

TENDANCES ADAPTATIVES A L'AFFRANCHISSEMENT
DU MILIEU AQUATIQUE CHEZ LES AMPHIBIENS ANOURES

par

Maxime LAMOTTE

Laboratoire de Zoologie de l'Ecole Normale Supérieure (Paris)

et

Jean LESCURE

*Laboratoire des Reptiles et Amphibiens
du Museum National d'Histoire Naturelle (Paris)*

Les Amphibiens sont, dans l'évolution des Vertébrés, le groupe qui a le plus efficacement assuré le passage de la vie aquatique à la vie terrestre. Ils sont aussi, et en particulier les Anoures auxquels est plus précisément consacrée la présente étude, des organismes dont l'existence est partagée entre une phase aquatique et une phase terrestre. Leur nom même d'Amphibiens traduit bien ce mode de vie lié à deux mondes différents, sinon opposés, et les exemples qui sont les plus familiers aux naturalistes d'Europe et d'Amérique du Nord répondent pleinement à cette définition : nos grenouilles et nos crapauds commencent leur vie à l'état de têtards aquatiques, nés d'œufs pondus dans l'eau, et la poursuivent en menant une vie surtout terrestre, respirant l'air de l'atmosphère. Ils devront ensuite nécessairement retourner à l'eau pour la reproduction, la ponte et la fécondation des œufs exigeant un milieu aquatique.

A mesure que s'accroît notre connaissance des Amphibiens du monde entier, il apparaît que dans un nombre de plus en plus élevé d'espèces, le cycle vital tend à se dégager de la nécessité d'un milieu aquatique pour la reproduction et le développement. Cette tendance se manifeste par une série nombreuse d'adaptations, de plus en plus poussées et de plus en plus efficaces.

Chez certaines espèces apparaît seulement la possibilité de pondre parfois au voisinage de l'eau et non en pleine eau, ou encore d'utiliser des collections d'eau très particulières, soit très réduites comme de simples trous d'eau dans des branches d'arbres, soit artificielles comme celles qui délimitent des « nids » de terre

en forme d'entonnoirs que fabrique l'animal lui-même. Chez d'autres espèces, l'adaptation consiste en une ponte au-dessus de l'eau, où ne tomberont que des têtards déjà bien formés. Il arrive aussi que les pontes soient déposées sur des feuilles dans des sortes de nids, au milieu d'une écume qui les protège contre la dessiccation. D'autres adaptations sont plus inattendues : le jeune est porté à l'état de têtard sur le dos de sa mère, ou abrité dans des alvéoles ou des replis de la peau du dos de la mère, parfois dans la bouche du père, voire dans son estomac, où s'effectue tout ou partie du développement. Un autre type d'adaptation à la vie terrestre répandu dans des familles très diverses est la ponte sur le sol ou dans le sol d'œufs très riches en vitellus d'où sortent finalement des jeunes tout métamorphosés, semblables à leurs parents : la vie en milieu aquatique a été ainsi totalement escamotée.

Cas extrême, ces gros œufs sont gardés dans l'oviducte maternel et c'est là qu'ils se développent entièrement jusqu'à la métamorphose, exemple typique d'ovoviviparité. Enfin, étape ultime de l'évolution, les œufs sont redevenus pauvres en vitellus et c'est l'organisme maternel qui permet la croissance et le développement de l'embryon.

I - PONTES DANS DES MILIEUX AQUATIQUES SPECIAUX

Certains Amphibiens Anoures ont gardé un développement larvaire entièrement aquatique, mais ils se sont adaptés à des milieux très particuliers comme les petites collections d'eau qui occupent les trous des branches ou des troncs ; d'autres ont acquis l'instinct de construire avec de la terre des sortes de nids qui isolent de petits bassins au bord d'étendues d'eau plus vastes. C'est là un premier pas, encore timide, vers l'affranchissement vis-à-vis des milieux aquatiques habituels.

A - LES « NIDS » DES *Hyla* DU GROUPE *boans*.

Quatre grandes *Hyla* du groupe *boans*, *H. faber* Wied, *H. pardalis* Spix, *H. rosenbergi* Boulenger et *H. boans* Linné (= *Hyla maxima*), pondent dans l'eau de petits bassins construits au bord d'une mare ou d'une rivière.

L'eau qui subsiste dans ces « nids » permet aux œufs d'éclore et aux larves de se développer ; sa température peut être supérieure à celle des mares avoisinantes et donc accélérer le métabolisme des têtards. Ceux-ci sont aussi à l'abri des nombreux prédateurs (Poissons, Insectes aquatiques et larves).

La construction du nid d'*Hyla faber* fut observée dans le sud-est du Brésil par Goeldi (1895), le premier auteur à signaler ce

mode de reproduction, puis par B. Lutz (1960 a). Les nids sont édifés au bord ou à l'intérieur de mares peu profondes, dans des endroits ombragés. Le mâle, assis dans l'eau — et quelquefois sous l'eau —, creuse une cavité circulaire en pivotant sur ses pattes postérieures ; il pousse ensuite de la boue au bord de la cuvette avec ses mains.

Les bassins achevés ont un diamètre de 27 à 33 cm et une profondeur de 7 à 9 cm. Le rempart de boue est haut de 5 à 7 cm. Le mâle chante à l'intérieur ou à côté du nid qu'il défend contre un rival éventuel (B. Lutz, 1960 a). La femelle qui entre dans le nid est saisie aussitôt par le mâle.



Figure 1. — La grande Rainette *Hyla boans* (d'après une photo in Cochran, 1961).

Les nids de l'espèce *Hyla boans* ont été observés par l'un de nous en Guyane française. Cette grande Rainette vit le long des cours d'eau dans les forêts tropicales de l'Amazonie, du nord de l'Amérique du Sud à l'est des Andes, dans la vallée de l'Atrato au nord-ouest de la Colombie et dans l'est de Panama (fig. 1). Elle se reproduit pendant la saison sèche, quand des bancs de sable affleurent près des rives ou dans le lit des fleuves ou des rivières.

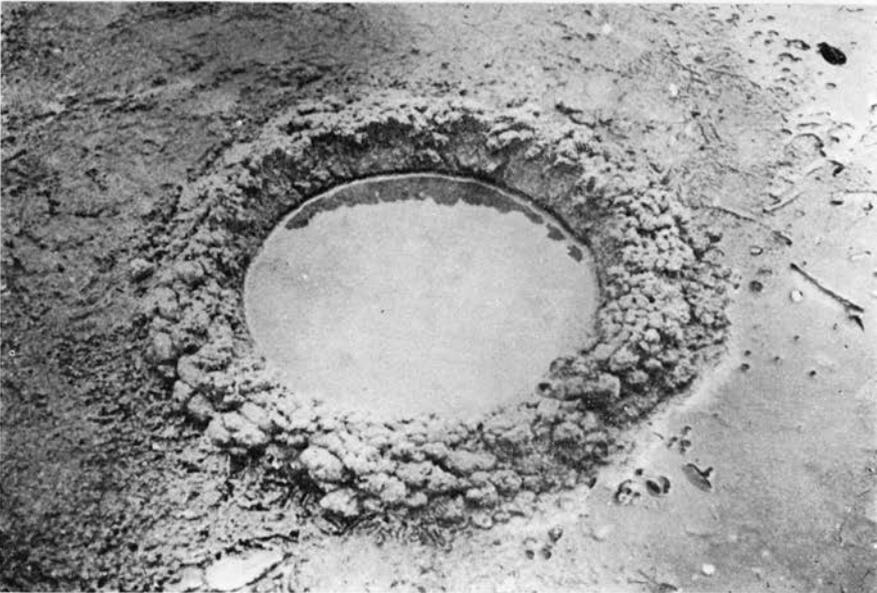


Figure 2. — Nids de *Hyla boans* (Photo Lescure).

Les nids de forme presque circulaire, sont creusés dans le sable (fig. 2). Leur diamètre externe est en moyenne de 57 cm ($d_{\max} = 66$ cm, $d_{\min} = 45$ cm, sur dix-huit observations), le diamètre interne de 47 cm. La hauteur du rempart est de 7 cm, son épaisseur de 10. Le plan d'eau a un diamètre de 30 cm et sa profondeur est de 8 cm (max. : 15, min. : 4). Généralement la moitié du rempart est dans l'eau, l'autre moitié sur la berge (fig. 3). Nous avons observé qu'un mâle chantait dans la végétation du bord du fleuve en face d'un nid fraîchement construit.

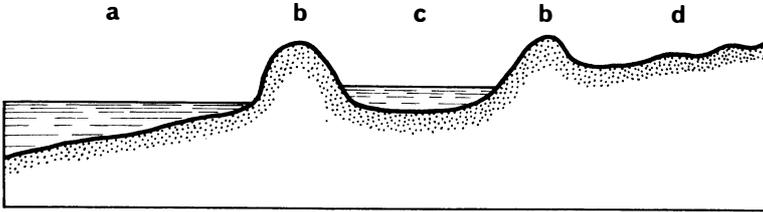


Figure 3. — Coupe schématique dans un nid de *Hyla boans*.
a : rivière, b : rempart du nid, c : cuvette du nid, d : rive.

Les œufs éclosent deux ou trois jours après la ponte. Les têtards, à branchies externes, sont serrés les uns contre les autres en position verticale ; les réserves vitellines sont encore importantes. La nourriture disponible est fournie par les feuilles mortes qui tombent fréquemment dans ces cuvettes isolées ; les têtards y coexistent souvent avec des larves de moustique (notamment *Aedes fluviatilis*).

Ce n'est pas dans les nids que nous avons rencontré les têtards parvenus aux derniers stades de développement mais dans leur voisinage, sous les feuilles mortes au bord de l'eau des rivières ou des mares des bras morts. Les têtards, qui sautent très bien, peuvent en effet quitter les nids en voie d'assèchement, lorsque la nourriture y est insuffisante. Ils peuvent aussi survivre quelque temps dans des cuvettes sans eau : on en trouve dans le sable humide au fond des nids.

