Bull. Soc. Herp. Fr. (2010) 134 : 27-46

La chytridiomycose : une maladie émergente des amphibiens

par

Tony DEJEAN [1,2], Claude MIAUD [2] & Martin OUELLET [3]

[1] *Parc naturel régional Périgord-Limousin*
24450 La Coquille (France)
t.dejean@pnrpl.com

[2] *Université de Savoie*
UMR CNRS 5553, Laboratoire d'Écologie Alpine
73376 Le-Bourget-du-Lac (France)
claude.miaud@univ-savoie.fr

[3] *Amphibia-Nature*
469 route d'Irlande
Percé, Québec G0C 2L0 (Canada)
mouellet@amphibia-nature.org

Résumé – Les amphibiens traversent actuellement une crise sans précédent. Près d'un tiers des plus de 6500 espèces recensées dans le monde sont aujourd'hui menacées d'extinction. L'un des facteurs responsables de ce déclin est une maladie infectieuse émergente, la chytridiomycose, provoquée par le champignon *Batrachochytrium dendrobatidis*. Ce champignon se développe sur la kératine des amphibiens (pièces buccales des têtards, épiderme des juvéniles et des adultes). À ce jour, il a été détecté sur 387 espèces dans 45 pays, en provoquant d'importants foyers de mortalité dans au moins 7 d'entre eux. Il existe actuellement deux hypothèses principales non exclusives permettant d'expliquer l'émergence récente de la chytridiomycose : 1) ce champignon aurait été récemment introduit dans de nouvelles aires géographiques (via l'augmentation du commerce international et les espèces invasives) et provoquerait la mortalité des espèces locales sensibles, 2) ce champignon serait naturellement cosmopolite et sa virulence et/ou la sensibilité des espèces d'amphibiens pourraient varier en fonction des conditions environnementales (en relation avec les changements climatiques ou en synergie avec d'autres facteurs comme les polluants). En France, *B. dendrobatidis* a été identifié sur une espèce connue pour être réservoir du champignon dans son aire naturelle : la Grenouille taureau (*Lithobates catesbeianus*). En 2006, ce champignon a été associé à une mortalité massive d'amphibiens dans les Pyrénées françaises. Cet article a pour objectif de présenter les caractéristiques biologiques de *B. dendrobatidis* et les connaissances épidémiologiques actuelles, dont l'acquisition est encore dans sa phase initiale en Europe.

Mots-clés : chytridiomycose, chytride, *Batrachochytrium dendrobatidis*, champignon, maladie infectieuse émergente, amphibiens, Europe.

Summary – The chytridiomycosis: an emerging disease of amphibians. Amphibians face an unprecedented crisis. One-third of more than the 6500 species described in the world are today threatened by extinction. One of the proximal factors of this decline is an emergent infectious disease, chytridiomycosis, caused by the fungus *Batrachochytrium dendrobatidis*. This fungus develops on the

keratin of amphibians (buccal parts of tadpoles, skin of juveniles and adults). By now, it has been detected on 387 species in 45 countries, with mass mortalities in at least 7 of them. There are two main non-exclusive hypotheses to explain the recent emergence of chytridiomycosis: 1) this fungus was recently introduced into new geographical areas (via increased international trade and invasive species) and would lead to the death of native species sensitive to the pathogen, 2) this fungus would be naturally widespread and its virulence and\or the susceptibility of amphibian species would vary according to environmental conditions (in connection with climate change or synergy with other factors such as pollutants). In France, *B. dendrobatidis* was identified on one reservoir species of the fungus in its natural range: the American Bullfrog (*Lithobates catesbeianus*). In 2006, this fungus was associated with massive mortality of amphibians in the French Pyrénées. This paper aims to present the main biological features of *B. dendrobatidis* and the current epidemiological knowledge, the acquisition of which is still in its initial phase in Europe.

Key-words: chytridiomycosis, chytrid, *Batrachochytrium dendrobatidis*, fungus, emerging infectious disease, amphibians, Europe.

I. INTRODUCTION

Depuis plusieurs années, les populations d'amphibiens traversent, à l'échelle mondiale, une crise sans précédent (Houlahan *et al.* 2000, Wake & Vredenburg 2008). En moins de 30 ans, plus de 120 espèces semblent s'être éteintes et 435 ont fortement régressé (Stuart *et al.* 2004). Aujourd'hui, près d'un tiers des plus de 6500 espèces d'amphibiens recensées dans le monde sont menacées d'extinction (IUCN 2009). À titre de comparaison, un oiseau sur huit et un mammifère sur quatre possèdent un niveau de vulnérabilité comparable.

La synthèse menée par Stuart *et al.* (2004) a permis de démontrer que la dégradation des habitats et la surexploitation des amphibiens pour l'alimentation ou le commerce des Nouveaux Animaux de Compagnie (NAC) étaient responsables de 54 % des déclins observés depuis 1980. Dans les autres cas, aucune cause apparente n'a pu être attribuée et ces extinctions et chutes de populations sont restées pendant de nombreuses années énigmatiques. En effet, celles-ci se sont parfois produites dans des zones protégées, comme dans les forêts tropicales montagneuses d'Amérique Centrale ou d'Australie, où aucune atteinte directe à l'environnement n'avait été observée. Une grande partie de ces « déclins énigmatiques » a désormais pu être attribuée à une maladie infectieuse émergente, la chytridiomycose, provoquée par le champignon pathogène, *Batrachochytrium dendrobatidis* (Berger *et al.* 1998, Carey *et al.* 2003, Lips *et al.* 2006, Schloegel *et al.* 2006). La chytridiomycose est aujourd'hui considérée par l'Union Internationale pour la Conservation de la Nature comme étant la pire maladie infectieuse jamais observée chez des vertébrés, en terme de nombre d'espèces infectées et de tendance à les conduire à l'extinction (Gascon *et al.* 2007).

II. *BATRACHOCHYTRIUM DENDROBATIDIS* : L'AGENT PATHOGÈNE

L'agent étiologique de la chytridiomycose a été isolé pour la première fois en 1997 à partir d'un Dendrobate bleu (*Dendrobates azureus*) trouvé mort dans un parc zoologique américain. Il a été placé dans un nouveau genre *Batrachochytrium* et ainsi nommé *Batrachochytrium dendrobatidis* (Longcore *et al.* 1999). Ce champignon appartient à la division des Chytridiomycotes, à la classe des Chytridiomycètes et à l'ordre des Chytridiales, ou Chytrides (Kirk *et al*. 2001). Les chytrides sont des champignons hétérotrophes, ubiquistes et cosmopolites, qui vivent principalement dans l'eau et le sol (Powell 1993). Ils sont saprophytes ou parasites et survivent en dégradant la cellulose, la chitine ou la kératine de plantes ou d'animaux. Il existe près de 1000 espèces de chytrides dans le monde (James *et al.* 2006). *Batrachochytrium dendrobatidis* est le seul membre de la division des Chytridiomycotes parasitant des vertébrés (Berger *et al.* 1998). Il s'attaque spécifiquement à la kératine des amphibiens (Berger *et al.* 1999).

Batrachochytrium dendrobatidis se présente sous deux formes : la zoospore, phase mobile de l'infection, et le sporange, stade multiplicateur du champignon (Berger *et al.* 1998, 2005a ; Fig. 1). La zoospore est constituée d'une tête sphérique (de 3 à 5 µm de diamètre) et d'un flagelle (de 19 à 20 µm de long) (Longcore *et al.* 1999). Ses déplacements dans le milieu aquatique sont relativement limités (moins de 2 cm ; Piotrowski *et al.* 2004). Au contact de la couche superficielle de l'épiderme d'un amphibien (*stratum corneum*), la zoospore s'enkyste. Elle résorbe alors son flagelle et des rhizoïdes apparaissent, permettant ainsi l'apport de nutriments et le développement du sporange. Au bout de 4 à 5 jours, le sporange est mature. Il mesure alors 10 à 40 µm de diamètre et est composé de nombreuses zoospores qui vont être libérées à la surface de l'épiderme via un tube de décharge, afin de coloniser d'autres parties du corps de l'hôte, ou d'autres individus.

