

plus jeunes, vers 345 à 355 millions d'années. Ces résultats montrent que les basaltes et les argiles océaniques ont été enfouis à une cinquantaine de kilomètres de profondeur dans une zone de subduction fonctionnant au Dévonien supérieur, avant d'être exhumés rapidement au Carbonifère inférieur, dans des conditions permettant leur parfaite conservation pendant le retour vers la surface.

Un scénario accrocheur

Durant le Paléozoïque supérieur, la répartition des continents émergés était notablement différente de sa répartition actuelle (voir la figure 1). Pour notre propos, il suffit de savoir que trois grandes masses continentales étaient présentes : la Laurentia (l'actuelle Amérique du Nord), la Baltica (l'Europe du Nord de la Norvège à l'Oural), et le Gondwana (l'Amérique du Sud, l'Afrique et l'Europe du Sud, c'est-à-dire l'Espagne et la partie méridionale de la France). Entre ces domaines continentaux majeurs existaient d'autres domaines continentaux, de petites dimensions à l'échelle du globe, dont la position précise est encore controversée. Philippe Matte, de l'Université de Montpellier, a proposé une reconstitution de l'histoire de l'ancienne région incluant Groix. Il s'est fondé sur diverses données : la position des anciens continents déduite des informations paléomagnétiques, la répartition des faunes et des flores, et la répartition des zones de subduction déterminée d'après les schistes bleus. Il a identifié deux bandes continentales : Avalonia (la côte Atlantique du Canada, le Sud des îles Britanniques et la Belgique et le Nord de la France) et Armorica (la Galice, la Bretagne et sa prolongation sous le bassin de Paris). Ces domaines continentaux étaient séparés par des espaces océaniques. Le déplacement des plaques à la surface de la Terre a entraîné la collision entre les continents laurentien, baltique et avalonien, donnant naissance à la chaîne calédonienne ; puis cet ensemble est entré en collision avec le continent gondwanien au cours du Dévonien et du Carbonifère, accouchant de la chaîne hercynienne. Les océans qui séparaient les continents ont disparu dans des zones de subduction que l'on doit maintenant rechercher en identifiant soit des arcs volcaniques, soit des roches métamorphiques de haute pression et basse température. Ce sont précisément les minéraux qui nous permettent de reconstituer l'histoire de Groix.

Il y a 425 millions d'années, au milieu du Silurien, la microplaque Armorica est encore proche du Gondwana, dont elle n'est séparée que par un petit océan, s'étirant (dans la géographie actuelle) de la Galice à la Bretagne. Vers 370 millions d'années, la convergence du Gondwana avec la Laurussia – le continent résultant de la collision des plaques laurentienne, baltique et avalonienne – conduit à la disparition de ce petit océan, qui s'enfonce sous la microplaque Armorica (voir la figure 6). Ainsi se forment les schistes bleus de l'île de Groix. Durant le Carbonifère, la convergence se poursuit, entraînant la collision des plaques Laurussia et Gondwana,

aboutissant à un vaste domaine continental, la Pangée, entouré par un vaste domaine océanique, la Panthalassa.

L'histoire ne s'est pas arrêtée là. Durant le Mésozoïque (il y a quelque 160 millions d'années), la Pangée se disloque, et l'océan Atlantique s'ouvre ; le continent américain s'éloigne de l'Afrique et de l'Europe. L'océan Atlantique en cours de formation sépare alors en deux tronçons la chaîne hercynienne, une partie étant maintenant observable dans les Appalaches alors que l'autre forme l'ossature de la partie centrale de l'Europe. Il y a environ 110 millions d'années, s'ouvre le golfe de Gascogne, qui sépare la France et l'Espagne. Étrange destin que celui de notre océan paléozoïque, enfoui sous une autre plaque, puis intégré à une chaîne de montagnes, et dont les restes furent finalement séparés en deux portions de part et d'autre du golfe de Gascogne.