Les nids sont parfois réutilisés : quelques larves aux pattes postérieures bien formées ont été rencontrées avec de jeunes têtards dans la même cuvette. Le têtard d'*Hyla boans*, décrit par Duellman (1970), ne présente aucune caractéristique morphologique exceptionnelle.

La reproduction d'*Hyla rosenbergi* Boulenger a été observée par Breder (1946). Cette Rainette, qui vit dans les forêts de l'Amérique centrale et du nord-ouest de l'Amérique du Sud, à l'ouest des Andes, a, comme *H. faber*, un nid plus petit ($d = 27$ cm) que celui d'*H. boans*. Le mâle appellerait soit du nid, soit de la végétation environnante. La femelle s'avance vers lui par derrière et

saute sur son dos dans le nid ; le mâle renverse alors sa position et s'accouple.

Les nids d'*Hyla pardalis* Spix observés par B. Lutz (1960 b) dans le sud-est du Brésil sont plus petits et plus elliptiques que ceux d'*Hyla faber* ($d = 22 \times 16$, 18×14 ou 24×18 cm).

B - LES PONTES DANS DES COLLECTIONS D'EAU SUSPENDUES.

Certaines espèces pondent dans l'eau que retiennent des cavités de branches ou de troncs d'arbre, ou encore à la base des feuilles de certaines plantes à plusieurs mètres au-dessus du sol.

Crossodactylodes pinto Cochran, Leptodactylidé du sud-est du Brésil, dépose quelques œufs dans l'eau à la base des Broméliacées terrestres ; le têtard est semi-aquatique (Lynch, 1971). *Hyla perpusilla* A. Lutz et B. Lutz, également du sud-est du Brésil, vit entièrement dans les Broméliacées terrestres des falaises côtières ou dans les Broméliacées épiphytes des forêts de montagne ; tout le développement (œufs et têtards) se passe dans l'eau à la base de ces plantes.

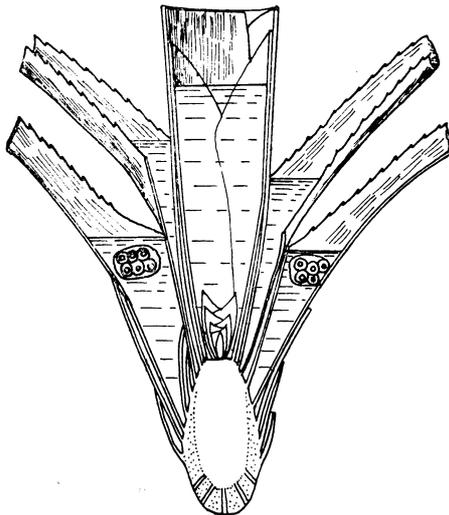


Figure 4. — Pontes de *Dendrophryniscus brevipollicatus* dans une Broméliacée (d'après Carvalho, 1949).

Il en est de même pour *Dendrophryniscus brevipollicatus* Espada, Bufonidé du sud-est du Brésil (Carvalho, 1949) (fig. 4) et pour *Hyla bromeliacea* Schmidt et *H. dendroscarta* Taylor des forêts d'altitude en Amérique centrale. Le têtard de *H. bromeliacea* est même capable de se mouvoir sur les feuilles humides en tortillant sa longue queue musculeuse (Duellman, 1970). Les Rai-

nettes de l'île de la Jamaïque *Osteopilus brunneus* (Gosse), *Calyp-
tahyla lichenata* (Gosse), *Hyla marianae* Dunn, *H. wilderi* Dunn,
pondent dans l'eau des Broméliacées épiphytes. Dans cet espace
confiné et pauvre en ressources alimentaires, leurs têtards man-
gent les œufs et les têtards de leur propre espèce ou d'autres
(Dunn, 1926) ; ils ont une longue queue et des dents très réduites
(formules dentaires : 1/1, 1/0, 0/0) (fig. 5).

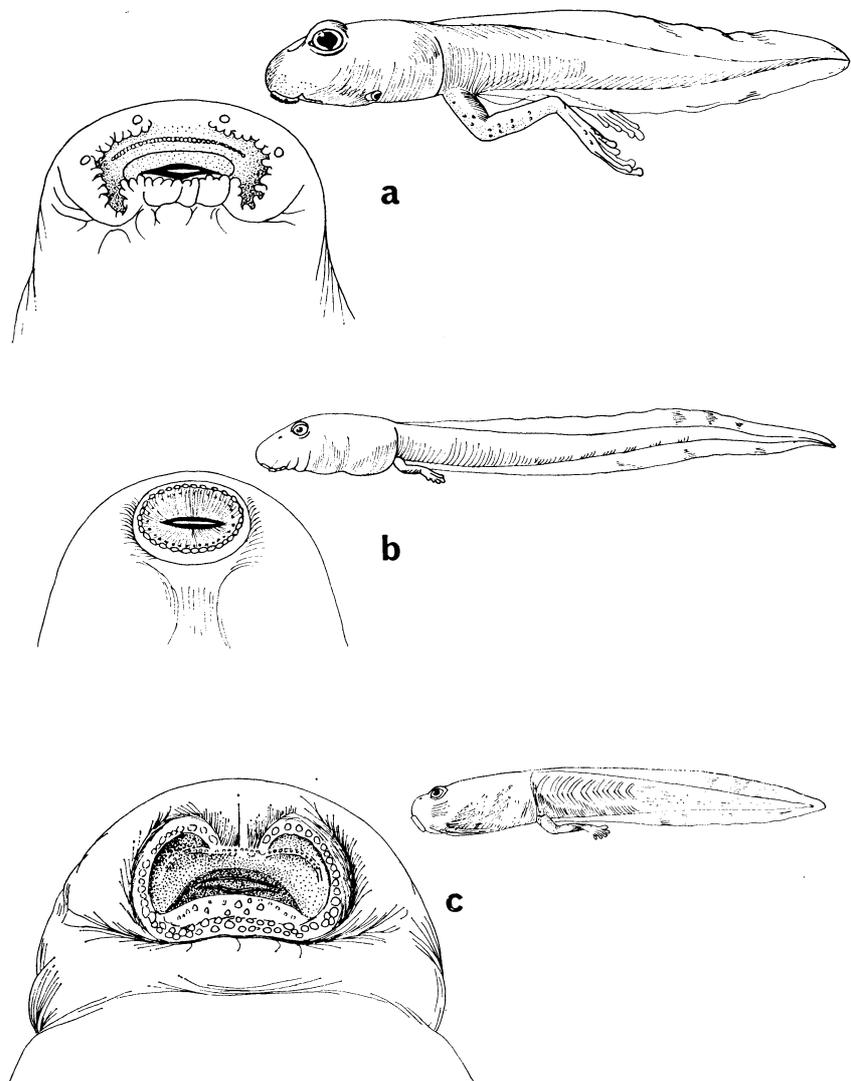


Figure 5. — Rainettes de la Jamaïque : a, têtard de *Calypthahyla lichenata* ;
b, têtard d'*Osteopilus brunneus* ; c, têtard d'*Hyla wilderi* (d'après Dunn, 1926).

D'après Barbour et Loveridge (1928), *Hoplophryne uluguruensis* (B. et L.), un Microhylidé de Tanzanie, pondrait dans ou au-dessus de l'eau qui subsiste à la base des feuilles de bananiers sauvages ou entre les nœuds de Bambous ; les œufs adhèrent à la face interne des feuilles du Bambou (fig. 6).

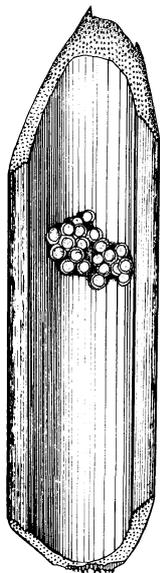


Figure 6. — Schéma d'une ponte d'*Hoplophryne uluguruensis* dans un entre-nœuds de Bambou (d'après Noble, 1929).

Des œufs, des têtards et des adultes du Microhylidé malgache *Plethodontohyla notostica* (Günther) ont été récoltés dans l'eau à la base des gaines de *Ravenala madagascariensis*, « l'arbre du voyageur » (Milot et Guibé, 1951 ; Blommers-Schlösser, 1975 b). De même des œufs et des têtards d'*Anodonthyla boulengeri* Müller ont été trouvés par ce dernier auteur à la base des feuilles de *Typhonodorum lindleyanum*. Plusieurs couples de *Platyhyla grandis* Boul., un autre Microhylidé de Madagascar, furent capturés par Blommers-Schlösser (1975 b) dans des petites pièces d'eau de troncs d'arbre comme les *Ficus* ou à la base de gaines de *Ravenala*. La ponte fut obtenue au laboratoire en disposant dans le terrarium des segments de bambou perforés et contenant un peu d'eau. Un couple s'installa dans un bambou et les œufs furent déposés dans l'eau à l'intérieur : la femelle quitta le lieu de ponte quatre jours après et n'y retourna plus, le mâle y resta jusqu'à la métamorphose de sa progéniture. Tous les essais d'élevage des têtards dans l'eau claire hors du bambou échouèrent. La présence du père serait indispensable pour le développement de sa pro-

géniture : il assure une protection efficace grâce à son abondante sécrétion cutanée qui pourrait avoir une action fongicide.

Anotheca spinosa (Steindachner), un Hemiphractiné dépourvu des branchies spécialisées de cette sous-famille, vit dans les forêts d'altitude en Amérique centrale (Duellman, 1970). Les œufs sont déposés dans l'eau qui stagne à la base des Broméliacées épiphytes ou dans des cavités en haut des arbres. Les têtards vivent dans ces pièces d'eau pauvre en oxygène où les débris végétaux s'accumulent ; ils s'y nourrissent de larves de moustique et des œufs de leur propre espèce ou d'autres espèces.

Phrynohias resinifictrix (Goeldi), Hylidé amazonien proche de *P. coriacea* (Peters) mais différent de *P. venulosa* (Laurenti) (Lescure, 1976 a), se reproduit aussi en haut des arbres. Selon les Indiens oyampis de Guyane, on trouve parfois cette Rainette avec ses têtards dans de petites cavités remplies d'eau en haut des arbres. Elle ne construit très probablement pas son nid avec de la résine comme l'avait affirmé Goeldi (1907) mais elle utilise l'eau retenue dans des anciens nids d'Hyménoptères, des nœuds de grosses branches ou des troncs creux d'arbre dont le bois est imperméable ou résineux.