Batrachochytrium dendrobatidis est un champignon exclusivement aquatique. En l'absence d'eau, sa durée de vie est de moins de 3 heures (Johnson *et al.* 2003). Dans un environnement aquatique stérile, le champignon est capable de survivre pendant 7 à 12 semaines en l'absence d'amphibiens (Johnson & Speare 2003, 2005). En culture, *B. dendrobatidis* peut se développer à partir de 4° C (Piotrowski *et al.* 2004). Sa croissance est plus rapide entre 17 et 25° C, et optimale à 23° C. Le champignon meurt au-delà de 30° C (Longcore *et al.* 1999).

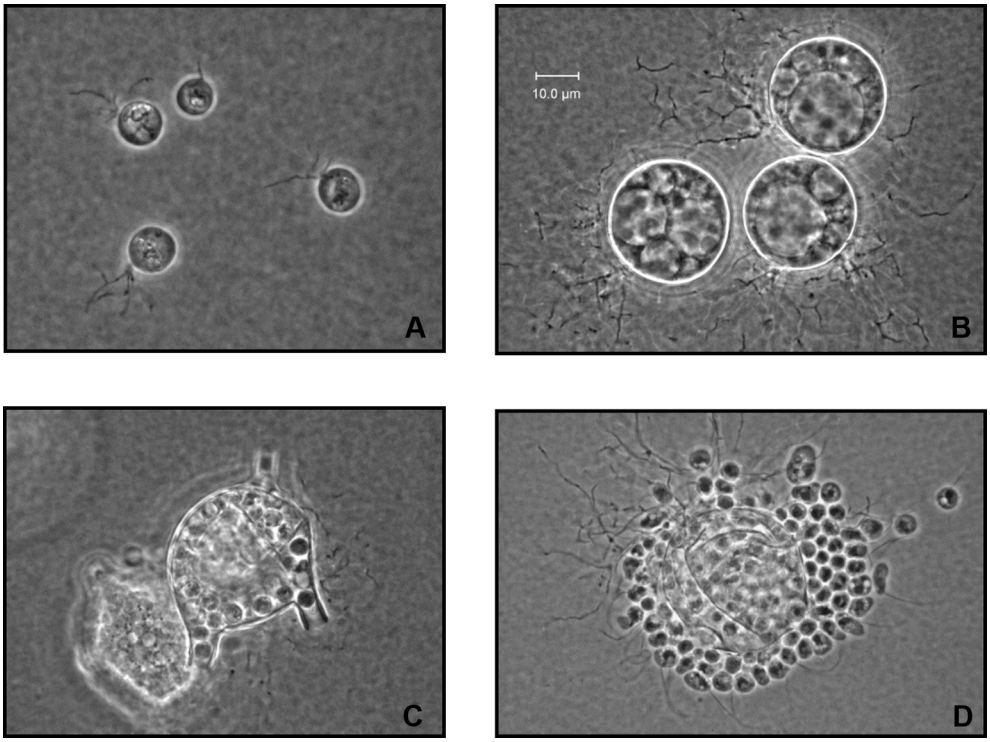

Figure 1 : Développement de *Batrachochytrium dendrobatidis* (1% tryptone agar). A - Les zoospores enkystées forment des rhizoïdes ; B - Développement du sporange ; C - Sporange avec des tubes de décharge ; D - Libération des zoospores uniflagellées. Photographies de Joyce Longcore, avec l'aimable autorisation de l'auteur.

Figure 1: Growth of *Batrachochytrium dendrobatidis* (1% tryptone agar). A - Encysted zoospores form rhizoids; B - Growth of sporangia; C - Sporangia with discharge tubes; D - Discharge of uniflagellar zoospores. Photographs by Joyce Longcore, reprinted with permission of the author.

III. CHYTRIDIOMYCOSE : LA MALADIE

Batrachochytrium dendrobatidis est un agent pathogène généraliste qui a été observé à ce jour sur 387 espèces d'amphibiens dans le monde (Fisher *et al.* 2009b). Il existe une grande variabilité de réponse à l'infection selon les espèces. Certains amphibiens, comme la Grenouille taureau (*Lithobates catesbeianus*), le Xénope lisse (*Xenopus laevis*) ou la Salamandre tigrée (*Ambystoma tigrinum*) sont porteurs sains du champignon (Davidson *et al.* 2003, Daszak *et al.* 2004, Weldon *et al.* 2004). Ils sont ainsi de véritables réservoirs naturels de la maladie. À l'inverse, d'autres espèces sont fortement sensibles à l'infection et lors d'inoculations expérimentales, *B. dendrobatidis* est capable de causer un taux de létalité allant jusqu'à

100 % (Berger *et al.* 1999, Nichols *et al.* 2001, Carey *et al.* 2006). La présence de bactéries symbiotiques ou de certains peptides antimicrobiens à la surface de l'épiderme pourrait être à l'origine de la résistance de certaines espèces à l'infection (Rollins-Smith *et al.* 2002a, b, c, 2006, Rollins-Smith & Conlon 2005, Harris *et al.* 2006, Woodhams *et al.* 2006a, b, 2007a, b). En laboratoire, la mort d'un amphibien atteint de chytridiomycose peut survenir entre 7 et 87 jours après exposition, selon la souche utilisée, la dose inoculée et les conditions externes (Berger *et al.* 1998, Longcore *et al.* 1999, Lamirande & Nichols 2002, Berger *et al.* 2004, 2005b, Retallick & Miera 2007, Fischer *et al.* 2009a). Chez la Rainette de White (*Litoria caerulea*), la mort est provoquée par une inhibition partielle du transport d'électrolytes à travers l'épiderme conduisant à une asystolie cardiaque (Voyles *et al.* 2007, 2009).

La pathogénicité de *B. dendrobatidis* varie également en fonction du stade de développement des individus infectés. Chez le têtard, qui possède de la kératine uniquement au niveau du disque oral, la chytridiomycose n'est pas mortelle (Berger *et al.* 1998, Rachowicz & Vredenburg 2004). Elle provoque seulement une dépigmentation des pièces buccales (Knapp & Morgan 2006, Padgett-Flohr & Goble 2007). Au cours du développement larvaire, l'infection gagne progressivement les membres antérieurs puis postérieurs (Garner *et al.* 2009). Les individus nouvellement métamorphosés, dont l'épiderme est entièrement kératinisé, sont hautement sensibles à l'infection. Lors d'inoculations expérimentales, ils meurent en masse au cours des 4 semaines suivant la métamorphose (Berger *et al.* 1998, Lamirande & Nichols 2002, Marantelli *et al.* 2004, Rachowicz *et al.* 2006). Les expérimentations menées par Lamirande & Nichols (2002) sur le Dendrobate à tapirer (*Dendrobates tinctorius*), ont permis de montrer que les adultes étaient plus résistants à l'infection que les stades post-métamorphiques et sub-adultes. À ce dernier stade de développement, *B. dendrobatidis* se localise principalement au niveau de la zone pelvienne et des orteils (Berger *et al.* 2005c, Puschendorf & Bolaños 2006). Les signes cliniques observés sur les individus atteints de chytridiomycose sont des changements de comportements (léthargie, manque d'appétit), des troubles neurologiques (perte de réflexes) et des lésions cutanées (Berger *et al.* 1998, 1999, 2005c, Daszak *et al.* 1999, Pessier *et al.* 1999, Nichols *et al.* 2001). Le spectre de lésions observées varie d'une ternissure et coloration inégale de la peau, à une hyper kératinisation, une succession excessive de mues et parfois à des ulcérations. Ces signes cliniques ne sont pas spécifiques à la chytridiomycose et ne permettent donc que de suspecter la présence de la maladie.

