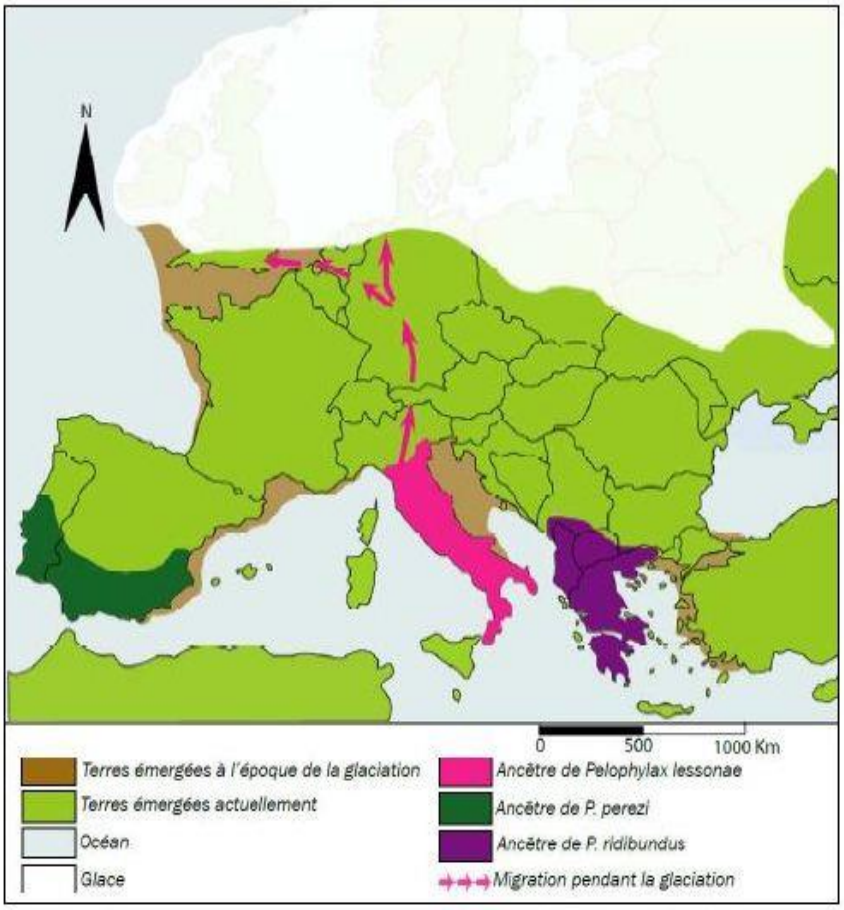



**Figure 1 :** Les complexes d'hybridation chez les grenouilles vertes,… (Patrelle C., 2010)

À partir du refuge italien, ***Pelophylax lessonae*** **(Camerano, 1882), la Grenouille verte de Lessona** (et non de Lesson, comme on peut le lire ou l'entendre, cette espèce étant en effet dédiée à un herpétologiste italien, Michele Lessona, et non au voyageur-naturaliste français René Primevère Lesson) : une petite grenouille à pattes postérieures courtes, à faible amplitude écologique, fréquentant principalement les petits plans d'eau avec beaucoup de végétation aquatique, les mares forestières, les marais, les habitats aquatiques plus ou moins déconnectés du réseau hydrographique.

À partir du refuge ibérique, ***Pelophylax perezi*** **(Seoane, 1885), la Grenouille verte de Pérez,** espèce dédiée à un herpétologiste espagnol. Pour notre région, cette espèce serait naturellement présente uniquement le long du littoral dans le sud de la Vendée mais l'atlas doit être l'occasion de confirmer cette présence (toutes les données issues de l'atlas national ont été invalidées en 2015) : une grenouille plutôt de petite taille avec des pattes postérieures relativement courtes, fréquentant une grande diversité de milieux aquatiques, y compris saumâtres.

À partir du refuge balkanique, ***Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771), la Grenouille rieuse** (le nom fait référence au chant du mâle, très saccadé) : une grande grenouille très aquatique, aux pattes postérieures puissantes, très ubiquiste mais fréquentant principalement les eaux bien oxygénées : lacs, étangs, rivières, grands fleuves.

Lorsque *P. lessonae* et *P. ridibundus* ont quitté leurs refuges respectifs et colonisé l'Europe, ils se sont retrouvés en contact (sans doute dans le centre et le nord du continent) où ils se sont reproduits ensemble initialement, donnant un hybride fertile – la Grenouille verte commune (*Pelophylax* klepton* *esculentus)*. Ce dernier s'est maintenu jusqu'à aujourd'hui grâce à un système reproductif particulier échappant aux règles classiques de la génétique.

***Pelophylax* kl. *esculentus* (Linnaeus, 1758), la Grenouille verte commune**, hybride issu d'un croisement initial entre *Pelophylax lessonae* et *Pelophylax ridibundus*. Le mot *esculentus* signifie comestible en latin puisque c'est traditionnellement la grenouille dont on mange les cuisses et qui a été la première espèce de Grenouille verte dénommée ainsi par Linné en 1758 : une grenouille de taille moyenne, aux caractères intermédiaires entre *P.lessonae* et *P. ridibundus*, fréquentant tous les types de milieux aquatiques (grande valence écologique liée au caractère hybride).

** Le terme « klepton » et son abréviation « kl. » que l'on utilise dans la dénomination de ces taxons hybrides sont expliqués dans le chapitre suivant*

De même, l'hybride Grenouille de Graf (*Pelophylax* klepton *grafi*) est né du croisement initial entre *P. perezi* et *P. ridibundus*, à moins qu'il ne s'agisse d'un croisement initial avec *P*. kl. *esculentus* porteur du génome *ridibundus* (les chercheurs n'ont pas encore trouvé de réponse à cette question).

***Pelophylax* kl. *grafi* (Crochet, Dubois, Olher et Tunner, 1995)*, la Grenouille de Graf,*** hybride issu d'un croisement initial entre *Pelophylax perezi* et *Pelophylax ridibundus* ou *Pelophylax* kl. *esculentus*. Cet hybride n'a été décrit qu'en 1995 et il est dédié à Jean-Daniel Graf, herpétologiste genevois qui l'a découvert dans le Gard. Pour notre région, ce taxon serait présent uniquement dans la même aire de répartition que *Pelophylax perezi,* c'est-à-dire la zone littorale du sud de la Vendée : une grenouille ressemblant beaucoup à *P. perezi*, mais avec une plus grande taille, fréquentant a priori les même milieux qu'elle, ainsi que des mares de garrigues dans le sud de la France.

Dans ce système génétique particulier, les hybrides, dans la grande majorité des cas ne peuvent se maintenir qu'en compagnie de l'une des espèces parentes.

Au niveau d'une grande partie de la France (nord et ouest), on a affaire au système L-E pour dénommer les populations de grenouilles vertes où l'on trouve à la fois *P. lessonae* et *P*. kl. *esculentus,* et au système P-G dans le sud et le sud-ouest (jusqu'au sud de la Vendée ?) pour dénommer les populations de grenouilles vertes rassemblant des *P. perezi* et des *P*. kl.*grafi.*

On parle aussi de synklepton pour désigner le couple de taxons *P.lessonae* et *P.*kl. *esculentus*, de même pour le couple *P. perezi* et *P*. kl. *grafi.*

# Le mécanisme de l'hybridogenèse*

Décrit pour la première fois chez des poissons du genre *Poeciliopsis*, ce sont les travaux d'élevage du chercheur polonais Leszek Berger dans les années 1960 qui ont permis d'identifier ce mécanisme reproductif bien particulier chez les grenouilles vertes, qui ne suit pas les lois de la génétique de Mendel.

L'hybride *P*. kl . *esculentus* est porteur du génome « *ridibundus* » et du génome « *lessonae* ». Alors qu'un hybride classique fabriquerait à la fois des gamètes portant le génotype « rieuse » et d'autres celui de « Lessona », *P.* kl. *esculentus* ne produit que des gamètes portant le génotype « rieuse », celui de « Lessona » étant éliminé lors de la gamétogenèse.

C'est en se reproduisant avec *P. lessonae* qu'il va récupérer le génome éliminé et engendrer à nouveau des hybrides. Dans ce système, l'hybride se maintient donc « au détriment » de l'espèce parente qui est présente, et est qualifié de « parasite génétique » de *P. lessonae* qui elle, se reproduit alors à perte puisqu'aucun individu de sa propre espèce ne naît de cette reproduction.

Pour ces hybrides particuliers, l'abréviation kl. signifie klepton, du grec *kleptês*, « voleur », faisant référence au « vol » de gènes par *P*. kl. *esculentus* à son partenaire sexuel *P. lessonae*. En effet, pour se maintenir, l'hybride se reproduit donc avec l'une des espèces parentales, respectivement *P. lessonae* pour *P*. kl. *esculentus* et *P. perezi* pour *P*. kl. *grafi,* dans un mécanisme dénommé sous le terme «hybridogenèse»*.

En théorie, le croisement entre deux hybrides donne des descendants *P. ridibundus* mais qui, selon plusieurs auteurs, ne sont pas viables.