II - PONTES AU-DESSUS DE L'EAU

De tous les stades du développement l'œuf est celui qui sera le plus fréquemment affranchi du milieu aquatique car il se trouve protégé de l'air, dans une certaine mesure, par ses enveloppes.

Dans une adaptation plus poussée à la vie terrestre, les premiers stades larvaires classiques seront intégrés au développement embryonnaire, dans l'œuf : celui-ci conduit alors à des têtards plus âgés menant une vie aquatique, parfois dans de simples trous d'eau de faible importance. Un perfectionnement à cette situation est encore apporté par l'existence de nids de feuilles qui cachent et protègent les pontes.

A - PONTES FACULTATIVEMENT HORS DE L'EAU.

Plusieurs espèces d'Anoures peuvent pondre facultativement dans l'eau ou en dehors. Ainsi, *Rana grayi* Smith de l'Afrique du Sud pond selon les circonstances dans l'eau ou sur le sol près de l'eau. L'espèce est adaptée par là à l'irrégularité du régime des pluies : si celles-ci arrivent, l'enveloppe de l'œuf crève et le têtard va à l'eau ; si le temps est sec, le têtard reste jusqu'à 20 jours dans son enveloppe. Le têtard n'a déjà plus de branchies externes au moment de l'éclosion.

D'après Razarihelisoa (1969), les œufs de *Boophis goudotii* Tschudi et *B. madagascariensis* (Peters), Rhacophoridés de Mada-

gascar, sont collés par leur mucilage aux rochers ou aux racines, sous l'eau ou au-dessus selon les cas.

Leptodactylodon albiventris (Boulenger), Ranidé du Cameroun, pond dans l'humus gorgé d'eau, entre les cailloux accumulés d'une petite source : les larves après leur éclosion doivent gagner l'eau libre par leurs propres moyens (Amiet, 1970).

En Afrique également, *Rana fasciata fülleborni* Nieden du Malawi, pond juste au-dessus de l'eau, sur la terre humide ou dans la végétation des marécages (Stewart, 1967).

Rana adenopleura Boulenger, de l'ouest de la Chine, pond sous terre, au bord d'un étang ou d'une mare, dans le terrier creusé par le mâle, où subsiste souvent un peu d'eau. L'éclosion survient trois jours plus tard et le développement commence au sein de l'abondante gelée très liquide qui enrobe la ponte. La vie aquatique du têtard ne commence vraiment que lorsque le terrier sera inondé par la pluie (Liu, 1950).

Les œufs de *Rana (Paa) polunini* Smith, du Népal sont déposés sur un filet d'eau dans des cavités près du lit d'un torrent. Les têtards, qui éclosent avec leurs branchies externes, séjournent dans ces cavités souterraines dont l'atmosphère est saturée d'humidité mais où il n'y a que très peu d'eau (Dubois, 1975).

Rana magna visayanus Inger, des Philippines, pond sur le sol près de l'eau ou au-dessus de l'eau sur les rochers. Le têtard éclôt 96 heures après la fécondation avec des branchies externes qui commencent aussitôt à se réduire (Alcala, 1962).

B - PONTES AÉRIENNES MAIS STADES LARVAIRES ENCORE TOUS AQUATIQUES.

Un nombre relativement important d'espèces d'Anoures qui vivent dans la végétation herbacée ou arborée des marais tropicaux ont une ponte aérienne : les couples ne vont pas dans l'eau et leurs œufs sont déposés au-dessus de l'eau sur des feuilles, des tiges ou des branches d'arbustes. Les stades larvaires sont entièrement aquatiques : les têtards, qui éclosent un ou deux jours après la fécondation, tombent dans l'eau alors qu'ils ont encore leurs branchies externes.

Les pontes d'*Hyla nana* Boulenger sont ainsi collées aux feuilles et à quelques centimètres au-dessus de l'eau des marécages guyanais et les œufs des *Hyla* du groupe *misera* sont sans doute pondus de la même façon.

Les *Hyla leucophyllata* Bereis, du bassin amazonien (fig. 7), et diverses espèces du même groupe comme *Hyla ebreccata* Cope et *H. favosa* Cope (fig. 8) disposent également leurs pontes gluantes dans la végétation à 20 ou 50 centimètres au-dessus de l'eau. Les œufs d'*Hyla decipiens* A. Lutz, une espèce du sud-est du Brésil,



Figure 7. — *Hyla leucophyllata* adulte (photo Lescure).

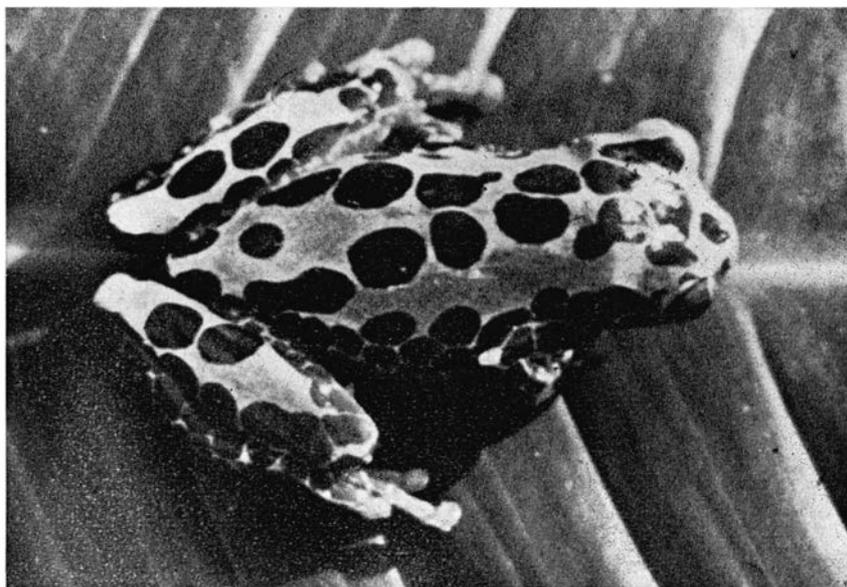


Figure 8. — *Hyla favosa* adulte (photo Lescure).

sont placés sous les feuilles des plantes marécageuses à la même hauteur (B. Lutz, 1947).

Hyla brevifrons Duellman et Crump, petite Rainette du groupe *parviceps*, se reproduit dans les mares de la forêt guyanaise ou amazonienne. Sa ponte gluante est attachée à des branches ou à des feuilles à 1 ou 2 mètres au-dessus de l'eau. A Santa Cecilia (Equateur) *H. bokermanni* Goin et *H. parviceps* Boulenger, deux espèces très voisines, se reproduisent en même temps et aux mêmes endroits qu'*H. brevifrons*. *H. bokermanni* pond aussi dans les branches tandis que *H. parviceps* dépose ses œufs dans l'eau. Cette différence dans le site de ponte est un facteur supplémentaire d'isolement entre les espèces (Duellman et Crump, 1974).

Chez les Rhacophoridés d'Afrique, il semble bien que tous les *Afrivalus* et les *Hyperolius* silvicoles de Guinée, de Côte-d'Ivoire, du Cameroun, pondent sur des feuilles au-dessus de l'eau. Certaines pontes d'*Hyperolius* du Cameroun ont même été trouvées à 5-6 mètres de hauteur (Amiet, comm. pers.).

Le développement de l'espèce *Hyperolius zonatus* Laurent a été plus particulièrement suivi (Arnoult et Lamotte, 1958). Dans cette espèce (fig. 9) de Guinée forestière, les pontes sont disposées sur des feuilles d'arbres ou d'arbustes au-dessus de mares ou de ruisseaux à courant faible. La ponte, assez globuleuse et rappelant la forme d'une petite prune, renferme une soixantaine d'œufs de couleur claire, de 1,5 mm de diamètre.

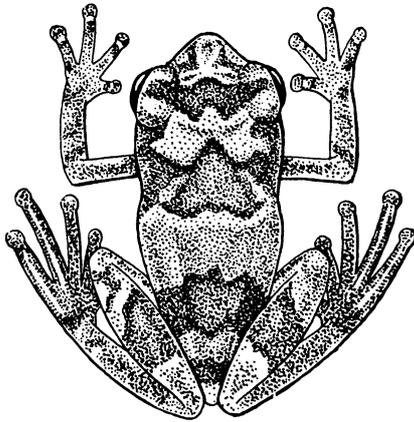


Figure 9. — *Hyperolius zonatus* adulte.

Une quinzaine de jours après la ponte se produit la sortie des larves et leur chute dans l'eau. Ces larves ont encore alors une allure très embryonnaire, avec de grosses réserves vitellines — d'un blanc ivoire — et de petites branchies externes de chaque côté de la tête ; elles n'ont ni yeux, ni bouche, ni organes de fixation (fig. 10).