Il existe deux techniques permettant de diagnostiquer de manière fiable la présence de *B. dendrobatidis* sur un amphibien. L' analyse moléculaire, visant à mettre en évidence la présence de fragments d'ADN spécifiques à *B. dendrobatidis* à partir de frottis cutanés (sur l'épiderme ou au niveau du disque oral des têtards) (Boyle *et al.* 2004, Retallick *et al.* 2006, Hyatt *et al.* 2007). L' analyse histologique de l'épiderme, permettant chez les individus métamorphosés de révéler la présence de sporanges au niveau du *stratum corneum* (Berger *et al.* 1998, Ouellet *et al.* 2005 ; Fig. 2).

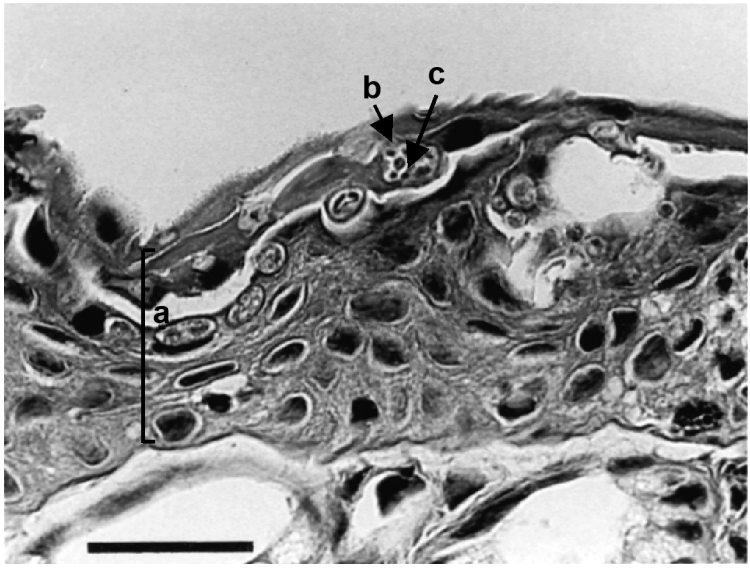

Figure 2 : Coupe histologique de l'épiderme d'un orteil de Grenouille verte (*Lithobates clamitans*) infectée par *Batrachochytrium dendrobatidis* provenant de la Réserve de biosphère du mont Saint-Hilaire, Québec. Le *stratum corneum* (a) contient des sporanges (b) et des zoospores (c). Photo : Martin Ouellet, barre = 50 µm.

Figure 2: Histological section of the toe skin of a Green Frog (*Lithobates clamitans*) infected by *Batrachochytrium dendrobatidis* from the Mont Saint-Hilaire Biosphere Reserve, Québec. The *stratum corneum* (a) contains sporangia (b) and zoospores (c). Picture: Martin Ouellet, bar = 50 µm.

IV. ÉPIDÉMIOLOGIE

À ce jour, *B. dendrobatidis* a été détecté dans 45 pays (58 % des pays où des prélèvements ont été effectués), sur 387 espèces d'amphibiens (50 % des espèces échantillonnées ; Fisher *et al*. 2009b ; Fig. 3). En Europe, 27 espèces sont connues pour être porteuses de ce champignon (19 anoures et 8 urodèles ; Tab. I).

Figure 3 : Répartition connue de *Batrachochytrium dendrobatidis* dans le monde en 2009 (pays infectés en gris), d'après Aanensen *et al.* 2009.

Figure 3: Known distribution of *Batrachochytrium dendrobatidis* in the world in 2009 (infected countries in grey), from Aanensen *et al.* 2009.

Tableau I : Liste des espèces européennes d'amphibiens infectées par *Batrachochytrium dendrobatidis* (* espèces présentes en France).

Table I: List of European species of amphibians infected by *Batrachochytrium dendrobatidis* (* species present in France).

Nom scientifique	**Nom français**	**Pays où *B. dendrobatidis* a été détecté**	**Source**
Alytes muletensis	Alyte de Majorque	Espagne	Walker *et al*. 2008
*Alytes obstetricans**	Alyte accoucheur	Espagne, France, Suisse	Bosch *et al*. 2001 ; Garner *et al*. 2005 ; S. Walker, comm. pers.
*Bombina variegata**	Sonneur à ventre jaune	Italie	Stagni *et al*. dans Aanensen *et al*. 2009
*Bufo bufo**	Crapaud commun	Espagne, Royaume-Uni	Garner *et al*. 2005 ; Bosch & Martinez-Solano 2006 ; J. Bosch, comm. pers. ; S. Walker, comm. pers.
*Bufo calamita**	Crapaud calamite	Espagne, Royaume-Uni	T. Garner, comm. pers. ; S. Walker, comm. pers.
*Calotriton asper**	Calotriton des Pyrénées	Espagne	S. Walker, comm. pers.
Discoglossus galganoi	Discoglosse de Galgano	Espagne	S. Walker, comm. pers.
Euproctus platycephalus	Euprocte de Sardaigne	Italie	Bovero *et al*. 2008
*Hyla arborea**	Rainette verte	Espagne	S. Walker, comm. pers.
*Hyla meridionalis**	Rainette méridionale	Espagne	S. Walker, comm. pers.
*Hyla sarda**	Rainette sarde	Italie	S. Bovero, comm. pers.
*Ichthyosaura alpestris**	Triton alpestre	Espagne, Suisse	Garner *et al*. 2005 ; S. Walker, comm. pers.
*Lissotriton helveticus**	Triton palmé	Espagne	S. Walker, comm. pers.
*Lissotriton vulgaris**	Triton ponctué	Royaume-Uni	Garner *et al*. 2005
*Lithobates catesbeianus**	Grenouille taureau	France, Italie, Royaume-Uni	Garner *et al*. 2006 ; Adams *et al*. 2008
*Pelobates cultripes**	Pélobate cultripède	Espagne	S. Walker, comm. pers.
Pelophylax kl. *esculentus**	Grenouille verte	Allemagne, Danemark, Italie, Suisse	Adams *et al*. 2008 ; Federici *et al*. 2008 ; Scalera *et al*. 2008 ; A. Hettyey, dans Aanensen *et al*. 2009 ; U. Reyer, dans Aanensen *et al*. 2009

Nom scientifique	Nom français	Pays où *B. dendrobatidis* a été détecté	Source
*Pelophylax lessonae**	Grenouille verte de Lessona	Italie, Suisse	Garner *et al*. 2005 ; Simoncelli *et al*. 2005 ; Di Rosa *et al*. 2007
*Pelophylax perezi**	Grenouille verte de Perez	Espagne	Walker *et al*., comm. pers.
*Pelophylax ridibundus**	Grenouille rieuse	Suisse	Garner *et al*. 2005
Pleurodeles waltl	Pleurodèle de Waltl	Espagne, Portugal	J. Bosch, comm. pers. ; M.C. Fischer, comm. pers.
*Rana arvalis**	Grenouille des champs	Allemagne	Mutschmann *et al*. 2000
Rana iberica	Grenouille ibérique	Espagne	S. Walker, comm. pers.
Rana latastei	Grenouille de Lataste	Italie	Garner *et al*. 2005
*Rana temporaria**	Grenouille rousse	Danemark, Espagne, Hongrie	Garner *et al*. 2005 ; Scalera *et al*. 2008 ; S. Walker, comm. pers.
*Salamandra salamandra**	Salamandre tachetée	Espagne, France	Bosch & Martinez-Solano 2006 ; S. Walker, comm. pers.
*Triturus marmoratus**	Triton marbré	Espagne	S. Walker, comm. pers.