Ainsi, les schistes bleus, comme les autres roches qui existent sous haute pression et à basse température, marquent l'emplacement de zones de subduction fossiles, où disparurent des océans et s'affrontèrent des continents. Les schistes bleus de l'île de Groix sont parmi les rares témoins d'un océan disparu, parce qu'ils ont échappé aux transformations associées à la collision continentale ayant amalgamé les continents en une gigantesque Pangée. Ils signalent, par leur existence même, que le globe terrestre s'est déjà notablement refroidi depuis sa formation, il y a environ 4500 millions d'années. Durant les premiers milliards d'années de son existence, l'augmentation de température avec la profondeur était trop forte pour que des minéraux comme la glaucophane puissent se former. Ce n'est qu'à la fin du Précambrien et au cours du Paléozoïque qu'apparaissent les schistes bleus, dont la formation se généralise durant le Mésozoïque et le Cénozoïque. Les schistes bleus de l'île de Groix sont ainsi parmi les plus anciens témoins du refroidissement du globe terrestre. On comprend alors leur intérêt patrimonial, justifiant la création d'une réserve naturelle sur l'île aux grenats.

Michel BALLÈVRE, professeur à l'Université de Rennes et Gilbert FÉRAUD, directeur de recherches au CNRS à Nice au Laboratoire géosciences-azur, se sont associés depuis quelques années pour étudier les mécanismes d'exhumation des roches enfouies lors d'une subduction. Valérie BOSSE a effectué la majeure partie de sa thèse sur les roches de l'île de Groix, et est maintenant maître de conférences à l'Université de Clermont-Ferrand.

V. BOSSE, M. BALLÈVRE et O. VIDAL, *Ductile thrusting recorded by the garnet isograd from blueschist-facies metapelites of the Ile de Groix, Armorican Massif, France, Journal of Petrology*, vol. 43, pp. 485-510, 2002.

C. AUDREN et al., Carte géologique de la France au 1/25000, Feuille Île de Groix, BRGM, Orléans, 1993.

L'île de Groix, Numéro spécial de la revue *Penn ar Bed, Bretagne vivante*, Brest, réédition de 1990.