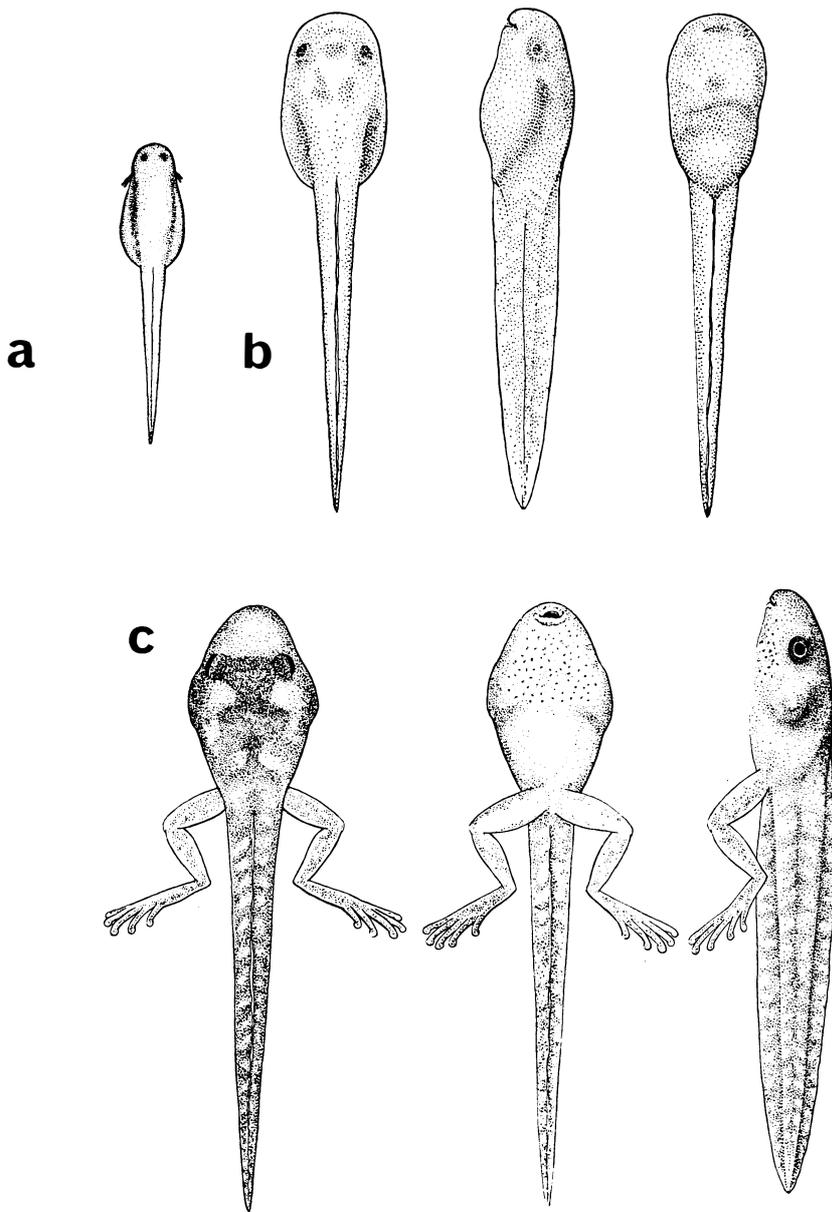


Figure 10. — Trois stades du développement de *Hyperolius zonatus* :
 a, jeune larve à l'éclosion (longueur : 4,5 mm), face dorsale ;
 b, têtard âgé de 8 jours (longueur : 10 mm), faces dorsale, latérale
 et ventrale ; c, têtard avec membres postérieurs (longueur 28 mm),
 faces dorsale, ventrale et latérale. (D'après Arnoult et Lamotte, 1958).

C'est seulement après une nouvelle semaine que les branchies externes s'atrophient et que la bouche et les yeux se dessinent. Après dix jours encore, la bouche devient fonctionnelle, le spiraculum se forme et la larve acquiert la forme classique du têtard d'Anoure, se pigmentant en brun tandis que les réserves vitellines disparaissent et qu'apparaissent par transparence les spires de l'intestin. L'ensemble du développement, de la ponte à la métamorphose, dure en moyenne deux mois et demi.

En Afrique du Sud, les 300 ou 400 œufs d'*Hyperolius tuberilinguis* Smith entourés d'une masse gélatineuse, sont déposés sur les feuilles de la laitue d'eau, *Pistia stratiotes* (Wager, 1965) (fig. 11).

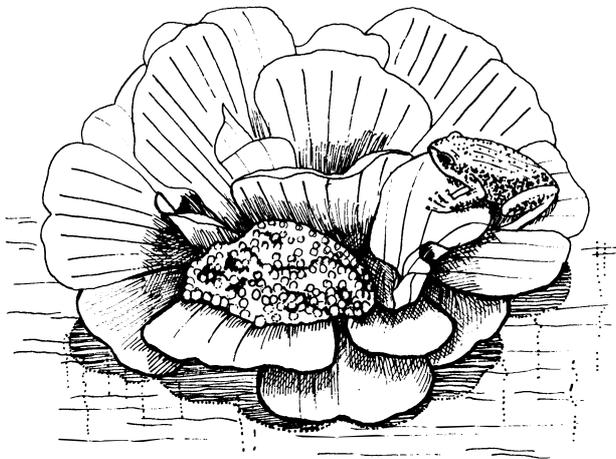


Figure 11. — Ponte d'*Hyperolius tuberilinguis* sur *Pistia stratiotes* (d'après photo, in Wager, 1967).

Tous les *Phrynodon*, Ranidés du Cameroun, ont également une ponte aérienne au-dessus de l'eau (Amiet, comm. pers.).

Aux Philippines, enfin, *Rana microdisca leytensis* Boettger, pond une cinquantaine d'œufs sur les feuilles d'*Alocasia macrorhiza*, une Aracée. Les têtards ont des branchies externes en voie de réduction au moment de l'éclosion (Alcala, 1962).

C - PONTES ET PREMIERS STADES LARVAIRES NON AQUATIQUES.

Chez divers Anoures qui pondent dans la végétation au-dessus de l'eau, les premières étapes du développement larvaire se déroulent à l'intérieur de l'œuf de sorte que, lors de l'éclosion, les têtards n'ont plus ni ventouse buccale ni branchies externes ; seule la fin du développement est entièrement aquatique.

Gephyromantis liber (Peracca) est un Mantelliné arboricole de Madagascar dont les mâles et les femelles se rassemblent autour

de mares peu profondes et entourées de végétation arborée. Il n'y aurait pas d'amplexus. La femelle est sur une feuille et le mâle se place pendant quelques instants sur elle de telle façon que la face postérieure de ses cuisses touche la tête et les épaules de la femelle (fig. 12). De fortes contractions latérales de ses flancs semblent indiquer que le mâle lâche alors son sperme sur le dos de la femelle. Celle-ci dépose alors ses œufs sur la feuille, tout de suite après ce simulacre d'accouplement. La ponte, composée d'une soixantaine d'œufs englobés dans une petite masse gélatineuse transparente, est collée sur des feuilles à 1,50 mètre au-dessus des mares. Les embryons ne développent pas de branchies externes. Cinq à sept jours après la fécondation, les larves, munies d'un bec et de papilles, crèvent les enveloppes et tombent dans l'eau (Blommers-Schlösser, 1975 a).

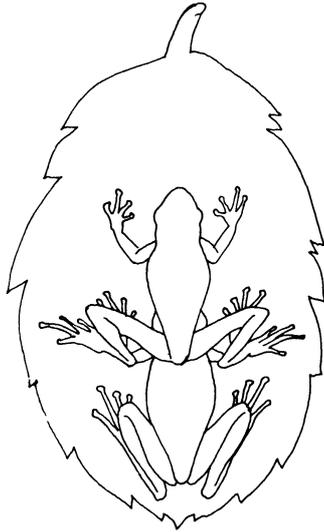


Figure 12. — Simulacre d'accouplement de *Gephyromantis liber* (d'après Blommers-Schlösser, 1975 a).

Natalobatrachus bonebergi Hewitt et Methuen, un Ranidé du Natal, pond sur des rochers, des feuilles ou des branches au-dessus de l'eau (fig. 13) ; le têtard qui tombe dans l'eau six jours après n'a plus de branchies externes.

Chez *Hyperolius obstetricans* Ahl, petit Rhacophoridé de la forêt sud-camerounaise, les œufs sont pondus au nombre de 40 à 50 sur une feuille à 1,50 m au-dessus de l'eau de petites rivières ; leur vitellus est vert et ils sont inclus dans une gelée transparente peu abondante. La mère reste à côté des œufs pendant le jour et

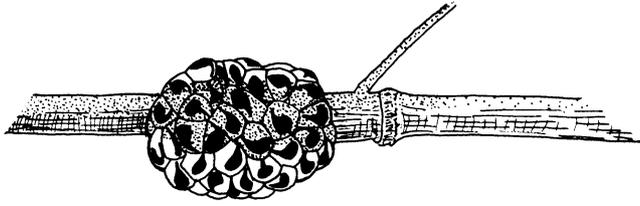


Figure 13. — Ponte aérienne de *Natalobatrachus bonebergi* (d'après photo, in Wager, 1965).

se place dessus durant la nuit. Amiet (1974) l'a vue effectuer des mouvements de ratissage sur la gelée à l'aide de ses membres postérieurs, peut-être pour aider les jeunes larves à se libérer de leur gangue (le nom de cette espèce tire sans doute son origine de ce comportement). Les têtards qui tombent à l'eau trois semaines après la ponte ne possèdent plus de branchies externes, ils ont un appareil buccal complet et leur intestin, toujours de couleur verte commence à se spiraler.

Les Centrolenidés sont de petites Rainettes de l'Amérique tropicale dont la face ventrale est généralement transparente. Leur écologie est encore mal connue. *Centrolenella eurygnatha* (A. Lutz) pond 20 à 30 œufs sous les feuilles au-dessus des petites

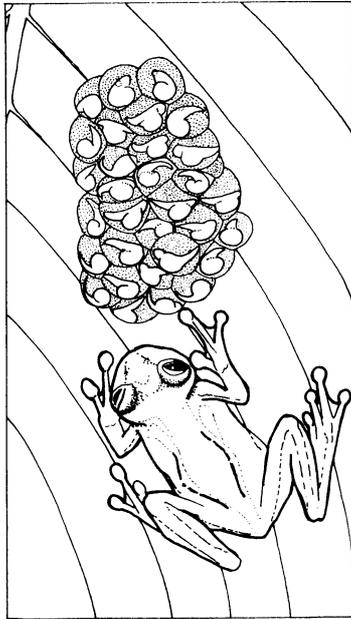


Figure 14. — Mâle de *Centrolenella valerioi* (Dunn) gardant une ponte récente (d'après une photo de McDiarmid, 1975).

rivières de montagne dans le sud-est du Brésil. Les larves, qui ont une réserve vitelline importante, vivent durant deux semaines à l'intérieur de l'œuf ; leurs longues branchies externes disparaissent avant l'éclosion et la chute dans l'eau (Lutz, 1924, 1926). Starrett (1960) a décrit les pontes et les têtards de cinq espèces de *Centrolenella* de Costa-Rica. Les œufs, peu nombreux (40 à 50), sont englobés dans une gelée transparente et collés sous des feuilles à 1, 2 ou 3 mètres au-dessus des torrents ; ceux de *C. reticulata* (Taylor), *C. spinosa* (Taylor) et de *C. fleishmanni* (Boettger) sont verts. Chez *C. valerioi* (Dunn) le mâle reste quelques jours à côté de la ponte (Mc Diarmid, 1975) (fig. 14).