Dans certains pays, *B. dendrobatidis* a déjà provoqué une importante mortalité d'amphibiens. C'est le cas notamment dans les forêts tropicales montagneuses du Panama et du Costa Rica où *B. dendrobatidis* serait à l'origine de la disparition de 67 % des 110 espèces d'*Atelopus* endémiques des tropiques américains (Berger *et al.* 1998, Lips 1998, 1999, Lips *et al.* 2003, 2006, La Marca *et al.* 2005, Whitfield *et al.* 2007). *Batrachochytrium dendrobatidis* aurait également provoqué la mort d'amphibiens aux États-Unis (Bradley *et al.* 2002, Muths *et al.* 2003), au Venezuela (Bonaccorso *et al.* 2003), en Équateur (Berger *et al.* 1999), en Nouvelle-Zélande (Waldam *et al.* 2001) et en Australie (Berger *et al.* 1998, Schloegel *et al.* 2006). En Europe, les premiers cas de déclins de populations d'amphibiens attribuables à la chytridiomycose ont été observés chez l'Alyte accoucheur (*Alytes obstetricans*), dans le Parc naturel de Peñarala en Espagne (Bosch *et al.* 2001). Au cours des étés 1997 à 1999, *B. dendrobatidis* aurait fait disparaître cette espèce dans 86 % des sites où elle était présente les années précédentes. Dans ce même parc, une mortalité de la Salamandre tachetée (*Salamandra salamandra*) et du Crapaud commun (*Bufo bufo*) a été observée de 2001 à 2003 (Bosch & Martinez-Solano 2006). Enfin, en France, *B. dendrobatidis* serait à l'origine d'une

mortalité massive de l'Alyte accoucheur et de la Salamandre tachetée observée en 2006 dans les Pyrénées (S. Walker, comm. pers.).

Cependant, *B. dendrobatidis* ne provoque pas de déclins d'amphibiens dans toutes les régions où il a été observé. Au Québec et dans le nord-est des États-Unis, par exemple, *B. dendrobatidis* est présent dans les populations de nombreuses espèces d'amphibiens depuis près de 50 ans sans toutefois provoquer de mortalité apparente (Ouellet *et al.* 2005, Longcore *et al.* 2007). En France, *B. dendrobatidis* a également été observé dans les populations de Grenouille taureau introduites en Gironde et dans le Loir-et-Cher, mais aucune mortalité d'espèces indigènes imputable à ce champignon n'a été rapportée à ce jour (Garner *et al.* 2006).

V. LES CAUSES DE L'ÉMERGENCE DE LA CHYTRIDIOMYCOSE

Plusieurs hypothèses sont actuellement proposées pour tenter d'expliquer l'émergence de la chytridiomycose au cours des dernières années.

Selon une première hypothèse, *B. dendrobatidis* aurait été récemment introduit dans de nouvelles aires géographiques et aurait alors provoqué une mortalité d'amphibiens dans des populations d'hôtes dites « naïves », c'est-à-dire jamais exposées auparavant à l'agent pathogène. Cette hypothèse est étayée par le fait que les différentes souches de *B. dendrobatidis* analysées à travers le monde possèdent une faible diversité génétique, ce qui suggère son expansion récente à partir d'un même point d'origine (Morehouse *et al.* 2003, Morgan *et al.* 2007, James *et al.* 2009). D'autre part, un grand nombre d'espèces d'amphibiens présentes dans les commerces et autres trafics internationaux sont porteuses de *B. dendrobatidis* et auraient ainsi pu contribuer à sa dispersion à grande échelle (Mazzoni *et al.* 2003, Weldon *et al.* 2004, Garner *et al.* 2006, Fischer & Garner 2007, Rowley *et al.* 2007). Parmi ces espèces figurent notamment le Crapaud bœuf (*Bufo marinus*), la Grenouille taureau et le Xénope lisse, qui ont été largement exportées au cours du siècle précédent et qui ont déjà établi des populations sauvages en Amérique, en Asie, en Australie, en Europe et en Océanie (Kupferberg 1997, Weldon *et al.* 2004, Ficetola *et al.* 2007, Fischer & Garner 2007). Selon Weldon *et al.* (2004), *B. dendrobatidis* pourrait être originaire du continent africain et le commerce international du Xénope lisse, utilisé depuis le début des années 1930 comme animal de laboratoire, aurait permis sa dissémination à travers le monde. En effet, le plus vieux cas de

chytridiomycose rapporté à ce jour a été observé sur un Xénope lisse capturé en 1938 en Afrique du Sud.

Cependant, dans certaines régions du monde, d'importants déclins d'amphibiens attribuables à *B. dendrobatidis* ont été observés sans qu'il n'y ait eu auparavant d'introduction d'amphibiens. C'est le cas notamment dans les forêts tropicales montagneuses d'Amérique Centrale. Selon Fisher et Garner (2007), ce sont les scientifiques qui auraient alors pu être les vecteurs d'introduction de l'agent pathogène. En effet, au cours des années 1980, les amphibiens présents dans cette région, et notamment les membres de la famille des Dendrobatidés, ont été hautement prisés et exportés par des chercheurs et des conservateurs de zoo (Gorzula 1996). Ils se sont alors retrouvés dans des jardins zoologiques où le Xénope lisse était présent depuis parfois plus de 20 ans (Fischer & Garner 2007). Au sein de ces établissements, l'agent pathogène aurait alors pu être transmis à des individus voués à être réintroduits dans le milieu naturel, ou contaminer du matériel destiné à être réutilisé sur le terrain. Cette contamination croisée, par l'intermédiaire de scientifiques, a été récemment montrée avec la transmission de *B. dendrobatidis* à l'Alyte de Majorque (*Alytes muletensis*) au cours d'un programme de renforcement de ces populations (Walker *et al.* 2008).

Selon une seconde hypothèse, *B. dendrobatidis* serait un champignon cosmopolite, présent de longue date dans de nombreuses régions du monde et l'émergence de la maladie serait due à des changements environnementaux récents (Rachowicz *et al.* 2005). Afin de conforter cette hypothèse, James *et al.* (2009) ont récemment démontré que des lignées de *B. dendrobatidis* identiques étaient présentes à la fois dans des populations saines et dans des populations en déclin, ce qui confirme que l'émergence de la maladie est dépendante du contexte. Berger *et al.* (2004) ont par exemple démontré que la température influençait la gravité des infections dues à *B. dendrobatidis*. Alors que la totalité des individus soumis à des températures de 17 et 23° C succombe à l'infection, 50 % de ceux exposés à 27° C survit. Des températures plus élevées (37° C pendant 16 heures) permettent même d'éliminer l'infection chez certaines espèces (Woodhams *et al.* 2003). Les changements climatiques pourraient également jouer un rôle dans l'émergence de la maladie (Laurance 2008). Selon Pounds *et al.* (2006), l'augmentation des températures observée au cours des années 1990 dans les forêts tropicales montagneuses d'Amérique Centrale aurait en effet permis la formation d'une couverture nuageuse épaisse, limitant ainsi les températures extrêmes (> 30° C) et favorisant la survie de l'agent pathogène. Pour Bosch *et al.* (2007), l'augmentation des tem-

pératures hivernales en montagne au cours des dernières années aurait également favorisé le développement de *B. dendrobatidis* et pourrait être responsable de la mortalité massive d'amphibiens observée récemment dans le Parc naturel de Peñarala en Espagne.

Les facteurs environnementaux pourraient également affecter les défenses immunitaires des amphibiens et ainsi les rendre plus sensibles à une infection par *B. dendrobatidis*. Raffel *et al.* (2006) ont par exemple démontré que les variations de température avaient une forte influence sur le système immunitaire des amphibiens (taux de lymphocytes, éosinophiles, neutrophiles et lysozymes). D'autres facteurs environnementaux, comme l'exposition à des doses sub-létales de pesticides, pourraient également diminuer la production de peptides antimicrobiens et ainsi rendre les individus plus sensibles à l'infection (Carey *et al.* 1999, Davidson *et al.* 2007).

