

ECOLOGIE DE LA REPRODUCTION
ET DU DEVELOPPEMENT LARVAIRE
D'UN AMPHIBIEN DESERTICOLE, *BUFO PENTONI*
ANDERSON, 1893, AU SENEGAL *

par Patrice FORGE et Robert BARBAULT
*Laboratoire de Zoologie de l'Ecole Normale Supérieure ***

La biologie des Amphibiens de zone désertique, et particulièrement leur biologie reproductive, offre à l'écologiste un vaste champ de recherche. L'étroite dépendance de la ponte vis-à-vis des pluies et la rapidité du développement larvaire sont les caractéristiques majeures de la reproduction de telles espèces (Mayhew, 1968 ; Zweifel, 1968 ; Balinsky, 1969). Chez plusieurs Anoures du sud-ouest aride des Etats-Unis, Zweifel (1968) a relevé une corrélation nette entre la vitesse du développement embryonnaire des différentes espèces et la durée moyenne de la présence d'eau dans les bassins où elles se reproduisent.

Bufo pentoni (Anderson, 1893) est un crapaud inféodé à l'immense bande sub-désertique qui s'étend, au sud du Sahara, du Sénégal à l'Arabie méridionale (Balletto et Cherchi, 1973).

Des données sur la biologie reproductive de cette espèce ont été recueillies au cours d'une mission effectuée par l'un d'entre nous (P.F.) dans la région de Richard-Toll (Sénégal), du 25 juin au 10 septembre 1975.

LE MILIEU

Présentation générale. — Le présent travail a été réalisé à une quinzaine de kilomètres à l'est de Richard-Toll et à quelques kilomètres au sud de Dagana, dans une savane arbustive de la zone sahélienne typique du Ferlo. La strate arbustive est carac-

* Ce travail a bénéficié d'une aide financière du C.N.R.S., dans le cadre d'une A.T.P. Dynamique des populations, contrat n° 1894.

** Ecole Normale Supérieure, 46, rue d'Ulm, 75230 Paris Cédex 05.

térisée par *Balanites aegyptiaca*, *Acacia senegal* et *Sclerocarya birrea* tandis que la strate herbeuse, qui n'est dense que durant les mois humides, est dominée par *Andropogon gayanus* (pour plus de détails voir Michel, Naegelé et Toupet, 1969 ; Bille et Poupon, 1972 ; Bille et al., 1972). Par endroits des affleurements du soubassement gréseux interrompent la couverture sablo-argileuse et atténuent la monotonie d'un paysage par ailleurs extrêmement plat.

Après la pluie, la région peut être recouverte d'eau sur de vastes étendues, du fait de l'absence de relief et du substrat sablo-argileux. Il s'agit là d'immenses flaques qui s'évaporent en quelques jours et les Amphibiens du Sahel ne s'y reproduisent pas. Ils le font en revanche dans les quelques dépressions dont le fond est rendu étanche par la décantation des argiles (Michel et al., 1969) et où se forment de véritables mares (Forge, 1976), c'est-à-dire des milieux stagnants de quelques centaines de m² et d'une profondeur de 20 à 30 cm (Dagassan, 1966).

Ces mares ont en général une durée de vie brève, qui dépend étroitement de la fréquence des précipitations, mais certaines peuvent cependant rester en eau durant plusieurs mois.

Le régime des pluies. — La saison des pluies s'étend de juin à octobre où l'on enregistre en moyenne 314 mm par an (données moyennes pour Dagana, 1931-1971). En 1975, c'est-à-dire pendant la période de l'étude, la pluviosité fut normale, avec 311 mm (Tableau I). Pendant la saison des pluies 1975 les températures enregistrées sous abri oscillèrent entre le minimum mensuel moyen de 22,8 °C (octobre) et le maximum mensuel moyen de 33,5 °C (septembre).