D - PONTES AU-DESSUS DE PETITES COLLECTIONS D'EAU SUSPENDUES.

Quelques espèces dont les têtards vivent dans de petites collections d'eau semblables à celles évoquées plus haut, ne pondent pas dans l'eau mais au-dessus.

Ainsi, *Hyla zeteki* Gaige, d'Amérique Centrale, colle ses œufs sur la face externe des feuilles de Broméliacées au-dessus de l'eau emmagasinée au bas de ces plantes. Son têtard présente plusieurs adaptations à la vie dans un espace confiné : réduction de la queue et des nageoires caudales, bouche antérodorsale avec une rangée de dents coniques entourant toute la bouche et une autre moins dense au-dessus du bec (Dunn, 1937 ; Starrett, 1960 ; Duellman, 1970). Des œufs de Batraciens ont été recueillis dans son estomac.

Chez *Acanthixalus spinosus* Bucholz et Peters, Rhacophoridé du Cameroun, la ponte gélatineuse, qui comprend rarement plus de 10 œufs, est déposée à quelques centimètres au-dessus de l'eau contenue dans un trou d'arbre ou une souche creuse. Neuf jours après, les larves glissent de la masse gélatineuse qui les protégeait

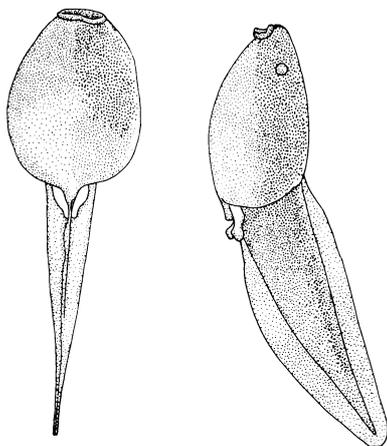


Figure 15. — Têtard d'*Acanthixalus spinosus* (d'après Lamotte et al., 1959).

et tombent à l'eau. Le têtard est remarquablement adapté à vivre dans un espace très réduit : son corps est trapu et l'axe de sa queue fait un angle de 150 à 160° avec celui du corps (Lamotte et al., 1959 ; Perret, 1961) (fig. 15).

Gephyromantis pulcher (Boulenger) (= *G. methueni* Angel), Ranidé de Madagascar, effectue tout son cycle dans des plantes à phytolèmes telles que les *Pandanus* (Millot et Guibé, 1951). Les feuilles engainantes de ces monocotylédones forment des touffes au sommet des tiges à 3 ou 4 m au-dessus du sol ou de la surface de l'eau. Les œufs sont pondus au-dessus de l'eau à la base de la touffe, et, collés sur la face externe des feuilles centrales (Blommers-Schlösser, comm. pers.). Les têtards, qui sont très aplatis dorsoventralement, ont des yeux en position dorsale, une queue effilée avec des nageoires caudales atrophiées et un appareil buccal très développé qui sert d'organe de fixation ; ils se propulsent sur les feuilles par des mouvements ondulatoires de la queue (Razarihelisoa, 1974).

De même, les œufs d'*Edwartayloria* (= *Hazelia*) *picta* (Peters), un Rhacophoridé de la forêt de Bornéo, entourés d'une gelée abondante, sont collés, à 1, 2 ou 3 mètres de hauteur sur la paroi d'une cavité d'un arbre au-dessus de l'eau qui y subsiste.

E - PONTES DANS DES NIDS DE FEUILLES.

Deux feuilles ou folioles rabattues qui rendent invisibles les pontes qu'y ont collées les parents constituent déjà un nid, si rudimentaire qu'il soit. On en trouve une première ébauche avec la ponte de *Centrolenella prosolepon* (Boettger), fixée entre deux feuilles d'*Hedychium*.

Chez *Afrivalus spinifrons* (Cope), du sud de l'Afrique, des nids de feuilles sont construits dans la végétation aquatique sous l'eau. Ceux d'*Afrivalus fornasinii* (Bianconi) sont au contraire à environ un mètre au-dessus de l'eau. Les 80 œufs de cette espèce sont déposés sur une feuille dont les bords sont repliés et collés ; cinq jours après, les têtards qui naissent avec de longues branchies externes et une ventouse tombent ensemble dans l'eau (Wager, 1965).

Les œufs verdâtres d'*Hyperolius pusillus* Cope, une autre espèce d'Afrique du Sud, sont collés entre des feuilles émergentes de Nénuphar ou d'autres plantes aquatiques. Les têtards, vert-clair, éclosent cinq jours après la ponte, se glissent entre les feuilles et tombent dans l'eau ; ils ont encore leurs branchies externes et leurs ventouses buccales.

Des nids plus perfectionnés sont ceux de Phyllomedusins (Hyliidés), découverts par Ihering (1896), qui trouva les œufs de *Phyllomedusa iheringii* Boulenger collés entre deux ou trois feuilles surplombant une mare d'eau stagnante. Budgett (1899) décrit

la reproduction et le développement de *P. hypochondrialis* (Daudin). Agar (1909) souligna le rôle des capsules vides gélatineuses dans l'étanchéité du nid de *P. sauvagii* (Boul.). Boulenger (1913) relata la récolte d'une ponte d'*Agalychnis spurrelli* (Boul.), Kenny (1966, 1968) étudia la reproduction de *P. trinitatis* (Mertens) et Pyburn, celles d'*Agalychnis calydrius* (Cope) (1963, 1970), de *Pachymedusa dacnicolor* (Cope) (1970) et de *Phyllomedusa hypochondrialis* (1971). L'un de nous a récolté les nids de *P. tomopterna* (Cope) en Guyane française et a pu en élever le têtard (Lescure, 1975 a).

Pendant la saison des pluies, les Phyllomedusinés mâles se rassemblent dans la végétation autour d'un point d'eau et chantent. Pyburn (1970) a remarqué l'influence de la pluie et du niveau d'eau des mares sur la fréquence des appels et la place plus ou moins haute des mâles dans les branches. Les mâles appelants ne restent pas en place, ils changent souvent de position ; leurs appels sexuels, émis dans plusieurs directions, paraissent avoir une signification territoriale. Les femelles se déplacent au milieu, et chacune d'elles semble choisir un appel et se diriger vers lui. Le poids de la femelle qui arrive sur la branche où se tient le mâle fait trembler celle-ci. Le mâle, alerté, vient à la rencontre de la femelle ; quand ils sont à 15 centimètres l'un de l'autre, la femelle fait un demi-tour et le mâle monte sur son dos ; l'amplexus est axillaire.

Dès cet instant, le mâle devient généralement passif et se laisse véhiculer par la femelle qui choisit le site de ponte, une branche horizontale au-dessus de l'eau et à l'ombre. Pendant le trajet, le couple peut être agressé par un congénère qui tente de désarçonner le mâle accouplé ; celui-ci émet alors un cri de rivalité différent de l'appel sexuel, assure sa position sur le dos de la femelle et repousse avec les bras et les jambes l'intrus qui s'approche trop près. La femelle ne manifeste aucun signe d'agressivité. Les combats cessent pendant la ponte.

Après quelques essais, la femelle sélectionne une feuille perpendiculaire à l'axe des branches, elle la saisit avec ses doigts et ses orteils et rampe jusqu'à son extrémité inférieure. Son anus est plaqué contre la feuille et l'anus du mâle contre la pointe de l'urostyle de la femelle.

A mesure que les œufs et une masse gélatineuse compacte sont déposés, le couple grimpe le long de la feuille et en replie les bords (*P. hypochondrialis*, *P. tomopterna*).

Certaines espèces comme *P. trinitatis* (fig. 16), *P. sauvagii*, *P. iheringii*, déposent leur ponte entre deux ou plusieurs feuilles. Les nids variables de *P. tomopterna* montrent que leur construction n'est pas stéréotypée. *Pachymedusa dacnicolor* et *Agalychnis calydrius* ont un nid « ouvert » : ils déposent leurs œufs sur une feuille sans la replier. Pyburn (1970) a observé que pendant

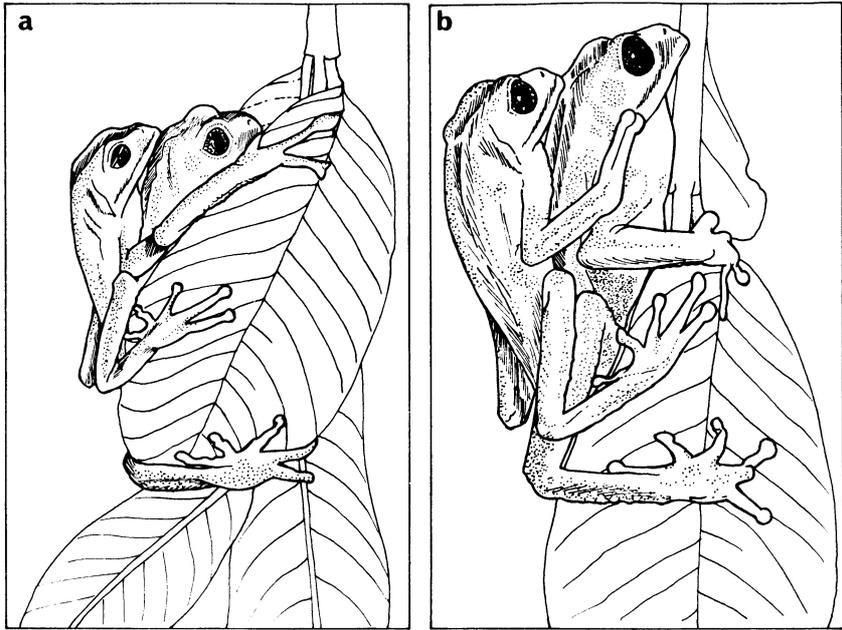


Figure 16. — Dépôt des œufs de *Phyllomedusa trinitatis* entre deux feuilles.
a, début ; b, fin (d'après photo in Kenny, 1966).

l'amplexus, les couples de ces deux espèces descendent à l'eau, les femelles y remplissent leur vessie et remontent ensuite dans la végétation pour pondre. Les embryons meurent si la femelle est privée d'eau au moment de la ponte.