Les malformations des grenouilles

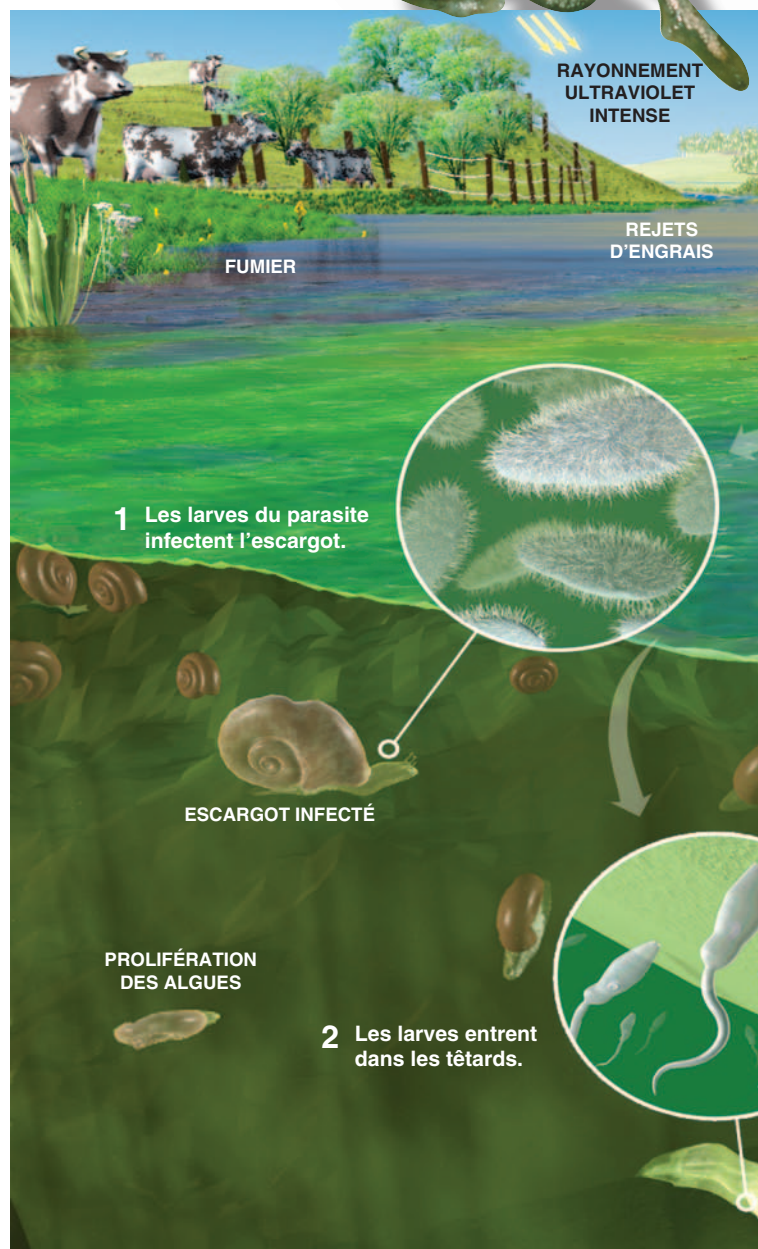
ANDREW BLAUSTEIN • PIETER JOHNSON

Trois facteurs sont incriminés dans l'accroissement du nombre de malformations chez les amphibiens : les rayonnements ultraviolets, la contamination chimique des eaux et une épidémie due à un parasite.

Parfois, au hasard d'une promenade, on peut observer des grenouilles qui n'ont pas de pattes ou qui, au contraire, ont des pattes surnuméraires. Certaines ont une ou deux pattes qui sortent de l'estomac. D'autres encore, n'ont qu'un œil. On observe de telles difformités en Europe, en Asie, aux États-Unis ou encore en Australie. Aucun continent ne semble épargné par ce phénomène. Le type de difformité le plus courant est l'excès ou l'absence de pattes. Quelle est l'ampleur du phénomène ? Quelle est la cause de ces difformités ? Depuis 1995, des malformations ont été observées chez plus de 60 espèces, dont les salamandres et les crapauds, et, dans certaines populations, 80 pour cent des animaux sont atteints.

Après avoir constaté l'ampleur du phénomène, les biologistes se sont demandé s'il était naturel. En effet, des études qui remontent à une centaine d'années, avaient montré que, dans chaque population, quelques individus présentaient des anomalies dues à des mutations génétiques, à des blessures ou à des anomalies de développement. Cependant, dans une population en bonne santé, moins de cinq pour cent des individus avaient des membres ou des doigts manquants ; les difformités les plus graves, comme des pattes postérieures surnuméraires, étaient encore plus rares. Diverses études indiquent que ces difformités sont, aujourd'hui, de plus en plus fréquentes.

Les biologistes attribuent cet accroissement du nombre d'anomalies à une plus grande exposition des amphibiens aux rayonnements ultraviolets, à une contamination chimique de l'eau ou à une infection par un parasite. En réalité, ces trois facteurs interviennent probablement à des degrés divers, chacun causant des difformités spécifiques, et agissant parfois de conserve. En outre, tous sont en partie liés aux activités humaines qui perturbent l'habitat des amphibiens.