Le mécanisme est similaire dans le cas de l'hybride *P*. kl. *grafi* chez qui le génome « *perezi* » est éliminé pour que seul, le génome « *ridibundus* » soit transmis pour reconstituer à nouveau un hybride lors d'un croisement avec *P. perezi.*

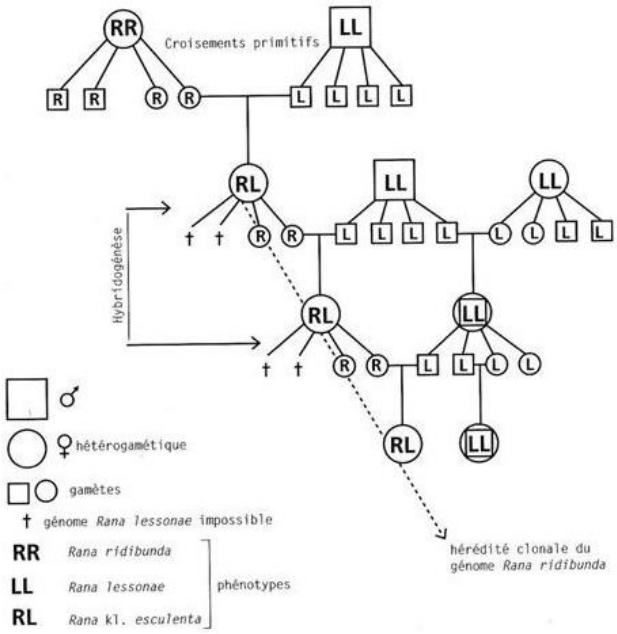



**Figure 2 :** schéma de la théorie de l'hybridogenèse : le cas de *Rana* kl *esculenta* (*Pelophylax* kl. *esculentus*) dans une région d'Autriche où *Rana ridibunda* (*Pelophylax ridibundus*) est absente (d'après Tunner, 1974 *in* ACEMAV coll., 2003)

** Le professeur A. Dubois a récemment proposé de dénommer plutôt cette forme de reproduction singulière par le terme « élasopoïèse » du fait des mécanismes de la gamétogenèse mis en jeu.*

Dans ce système, le génome « *ridibundus* » ne subit pas de recombinaison ni de réparation d'ADN car il est transmis de manière clonale de génération en génération d'hybrides. On considère donc que ce génome est porteur de nombreuses mutations délétères [*], qu'il est donc fortement dégradé et que la viabilité de ces hybrides est liée à l'apport du génome « *lessonae »* dans un cas et celui de « *perezi »* dans l'autre cas. Ceci expliquerait pourquoi le croisement entre deux hybrides n'est généralement pas viable.

Beaucoup de biologistes se sont interrogés sur l'intérêt à long terme de ce singulier système :

D'un côté, certains chercheurs en ont déduit que l'hybridogenèse avait été un « bon moyen » pour le génome *ridibundus* de coloniser un territoire beaucoup plus vaste que celui occupé naturellement par *P. ridibundus*, d'abord à travers *P*. kl. *esculentus* puis *P*. kl. *grafi.*

D'autres chercheurs ont considéré qu'il ne s'agit que d'une bizarrerie de la nature, un « cul de sac » évolutif puisque dans ce système reposant sur des hybridations anciennes, les génomes *ridibundus* transmis de manière clonale vont continuer à se dégrader au fil des générations jusqu'à leur disparition totale.

En fait, les nombreuses études des 20 dernières années sur les *Pelophylax* ont montré que la situation était encore beaucoup plus complexe.

De nouvelles découvertes ont montré qu'au moins pour *P*. kl. *esculentus*, l'hybridogenèse n'est pas systématique, ou pas totalement efficace, et que ce système était en train d'évoluer naturellement, allant vers ce qu'on pourrait appeler une certaine autonomie de l'hybride.

Dans certaines populations européennes et notamment en France, des hybrides triploïdes (avec trois jeux de chromosomes) ont été observés en mixité avec des hybrides diploïdes (deux jeux de chromosomes). Ces hybrides triploïdes portent deux génomes *lessonae* et un génome *ridibundus* et lors de la formation des cellules sexuelles, le phénomène d'hybridogenèse est inverse et c'est le génome *ridibundus* qui est éliminé lors de la phase de la fabrication des gamètes. De ce fait, lorsqu'un hybride triploïde et un hybride diploïde se croisent, le premier fournit le génome L et l'autre, le génome R, reconstituant ainsi à nouveau des hybrides. La population de *P*. kl. *esculentus* peut ainsi se maintenir en l'absence totale de l'espèce parentale *P. lessonae.*

De même, des cas d'introgressions génétiques (d'insertion d'un fragment d'ADN d'un génome dans l'autre [**]) témoignant de l'existence de recombinaisons génétiques ont été observés par plusieurs biologistes. Le génome *ridibundus* ne serait donc pas toujours transmis « clonalement ».

De plus, suite aux nombreuses introductions de grenouilles rieuses en Europe de l'Ouest provenant d'origines géographiques diverses, et donc, possédant des patrimoines génétiques très variés, très souvent, les individus issus de croisements entre hybrides sont des *P. ridibundus* tout à fait viables et fertiles. En France, les seules grenouilles rieuses autochtones seraient en limite de répartition dans les vallées du Rhin et du Rhône, tandis que toutes les autres, désormais largement réparties sur tout le territoire, résulteraient d'introductions depuis les années 1970, involontairement ou

** Mutations létales à l'état homozygote*

*** Cette incorporation de gènes d'une espèce dans le complexe génique d'une autre se produit à travers l'hybridation. Dans certains cas, ce flux de gènes interspécifiques peut survenir lors de la gamétogenèse chez un hybride, où il peut y avoir des phénomènes de recombinaisons génétiques et passage de fragments d'ADN d'un génome parental à l'autre. Ceux-ci ne sont pas détectés par les mécanismes de correction et sont intégrés dans le génome des descendants. Plusieurs générations d'introgressions répétées peuvent aboutir à de la spéciation, cas souvent observé chez les plantes.*

volontairement autour des grandes agglomérations ou dans des zones où des personnes ont tenté des expériences d'élevage de grenouilles vivantes pour la commercialisation des cuisses. Plusieurs pays ayant été mis à contribution (ex-Yougoslavie, Albanie, Turquie, Egypte,…), on range sous le vocable « Grenouille rieuse » plusieurs espèces d'origines différentes : *P. ridibundus* (Pallas, 1771) *sensu stricto* mais aussi *P. bedriagae* (Camerano, 1882) ou *P. kurtmuelleri* (Gayda, 1940).

D'une part, ces espèces, plus robustes et prolifiques que les espèces autochtones ont entraîné la régression des espèces autochtones par différents phénomènes : concurrence alimentaire et peut être sonore, cannibalisme, etc. et d'autre part, elles ont généré une véritable pollution génétique, en s'hybridant avec les autres espèces et en favorisant l'apparition de nouvelles grenouilles rieuses « néoformées ».

Enfin, les investigations dans le sud-ouest de la France ont montré que *P. lessonae* et *P. perezi* peuvent être localement en sympatrie et des hybrides existeraient entre ces deux espèces. Potentiellement, si des populations de *P. perezi* sont retrouvées dans le sud de la Vendée, on pourrait éventuellement s'interroger sur une telle opportunité d'échanges avec *P. lessonae* (rappelons que dans l'échantillonnage réalisé par C. Patrelle lors de sa thèse sur les *Pelophylax,* les individus capturés sur l'île d'Yeu ont été génétiquement déterminés comme des *P. lessonae*).

L'hybridogenèse est donc un mode de reproduction complexe et qui ne semble pas être toujours totalement efficace tant des exceptions sont fréquemment observées.