Les hypothèses présentées précédemment ne sont pas exclusives et les études menées actuellement forcent à penser que l'émergence de la chytridiomycose est due à une combinaison de nombreux facteurs. Il semblerait que *B. dendrobatidis* ait été récemment disséminé à travers le monde, via notamment l'introduction d'espèces exotiques, et que son impact dépende à la fois du contexte environnemental et de la résistance des hôtes.

VI. CONCLUSION

La communauté scientifique est aujourd'hui fortement mobilisée sur la problématique de la chytridiomycose. L'interrogation de la base bibliographique *Web of Sciences*® montre l'évolution du nombre d'articles sur cette thématique depuis 1999 (Fig. 4).

Compte tenu de la répartition mondiale de *B. dendrobatidis* et des risques encourus par la batrachofaune, il est indispensable de prendre des précautions visant à limiter l'introduction et la dissémination de cet agent pathogène sur le territoire français. Ces mesures de précaution doivent passer par **1)** l'application de protocoles d'hygiène lors d'interventions en milieu aquatique ou lors de manipulations d'amphibiens en laboratoire (Dejean *et al.* 2007, Phillott *et al.* 2010), **2)** la mise en place de mesures de contrôles sanitaires lors d'importations d'espèces exotiques d'amphibiens, pour la terrariophilie notamment (en accord avec les préconisations du code sanitaire pour les animaux aquatiques publié par l'Organisation Mondiale de la Santé Animale) et **3)** la mise en place de programmes d'éradication pour les

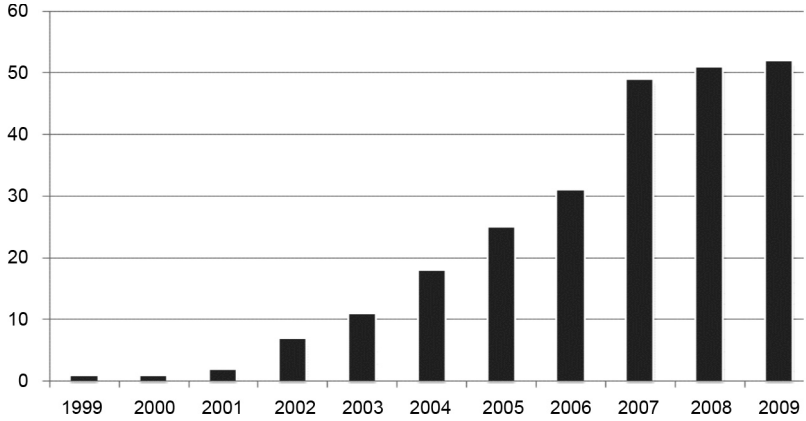

Figure 4 : Évolution du nombre de publications scientifiques dans la base de données *Web of Science®* pour l'interrogation « *Batrachochytrium dendrobatidis* » de 1999 à 2009.

Figure 4: Evolution of the number of scientific publications identified with the topic "*Batrachochytrium dendrobatidis*" in the *Web of Science®* database from 1999 to 2009.

espèces exotiques d'amphibiens connues pour être porteurs sains de l'infection, comme la Grenouille taureau ou le Xénope lisse.

Afin de connaître la situation de *B. dendrobatidis* en France (espèces porteuses, répartition, impact) et de proposer des mesures de gestions adaptées à cette problématique (protocole d'hygiène en ligne sur le réseau d'épidémio-surveillance), un programme d'étude et de surveillance des maladies des amphibiens en France à vu le jour en 2008. Ce programme est désormais intégré dans un programme de recherche européen sur la chytridiomycose (RACE : Risk Assessment of Chytridiomycosis to European Amphibian Biodiversity, 2009-2012).

Remerciements – Nous tenons à remercier Marc Artois (École Nationale Vétérinaire de Lyon), Matthew Fischer (Imperial College of London), Patrick Galois (Amphibia-Nature), Trent Garner (Zoological Society of London), Ivan Ineich (MNHN), François Moutou (AFSSA Nancy), Alain Pagano (Université d'Angers), Sandrine Plenet (Université Claude Bernard - Lyon 1) et Dirk Schmeller (Station d'Écologie Expérimentale du CNRS de Moulis) pour la relecture de cette publication. Ce manuscrit a été rédigé dans le cadre du programme d'étude et de surveillance des maladies des amphibiens en France, mené par le Parc naturel régional Périgord-Limousin, en partenariat avec l'Université de Savoie, Amphibia-Nature (Québec), l'École Nationale Vétérinaire de Lyon, la Société Zoologique de Londres et le Parc delta del Pô (Italie). Ce programme est financé par l'Europe (FEDER Limousin), la Région Limousin, l'Association Nationale de la Recherche et de la Technologie (Bourse CIFRE à TD) et la Commission Européenne (programme « Biodiversa »).

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Aanensen D.M., Olson D., Fisher M.C. & Spratt B.G. 2009 – *Batrachochytrium dendrobatidis* Global Mapping Project [www.spatialepidemiology.net/bd/]. Consulté le 27 août 2009.

Adams M.J., Galvan S., Scalera R., Grieco C. & Sindaco R. 2008 – *Batrachochytrium dendrobatidis* in amphibian populations in Italy. *Herpetol. Rev.*, 39: 324-326.

Berger L., Hyatt A.D., Speare R. & Longcore J.E. 2005a – Life cycle stages of the amphibian chytrid *Batrachochytrium dendrobatidis*. *Dis. Aquat. Org.,* 68: 51-63.

Berger L., Marantelli G., Skerratt L.F. & Speare R. 2005b – Virulence of the amphibian chytrid fungus *Batrachochytrium dendrobatidis* varies with the strain. *Dis. Aquat. Org.,* 68: 47-50.

Berger L., Speare R., Green D.E., Cunningham A.A., Goggin C.L., Slocombe R., Ragan M.A., Hyatt A.D., McDonald K.R., Hines H.B., Lips K.R., Marantelli G. & Parkes H. 1998 – Chytridiomycosis causes amphibian mortality associated with population declines in the rain forests of Australia and Central America. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA,* 95: 9031-9036.

Berger L., Speare R., Hines H.B., Marantelli G., Hyatt A.D., McDonald K.R., Skerratt L.F., Olsen V., Clarke J.M., Gillespie G., Mahony M., Sheppard N., Williams C. & Tyler M.J. 2004 – Effect of season and temperature on mortality in amphibians due to chytridiomycosis. *Austr. Vet. J.,* 82: 434-439.

Berger L., Speare R. & Hyatt A. 1999 – Chytrid fungi and amphibian declines: overview, implications and future directions. *In* Campbell A. (ed.), Declines and disappearances of Australian frogs, pp. 23-33. Environment Australia, Canberra, Australia.

Berger L., Speare R. & Skerratt L.F. 2005c – Distribution of *Batrachochytrium dendrobatidis* and pathology in the skin of Green Tree Frogs *Litoria caerulea* with severe chytridiomycosis. *Dis. Aquat. Org.,* 68: 65-70.

Bonaccorso E., Guayasamin J.M., Mendez D. & Speare R. 2003 – Chytridiomycosis as a possible cause of population declines in *Atelopus cruciger* (Anura: Bufonidae). *Herpetol. Rev.,* 34: 331-334.

Bosch J., Carrascal L.M., Durán L., Walker S. & Fisher M.C. 2007 – Climate change and outbreaks of amphibian chytridiomycosis in a montane area of central Spain; is there a link? *Proc. R. Soc. B.,* 274: 253-260.

Bosch J. & Martinez-Solano I. 2006 – Chytrid fungus infection related to unusual mortalities of *Salamandra salamandra* and *Bufo bufo* in the Peñalara Natural Park, Spain. *Oryx,* 40: 84-89.