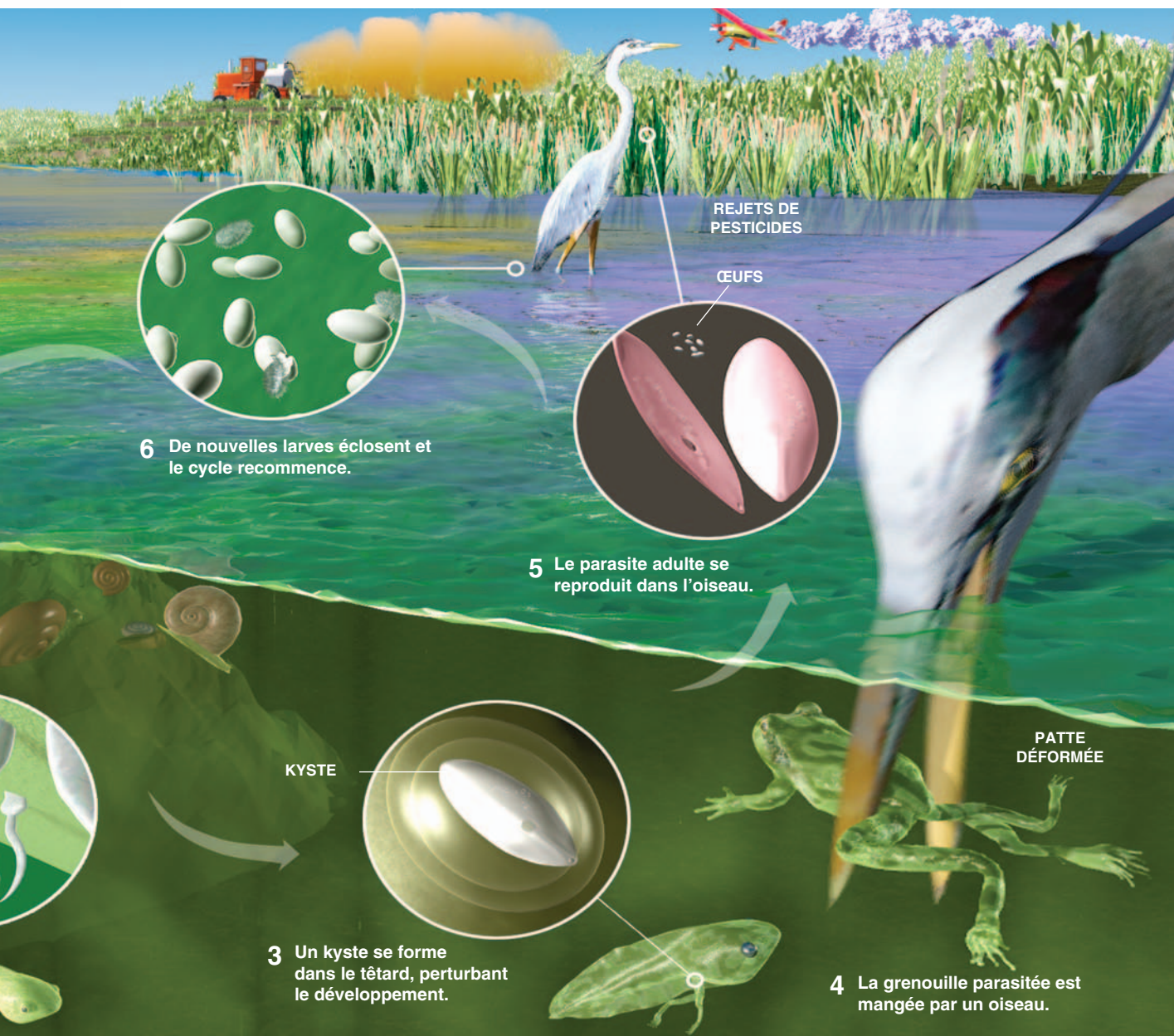


1. LE PARASITE TRÉMATODE *Ribeiroia ondatrae* est responsable des difformités (par exemple des pattes surnuméraires) observées sur les grenouilles. La larve du parasite infecte des escargots (1). Puis elle se transforme, à l'intérieur de l'escargot, en une forme qui lui permet de se déplacer librement dans l'eau. Le parasite entre alors dans le têtard et se fixe à proximité de l'ébauche des futures pattes postérieures (2). Là, se forme un kyste qui perturbe le développe-

Les difformités compromettent la survie des amphibiens et contribuent très probablement au déclin drastique des populations mondiales, observé depuis 1989. Les amphibiens sont considérés comme des indicateurs de la santé de la Terre, car leurs œufs sans coquille et leur peau perméable les rendent extrêmement sensibles aux perturbations de leur environnement. Les facteurs qui perturbent aujourd'hui le développement des grenouilles ne vont-ils pas faire bientôt payer un tribut aussi lourd à d'autres espèces ?