TABLEAU I

Les pluies à Fété-Olé en 1975 et données moyennes (1931-1971) pour Dagana, en mm

	Juin	Juillet	Août	Sept.	Octobre	Total annuel
Fété-Olé, 1975	0	169,0	71,8	54,8	15,6	311,2
Dagana, 1931-71 . . .	11,1	56,0	121,2	90,0	27,5	314,5 *

* Y compris les pluies occasionnelles de saison sèche.

Les mares étudiées. — Toutes les mares de la région ont été mises en eau après les grandes pluies du 7 juillet. Leur superficie a varié ensuite considérablement au cours des semaines, en fonction du rythme des précipitations (exemple : figure 1). Une grande rapidité d'évolution est donc la caractéristique majeure de ces mares sahéliennes : les phases de pleine eau s'étendent sur une

quinzaine ou une vingtaine de jours tandis que les phases de remplissage et d'assèchement ne durent que quelques jours.

De telles mares périodiques servent d'abreuvoir aux troupeaux de chèvres et de vaches qui y apportent, par les bouses et les urines, une masse considérable de matières organiques qu'enrichissent d'autre part de nombreux cadavres d'Insectes (*Onthophagus* et genres voisins, carabiques, cétoines, Curculionidés et fourmis). A cette action chimique directe du bétail sur le milieu s'ajoute l'action mécanique du piétinement qui contribue notamment à remettre en suspension et à aérer les particules sédimentées. Au total, la chimie, et donc aussi la biologie des points d'eau, sont considérablement transformées par le bétail.

Ces mares sont donc des milieux très riches en matière organique et pauvres en oxygène — pauvreté qu'exagèrent encore les températures élevées qui y règnent (de 25 à 35 °C).

LA REPRODUCTION DE *BUFO PENTONI*

I. — *Déclenchement de la reproduction.* — Quatre périodes de ponte bien séparées se sont succédé : les 8-9 juillet, les 25-26 juillet, le 3 août et le 24 août.

A l'exception du 3 août, toutes faisaient suite à de fortes pluies tombées la veille ou l'avant-veille (voir figure 1). Ainsi, pendant

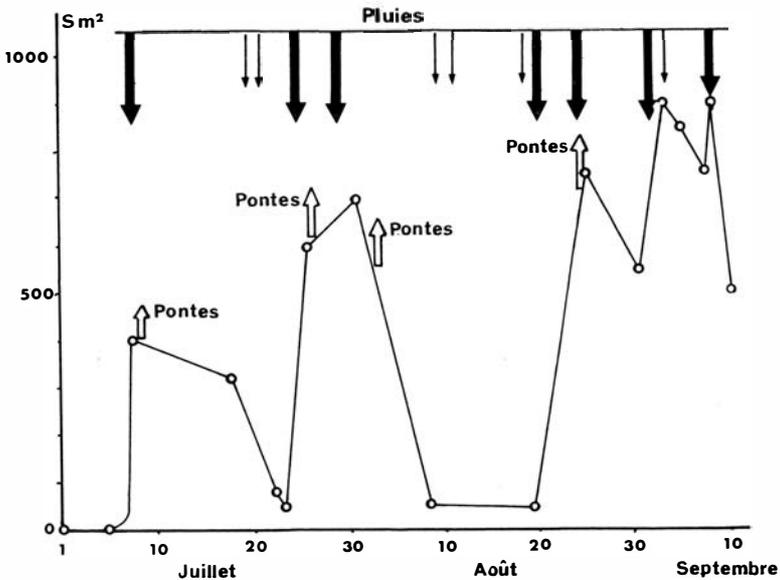


Figure 1. — Evolution de la superficie de la mare A en fonction des pluies (fortes : flèches épaisses ; moyennes : flèches minces) et périodes de ponte de *Bufo pentoni*.

la saison des pluies, le rythme des précipitations, qui conditionne le remplissage des mares, paraît bien déclencher le processus de reproduction chez les *Bufo pentoni* et ces crapauds sont capables de répondre rapidement à ce stimulus. Lorsque le niveau des mares est satisfaisant, la reproduction peut cependant se produire en l'absence de toute pluie, comme cela fut observé le 3 août dans plusieurs mares. Cette synchronisation de la reproduction sans déclencheur externe apparent, ainsi que le fait que certaines grosses pluies ne soient pas suivies de pontes, posent le problème d'une éventuelle rythmicité interne de la ponte.