Chez *P. tomoptera* (fig. 17) le nid a l'apparence d'un « cornet » à section plus ou moins triangulaire (Lescure, 1975 a). Les œufs sont agglutinés les uns aux autres par une masse gélatineuse compacte, l'espace entre eux étant de 0,1 à 0,3 mm. Sur une feuille longue de 120 mm, une ponte d'environ 800 œufs formait un trièdre renversé dont les côtés de la base mesuraient 18, 20, 24 mm (fig. 18). Les œufs ne sont pas visibles : au sommet du nid l'ouverture est obstruée par un bouchon gélatineux haut de 5 à 10 mm constitué par une centaine de petites capsules vides dont le diamètre est de 0,8 mm environ. La pointe du trièdre est colmatée par une vingtaine de capsules. Il n'y a aucune enveloppe vide le long du bord externe de la ponte comme chez *P. hypochondrialis* (Pyburn et Glidewell, 1971) et *P. sauvaigi* (Agar, 1909).

L'embryon de *P. tomopterna* a une réserve vitelline importante et se développe à l'intérieur de l'œuf jusqu'au stade 23 de

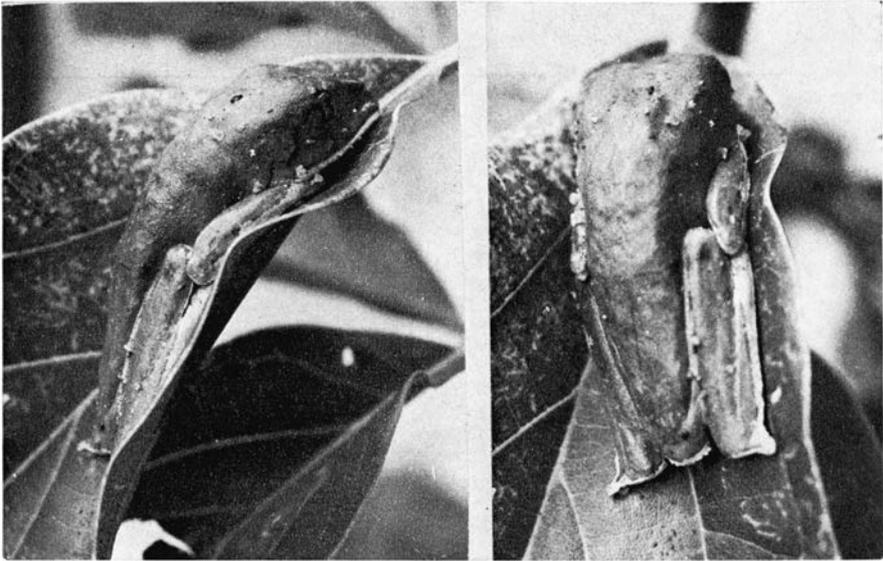


Figure 17. — *Phyllomedusa tomopterna* en position de repos :
a, vue dorsale ; b, vue latérale (photos Lescure).

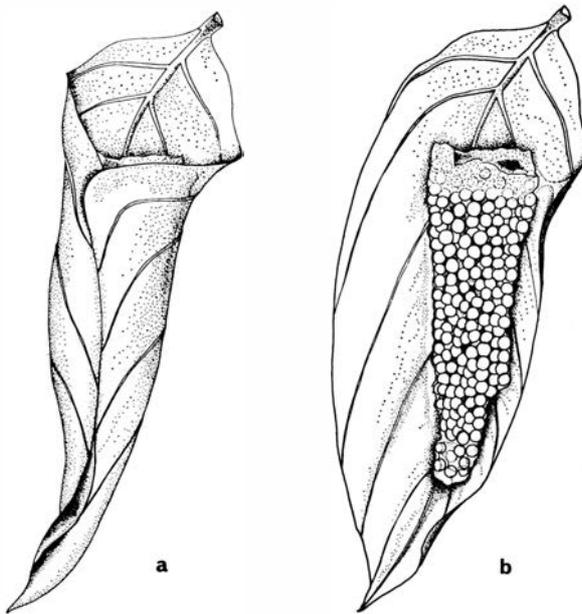


Figure 18. — Nid de *Phyllomedusa tomopterna* :
a, fermé (tel qu'il a été récolté) ; b, ouvert pour montrer les œufs.

Gosner (1960) : les branchies externes sont longues et très ramifiées (fig. 19).

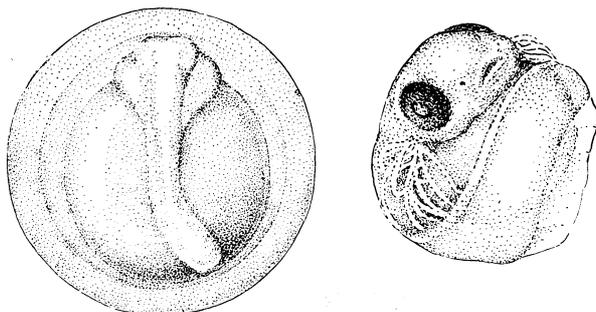


Figure 19. — Embryon de *Phyllomedusa tomopterna* : a, stade 17 de Gosner ; b, stade 22 (d'après Lescure, 1975 a).

Au moment de l'éclosion, entre le cinquième et le septième jour, les têtards sont généralement au stade 24 : le bec noir et les papilles orales sont bien visibles. Chez *P. tomopterna* les branchies externes ont presque entièrement régressé alors qu'elles sont encore bien développées chez *P. trinitatis* et *A. callydrias* et que, d'après Budgett (1899), l'opercule est fermé chez *P. hypochondrialis*.

Le séjour des têtards libres dans le nid varie de quelques heures à une journée. Les mouvements des premiers individus sortis de leur enveloppe crèvent celles des autres. Les têtards glissent le long de la feuille et tombent par paquets dans l'eau ; la pluie peut précipiter leur sortie. L'arrivée collective dans l'eau protège le groupe des poissons prédateurs qui sont alertés par la chute de tout objet dans leur habitat.

Les têtards qui tombent sur le sol à côté de l'eau peuvent l'atteindre par des bonds de plusieurs centimètres provoqués par de vives torsions de la colonne vertébrale.

Les têtards de plusieurs Phyllomedusinés sont grégaires. Ils vivent souvent près de la surface de l'eau dans une position inclinée à 45°, le filament terminal de la queue étant seul en mouvement.

P. guttata A. Lutz, du sud-est du Brésil, a un têtard à « bouche en entonnoir » qui vit la plupart du temps dans les retenues d'eau au pied des cascades. Grâce à son péristome buccal antérodorsal il peut se nourrir du plancton de surface ou se coller aux parois rocheuses (A. Lutz et B. Lutz, 1939).

Le mode de reproduction des Phyllomédusiné est au total une adaptation à la vie arboricole plus encore qu'un affranchissement du milieu aquatique.

III - LES NIDS D'ECUME

Certains Anoures — des Leptodactylidés, des Myobatrachidés et des Rhacophoridés — ont évolué vers une vie plus terrestre en fabriquant pour leur progéniture un milieu artificiel : ils incluent leurs œufs dans une masse d'écume. C'est au-dessus de l'eau, souvent sur les feuilles, que la plupart des Rhacophoridés placent ces nids, tandis que les Leptodactylidés, les Myobatrachidés - et quelques Rhacophoridés - déposent leurs pontes écumeuses sur le sol, plus ou moins près de l'eau, parfois même sur l'eau.

L'écume des nids ressemble à du blanc d'œuf monté en neige ; elle provient de sécrétions glandulaires qui ont été battues par les pattes postérieures d'un parent ou des deux (1). Elle forme un réseau de filaments légers, collants et élastiques, renfermant de nombreuses bulles d'air et dont les mailles se rompent difficilement. Les Insectes n'arrivent pas à pénétrer à l'intérieur de cette masse écumeuse dont la face exposée à l'air durcit et devient une croûte qui protège la ponte de la dessiccation et des prédateurs.

Les nids d'écume de plusieurs Leptodactylidés et Myobatrachidés sont déposés sur l'eau et flottent. Les larves qui éclosent quelques jours après ont encore des branchies externes et une masse vitelline importante ; elles séjournent quelque temps dans l'écume où elles s'agitent et ont tendance à se diriger vers le fond ; après avoir mangé l'écume, elles mènent une vie aquatique identique à celles des autres têtards. En Australie ou en Tasmanie, *Adelotus brevis* (Günther), *Limnodynastes dorsalis* (Gray), *L. peroni* (Dum. et Bibr.), *L. tasmaniensis* Günther, les *Lechriodus* dont *L. flechteri* (Boul.) ont ainsi des nids flottants (Moore, 1961). Il en est de même chez les *Pleurodema*, les *Leptodactylus ocellatus* (L.) (Fernandez, 1921) et les *Leptodactylus* du groupe *melanotus* (Heyer, 1969) en Amérique tropicale. Les nids d'écume de *L. ocellatus*, observés par Vaz-Ferreira et Gehrau (1974), ont une forme de couronne au centre de laquelle séjourne la femelle qui assure la garde de la ponte. *Heleioporus australiacus* (Shaw) et certains *Limnodynastes* ont tendance à déposer leur ponte écumeuse parmi la végétation aquatique ou dans des terriers inondés de la berge.