Bosch J., Martinez-Solano I. & Garcia-Paris M. 2001 – Evidence of a chytrid fungus infection involved in the decline of the Common Midwife Toad (*Alytes obstetricans*) in protected areas of central Spain. *Biol. Conserv.,* 97: 331-337.

Bovero S., Sotgiu G., Angelini S., Doglio S., Gazzaniga E., Cunningham A.A. & Garner T.W.J. 2008 – Detection of chytridiomycosis caused by *Batrachochytrium dendrobatidis* in the endangered Sardinian Newt (*Euproctus platycephalus*) in southern Sardinia, Italy. *J. Wildl. Dis.*, 44: 712-715.

Boyle D.G., Boyle D.B., Olsen V., Morgan J.A.T. & Hyatt A.D. 2004 – Rapid quantitative detection of chytridiomycosis (*Batrachochytrium dendrobatidis*) in amphibian samples using real-time Taqman PCR assay. *Dis. Aquat. Org.,* 60: 141-148.

Bradley G.A., Rosen P.C., Sredl M.J., Jones T.R. & Longcore J.E. 2002 – Chytridiomycosis in native Arizona frogs. *J. Wildl. Dis.,* 38: 206-212.

Carey C., Bradford D.F., Brunner J.L., Collins J.P., Davidson E.W., Longcore J.E., Ouellet M., Pessier A.P. & Schock D.M. 2003 – Biotic factors in amphibian population declines. *In* Linder G., Krest S.K. & Sparling D.W. (eds), Amphibian decline: an integrated analysis of multiple stressor effects, pp. 153-208. SETAC, Pensacola, Florida, USA.

Carey C., Bruzgul J.E., Livo L.J., Walling M.L., Kuehl K.A., Dixon B.F., Pessier A.P., Alford R.A. & Rogers K.B. 2006 – Experimental exposures of Boreal Toads (*Bufo boreas*) to a pathogenic chytrid fungus (*Batrachochytrium dendrobatidis*). *EcoHealth,* 3: 5-21.

Carey C., Cohen N. & Rollins-Smith L. 1999 – Amphibian declines: an immunological perspective. *Dev. Comp. Immunol.,* 23: 459-472.

Daszak P., Berger L., Cunningham A.A., Hyatt A.D., Green D.E. & Speare R. 1999 – Emerging infectious diseases and amphibian population declines. *Emerg. Infect. Dis.,* 5: 735-748.

Daszak P., Strieby A., Cunningham A.A., Longcore J.E., Brown C.C. & Porter D. 2004 – Experimental evidence that the Bullfrog (*Rana catesbeiana*) is a potential carrier of chytridiomycosis, an emerging fungal disease of amphibians. *Herpetol. J.,* 14: 201-207.

Davidson C., Benard M.F., Shaffer H.B., Parker J.M., O'Leary C., Conlon J.M. & Rollins-Smith L.A. 2007 – Effects of chytrid and carbaryl exposure on survival, growth and skin peptide defenses in Foothill Yellow-legged Frogs. *Environ. Sci. Technol.,* 41: 1771-1776.

Davidson E.W., Parris M., Collins J.P., Longcore J.E., Pessier A.P. & Brunner J. 2003 – Pathogenicity and transmission of chytridiomycosis in Tiger Salamanders (*Ambystoma tigrinum*). *Copeia,* 2003: 601-607.

Dejean T., Miaud C. & Ouellet M. 2007 – Proposition d'un protocole d'hygiène pour réduire les risques de dissémination d'agents infectieux et parasitaires chez les amphibiens lors d'intervention sur le terrain. *Bull. Soc. Herp. Fr.,* 122: 40-48.

Di Rosa I., Simoncelli F., Fagotti A. & Pascolini R. 2007 – The proximate cause of frog declines? *Nature*, 447: E4-E5.

Federici S., Clemenzi S., Favelli M., Tessa G., Andreone F., Casiraghi M. & Crottini A. 2008 – Identification of the pathogen *Batrachochytrium dendrobatidis* in amphibian populations of a plain area in the northwest of Italy. *Herpetol. Notes*, 1: 33-37.

Ficetola G.F., Coïc C., Detaint M., Berroneau M., Lorvelec O. & Miaud C. 2007 – Pattern of distribution of the American Bullfrog *Rana catesbeiana* in Europe. *Biol. Invasions,* 9: 767-772.

Fisher M.C., Bosch J., Yin Z., Stead D.A., Walker J., Selway L., Brown A.J.P., Walker L.A., Gow N.A.R., Stajich J.E. & Garner T.W.J. 2009a – Proteomic and phenotypic profiling of the amphibian pathogen *Batrachochytrium dendrobatidis* shows that genotype is linked to virulence. *Mol. Ecol.*, 18: 415-429.

Fisher M.C. & Garner T.W.J. 2007 – The relationship between the emergence of *Batrachochytrium dendrobatidis*, the international trade in amphibians and introduced amphibian species. *Fungal Biol. Rev.,* 21: 2-9.

Fisher M.C., Garner T.W.J. & Walker S. 2009b – Global emergence of *Batrachochytrium dendrobatidis* and amphibian chytridiomycosis in space, time, and host. *Annu. Rev. Microbiol*, 63: 291-310.

Garner T.W.J., Perkins M.W., Govindarajulu P., Seglie D., Walker S., Cunningham A.A. & Fisher M.C. 2006 – The emerging amphibian pathogen *Batrachochytrium dendrobatidis* globally infects introduced populations of the North American Bullfrog, *Rana catesbeiana*. *Biol. Lett.,* 2: 455-459.

Garner T.W.J., Walker S., Bosch J., Hyatt A.D., Cunningham A.A. & Fisher M.C. 2005 – Chytrid fungus in Europe. *Emerg. Infect. Dis.*, 11: 1639-1640.

Garner T.W.J., Walker S., Bosch J., Leech S., Rowcliffe J.M., Cunningham A.A. & Fisher M.C. 2009 – Life history tradeoffs influence mortality associated with the amphibian pathogen *Batrachochytrium dendrobatidis*. *Oikos,* 118: 783-791.

Gascon C., Collins J.P., Moore R.D., Church D.R., McKay J.E. & Mendelson J.R. 2007 – Amphibian conservation action plan. IUCN/SSC Amphibian Specialist Group. Gland, Switzerland and Cambridge, United Kingdom. 64 p.

Gorzula S. 1996 – The trade in dendrobatid frogs from 1987 to 1993. *Herpetol. Rev.*, 27: 116-123.

Harris R.N., James T.Y., Lauer A., Simon M.A. & Patel A. 2006 – Amphibian pathogen *Batrachochytrium dendrobatidis* is inhibited by the cutaneous bacteria of amphibian species. *EcoHealth,* 3: 53-56.

Houlahan J.E., Findlay C.S., Schmidt B.R., Meyer A.H. & Kuzmin S.L. 2000 – Quantitative evidence for global amphibian population declines. *Nature*, 404: 752-755.

Hyatt A.D., Boyle D.G., Olsen V., Boyle D.B., Berger L., Obendorf D., Dalton A., Kriger K., Hero M., Hines H., Phillott R., Campbell R., Marantelli G., Gleason F. & Colling A. 2007 – Diagnostic assays and sampling protocols for the detection of *Batrachochytrium dendrobatidis*. *Dis. Aquat. Org.,* 73: 175-192.

IUCN 2009 – The IUCN Red List of Threatened Species. [www.iucnredlist.org]. Consulté le 27 août 2009.

James T.Y., Letcher P.M., Longcore J.E., Mozley-Standridge S.E., Porter D., Powell M.J., Griffith G.W. & Vilgalys R. 2006 – A molecular phylogeny of the flagellated fungi (Chytridiomycota) and description of a new phylum (Blastocladiomycota). *Mycologia,* 98: 860-871.