Une exposition excessive au rayonnement ultraviolet fut d'abord incriminée. D'une part, ce facteur avait déjà été impliqué dans le déclin des effectifs des populations d'amphibiens et, d'autre part, des travaux menés en labo-

ratoire avaient montré que ces rayonnements perturbent leur développement. Ces rayonnements peuvent endommager, notamment, le système immunitaire et entraîner des mutations génétiques. Or la quantité de rayonnements ultraviolets qui atteint la Terre a augmenté avec la diminution de l'épaisseur de la couche d'ozone de la stratosphère, due à l'utilisation des chlorofluorocarbones, ainsi que d'autres substances chimiques libérées par l'homme. On a pris conscience de ces problèmes dans les années 1970. L'un de nous (A. Blaustein) et ses collègues ont montré que l'exposition aux rayonnements ultraviolets peut tuer les embryons et les larves d'amphibiens, provoquer, chez les grenouilles adultes, de graves lésions oculaires, et causer,



ment normal des pattes et provoque la croissance de pattes supplémentaires lorsque le têtard devient grenouille (3). La grenouille devient une proie facile pour l'hôte final du parasite, souvent un héron ou une aigrette (4). Le parasite poursuit son développement et se reproduit dans l'oiseau qui libère des œufs de trématode dans ses déjections (5). Quand de nouvelles larves éclosent (6), le cycle recommence. Les activités humaines renforceraient la production de parasites par

les rejets de fumier et d'engrais dans l'étang, qui accélèrent le développement des algues : la population des escargots qui se nourrissent de ces algues et qui hébergent le parasite augmente. Des rayonnements ultraviolets intenses et les rejets de pesticides – qui, par eux-mêmes peuvent causer d'autres types de difformités – affaiblissent le système immunitaire des têtards et rendent ces animaux plus vulnérables aux infections par les parasites.

aussi bien chez les grenouilles que chez les salamandres, divers types de difformités morphologiques.

Jusqu'à la fin des années 1990, on ignorait si les rayonnements ultraviolets avaient vraiment un effet sur le développement des pattes des amphibiens. Puis, Gary Ankley et ses collègues, de l'Agence pour la protection de l'environnement du Minnesota, ont mené une étude expérimentale pour apporter une réponse à cette question. Ils ont montré que, lorsque les grenouilles se développent à l'abri de tout rayonnement ultraviolet, leurs membres se développent normalement. Au contraire, quand les têtards sont exposés aux niveaux ambiants de rayonnements ultraviolets, les pattes sont incomplètes et des doigts manquent au terme de leur développement. Certaines difformités ressemblent à celles observées sur les grenouilles en milieu naturel.

Cependant, les rayonnements ultraviolets n'expliquent pas toutes les difformités observées en milieu naturel, notamment la croissance de pattes surnuméraires, l'une des anomalies les plus couramment observées depuis 1995. De nombreuses expériences en laboratoire et sur le terrain ont abouti à la même conclusion. D'autres biologistes ont aussi fait remarquer que, dans leur milieu naturel, beaucoup d'amphibiens se protègent d'une exposition continue aux rayonnements : qu'ils soient jeunes ou adultes, les amphibiens ne restent pas sans arrêt au Soleil. Ils vivent souvent dans des eaux boueuses et sortent parfois seulement la nuit.

Le rôle de la pollution

Pendant que certains biologistes étudiaient le déclenchement des difformités par les rayonnements ultraviolets, d'autres examinaient le rôle de la pollution de l'eau, notamment l'effet des pesticides. Ils se sont intéressés à la pollution, car parmi les premiers cas de difformités signalés, un grand nombre vivaient dans des régions où les insecticides et les engrais étaient utilisés en grande quantité. Au milieu des années 1990, de nombreux travaux de laboratoire avaient confirmé que des myriades de substances polluantes tuent les amphibiens, sans pour autant préciser s'ils pouvaient entraîner la formation de pattes surnuméraires ou incomplètes.

Les toxicologues étaient confrontés à une difficulté notable : comment isoler, parmi toutes les substances contenues dans l'eau analysée, un produit chimique unique ou, du moins, un groupe de produits potentiellement responsable des difformités morphologiques des grenouilles ? Des centaines de produits polluants sont déversés chaque année par millions de tonnes dans les régions où des amphibiens difformes ont été observés. Pourtant, un de ces produits a été immédiatement incriminé : le méthoprène. Ce pesticide, mis sur le marché en 1975, est supposé être moins dangereux que le DDT.