2. — *Les lieux de reproduction.* — Les crapauds ne pondent pas dans toutes les étendues d'eau qui se forment après les pluies. Les immenses flaques peu profondes et très éphémères ne sont pas visitées par les individus reproducteurs. Ceux-ci se reproduisent surtout dans les grandes mares, et toujours dans des mares profondes (> 40 cm).

On peut penser que le « choix » des pièces d'eau dépend, comme chez d'autres *Bufo*, de l'origine des crapauds : ceux-ci pondraient où ils sont nés, de sorte que les mauvaises mares seraient rapidement éliminées du cycle biologique de l'espèce, et les chances de perpétuation de celle-ci en seraient d'autant accrues.

Les pontes sont déposées à la périphérie des mares, dans les zones de faible profondeur. Les cordons d'œufs s'y trouvent très souvent enroulés parmi les branchages et les herbes qui bordent la mare.

3. — *Les pontes.* — Les pontes sont le plus souvent entremêlées. Elles forment des masses compactes, reliées les unes aux autres par de nombreux cordons d'œufs. L'évaluation précise de l'importance de chaque ponte est le plus souvent impossible. Cependant, le dénombrement des œufs a pu être effectué pour deux pontes bien séparées de leurs voisines, l'une dans la mare A (8 juillet), l'autre dans la mare E (9 juillet). Elles totalisaient respectivement 9 080 et 10 900 œufs.

Les pontes peuvent cependant être moins nombreuses puisque la femelle gravide 89, capturée le 29 août à Lodé, ne contenait que 2 600 œufs mûrs. Comme chez la plupart des Amphibiens, l'importance de la ponte dépend probablement, dans une même espèce, de la taille et de l'âge des femelles.

4. — *Le développement larvaire.* — Le développement des œufs et des têtards a pu être suivi *in situ*. En effet, dans chaque mare les pontes étaient déposées le même jour, à quelques heures près et l'âge des têtards observés était donc déterminable avec une grande précision. Il n'y eut aucun recouvrement entre les cohortes successives.

A la ponte, les œufs ont un diamètre de 2 mm et pèsent 1,2 mg.

Dans trois cas l'heure de ponte et l'heure d'éclosion ont pu être notées. La durée de l'embryogénèse, comprise comme le laps de temps écoulé entre le moment de la ponte et celui de la sortie active de la majorité des têtards de leur gangue gélatineuse, fut de l'ordre d'une trentaine d'heures (deux observations de 27 heures, une de 30 à 35 heures). La température moyenne de l'eau oscillait entre 25 et 35°C.