James T.Y., Litvintseva A.P., Vilgalys R., Morgan J.A.T., Taylor J.W., Fisher M.C., Berger L., Weldon C., du Preez L. & Longcore J.E. 2009 – Rapid global expansion of the fungal disease chytridiomycosis into declining and healthy amphibian populations. *PLoS Pathog.,* 5: e1000458. doi:10.1371/journal.ppat.1000458.

Johnson M.L., Berger L., Philips L. & Speare R. 2003 – Fungicidal effects of chemical disinfectants, UV light, desiccation and heat on the amphibian chytrid *Batrachochytrium dendrobatidis*. *Dis. Aquat. Org.,* 57: 255-260.

Johnson M.L. & Speare R. 2003 – Survival of *Batrachochytrium dendrobatidis* in water: quarantine and disease control implications. *Emerg. Infect. Dis.,* 9: 922-925.

Johnson M.L. & Speare R. 2005 – Possible modes of dissemination of the amphibian chytrid *Batrachochytrium dendrobatidis* in the environment. *Dis. Aquat. Org.,* 65: 181-186.

Kirk P.M., Cannon P.F., David J.C. & Stalpers J.A. 2001 – Ainsworth & Bisby's dictionary of the fungi. 9th ed. CABI publishing, CAB International, Oxon, United Kingdom. 655 p.

Knapp R.A. & Morgan J.A.T. 2006 – Tadpole mouthpart depigmentation as an accurate indicator of chytridiomycosis, an emerging disease of amphibians. *Copeia,* 2006: 188-197.

Kupferberg S.J. 1997 – Bullfrog (*Rana catesbeiana*) invasion of a California river: the role of larval competition. *Ecology,* 78: 1736-1751.

La Marca E., Lips K.R., Lötters S., Puschendorf R., Ibañez R., Rueda-Almonacid J.V., Schulte R., Marty C., Castro F., Manzanilla-Puppo J., García-Pérez J.E., Bolaños F., Chaves G., Pounds J.A., Toral E. & Young B.E. 2005 – Catastrophic population declines and extinctions in neotropical Harlequin Frogs (Bufonidae: *Atelopus*). *Biotropica,* 37: 190-201.

Lamirande E.W. & Nichols D.K. 2002 – Effects of host stage on susceptibility to cutaneous chytridiomycosis in Blue-and-yellow Poison Dart Frogs (*Dendrobates tinctorius*). *In* McKinnell RG, Carlson DL. (eds), Proceedings of the Sixth International Symposium on the Pathology of Reptiles and Amphibians, pp. 3-13. Saint Paul, Minnesota, USA.

Laurance W.F. 2008 – Global warming and amphibian extinctions in eastern Australia. *Austral. Ecol.,* 33: 1-9.

Lips K.R. 1998 – Decline of a tropical montane amphibian fauna. *Conserv. Biol.,* 12: 106-117.

Lips K.R. 1999 – Mass mortality and population declines of anurans at an upland site in western Panama. *Conserv. Biol.,* 13: 117-125.

Lips K.R., Brem F., Brenes R., Reeve J.D., Alford R.A., Voyles J., Carey C., Livo L., Pessier A.P. & Collins J.P. 2006 – Emerging infectious disease and the loss of biodiversity in a neotropical amphibian community. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA,* 103: 3165-3170.

Lips K.R., Green D.E. & Papendick R. 2003 – Chytridiomycosis in wild frogs from southern Costa Rica. *J. Herpetol.*, 37: 215-218.

Longcore J.E., Pessier A.P. & Nichols D.K. 1999 – *Batrachochytrium dendrobatidis* gen. et sp. nov., a chytrid pathogenic to amphibians. *Mycologia*, 91: 219-227.

Longcore J.R., Longcore J.E., Pessier A.P. & Halteman W.A. 2007 – Chytridiomycosis widespread in anurans of northeastern United States. *J. Wildl. Manag.,* 71: 435-444.

Marantelli G., Berger L., Speare R. & Keegan L. 2004 – Distribution of the amphibian chytrid *Batrachochytrium dendrobatidis* and keratin during tadpole development. *Pacific Conserv. Biol.,* 10: 173-179.

Mazzoni R., Cunningham A.A., Daszak P., Apolo A., Perdomo E. & Speranza G. 2003 – Emerging pathogen of wild amphibians in frogs (*Rana catesbeiana*) farmed for international trade. *Emerg. Infect. Dis.,* 9: 995-998.

Morehouse E.A., James T.Y., Ganley A.R.D., Vilgalys R., Berger L., Murphy P.J. & Longcore J.E. 2003 – Multilocus sequence typing suggests the chytrid pathogen of amphibians is a recently emerged clone. *Mol. Ecol.,* 12: 395-403.

Morgan J.A.T., Vredenburg V.T., Rachowicz L.J., Knapp R.A., Stice M.J., Tunstall T., Bingham R.E., Parker J.M., Longcore J.E., Moritz C., Briggs C.J. & Taylor J.W. 2007 – Population genetics of the frog-killing fungus *Batrachochytrium dendrobatidis. Proc. Natl. Acad. Sci. USA,* 104: 13845-13850.

Muths E., Corn P.S., Pessier A.P. & Green D.E. 2003 – Evidence for disease-related amphibian decline in Colorado. *Biol. Conserv.,* 110: 357-365.

Mutschmann F., Berger L., Zwart P. & Gaedicke C. 2000 – Chytridiomykose bei Amphibien – erstmaliger Nachweis für Europa. *Berl. Münch. Tierärztl. Wschr.*, 113: 380-383.

Nichols D.K., Lamirande E.W., Pessier A.P. & Longcore J.E. 2001 – Experimental transmission of cutaneous chytridiomycosis in dendrobatid frogs. *J. Wildl. Dis.,* 37: 1-11.

Ouellet M., Mikaelian I., Pauli B.D., Rodrigue J. & Green D.M. 2005 – Historical evidence of widespread chytrid infection in North American amphibian populations. *Conserv. Biol.,* 19: 1431-1440.

Padgett-Flohr G.E. & Goble M.E. 2007 – Evaluation of tadpole mouthpart depigmentation as a diagnostic test for infection by *Batrachochytrium dendrobatidis* for four California anurans. *J. Wildl. Dis.,* 43: 690-699.

Pessier A.P., Nichols D.K., Longcore J.E. & Fuller M.S. 1999 – Cutaneous chytridiomycosis in Poison Dart Frogs (*Dendrobates* spp.) and White's Tree Frogs (*Litoria caerulea*). *J. Vet. Diagn. Invest.,* 11: 194-199.

Phillott A.D., Speare R., Hines H.B., Skerratt L.F., Meyer E., McDonald K.R., Cashins S.D., Mendez D. & Berger L. 2010 – Minimising exposure of amphibians to pathogens during field studies. *Dis. Aquat. Org.*, doi: 10.3354/dao02162.

Piotrowski J.S., Annis S.L. & Longcore J.E. 2004 – Physiology of *Batrachochytrium dendrobatidis*, a chytrid pathogen of amphibians. *Mycologia,* 96: 9-15.

Pounds J.A., Bustamante M.R., Coloma L.A., Consuegra J.A., Fogden M.P.L., Foster P.N., La Marca E., Masters K.L., Merino-Viteri A., Puschendorf R., Ron S.R., Sánchez-Azofeifa G.A., Still C.J. & Young B.E. 2006 – Widespread amphibian extinctions from epidemic disease driven by global warming. *Nature,* 439: 161-167.

Powell M.J. 1993 – Looking at mycology with a janus face: a glimpse of chytridiomycetes active in the environment. *Mycologia*, 85: 1-20.

Puschendorf R. & Bolaños F. 2006 – Detection of *Batrachochytrium dendrobatidis* in *Eleutherodactylus fitzingeri*: effects of skin sample location and histologic stain. *J. Wildl. Dis.,* 42: 301-306.