Le nid de *Physaelemus pustulosus* (Cope), espèce qui vit en Amérique tropicale, flotte au bord de l'eau mais il adhère à un support ; c'est ici le mâle qui bat l'écume (Breder, 1946). *Physaelemus henselii* (Peters) d'Argentine a aussi un petit nid d'écume flottant au bord de l'eau, collé aux Graminées de la berge.

Les masses écumeuses de *Leptodactylus pentadactylus* (Laurenti) et de *L. mystaceus* (Spix) d'Amérique tropicale sont dépo-

(1) Chez les Limnodynastidés, l'écume serait battue par les mains des femelles dont certains doigts ont des franges développées.

sées au début de la saison des pluies soit dans des terrains inondables, soit dans des cavités plus ou moins remplies d'eau à côté d'une mare ou d'une rivière. Les averses fréquentes à cette époque inondent les lieux de ponte, de sorte que les nids se mettent à flotter ou sont détruits par l'action mécanique des gouttes d'eau. Les têtards se maintiennent sous les amas d'écume, s'en nourrissent, puis se dispersent.

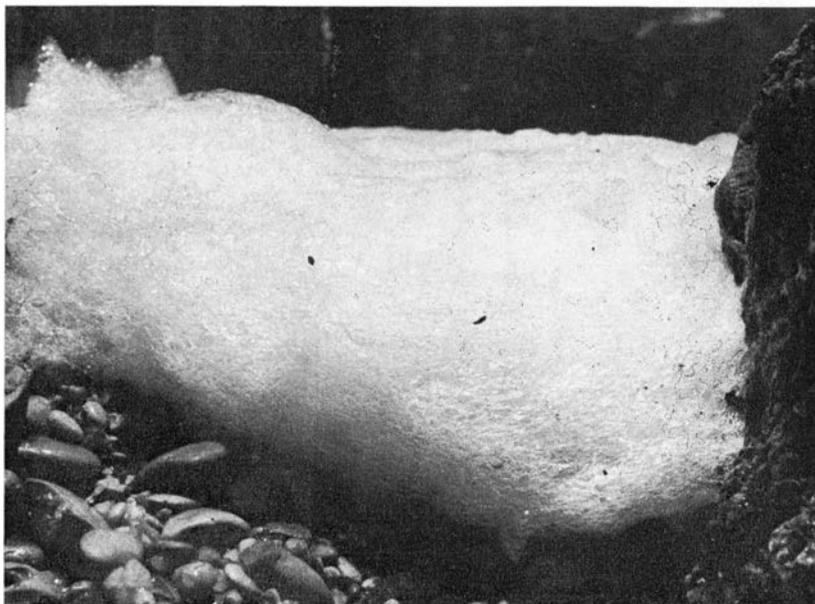


Figure 20. — Nid d'écume de *Leptodactylus pentadactylus labyrinthicus* (photo MNHN, Paris).

L'accouplement et la ponte de *L. pentadactylus labyrinthicus* (Spix) ont été observés au vivarium du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris (fig. 20) : ils durent 3 h 20 min. (F. Letellier, comm. pers.). Les deux partenaires accouplés sont d'abord assis, la tête et une partie du corps émergeant de l'eau. Ensuite, à intervalles réguliers (30 à 40 sec.), la femelle bascule brusquement d'arrière en avant, plonge la tête dans l'eau en y entraînant le mâle fixé sur son dos ; la partie postérieure du corps de la femelle passe alors au-dessus du niveau de l'eau. Par des mouvements alternatifs de ses pattes postérieures le mâle frotte l'orifice cloacal de la femelle avec la face interne de ses tarsi et provoque ainsi la ponte d'une vingtaine d'ovules (en 4 à 6 sec.). Après cette première ponte, la femelle reprend sa posture initiale et pivote d'un angle de 20° : ces déplacements successifs assureront une dispersion des œufs dans toute la masse d'écume.

Les nids d'écume de divers Rhacophoridés sont posés sur le sol près de l'eau ou fixés plus ou moins haut au-dessus de l'eau. Ceux de *Polypedates l. leucomystax* (Boié), de Bornéo, sont collés à la végétation ou sur des rochers du voisinage de l'eau ; ceux de *P. otilophus* (Boul.) sont à 30 cm au-dessus du sol.



Figure 21. — Couple de *Chiromantis rufescens* (photo Morère).

En Afrique, les *Chiromantis* sont des formes arboricoles qui déposent leurs œufs entourés d'une masse écumeuse dans des sortes de nids faits de feuilles d'arbres accolées à l'aplomb d'une mare ou d'un simple trou d'eau (fig. 21). Les nids de *Chiromantis rufescens* (Günther) ont été souvent récoltés et les têtards élevés par l'un de nous au Nimba et en Côte-d'Ivoire (Lamotte et Vogeli, 1956 ; Lamotte et Perret, 1963 a). Les œufs sont au nombre de quelques dizaines par ponte. Les larves après l'éclosion séjournent quelques jours dans l'écume ; elles ont une masse importante ovoïde de réserves vitellines qui leur donne l'allure d'un alevin de poisson (fig. 22). Les premiers stades du développement conduisent à de petits têtards de 10 à 11 mm munis de branchies externes bien développées (16 filaments longs et fins). Branchies externes et disques adhésifs sont encore présents quand les larves tombent à l'eau ; deux jours plus tard les branchies se cachent sous un repli operculaire et le têtard mène alors une vie aquatique normale.

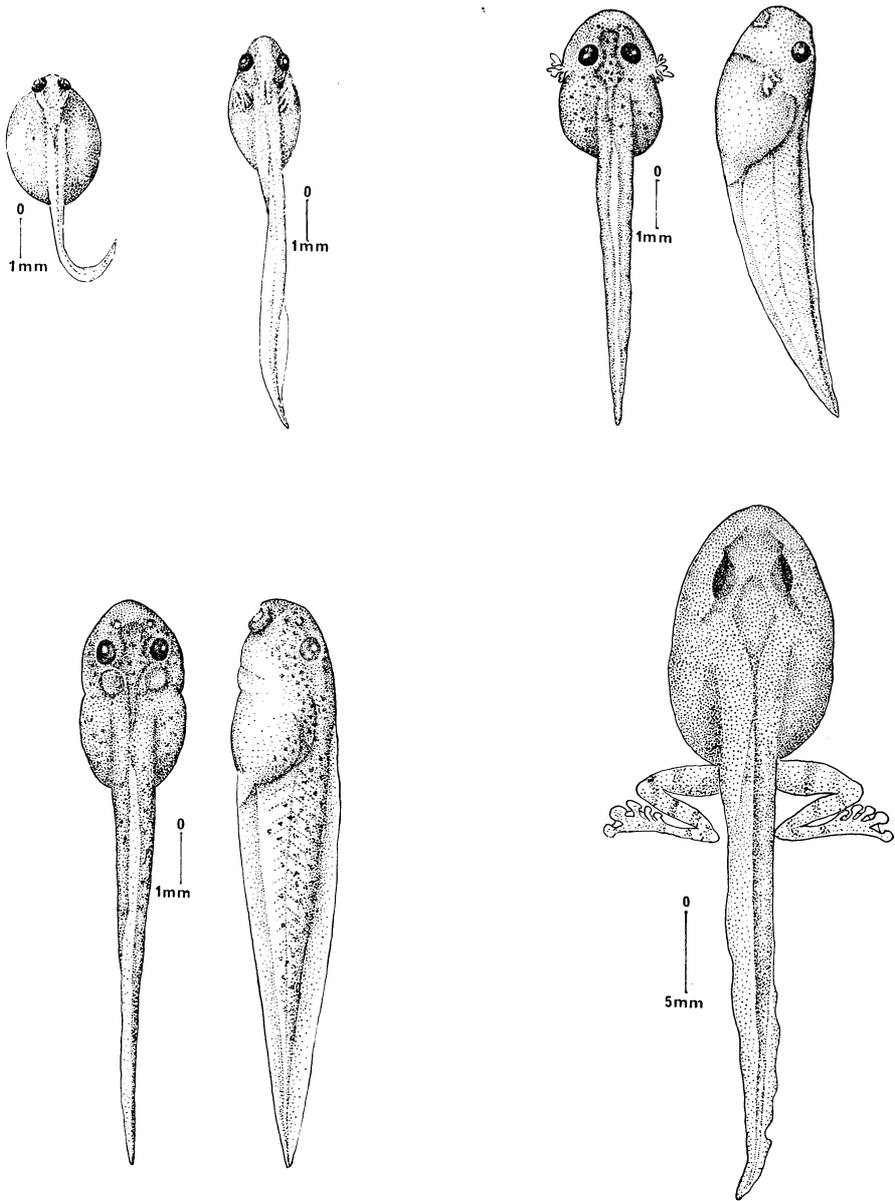


Figure 22. — *Chiromantis rufescens*, stades successifs du développement.

Les nids de *Chiromantis* sont moins bien construits et sont bien plus visibles que ceux des *Phyllomedusa* d'Amérique tropicale : les bords des feuilles ne sont pas repliés sur la ponte et

l'écume blanche déborde autour des feuilles. Brosset (comm. pers.) a observé au Gabon que des Oiseaux (*Nigrita bicolor*, fam. des Estrildidés) repéraient ces masses blanches et se ruiaient nombreux sur les pontes.

Chez le *Rhacophorus schlegelii arborea* (Okada et Kawano) qui vit dans les montagnes du Japon, la masse écumeuse contenant 200 à 300 œufs est placée entre plusieurs feuilles de 1 à 4 m au-dessus de l'eau. La surface du nid d'écume durcit peu à peu. Après l'éclosion, les têtards se regroupent dans la gelée subsistante puis tombent à l'eau ; des prédateurs comme le Salamandridé *Cynops phyrrogaster* (Boié) les y attendent (Okada, 1966). D'après Siedlecki (in Okada, 1966), le nid de *Rhacophorus reinwardtii* Kulse et Van Hasselt serait plus élaboré que ceux des autres Rhacophoridés, car les bords des feuilles seraient repliés sur la masse d'écume.