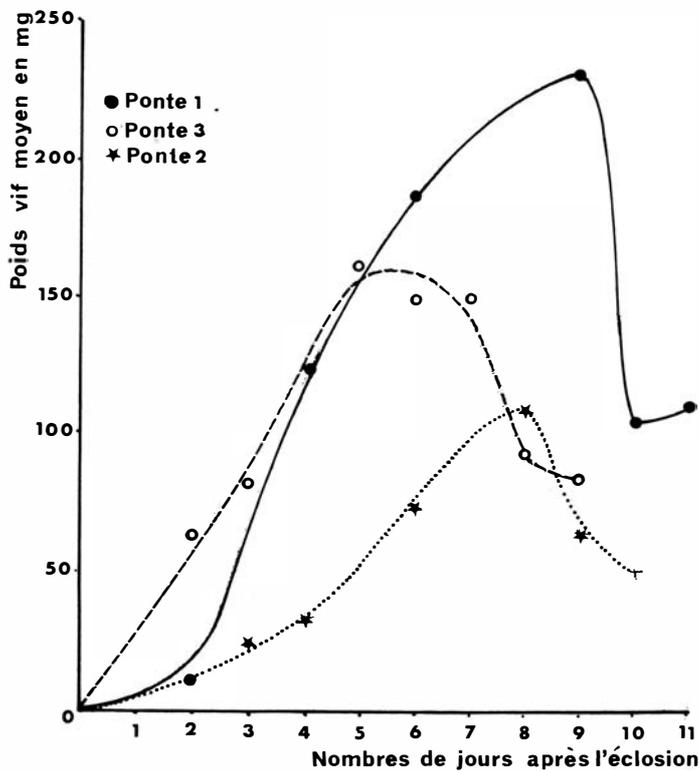


Figure 2. — Croissance pondérale moyenne des têtards de *Bufo pentoni* depuis l'éclosion jusqu'à la sortie du milieu aquatique. Ponte 1 : 8 juillet, mare A ; Ponte 2 : 25 juillet, mare B ; Ponte 3 : 25 juillet, mare A.

Les têtards au sortir de la gangue mesurent en moyenne, selon les pontes, de 6,5 à 7,5 mm de longueur totale, dont 4 à 4,5 mm pour le corps seul. Leur poids moyen est de 0,8 mg. La croissance de ces larves est extrêmement rapide puisque dans les trois cas présentés (fig. 2) les jeunes crapauds quittèrent respectivement la mare, 11, 10 et 9 jours après l'éclosion, soit 12, 11 et 10 jours

après la ponte. Ils mesuraient de 8 à 10 mm, non compris le résidu de queue, et pesaient en moyenne, selon les pontes, entre 50 et 112 mg. Les différences furent plus importantes entre pontes de dates ou de mares différentes qu'entre individus de même provenance (il peut s'agir de pontes différentes mais déposées dans la même mare le même jour). La figure 3, qui présente les courbes

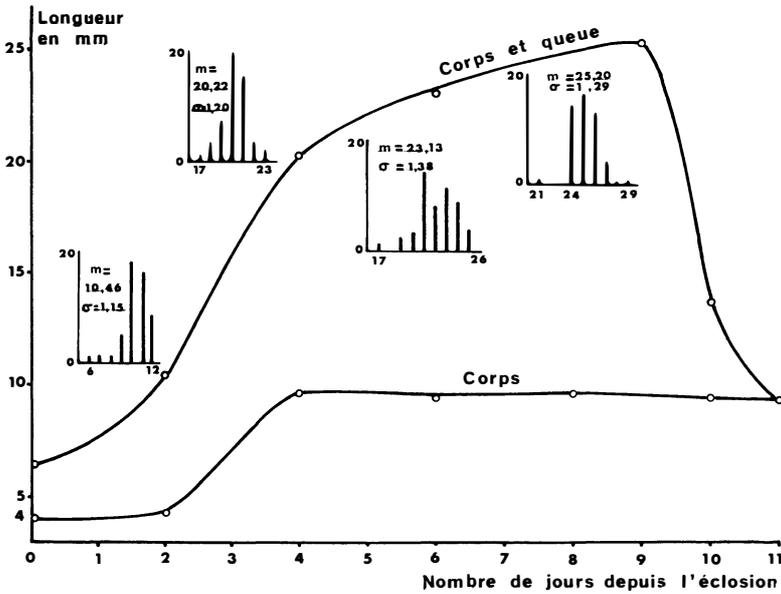


Figure 3. — Courbes de croissance staturale des têtards de *Bufo pentoni* issus des pontes déposées le 8 juillet 1975 dans la mare A. Les histogrammes indiquent la distribution des cinquante mesures effectuées dans chaque cas. Moyennes, écarts-types et valeurs extrêmes y sont précisées.