# La répartition connue des taxons

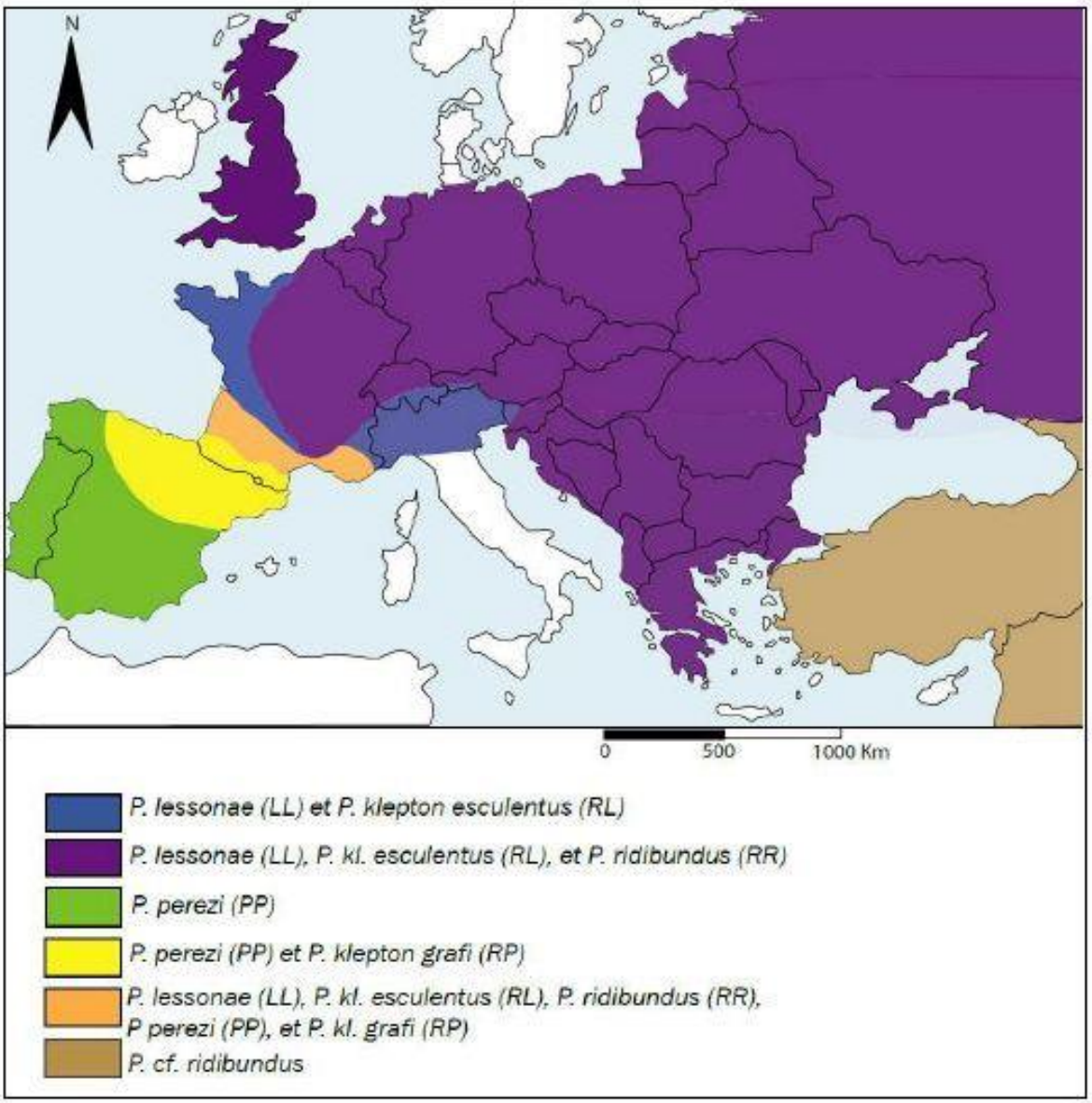



**Figure 3 :** répartition des taxons de Grenouilles vertes en Europe (Patrelle, 2010)

On peut d'ores et déjà remarquer qu'en ce qui concerne l'ouest de la France, l'aire de répartition de *P. ridibundus* est plus importante sur notre côte Atlantique, du fait de son expansion rapide et récente.

# Les critères d'identification

Compte tenu de l'extrême complexité de la situation génétique concernant les *Pelophylax* et de la très grande variabilité individuelle au sein d'un même taxon, il est rare pour un individu donné que tous les critères correspondent exactement à ceux qui sont donnés dans les guides de détermination.

Les commentaires écrits pour chaque critère sont ceux qui figurent dans les principaux guides actuels et ils sont assortis de photos toutes prises en Pays de la Loire (à l'exception de *P.* kl. *grafi*) ce qui permet de relativiser quelque peu l'évidence de certains d'entre eux. Avec l'expérience et la comparaison entre de nombreux individus, les critères deviennent plus facilement utilisables.

Il s'agit donc pour les observateurs de rassembler un faisceau de critères convergents auquel il sera indispensable d'ajouter des enregistrements sonores.

Sans se décourager, il faut accepter l'idée qu'il restera une marge d'erreur, notamment en présence d'hybrides triploïdes dont les phénotypes sont très proches de l'une des espèces parentes. Seules, les analyses génétiques permettent de déterminer avec plus de certitude les taxons et dans le cadre de l'atlas, il faut s'attendre à une marge d'incertitude pour un certain nombre d'individus et le recours obligatoire à des avis d'experts.

## *Les habitats de prédilection*

**Nota** : si dans les ouvrages, les biotopes préférentiels sont donnés pour chaque taxon, il convient de relativiser ce critère.

D'une part la destruction de très nombreuses mares et marais et la présence d'écrevisses nord-américaines ont obligé beaucoup d'amphibiens dont les grenouilles vertes à se réfugier dans les zones aquatiques encore disponibles, et qui ne correspondent pas à leur *preferendum* écologique – en étant pessimistes, on peut même penser que de ce fait, certaines populations évoluent à plus ou moins long terme vers une extinction locale, faute de biotopes satisfaisants.

D'autre part, la forte valence écologique des hybrides tels que *P.* kl.*esculentus* les amènent à pouvoir occuper tous types de milieux.

Compte tenu de l'importance de la présence humaine dans une région telle que la notre, on peut simplement supposer que les espèces qui recherchent les sites les moins anthropisés telles que *P. lessonae* et *P. perezi* sont défavorisées par rapport aux autres taxons qui s'accommodent mieux des modifications des milieux (jusqu'à une certaine limite, certes !), ce qui explique leur classement dans les listes rouges nationales, voire régionales.

### *P. lessonae*

Mares de forêt, tourbières, queues d'étang, mares de bocage, vieux boisements humides, milieux aquatiques isolés au sein de grands marais. En cohabitation avec *P.* kl. *esculentus (*système LE fréquent), cette grenouille se tient plutôt dans les parties les moins profondes ou les plus riches en végétation, où l'eau est stagnante, faiblement oxygénée avec un fond vaseux, ce qui ne rend pas toujours aisée sa détection rapide.

### *P. ridibundus*

Vallées alluviales, plans d'eau, réserves artificielles, bord de rivières et de fleuves (par ex. : occupation des bras morts de la Loire). Dans la littérature, il est indiqué que cette espèce délaisse les marais peu profonds et envahis de végétation mais force est constater que dans le Marais breton, elle est en forte expansion depuis plusieurs années et quelques individus peuvent également s'installer dans des mares, en compagnie des autres taxons. On la retrouve dans les eaux pouvant être agitées, qui peuvent être fortement oxygénées, avec un substrat pouvant être gravillonneux (type rivières, fleuves).

### *P.* kl. *esculentus*

Tous types de milieux aquatiques, même très anthropisés. Sa nature hybride lui donne une grande faculté d'adaptation et la possibilité d'occuper tous les milieux recherchés par les deux espèces parentes.

### *P. perezi*

Marais envahis de végétation aquatique, roselières, mares et dans le sud de la France : rizières, petits ruisseaux et canaux envahis de végétation.

Comme dans le cas de *P. lessonae*, en présence d'autres taxons, elles se réfugient dans les zones les moins profondes et les plus envahies de végétation aquatique, ce qui ne facilite pas non plus sa détection.

### *P.* kl. *grafi*

Les auteurs parlent d'une écologie proche de celle de *P. perezi*, avec une prédilection pour les marais peu profonds. En région méditerranéenne, elle est également notée dans les mares isolées dans la garrigue et les cours d'eau. Compte tenu du manque de recherche sur la façade atlantique et d'une grande possibilité de confusion avec *P. ridibundus*, on ne sait rien de ce taxon dans notre région. C'est la raison pour laquelle, au moins sur toute la façade maritime vendéenne, il est important d'appliquer le protocole photographique et les relevés d'ADN pour des grenouilles identifiées a priori comme des *P. ridibundus.*

## *L'allure générale*

Remarque concernant tous les taxons : **le critère de la couleur est à relativiser** car, d'une part, pour une espèce donnée, ces grenouilles présentent une très grande diversité de couleurs de robe au sein d'une même population, et d'autre part, elles ont la capacité de changer de couleur très rapidement selon de multiples facteurs : climatiques, période de la reproduction ou non, jour ou nuit, stress.

D'une manière générale, en début de printemps, lorsque qu'il fait encore froid et très humide, les grenouilles ont tendance à être très sombres (certains non initiés peuvent penser qu'il ne s'agit pas

de « grenouilles vertes », quoiqu'en présence d'une rayure verte au milieu du dos, le doute n'est plus permis). Puis, avec l'augmentation de la chaleur et la diminution de l'humidité, la robe de la plupart des individus va nettement s'éclaircir pour donner les couleurs caractéristiques chez ces grenouilles.

Ce changement de couleur peut être spectaculaire, sans doute à mettre en lien avec le stress de la capture (voir les photos à suivre)

*P.* kl. *esculentus* en liberté…

…même individu après sa manipulation

## *P. lessonae*

Taille comprise entre 5 cm (mâle) et 8 cm (femelle), avec pattes postérieures courtes et peu puissantes. Robe verte à vert-jaune, avec ou sans macules sombres et généralement une ligne vertébrale verte. Dans notre région, on constate également la présence d'une couleur bronze à l'arrière du corps et le long des bourrelets dorso-latéraux. Taches irrégulières sombres sur le dos et formant des bandes sur les flancs. Museau court et pointu.

## *P. ridibundus*

Taille comprise entre 8 et 13 cm, avec pattes postérieures longues et puissantes. Robe extrêmement variable allant du vert au brun, avec ou sans une ligne vertébrale verte. Museau arrondi à assez pointu. Tête aussi large que longue. Peau souvent très pustuleuse.

## *P.* kl. *esculentus*

Morphologie intermédiaire entre celle de *P. Lessonae* et celle de *P. ridibundus*. Aspect général élancé. Taille comprise entre 10 cm (mâle) et 12 cm (femelle), avec pattes postérieures de tailles variables, plus ou moins puissantes. Coloration assez proche de celle de *P. lessonae*. Robe verte ponctuée de taches noires, parfois brune à l'arrière et sur le dos, avec généralement une bande vertébrale verte. Peau dorsale lisse à peu pustuleuse.