Le méthoprène fut d'abord suspecté parce que sa structure chimique ressemble à celle des rétinoïdes, qui jouent un rôle important dans le développement des vertébrés. C'est notamment le cas de l'acide rétinoïque. Leur pénurie ou leur excès entraînent parfois des difformités chez l'embryon. De nombreuses fausses couches et des anomalies morphologiques ont été attribuées à l'utilisation, par des femmes enceintes, de médicaments contre l'acné, contenant une substance dérivée de l'acide rétinoïque.

Quelques biologistes pensèrent que le méthoprène avait peut-être un effet similaire sur les grenouilles. Dans une série d'expériences faites à la fin des années 1990, les bio-

logistes de l'Agence pour la protection de l'environnement du Minnesota montrèrent que de grandes quantités d'acide rétinoïque perturbent la formation des pattes arrière chez les grenouilles, mais que ce n'est pas le cas du méthoprène. D'autres études de terrain montrèrent également que ce pesticide ne pouvait pas être l'unique responsable. Le méthoprène se dégrade rapidement dans l'environnement, et les biologistes n'ont pas réussi à prouver sa persistance dans les zones où les difformités sont nombreuses. On aboutit aux mêmes conclusions pour les 61 autres produits chimiques utilisés en agriculture – et pour leurs produits de dégradation – dont les concentrations ont été mesurées dans diverses régions de l'Ouest américain, où les animaux sont atteints de nombreuses malformations. Pour autant, les pesticides ne sont pas considérés comme inoffensifs. Des centaines de produits n'ont pas été testés, et certains pesticides sont toujours soupçonnés de causer des anomalies morphologiques, autres que la formation de pattes surnuméraires.

Aujourd'hui, on admet que la pollution de l'eau et l'exposition aux rayonnements ultraviolets causent des difformités, mais une menace plus grande encore semble planer sur les batraciens.

Des parasites prolifiques

Cette menace, qui semble être la cause des fréquentes anomalies morphologiques constatées, s'est manifestée au milieu des années 1980. Stephen Ruth, à l'époque à l'Université de Monterey, explorait des étangs dans le Nord de la Californie lorsqu'il découvrit des centaines de grenouilles arboricoles du Pacifique et de salamandres à longs doigts auxquelles il manquait des pattes, ou qui, au contraire, avaient des pattes surnuméraires ou qui présentaient des anomalies morphologiques. Il ne tira cependant pas de signal d'alarme, car il était persuadé que le phénomène était isolé.

En 1986, S. Ruth demanda à Stanley Sessions, à l'Université Hartwick, dans l'État de New York, d'examiner ces étranges amphibiens. Ce dernier constata que les animaux étaient tous infectés par un parasite trématode, communément nommé douve. Les trématodes de Californie, dont on ignorait encore l'identité précise, ne semblaient pas être mortels pour leurs hôtes. S. Sessions soupçonna que, chez les têtards, ces parasites perturbaient le développement partout où ils formaient des kystes, le plus souvent près des pattes postérieures. Pour vérifier cette hypothèse, il implanta de petites billes de verre dans des embryons de grenouilles et de salamandres en développement. Ces deux espèces présentent l'intérêt de se reproduire facilement en captivité ; ce sont, en quelque sorte, les « souris blanches » de la biologie des amphibiens. On a observé des pattes surnuméraires apparaître, ainsi que d'autres difformités, exactement comme si elles avaient été parasitées.

Toutefois, ces résultats expérimentaux ne prouvaient pas que les trématodes étaient responsables des difformités observées, d'autant que les espèces de grenouilles et de salamandres étudiées ne présentent généralement pas d'anomalies morphologiques dans leur milieu naturel. Il fallut attendre encore quelques années pour que cette corrélation soit établie. Entre 1996 et 1998, l'un d'entre nous, (Pieter Johnson) inspecta, avec ses collègues, les milieux humides de Californie de façon systématique et il constata que les étangs où les grenouilles arboricoles présentaient des anomalies des pattes contenaient beaucoup de *Planorbella tenuis*,

un escargot aquatique qui fait partie des hôtes colonisés par le trématode identifié par S. Sessions et aujourd'hui connu sous le nom de *Ribeiroia ondatrae*.