Rachowicz L.J., Hero J.M., Alford R.A., Taylor J.W., Morgan J.A.T., Vredenburg V.T., Collins J.P. & Briggs C.J. 2005 – The novel and endemic pathogen hypotheses: competing explanations for the origin of emerging infectious diseases of wildlife. *Conserv. Biol.,* 19: 1441-1448.

Rachowicz L.J., Knapp R.A., Morgan J.A.T., Stice M.J., Vredenburg V.T., Parker J.M. & Briggs C.J. 2006 – Emerging infectious disease as a proximate cause of amphibian mass mortality. *Ecology,* 87: 1671-1683.

Rachowicz L.J. & Vredenburg V.T. 2004 – Transmission of *Batrachochytrium dendrobatidis* within and between amphibian life stages. *Dis. Aquat. Org.,* 61: 75-83.

Raffel T.R., Rohr J.R., Kiesecker J.M. & Hudson P.J. 2006 – Negative effects of changing temperature on amphibian immunity under field conditions. *Funct. Ecol.,* 20: 819-828.

Retallick R.W.R. & Miera V. 2007 – Strain differences in the amphibian chytrid *Batrachochytrium dendrobatidis* and non-permanent, sub-lethal effects of infection. *Dis. Aquat. Org.,* 75: 201-207.

Retallick R.W.R., Miera V., Richards K.L., Field K.J. & Collins J.P. 2006 – A non-lethal technique for detecting the chytrid fungus *Batrachochytrium dendrobatidis* on tadpoles. *Dis. Aquat. Org.,* 72: 77-85.

Rollins-Smith L.A., Carey C., Longcore J.E., Doersam J.K., Boutte A., Bruzgal J.E. & Conlon J.M. 2002a – Activity of antimicrobial skin peptides from ranid frogs against *Batrachochytrium dendrobatidis*, the chytrid fungus associated with global amphibian declines. *Dev. Comp. Immunol.,* 26: 471-479.

Rollins-Smith L.A. & Conlon J.M. 2005 – Antimicrobial peptide defenses against chytridiomycosis, an emerging infectious disease of amphibian populations. *Dev. Comp. Immunol.,* 29: 589-598.

Rollins-Smith L.A., Doersam J.K., Longcore J.E., Taylor S.K., Shamblin J.C., Carey C. & Zasloff M.A. 2002b – Antimicrobial peptide defenses against pathogen associated with global amphibian declines. *Dev. Comp. Immunol.,* 26: 63-72.

Rollins-Smith L.A., Reinert L.K., Miera V. & Conlon J.M. 2002c – Antimicrobial peptide defenses of the Tarahumara Frog, *Rana tarahumarae*. *Biochem. Bioph. Res. Communic.,* 297: 361-367.

Rollins-Smith L.A., Woodhams D.C., Reinert L.K., Vredenburg V.T., Briggs C.J., Nielsen P.F. & Conlon J.M. 2006 – Antimicrobial peptide defenses of the Mountain Yellow-legged Frog (*Rana muscosa*). *Dev. Comp. Immunol.,* 30: 831-842.

Rowley J.J.L., Chan S.K.F., Tang W.S., Speare R., Skerratt L.F., Alford R.A., Cheung K.S., Ho C.Y. & Campbell R. 2007 – Survey for the amphibian chytrid *Batrachochytrium dendrobatidis* in Hong Kong in native amphibians and in the international amphibian trade. *Dis. Aquat. Org.,* 78: 87-95.

Scalera R., Adams M.J. & Galvan S.K. 2008 – The occurrence of *Batrachochytrium dendrobatidis* in amphibian populations in Denmark. *Herpetol. Rev.*, 39: 199-200.

Schloegel L.M., Hero J.M., Berger L., Speare R., McDonald K. & Daszak P. 2006 – The decline of the Sharp-snouted Day Frog (*Taudactylus acutirostris*): the first documented case of extinction by infection in a free-ranging wildlife species? *EcoHealth,* 3: 35-40.

Simoncelli F., Fagotti A., Dall'Olio R., Vagnetti D., Pascolini R. & Di Rosa I. 2005 – Evidence of *Batrachochytrium dendrobatidis* infection in water frogs of the *Rana esculenta* complex in central Italy. *EcoHealth,* 2: 307-312.

Stuart S.N., Chanson J.S., Cox N.A., Young B.E., Rodrigues A.S.L., Fischman D.L. & Waller R.W. 2004 – Status and trends of amphibian declines and extinctions worldwide. *Science*, 306: 1783-1786.

Voyles J., Berger L., Young S., Speare R., Webb R., Warner J., Rudd D., Campbell R. & Skerratt L.F. 2007 – Electrolyte depletion and osmotic imbalance in amphibians with chytridiomycosis. *Dis. Aquat. Org.,* 77: 113-118.

Voyles J., Young S., Berger L., Campbell C., Voyles W.F., Dinudom A., Cook D., Webb R., Alford R.A., Skerratt L.F. & Speare R. 2009 – Pathogenesis of chytridiomycosis, a cause of catastrophic amphibian declines. *Science,* 326: 582-585.

Wake D.B. & Vredenburg V.T. 2008 – Are we in the midst of the sixth mass extinction? A view from the world of amphibians. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA,* 105(Suppl. 1): 11466-11473.

Waldman B., van de Wolfshaar K.E., Klena J.D., Andjic V., Bishop P.J. & Norman R.J. de B. 2001 – Chytridiomycosis in New Zealand frogs. *Surveillance,* 28: 9-11.

Walker S.F., Bosch J., James T.Y., Litvintseva A.P., Valls J.A.O., Pina S., Garcia G., Rosa G.A., Cunningham A.A., Hole S., Griffiths R. & Fisher M.C. 2008 – Invasive pathogens threaten species recovery programs. *Curr. Biol.,* 18: 853-854.

Weldon C., du Preez L.H., Hyatt A.D., Muller R. & Speare R. 2004 – Origin of the amphibian chytrid fungus. *Emerg. Infect. Dis.,* 10: 2100-2105.

Whitfield S.M., Bell K.E., Philippi T., Sasa M., Bolaños F., Chaves G., Savage J.M. & Donnelly M.A. 2007 – Amphibian and reptile declines over 35 years at La Selva, Costa Rica. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA,* 104: 8352-8356.

Woodhams D.C., Alford R.A. & Marantelli G. 2003 – Emerging disease of amphibians cured by elevated body temperature. *Dis. Aquat. Org.,* 55: 65-67.

Woodhams D.C., Ardipradja K., Alford R.A., Marantelli G., Reinert L.K. & Rollins-Smith L.A. 2007a – Resistance to chytridiomycosis varies among amphibian species and is correlated with skin peptide defenses. *Anim. Conserv.,* 10: 409-417.

Woodhams D.C., Rollins-Smith L.A., Carey C., Reinert L., Tyler M.J. & Alford R.A. 2006a – Population trends associated with skin peptide defenses against chytridiomycosis in Australian frogs. *Oecologia*, 146: 531-540.

Woodhams D.C., Voyles J., Lips K.R., Carey C. & Rollins-Smith L.A. 2006b – Predicted disease susceptibility in a Panamanian amphibian assemblage based on skin peptide defenses. *J. Wildl. Dis.,* 42: 207-218.

Woodhams D.C., Vredenburg V.T., Simon M.A., Billheimer D., Shakhtour B., Shyr Y., Briggs C.J., Rollins-Smith L.A. & Harris R.N. 2007b – Symbiotic bacteria contribute to innate immune defenses of the threatened Mountain Yellow-legged Frog, *Rana muscosa*. *Biol. Conserv.,* 138: 390-398.

Manuscrit accepté le 23 février 2010

La Grenouille taureau (*Lithobates catesbeianus*), une espèce-réservoir pour le champignon *Batrachochytrium dendrobatidis* (Photo : Martin Ouellet).

The American Bullfrog (*Lithobates catesbeianus*), a reservoir species for the fungus *Batrachochytrium dendrobatidis* (Picture: Martin Ouellet).