À noter que dans le cas d'un individu triploïde LLR, le phénotype est alors très proche de celui de *P. lessonae*, ce qui peut entraîner des confusions.

## *P. perezi*

Taille comprise entre 5 cm (mâle) et 7 cm (femelle), avec pattes postérieures assez courtes. Grenouille assez élancée avec un museau court et pointu. Robe extrêmement variable : verte, brune ou bronze. Peau plus ou moins pustuleuse.

En Espagne, on rencontre des individus d'une plus grande taille mais dans nos régions, il s'agit plutôt de petites grenouilles d'une taille similaire à *P. lessonae.*

## *P.* kl. *grafi*

Grenouille difficile à distinguer de ses deux espèces parentes car de morphologie intermédiaire. Taille comprise entre 8 et 12 cm, avec pattes postérieures de dimensions variables, plus ou moins puissantes. Robe extrêmement variable mais plutôt semblable à celle de *P. ridibundus*.

# *La couleur de l'intérieur des cuisses et des flancs*

## *P. lessonae*

Marbré de sombre ou de noir sur fond jaune franc, orangé ou vert clair

## *P. ridibundus*

Marbré de sombre ou noir sur fond blanc, gris ou vert-olivâtre (pas de jaune)

## *P.* kl. *esculentus*

Marbré de sombre ou de noir, sur fond jaune, vert clair, blanc ou gris

## *P. perezi*

Marbré de sombre ou de noir sur fond blanc, gris ou vert (pas de jaune)

## *P.* kl. *grafi*

Marbré de noir sur fond blanc, gris ou vert (pas de jaune)

# *Le tubercule métatarsien*

La taille du tubercule métatarsien peut constituer un indice sur les mœurs des espèces : haut et dur pour une espèce relativement terrestre et fouisseuses telle que *P. lessonae*, bas et mou pour une espèce très aquatique telle que *P. ridibundus*, et intermédiaire pour l'hybride *P.* kl. *esculentus*.

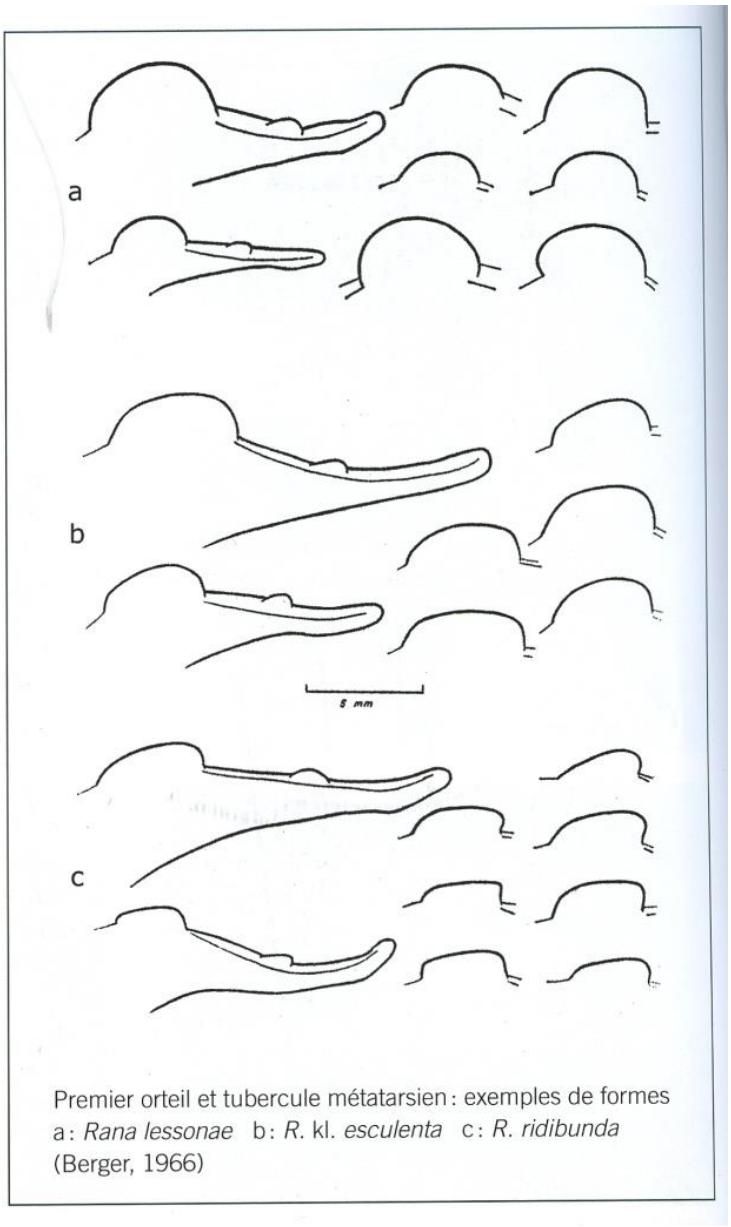



**Figure 4 :** premier orteil et tubercule métatarsien (Berger, in Jacob *et al.*, 2007)

## *P. lessonae*

De couleur uniforme, grand et symétrique, en forme de demi-cercle. Le tubercule est dur.

## *P. ridibundus*

Bas et asymétrique. Certains auteurs parlent de la forme d'un petit boudin ou d'un grain de riz. D'autres auteurs indiquent que ce tubercule est mou.

## *P.* kl. *esculentus*

Moyen, asymétrique, avec le côté le plus haut vers l'orteil, de couleur grisâtre ou bicolore. Chez les individus triploïdes avec deux génomes de lessona, ce tubercule peut être haut.

## *P. perezi*

Bas, en forme de triangle aplati, bicolore ou noirâtre.

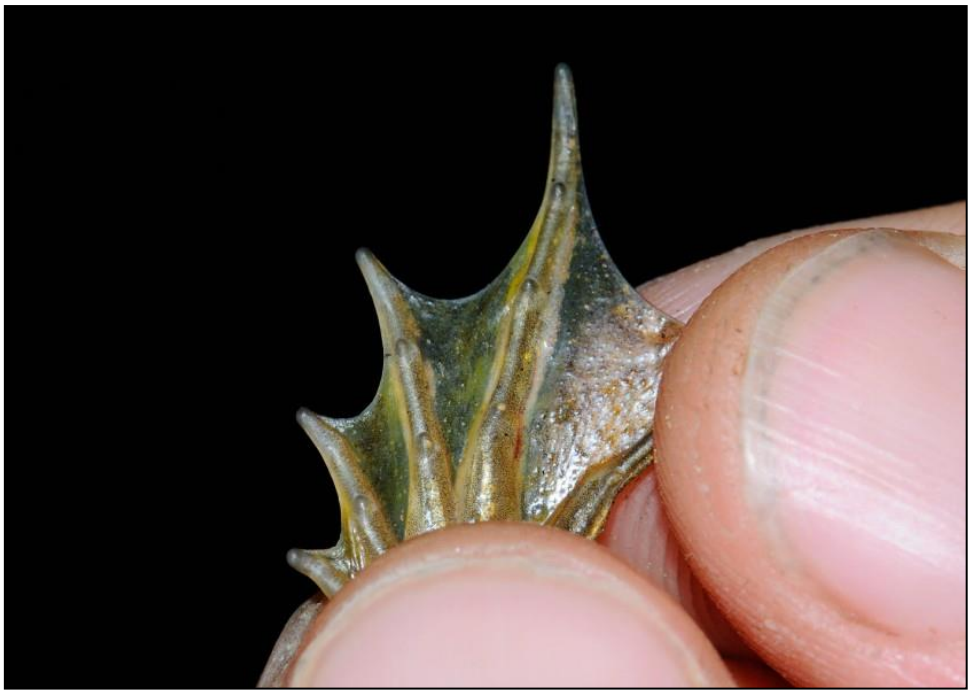
## *P.* kl. *grafi*

Légèrement plus haut que celui de P. perezi, parfois asymétrique. Bicolore ou noirâtre.

# *La palmure des pattes arrières*

## *P. lessonae*

Relativement faible, moyennement à très échancrée.



## *P. ridibundus*

Importante, moyennement à très peu échancrée, atteignant l'extrémité du 4e orteil. Etirée, la palmure présente un bord peu concave.

## *P.* kl. *esculentus*

Assez développée, à échancrure variable pouvant atteindre l'extrémité du 4e orteil.

## *P. perezi*

Moyenne à peu développée, moyennement à très échancrée, atteignant la base de l'avant-dernière phalange du 4e orteil.

## *P.* kl. *grafi*

Moyennement à bien développée, moyennement échancrée, atteignant rarement l'extrémité du 4e orteil, réduite par rapport à celle de *P. ridibundus.*

# *Les dents vomériennes*

Les dents vomériennes sont une série de petites dents dirigées vers l'arrière du palais afin d'empêcher les proies vivantes de sortir de la bouche. Le terme le plus exact est « crêtes des dents vomériennes » car ces dernières reposent sur deux petites crêtes osseuses qui donnent sa forme globale à l'ensemble.

## *P. lessonae*

Arrondies et écartées l'une de l'autre, petites, presque rondes.