Kystes perturbateurs

Pensant qu'ils avaient peut-être découvert une relation directe entre les difformités observées chez les amphibiens dans leur milieu naturel et une épidémie liée à un parasite, P. Johnson et son équipe prélevèrent dans les étangs étudiés des grenouilles difformes et les disséquèrent. À chaque fois, ils trouvèrent une importante concentration de kystes formés par le parasite, juste sous la peau, à la base de chaque patte postérieure. Pour tester l'hypothèse selon laquelle les trématodes seraient responsables de l'apparition de pattes surnuméraires, des têtards de grenouilles arboricoles du Pacifique ont été exposés, en laboratoire, au parasite *Ribeiroia ondatrae*. Comme prévu, des difformités identiques à celles observées en milieu naturel apparurent sur les grenouilles infectées. En outre, plus la concentration en parasites était élevée, plus les malformations étaient importantes, alors que les grenouilles non infectées se développaient normalement.

Cette étude représenta une étape décisive de cette recherche. Des expériences ultérieures, dont celle que nous avons menée en 2001 sur des crapauds de l'Ouest, ont prouvé le rôle essentiel joué par *Ribeiroia ondatrae* dans l'apparition de difformités chez des amphibiens autres que les grenouilles arboricoles du Pacifique. Deux études, effectuées en 2002 par Joseph Kiesecker, de l'Université de Pennsylvanie, et par S. Sessions, Geoffrey Stopper et leurs collègues, de l'Université Yale, ont montré que *Ribeiroia ondatrae* peut entraîner des difformités au niveau des pattes, dans diverses espèces.

D'autres études ont confirmé que l'on trouve des amphibiens difformes à peu près partout où le parasite *Ribeiroia ondatrae* est présent, tandis que ce n'est pas systématique en présence de polluants chimiques. De plus, au cours des dernières années, l'infection due à ce parasite semble s'être développée à un rythme croissant, atteignant quasiment le stade d'une épidémie. En 2001, une étude bibliographique exhaustive avait montré qu'avant 1990, seules sept populations d'amphibiens infectées par *Ribeiroia ondatrae* et présentant des malformations avaient été observées. En revanche, d'après les résultats de l'étude de terrain que nous avons publiés en 2002, nous avons identifié 25 zones d'habitats d'amphibiens concernées, uniquement dans l'Ouest des États-Unis. Sur ces sites, six espèces présentaient des difformités, et la proportion des animaux atteints dans chaque population variait de 5 à 90 pour cent. Au cours des deux dernières années, des difformités dues à *Ribeiroia ondatrae* ont été observées dans de nombreuses régions.

Aujourd'hui, les biologistes comprennent comment le cycle de vie de *Ribeiroia ondatrae* entretient le développement de difformités, génération après génération, chez les amphibiens qui vivent dans la même zone que des escargots infectés par le parasite (voir la figure 1). Lorsque le parasite quitte l'escargot qui l'hébergeait et s'installe dans un têtard, il se fixe généralement près de l'ébauche d'une patte postérieure. Il prolifère et forme un kyste qui représente un obstacle au développement correct des pattes. Que la grenouille ait des pattes surnuméraires ou qu'au contraire, il lui en manque, elle ne se déplace pas correctement et devient une proie facile pour l'hôte final du parasite, en général

un héron ou une aigrette. Le parasite se développe et se reproduit dans l'oiseau dont les déjections libèrent des œufs de trématodes dans l'eau. Lorsque les larves éclosent, elles colonisent un escargot, et le cycle recommence.