de croissance staturale d'une cohorte de têtards éclos le 9 juillet de six pontes différentes déposées le 8 dans la même mare, met en relief la faible dispersion des mesures et son maintien tout au long du développement. Ce phénomène est spectaculaire et sans doute biologiquement très important. Il n'est pas impossible qu'une telle uniformisation de la taille des têtards soit l'expression d'un effet de groupe, qui contribuerait ainsi à accélérer le développement des têtards et à synchroniser leur métamorphose. Ce n'est là toutefois qu'une hypothèse que seule pourrait étayer une étude écophysiological minutieuse, telle celle — exemplaire — réalisée par Guyétant (1975) chez plusieurs Anoures de France.

DISCUSSION

La promptitude de réponse à la pluie, qui permet aux *Bufo pentoni* de pondre dès le jour suivant, lorsque la mare vient d'être remplie est une adaptation évidente à la vie en milieu aride que l'on retrouve chez d'autres espèces déserticoles (Mayhew, 1968 ; Zweifel, 1968 ; Balinsky, 1969). Mais l'adaptation la plus remarquable ici est la rapidité du développement embryonnaire et larvaire. De tous les *Bufo* connus, *B. pentoni* est celui qui présente, à notre connaissance, le développement le plus bref. Hewitt (1913) et Power (1929) notent toutefois un délai de 16 jours chez *Bufo vertebralis* et Minton (1966) estime à 17-18 jours la durée de la phase de vie aquatique de *Bufo stomaticus* (= *andersoni*). Chez un Pélobatidé, le *Scaphiopus holbrooki*, on retrouve cependant des valeurs analogues à celles signalées ici pour *Bufo pentoni* : 9 jours (Gosner et Black, 1955) et 12 jours (Cochran, 1961). Dans tous les cas il s'agit d'espèces déserticoles.

Une question capitale que soulèvent nos observations, sans pouvoir y répondre faute des marquages nécessaires, est celle de la fréquence des pontes chez une même femelle. Certaines sont-elles capables de pondre plusieurs fois dans la même saison des pluies ? Ce serait là, évidemment, une adaptation supplémentaire à la vie en milieu désertique. Avec la venue des pluies, les Insectes se mettent à pulluler et les Crapauds s'en gavent avec une voracité prodigieuse : les contenus stomacaux de nos animaux représentaient jusqu'à 13 % de leur poids corporel et étaient généralement de l'ordre de 1 à 2 g. Une telle consommation devrait permettre, à certaines femelles au moins, de mener à bien plusieurs pontes successives. Qu'une même femelle de Crapaud puisse produire deux pontes au cours de la même saison de reproduction a été observé au Texas chez *Bufo valliceps* (Blair, 1960). Le fait reste à démontrer pour *Bufo pentoni*.

CONCLUSIONS

Bufo pentoni est une espèce remarquablement adaptée aux milieux semi-désertiques où elle vit. Les femelles sont capables de pondre dans les vingt-quatre heures qui suivent la première pluie importante de la saison. Le développement embryonnaire est très rapide, puisque la plupart des têtards quittent le cordon muqueux une trentaine d'heures après la ponte. Durant seulement de 9 à 11 jours, la phase larvaire est elle-même exceptionnellement courte. Lorsque l'année est normalement pluvieuse, cela permet le succès de la reproduction, malgré le caractère éphémère des bassins temporaires où se reproduisent les Crapauds. La croissance des têtards est variable d'une mare à l'autre, mais elle est remarquablement homogène dans chaque bassin, pour l'ensemble des pontes déposées le même jour. La durée globale de la

phase de vie aquatique paraît elle aussi très peu variable, restant comprise entre 10 et 13 jours (cinq observations se rapportant à une trentaine de pontes). L'étude écophysiological du développement de cette espèce devrait s'avérer extrêmement féconde.