## *P. ridibundus*

Allongées, étirées transversalement, peu écartées et pouvant être presqu'en contact, formant un V plus ou moins ouvert.

## *P.* kl. *esculentus*

Ovales et assez espacées l'une de l'autre, mais en général plus allongées et plus rapprochées que chez *P. Lessonae.*

## *P. perezi*

Ovales et bien écartées l'une de l'autre.

## *P.* kl. *grafi*

Allongées et en contact ou presque (pas flagrant sur la photo), formant un V ouvert.

# *La couleur des sacs vocaux du mâle*

Attention, l'éclairage ou l'utilisation d'un flash modifie la perception de la couleur des sacs vocaux – ceux-ci doivent être observés lorsqu'ils sont bien gonflés (l'idéal étant l'observation des chorus de jour aux jumelles).

## *P. lessonae*

Blanc pur (parfois légèrement rosés du fait de leur transparence).

## *P. ridibundus*

Gris foncé à noirâtre

## *P.* kl. *esculentus*

Blanchâtre à gris

## *P. perezi*

Gris foncé à noirâtre

## *P.* kl. *grafi*

Gris foncé à noirâtre

(Pas de photo disponible)

# *La couleur des callosités nuptiales sur les pouces du mâle*

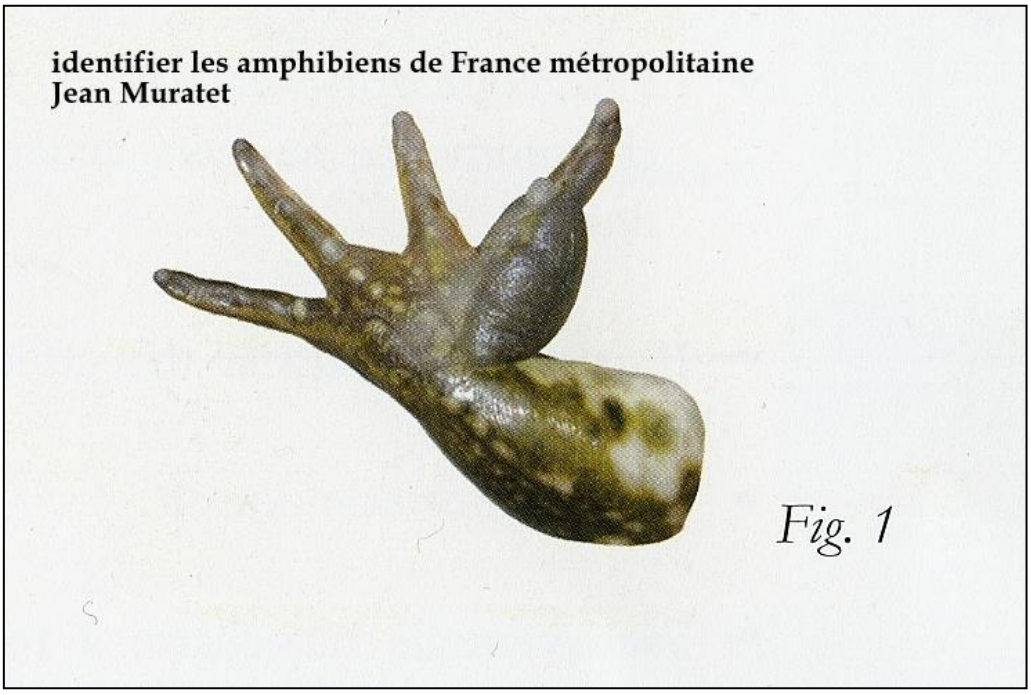
Attention, les callosités nuptiales doivent être observées pendant la période de reproduction.

## *P. lessonae*

Gris clair à couleur chair.

## *P. ridibundus*

Gris foncé à noirâtre.

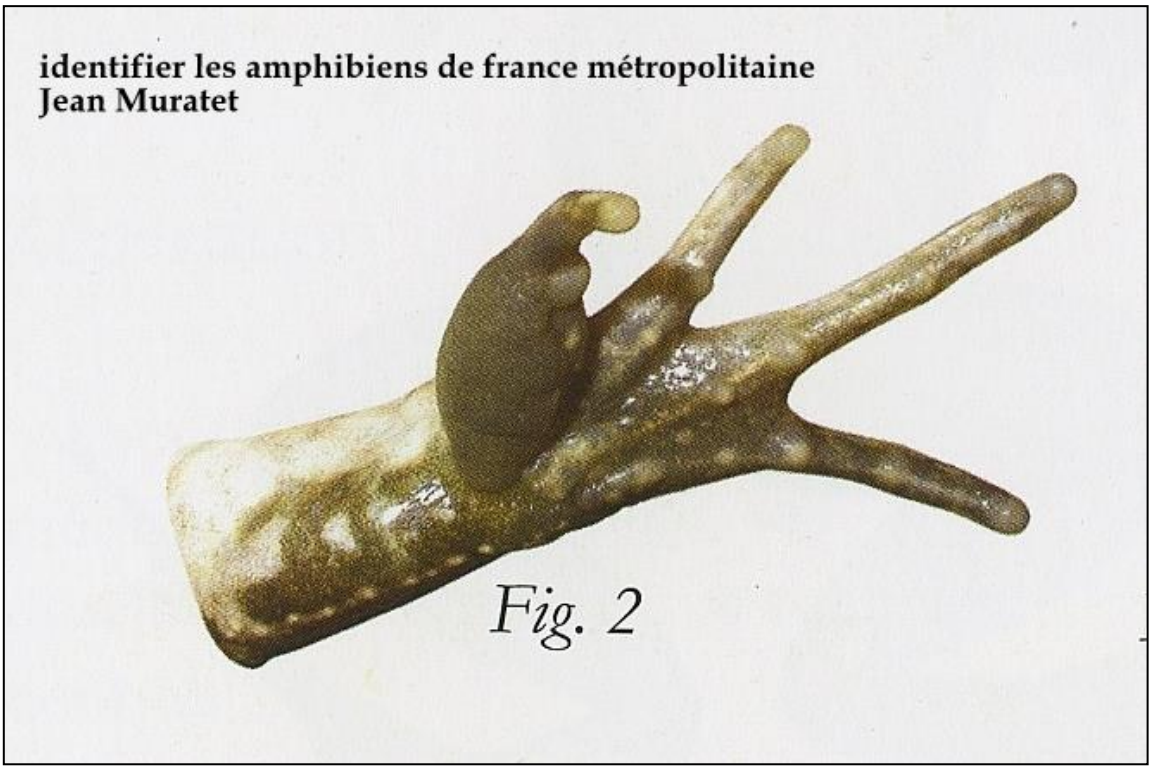


## *P.* kl. *esculentus*

Gris plus ou moins sombre.

## *P. perezi*

Gris foncé.



***P.* kl. *grafi***

Gris foncé.

# *La couleur de l'iris*

**L'observateur ne peut se servir de ce critère que de jour** car de nuit, lorsque la pupille est dilatée, il est difficile de juger de la couleur de l'iris. De plus, les photos en notre possession montrent qu'il existe une grande variabilité entre les populations et même entre les individus selon le sexe et la période de l'année.

Pour être le plus précis possible sur ce critère délicat, les descriptifs reprennent *in extenso* les textes du guide « Identifier les amphibiens de France métropolitaine » de J. Muratet et ceux du guide « Les amphibiens de France, Belgique et Luxembourg » de l'ACEMAV.

On remarquera toutefois que les termes utilisés sont souvent les mêmes quelles que soient les espèces.

## *P. lessonae*

Dominante jaune chez les mâles, ponctué de noir et de jaune en proportions variables chez les femelles (J. Muratet).

Plus ou moins uniforme, doré souvent peu mélangé de noir. Iris des mâles plus doré en période de reproduction (ACEMAV).

## *P. ridibundus*

Ponctué de noir et de jaune, le noir est dominant (J. Muratet).

Plus ou moins uniforme, jaunâtre à bronzé, souvent fortement mélangé de noir (ACEMAV).

## *P.* kl. *esculentus*

Ponctué de noir et de jaune en proportions variables (J. Muratet).

Plus ou moins uniforme, mélangé de noir et d'or. Relativement pigmenté de jaune chez le mâle reproducteur (ACEMAV).

## *P. perezi*

Ponctué de noir et de jaune en proportions variables (J. Muratet).

Plus ou moins uniforme mélangé de noir et d'or (ACEMAV).

## *P.* kl. *grafi*

Ponctué de noir et de jaune en proportions variables (J.Muratet).

Iris plus ou moins uniforme, mélangé de noir et d'or (ACEMAV).

# *Les émissions sonores*

Avec un peu d'expérience, **les chants nuptiaux des mâles en période de reproduction s'avèrent être un très bon critère de différenciation**, d'autant plus efficace si on peut les enregistrer correctement pour les traduire ensuite visuellement sous forme de spectrogramme et d'oscillogramme.

Il faut parfois être patient car seules, les phrases longues constituent vraiment les chants nuptiaux typiques des mâles d'une espèce et non pas tous les petits cris de contact ou cris territoriaux qui sont régulièrement émis et que certains auteurs traduisent par « kwac ». Il existe d'ailleurs toute une gamme d'émissions sonores qui mériteraient d'être mieux étudiées : cris de détresse, cris du mâle saisi par erreur par un autre mâle, etc….