Si l'extension d'une épidémie provoquée par *Ribeiroia ondatrae* est en partie, ou même essentiellement, responsable de l'augmentation du nombre de difformités observées récemment chez les grenouilles, quelle est la cause de cette épidémie ? Vraisemblablement la perturbation, par l'homme, des zones d'habitat des grenouilles. Dans les populations humaines, comme chez les animaux sauvages, les maladies infectieuses émergent ou se répandent lorsque les caractéristiques de l'environnement se modifient favorisant la prolifération des organismes responsables de ces maladies. Le reboisement du Nord-Est des États-Unis, par exemple, a entraîné l'apparition de la maladie de Lyme, car il a favorisé la prolifération d'un cerf dont les tiques hébergent la bactérie de Lyme. La domestication des fleuves africains a contribué à une diffusion des douves présentes



2. LES DIFFORMITÉS des grenouilles ont des causes diverses. Les parasites trématodes peuvent provoquer la croissance de pattes postérieures surnuméraires (en haut). Ils peuvent aussi être responsables de pattes postérieures mal formées, voire d'une absence de pattes ; l'exposition excessive aux rayonnements ultraviolets, la pollution chimique ou les blessures infligées par des prédateurs peuvent également être incriminées. Les rayonnements ultraviolets sont souvent responsables d'anomalies des yeux (en bas) et de la peau.



dans les escargots aquatiques microscopiques, qui provoquent la bilharziose chez l'homme. Ces dernières décennies, les altérations des zones d'habitat ont aussi favorisé l'expansion de maladies dues aux hantavirus ou au virus *Ebola* (responsables de fièvres hémorragiques), au virus du Nil occidental, à la dengue et au VIH.

L'altération des zones d'habitat

Nous avons récemment mis en évidence une correspondance entre l'altération des zones d'habitat par l'homme et les sites où les parasites *Ribeiroia ondatrae* abondent : lors de notre campagne de surveillance dans l'Ouest américain, nous avons découvert que 44 des 59 sites humides dans lesquels les amphibiens étaient infectés par le parasite étaient des réservoirs, des étangs associés à des fermes ou autres plans d'eau artificiels. L'épandage d'engrais et l'abondance du fumier provenant des troupeaux élevés aux alentours de ces habitats favorisent souvent la prolifération des algues, entraînant la prolifération des escargots qui les mangent et qui hébergent les parasites *Ribeiroia ondatrae*, de sorte que les effectifs de gre-

nouilles difformes augmentent. Enfin, les échassiers, qui sont l'autre type d'hôte indispensable à ces parasites, sont en général présents en abondance dans ces zones aménagées par l'homme.

Bien que le parasitisme exercé par les trématodes soit l'explication la plus vraisemblable de la plupart des difformités observées chez les amphibiens, ce n'est pas l'unique cause. Parfois, la pollution de l'eau ou une exposition excessive aux rayonnements ultraviolets provoqueraient aussi des anomalies morphologiques, de l'œil ou de la peau, notamment. Parfois, ils affaiblissent le système immunitaire des amphibiens, ce qui les rend plus vulnérables à l'invasion des parasites. Enfin, les prédateurs des amphibiens, tels les poissons, les sangsues ou les tortues, qui peuvent arracher des pattes aux têtards causent aussi des difformités.

Ainsi, les amphibiens sont exposés à plusieurs facteurs de risques. Les spécialistes devront démêler l'influence de chacun de ces facteurs et comprendre leurs interactions. Les facteurs qui perturbent le développement des grenouilles et qui augmentent leur mortalité pourraient un jour menacer d'autres animaux, voire l'homme. Nous devons y prendre garde.

Andrew BLAUSTEIN est professeur de géologie à l'Université d'Oregon. Pieter JOHNSON est écologue à l'Université Madison du Wisconsin.

Pieter JOHNSON, Kevin LUNDE, Euan RITCHIE et Alan LAUNER, *The Effect of Trematode Infection on Amphibian Limb Development and Survivorship*, in *Science*,

vol. 284, pp. 802-804, 30 avril 1999.

William SOUDER, *A Plague of Frogs*, Hyperion Press, 2000.

Ecosystem, Evolution and UV Radiation, sous la direction de Charles Cockell et Andrew Blaustein, Springer-Verlag, 2001.

www.npwrc.usgs.gov/narcam