SUMMARY

The breeding ecology of *Bufo pentoni*, a sahelian toad, was studied near Dagana, Senegal, during the 1975 rainy season.

Females lay their eggs 24 hours after the first rains, when the temporary ponds are filled. Later on, further laying occur after heavy rains during the three months of the annual rainy season.

Embryonic development is very rapid, most tadpoles hatching about 30 hours after laying. The larval period does not last for more than 9-11 days, in field conditions. All tadpoles living in a same pond grow at the same speed, whereas those living in different ponds may grow at different speeds. Such a pattern of development is considered as adaptative to the extreme seasonality and unpredictibility of the Sahelian environment.

BIBLIOGRAPHIE

- BALINSKY, B.I. (1969). — The reproductive ecology of Amphibians of the Transvaal highveld. *Zool. Africana*, 4 : 37-93.
- BALLETTO, E. & CHERCHI, M.A. (1973). — Il *Bufo pentoni* Anderson 1893 : Ridescrizione ed analisi biometrica. *Boll. Mus. Ist. Biol. Univ. Genova*, 41 : 105-119.
- BILLE, J.C. & POUPON, H. (1972). — Recherches écologiques sur une savane sahélienne du Ferlo septentrional, Sénégal : Description de la végétation. *La Terre et la Vie*, 26 : 351-365.
- BILLE, J.C., LEPAGE, M., MOREL, G. & POUPON, H. (1972). — Recherches écologiques sur une savane sahélienne du Ferlo septentrional, Sénégal : Présentation de la région. *La Terre et la Vie*, 26 : 332-350.
- BLAIR, W.F. (1960). — A breeding poulation of the Mexican toad (*Bufo valliceps*) in relation to its environment. *Ecology*, 41 : 165-174.
- COCHRAN, D.M. (1961). — *Living Amphibians of the World*, Doubleday, New York.
- DAGASSAN, E. (1966). — *Reconnaissance hydrogéologique du Ferlo en vue de son aménagement pastoral*. Rapport B.R.G.M., Dakar (Dak 66-A13).
- FORGE, P. (1976). — *Les peuplements d'Insectes des eaux périodiques de la région de Lamto, Côte-d'Ivoire*. Thèse de Troisième Cycle, Université de Paris VI, 153 pp.
- GOSNER, K.L. & BLACK, I.H. (1955). — The effects of the temperature and moisture on the reproductive cycles of *Scaphiopus h. holbrookii*. *Am. Midl. Nat.*, 54 : 192-203.
- GUYÉTANT, R. (1975). — *Etude des interactions intraspécifiques chez les têtards de quelques Amphibiens Anoures. Conséquences physiologiques*. Thèse d'Etat, Université de Besançon, 190 pp.

- HEWITT, J. (1913). — Notes on the distribution and characters of reptiles and amphibians in South Africa, considered in relation to the problem of discontinuity between closely allied species. *S. Afr. J. Sc.* 10, 238-253.
- MAIN, A.R. (1968). — Ecology, systematics and evolution of Australian frogs. *Adv. Ecol. Res.*, 5 : 37-86.
- MAYHEW, W.W. (1968). — Biology of desert Amphibians and Reptiles. In : *Desert Biology* (G.W. Brown, editor), vol. 1, pp. 195-356, New York, Academic Press.
- MICHEL, P., NAEGELÉ, A. & TOUPET, C. (1969). — Contribution à l'étude biologique du Sénégal septentrional. I. Le milieu naturel. *Bull. I.F.A.N.*, A, 31 : 757-839.
- MINTON, S.A. (1966). — A contribution to the herpetology of West Pakistan. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 134 : 27-184.
- POWER, J.H. (1929). — Recent advances in our knowledge of South African Amphibia. *S. Afr. J. Sci.*, 26 : 470-480.
- ZWEIFEL, R.G. (1968). — Reproductive biology of Anurans of the arid Southwest, with emphasis on adaptation of embryos to temperature. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 140 : 5-64.