Les *Pelophylax* peuvent chanter en pleine journée ensoleillée ou de nuit lorsqu'il fait assez chaud.

Attention, la durée, l'intensité et la modulation des chants sont influencées par la température extérieure et le degré d'excitation de l'animal.

Les descriptifs qui suivent sont assez variés et parfois divergents car ils sont issus de plusieurs ouvrages. Les allusions à des chants ou des cris d'oiseaux ont été retirées car jugées peu pertinentes.

Dans ce domaine de l'acoustique, au-delà des descriptions qui ont toujours une part de subjectivité de la part de leurs auteurs, le mieux est d'écouter les CD (ou les chants disponibles sur le site Groupe herpéto) et d'aller sur le terrain pour s'initier avec des connaisseurs.

## *P. lessonae*

Sorte de grésillement très rapide, ressemblant au bruit que l'on peut faire en raclant les dents d'un peigne. Les phrases sont irrégulières et souvent assez longues.

Chant peu puissant, série d'appels grinçants sur 1,5 seconde avec 30 à 45 notes par seconde. Les mâles forment des cœurs (5 à 10 mâles par m²).

Grésillement soutenu et modulé, lancé par vagues successives, et parfois entrecoupé de coassements proches de ceux de la Grenouille rieuse.

Chant continu, assez long, un grésillement presque uniforme qui croît en intensité au début.

Trille monocorde et monotone, sans modulation de l'intensité, de faible énergie.

« Aouwack… aouwack…aouack » composé d'une succession de coassements ronflés, pouvant durer jusqu'à 1,5 seconde chacun. Coassements individuels moins résonnants et plus homogènes et ronronnés que chez *P. ridibundus*, et se terminant plus fort.

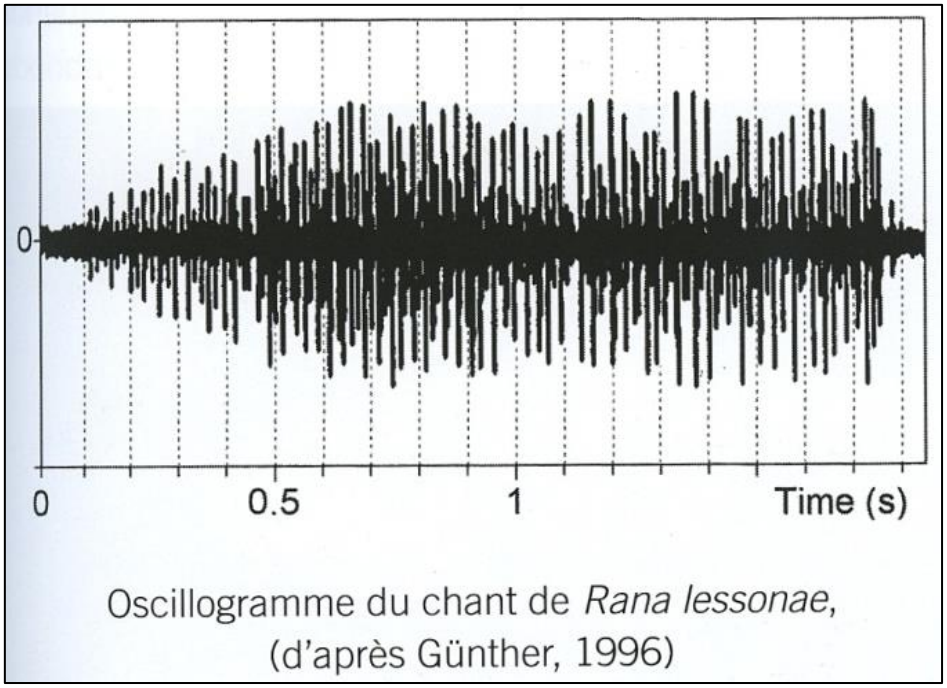



**Figure 5 :** oscillogramme du chant de *Pelophylax lessonae* (Jacob *et al.*, 2007)

## *P. ridibundus*

C'est le chant le plus facile à reconnaître et à mémoriser car ce groupe d'espèces porte bien son nom.

Rire au rythme assez lent de 4 syllabes « kac-kac-kac-kac » allant parfois jusqu'à 6 ou 10 syllabes éventuellement.

Puissant chant d'appel qui consiste en des séries de rires qui sonnent comme « ké…ké », 10 notes émises par seconde. Les chants durent entre 0,5 à 1,7 seconde.

Rire ou ricanement nasillard interprété par Donald Duck.

Ricanement puissant, par groupe de 4 à 6 notes, formant un « hein hein HEIN HEIN hein ».

Grande variété de coassements et ricanements raisonnants – dont certains pouvant être retranscrits comme un « bre-ke-ke-ke-ke-ke-kek » vigoureux et répété ; également un « pink-pink » métallique et « croax-croax ».

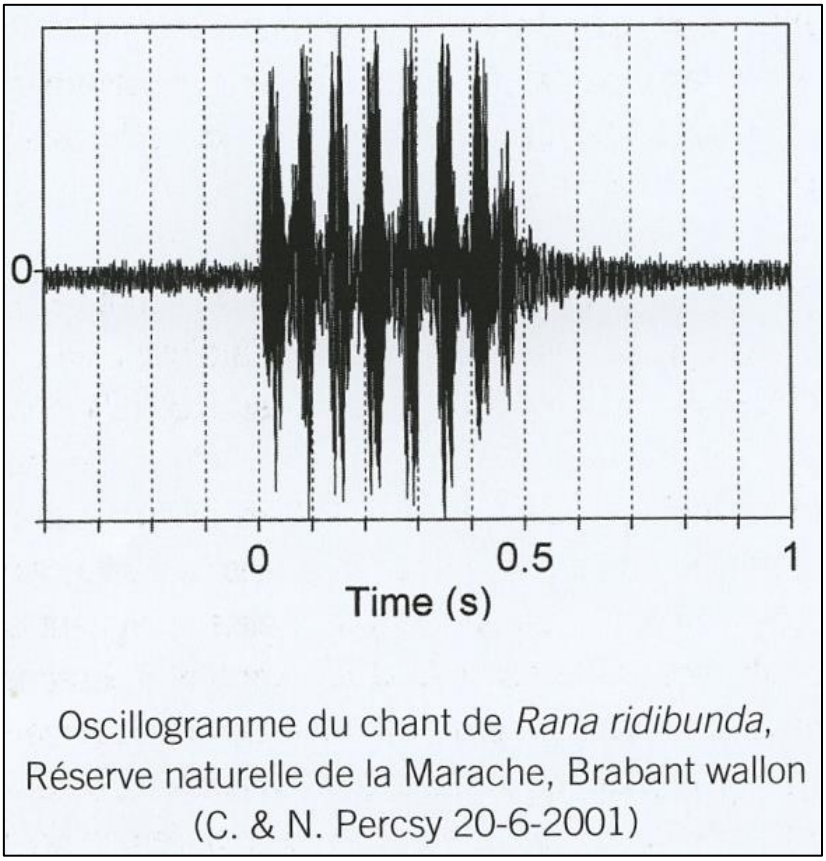



**Figure 6 :** oscillogramme du chant de *Pelophylax ridibundus* (Jacob *et al.,* 2007)

## *P.* kl. *esculentus*

La distinction avec *P. lessonae* peut être difficile, d'autant plus que dans le cas d'individus triploïdes, le chant peut ressembler énormément à celui de *P. lessonae*. De plus, dans la plupart des cas, les deux espèces cohabitent dans les mêmes mares.

Le recours à la représentation sur un oscillogramme s'avère très utile.

Sorte de raclement un peu descendant. Caractéristique stable de l'espèce : phrase composée de motifs identiques faits de notes triples.

Chant grinçant de type ronflement pouvant être décrit comme « re…re…re.. » d'une durée de 1,5 seconde, avec 20 à 30 notes.

Chant intermédiaire entre les espèces parentales *P.lessonae* et *P. ridibundus*.

Roulade plus ou moins soutenue dans le temps et modulée : l'amplitude croît, se maintient, puis chute brusquement.

Trille d'intensité modulée, montant en décibels dans les deux premiers tiers de la strophe et descendant dans le dernier tiers. Chant de forte énergie.

« Reh…reh…reh » en forme de grognement, chaque cris pouvant durer jusqu'à 1,5 seconde.

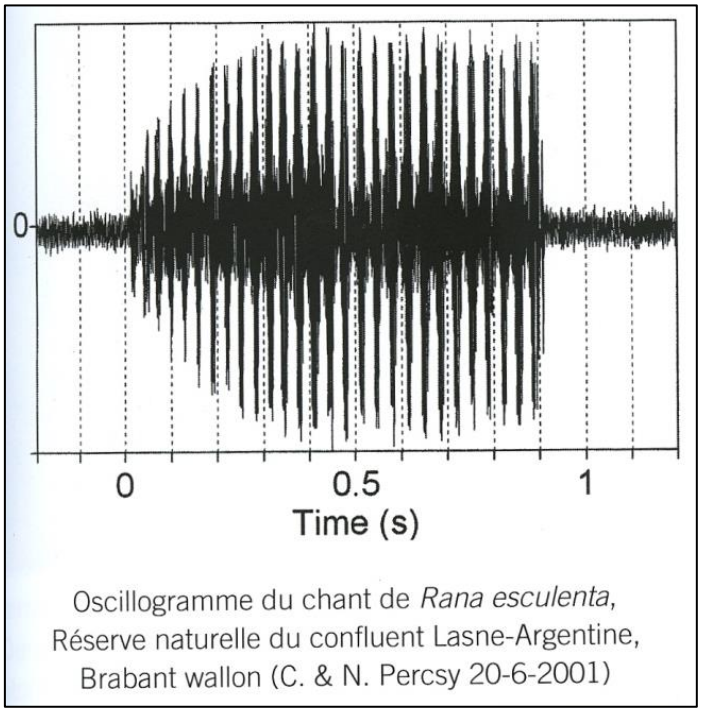



**Figure 7 :** oscillogramme du chant de *Pelophylax* kl. *esculentus* (Jacob *et al.*, 2007)

## *P. perezi*

Assez proche de celui de *P*. kl. *esculentus* ( ?) mais en un peu plus puissant.

Très proche de celui de *P. lessonae* mais plus modulé et plus claquant.

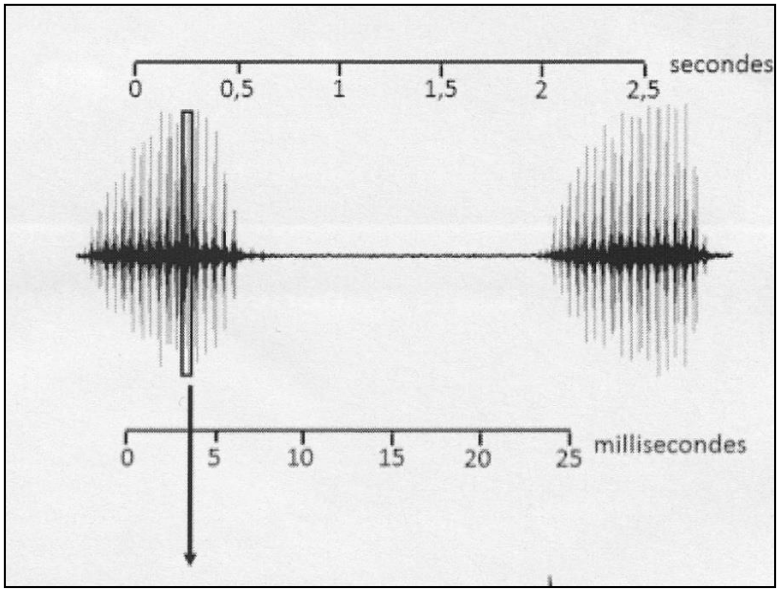



**Figure 8 :** Oscillogramme *Pelophylax perezi* (Evrard *et al.*, 2015)

## *P.* kl. *grafi*

La détermination du chant s'avère délicate et requiert l'avis de spécialistes.

Chant intermédiaire entre ceux des deux espèces parentes : plus rapide que celui de *P. ridibundus* mais plus lent que celui de *P. perezi.*

Proche de *P. ridibundus*, avec des pauses entre les notes plus longues que chez *P. perezi.*

Pauses entre les coassements plus longues que chez *P. ridibundus.*

# *Autres critères utilisés*

Différents auteurs mettent en avant d'autres critères pour différencier les taxons et on peut toujours les utiliser comme indices supplémentaires bien que la variabilité morphologique des individus d'une même espèce ne facilite pas toujours leur utilisation.

## La longueur des pattes

Partant du principe que selon leurs mœurs plutôt aquatiques ou parfois terrestres, les différents taxons présentent des pattes postérieures plus ou moins longues, marquant ainsi leur faculté à être de bonnes nageuses.

Avec les animaux en main, deux tests sont possibles.

Soit le **« test de Berger »** qui consiste à observer si les talons se touchent ou non lorsque les fémurs sont dans le même axe. Selon nous, ce test est assez difficile, voire très laborieux à faire dans de bonnes conditions sur le terrain avec des grenouilles bien vigoureuses !

De plus, à notre connaissance, les auteurs n'ont pas fait état de l'utilisation de ce critère concernant le système P–G.

**Test de Berger**, d'après BERGER 1973, position des talons lorsque les fémurs sont dans le même axe. De gauche à droite : *Pelophylax lessonae*, les talons sont nettement séparés ; *Pelophylax* kl. *esculentus*, les talons se touchent ; *Pelophylax ridibundus*, les talons se recouvrent largement.

**Figure 9 :** test de Berger (Grosselet *et al.*, 2011)

**Figure 10 :** Test de Berger sur *P. ridibundus*

Soit le « **test de la danseuse** » utilisé comme critère de différenciation entre *R. dalmatina* et *R. temporaria*, et qui consiste à ramener délicatement une des pattes arrière vers le museau en prenant bien soin de ne pas tordre la colonne vertébrale, et ce, afin de vérifier si la position du talon par rapport à l'œil et au museau.

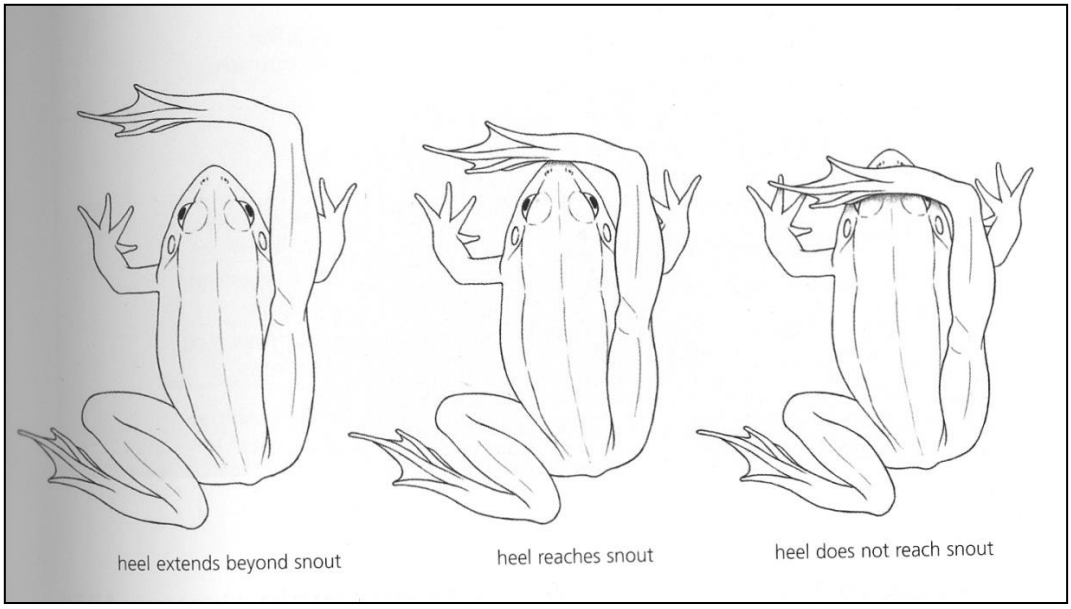



**Figure 11 :** test de la danseuse (Speybroeck *et al.*, 2016)

**Figure 12 :** Test de la danseuse sur *P.* kl. *esculentus*

### *P. lessonae*
Atteint juste l'œil.

### *P. ridibundus*
Dépasse généralement le museau.

### *P.*kl. *esculentus*
Dépasse l'œil et atteint le museau.

### *P. perezi*
Dépasse l'œil et atteint le museau.

### *P.* kl. *grafi*
Dépasse généralement le museau.

## *L'aspect de la peau*

Ici aussi, un critère difficile à apprécier selon les individus et l'époque de la capture.

### *P. lessonae*

Assez lisse.

### *P. ridibundus*

Assez rugueuse.

### *P.* kl. *esculentus*

Lisse à légèrement rugueuse.

### *P. perezi*

Lisse à légèrement rugueuse.

### *P.* kl. *grafi*

Légèrement rugueuse à rugueuse.

On ne peut que constater que les termes utilisés sont assez subjectifs et que c'est à chacun d'entre nous d'acquérir sa propre expérience.

## *Les sécrétions de la peau et leurs odeurs*

Lorsque les amphibiens sont stressés par leur capture, ils peuvent être amenés à émettre par les glandes de leur peau du mucus mélangé à du venin plus ou moins irritant.

Certains auteurs y reconnaissent même des odeurs spécifiques.

*P. ridibundus* semble avoir des sécrétions cutanées plus importantes et plus irritantes que *P. lessonae* et *P*. kl. e*sculentus.*

Pas d'informations disponibles à ce sujet concernant *P. perezi* et *P.* kl. *grafi.*

# Résumé des critères morphologiques pour les différentes espèces

| | *P. lessonae* | *P. ridibundus* | *P.* kl. *esculentus* | *P. perezi* | *P.* kl. *grafi* |
|---|---|---|---|---|---|
| **Chant** **(extraits disponibles sur le site du Groupe herpéto)** | Long (plus de 20 notes) et monotone, monocorde. Non modulé et de faible énergie. | Ricanement de 6 à 10 notes. Très caractéristique. | Assez long (plus de 15 notes) et modulé, plus énergique que *P. lessonae.* L'amplitude croît, se maintient puis chute brusquement. | Plus de 10 notes énergiques et saccadées. Assez proche de *P. lessonae* mais plus modulé. | Détermination délicate. Chant intermédiaire entre les 2 espèces parentes. Plus rapide que celui de *P. ridibundus* mais plus lent que celui de *P. perezi.* |
| **Arrière des cuisses** | Marbré de sombre ou de noir sur fond jaune franc ou vert, voire orangé. | Fond blanc, gris ou vert-olivâtre (pas de jaune) avec marbrures sombres, olivâtres ou noires. | Fond jaune ou vert-clair blanc ou gris avec marbrures sombres ou noires. | Fond blanc, gris ou vert (pas de jaune) avec marbrures sombres, olivâtres ou noires. | Idem *perezi* (pas de jaune). |
| **Test du talon en avant** | Il atteint juste l'œil | Il dépasse le museau | Il atteint le museau | Il dépasse généralement le museau | Il dépasse généralement le museau |
| **Aine** | Idem arrière des cuisses (sauf mâles en période de reproduction). | Idem arrière des cuisses (jamais de jaune). | Idem arrière des cuisses. | Idem arrière des cuisses (jamais de jaune). | Idem arrière des cuisses (jamais de jaune). |
| **Tubercule métatarsien** | Dur, grand et haut, de couleur unie. Symétrique, en forme de demi-lune. | En forme de grain de riz ou de trapèze aplati, mou, parfois asymétrique comme *esculentus*. | Assez grand et dur, asymétrique et souvent bicolore. | Assez petit, plat et dur, parfois asymétrique. Bicolore ou noirâtre. | Moyen, en forme de triangle aplati. Bicolore ou noirâtre. |
| **Palmure** | Faible et très nettement échancrée. | Très développée, remonte très haut sur les orteils, très peu échancrée. | Moyenne et plus ou moins échancrée. | Moyenne et assez échancrée. | Assez bien développée et peu échancrée, elle remonte assez haut. |
| **Sacs vocaux** | Blancs pur parfois légèrement rosés. | Gris foncés à noirs. | Blancs à gris clairs. | Gris foncés à noirs. | Gris foncés à noirs. |
| **Callosités nuptiales** (en période nuptiale) | Couleur chair. | Gris foncé à noires. | Gris plus ou moins foncé. | Idem *ridibundus* | Idem *ridibundus*. |
| **Dents vomériennes** | Arrondies et bien espacées. Petites, presque rondes | Allongées transversalement et presque en contact. V plus ou moins ouvert. | Ovales et relativement espacées. | Ovales et assez espacées. | Allongées transversalement et bien rapprochées. V ouvert. |

# Conclusion

Comme nous pouvons le constater, ce groupe d'espèces et d'hybrides n'a pas fini de nous étonner au fur et à mesure des progrès de la recherche, autant en laboratoire que sur le terrain.

Ce n'est pas pour rien que des herpétologues parlent du « complexe des grenouilles vertes » !

On peut constater également qu'il existe un bon nombre de critères de différenciation, même si, sur le terrain, il existera toujours des animaux de détermination difficile, voire impossible sans le recours à des tests ADN, du fait de l'extrême variabilité des phénotypes au sein d'un même taxon et en raison des phénomènes d'hybridogenèse et d'introgressions.

Avec le protocole *Pelophylax* qui vous est proposé dans le cadre de l'atlas régional, vous pouvez participer très concrètement au développement des connaissances en rassemblant des photos et des enregistrements afin d'aboutir, éventuellement avec l'aide de spécialistes, à des déterminations aussi fiables que possible.

Par l'expérience, nous savons que pour un animal, un faisceau de critères va converger tandis qu'un ou deux autres vont être plutôt divergents : cela ne doit pas nous décourager car si on y ajoute de bons enregistrements, on devrait obtenir des résultats qui constitueront un véritable progrès non seulement, pour l'atlas proprement dit, mais également par la suite, pour prévoir éventuellement des mesures de protection des habitats pour des espèces fragiles telles que la Grenouille de Lessona et, rêvons un peu, la Grenouille de Pérez.

Sur le site, avec l'aimable autorisation de la Société Herpétologique de France, nous mettons également à votre disposition un PDF de l'article passionnant de nos collègues belges, Ch. et N. Percsy, relatif à la confrontation des critères d'identification des grenouilles vertes en Wallonie avec des tests ADN, article paru dans le bulletin n° 147 de la SHF.

Les chants des 4 taxons potentiellement présents dans les Pays de la Loire sont également disponibles sur le site Internet du Groupe herpétologique. Enfin, comme nous l'avions évoqué lors du stage du 27 juin 2015 au Gâvre (44) avec la participation du spécialiste Pierre André Crochet, nous sommes tout à fait disponibles pour animer un petit groupe « *Pelophylax* » afin d'aider et de former les plus passionnés et se donner une chance d'obtenir des résultats « solides » sur l'ensemble des cinq départements.

Alors, lisez bien le protocole que nous vous proposons dans un second document puis…

A vos épuisettes, vos lampes, vos bottes, votre appareil photo et votre enregistreur, et bonnes recherches pour la saison 2017 !

N'hésitez pas à nous contacter et nous faire part de vos remarques et interrogations via la liste de discussion (herpetopdl@gmail.com).

# Ressources bibliographiques utilisées


ACEMAV (coll.), DUGUET R. & MELKI F., 2003. *Les Amphibiens de France, Belgique et Luxembourg*. Éditions Biotope, coll. Parthénope, Mèze, 480 p.

ARNOLD N. & OVENDEN D., 2002. *Le guide herpeto*. Éd Delachaux et Niestlé, 288 p.

BARRIOZ M., COCHARD P.-O. & VOELTZEL V., 2015. *Amphibiens et Reptiles de Normandie*. Éd. URCPIE de Basse-Normandie, 287 p.

BERRONEAU M. (coord.), 2014. *Atlas des Amphibiens et Reptiles d'Aquitaine*. Cistude Nature, 256 p.

DUBOIS A. & OHLER A.M., 2010. *Évolution, extinction : le message des grenouilles*. Éditions Le Pommier, 212 p.

EVRARD P., MONTFORT D. & CROCHET P.-A., 2015. Découverte d'une population de Grenouille de Pérez (*Pelophylax perezi* (Seoane 1885)) au nord de la Loire (France). *Bull. Soc. Sc. Nat. Ouest Fr.*, 37 (2).

FROST, GRANT, FAIVOVICH, BAIN, HAAS, HADDAD, DE SÁ, CHANNING, WILKINSON, DONNELLAN, RAXWORTHY, CAMPBELL, BLOTTO, MOLER, DREWES, NUSSBAUM, LYNCH, GREEN & WHEELER, 2006. The amphibian tree of life. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 297 : 1-371.

GENIEZ P. & CHEYLAN M., 2012. *Les Amphibiens et les Reptiles du Languedoc-Roussillon et régions limitrophes. Atlas biogéographique*. Biotope & Muséum national d'Histoire naturelle, Mèze & Paris, 448 p.

GROSSELET O., GOURET L. & DUSOULIER F. (coord.), 2011. *Les Amphibiens et les Reptiles de la Loire Atlantique à l'aube du xxi^e^ siècle*. De mare en mare, 207 p.

JACOB J.-P., PERCSY C., DE WAVRIN H., GRAITSON E., KINET T., DENOËL M., PAQUAY M., PERCSY N. & REMACLE A., 2007. *Amphibiens et Reptiles de Wallonie*. Aves – Raînne et Centre de Recherche de la Nature, des Forêts et du Bois (MRW - DGRNE), Série «Faune - Flore - Habitats » n° 2, Namur. 384 p.

LE GARFF B. (coord.), 2014. Atlas des Amphibiens et des Reptiles de Bretagne et de Loire-Atlantique. *Penn ar Bed*, n°spécial 216-217-218.

LESCURE J. & DE MASSARY J.-Ch. (coord.), 2012. *Atlas des Amphibiens et Reptiles de France.* Éd. Biotope, Mèze, 272 p.

MURATET J., 2008. *Identifier les Amphibiens de France métropolitaine*. Éd. ECODIV, 291 p.

NÖLLERT A. & NÖLLERT Ch., 1992. *Guide des Amphibiens d'Europe*. Éd. Delachaux et Niestlé, 384 p.

PATRELLE C., 2010. *Les complexes d'hybridation chez les grenouilles vertes : identification, génétique, exigences écologiques, et capacités d'acclimatation*. Thèse de Doctorat de l'Université d'Angers, 232 p.

SPEYBROECK J., BEUKEMA W., BOK B. & DER VOORT J. V., 2016. *A field guide to the Amphibians and Reptiles of Britain and Europe*. Éd. Bloomsbury, 432 p.

THIRION J.-M. & EVRARD Ph., 2012. *Guide des Reptiles et Amphibiens de France.* Éd. Belin, 224 p.

## *CD chants d'Amphibiens*

ROCHÉ J.-C. *Au pays des grenouilles*.

ROCHÉ J.-C. *Crapauds et Grenouilles d'Europe* (supplément à NÖLLERT A. & NÖLLERT Ch., 1992. *Guide des Amphibiens d'Europe*. Éd. Delachaux et Niestlé, 384 p.)

*Guide sonore des Amphibiens de France, Belgique et Luxembourg* (supplément à ACEMAV (coll.), DUGUET R. & MELKI F., 2003. *Les Amphibiens de France, Belgique et Luxembourg*. Éditions Biotope, coll. Parthénope, Mèze, 480 p.)