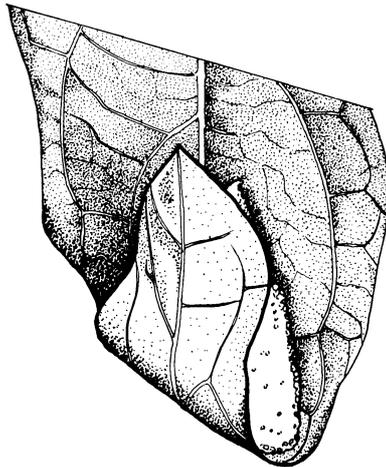


Figure 23. — Nid d'écume d'*Opisthothylax immaculatus* à l'extrémité d'une feuille repliée (d'après une photo d'Amiet, 1974).

Deux pontes d'*Opisthothylax immaculatus* (Boul.) un Hyperoliiné du Cameroun, ont été obtenues en captivité par Amiet (1974). La masse d'écume contenant les œufs est déposée au bord d'une feuille dont la pointe est repliée transversalement (fig. 23). Le nid, qui mesure 4 cm dans sa plus grande dimension, renferme 8 à 10 œufs. Les têtards qui s'en échappent après 17 à 24 jours ont une touffe de filaments branchiaux sortant de l'orifice spiraculaire, ils ne possèdent pas de système denticulaire et leur bec est réduit. La reproduction par nid d'écume n'avait pas encore été signalée chez un Hyperoliiné et le type même du nid avec repli de la feuille dans le sens transversal n'avait jamais été décrit. Il faut cepen-

dant admettre que le mode de construction du nid n'a pas été altéré par la vie en captivité.

Les nids d'écume de plusieurs Leptodactylidés et de quelques Rhacophoridés sont logés dans des terriers creusés plus ou moins près de l'eau et le têtard devient aquatique quand le terrier est inondé.

Leptodactylus fuscus (Schneider) est une espèce des savanes d'Amérique du Sud. En Guyane française, il vit surtout sous des touffes d'herbes dans les savanes à « touradons » de la région côtière. Il chante et se reproduit dès les premières averses de la saison des pluies ; son nid d'écume, trouvé près de Cayenne (Lescure, 1973 b) remplit un terrier creusé à proximité d'une mare nouvellement constituée (fig. 24). La cavité, de forme ovale, est large de 3 à 5 cm, haute de 5 cm et longue de 10 cm (en comptant la rigole d'ouverture) ; la femelle garde le nid.

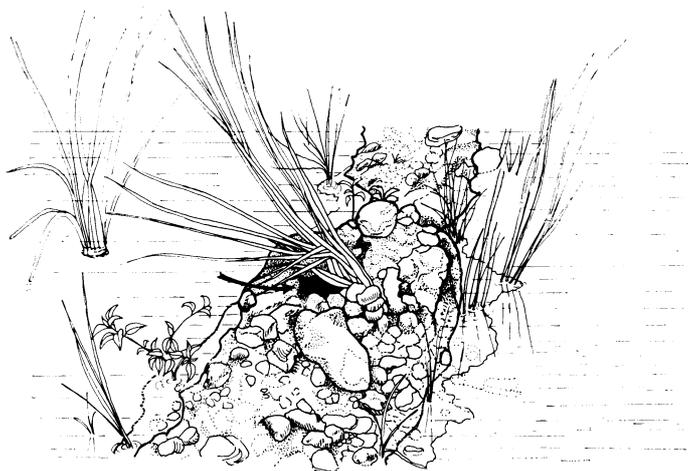


Figure 24. — Terrier de *Leptodactylus fuscus* ; l'ouverture est située un peu plus haut que le niveau d'eau de la mare (d'après photo).

Les avantages que *L. fuscus* tire de ce mode de reproduction sont multiples ; ses œufs sont à l'abri des prédateurs aquatiques et terrestres, car l'écume qui les enveloppe est très difficilement pénétrable. Situé sous terre, le nid protège davantage la progéniture de la dessiccation qu'un nid exposé à l'air et il la met également à l'abri des fluctuations du régime des pluies : si *L. fuscus* avait pondu sur l'eau ou à côté de l'eau en 1969 à Cayenne, les têtards auraient glissé dans les mares quelques jours après leur éclosion et seraient morts à cause de l'assèchement des mares dû au retour de la sécheresse.

Le têtard de *L. fuscus* n'encourt pas un tel danger, il continue de vivre dans le nid d'écume placé dans un terrier creusé à une certaine hauteur, c'est-à-dire à une certaine distance du niveau d'eau dû à la première averse. Il ne va à l'eau que si celle-ci inonde le terrier, lorsque la mare a acquis un volume tel que le têtard peut y croître jusqu'à sa métamorphose sans risquer la dessiccation. Grâce à cette adaptation, *L. fuscus* peut se reproduire efficacement au tout début de la saison des pluies, ses têtards devançant ceux des autres espèces dans l'occupation des mares.

Le têtard de *L. gracilis* est proche de celui de *L. fuscus* (Dum. et Bibr.). La reproduction de *Leptodactylus gracilis* (Fernandez, 1921), *L. albilabris* (Günther) (Schmidt, 1928 ; Dent, 1956), *L. bufonius* Boulenger (Cei, 1949), *L. latinasus* Espada (Gallardo, 1964) d'Amérique tropicale et de certains *Heleioporus* d'Australie (Lee, 1967) est semblable à celle de *L. fuscus*.

Les nids d'écume de *Rhacophorus s. schlegelii* (Güther) du Japon occupent des terriers creusés dans les banquettes des champs de riz. Les 200 à 700 œufs sont enrobés dans une masse gélatineuse battue par les pattes du mâle. Les têtards qui éclosent 4 ou 5 jours après avec des branchies externes, descendent progressivement vers le fond du nid, où l'écume devient plus liquide. Si les terriers sont inondés, les masses écumeuses flottent dans les rizières (Okada, 1966).

Quelques Leptodactylidés et Myobatrachidés peuvent se reproduire loin de l'eau ; leurs têtards restent dans le nid d'écume situé

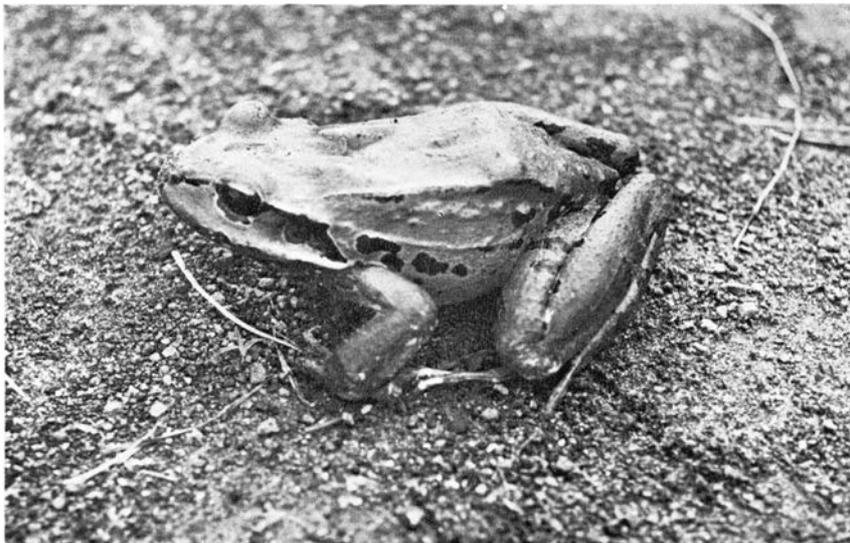


Figure 25. — *Leptodactylus fallax* de l'île de la Dominique (photo Bonnetier-Lescure).

sous terre jusqu'à la métamorphose de telle sorte qu'il n'y a plus de têtard aquatique. C'est le mode de reproduction de *Leptodactylus fallax* Müller (fig. 25) de l'île de la Dominique (petites Antilles), une espèce proche de *L. pentadactylus*, d'*Adenomera marmorata* Steindachner (= *L. nanus* ; A. Lutz, 1931) du sud-est du Brésil, d'*Adenomera hylaedactyla* (Cope), et peut-être d'*A. andreae* (Müller) (Crump, 1974), de la région amazonienne. Le têtard d'*A. hylaedactyla*, qui n'a ni dents, ni spiracle, vit sur ses réserves vitellines jusqu'à la métamorphose (fig. 26) (Heyer et Silverstone, 1969).

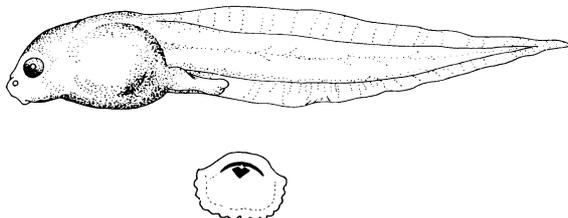


Figure 26. — Larve d'*Adenomera hylaedactyla* :
a, vue latérale ; b, appareil buccal (d'après Heyer et Silverstone, 1969).

Kyarranus sphagnicolus Moore, Myobatrachidé d'Australie, place son nid d'écume dans des tourbières à 15 cm de profondeur ; le têtard qui éclôt dix jours après n'a pas de dents et ne se nourrit pas ; il se métamorphose à un mois (Moore, 1961).

En Australie également, les petits nids d'écume d'un autre Myobatrachidé *Philoria frosti* Spencer, sont déposés aussi dans les tourbières plus ou moins près de l'eau ; le têtard, dépourvu de pigmentation et muni d'un appareil buccal rudimentaire, ne se nourrit pas ; il est capable de nager mais reste habituellement dans la masse gélatineuse de la ponte (Littlejohn, 1971).

IV - PONTES SUR OU DANS LE SOL

C'est dans le sol, ou même simplement à sa surface, que pondent diverses espèces d'Anoures. Nous avons cité déjà le cas de *Rana magna visayanus* qui dépose ses œufs sur les rochers, tantôt au-dessous tantôt au-dessus de l'eau, tous les stades du développement du têtard restant toutefois aquatiques. Chez d'autres espèces, c'est à l'intérieur de l'œuf que se déroulent les premiers stades larvaires. La suite du développement, selon les cas, peut se faire sous forme de têtards aquatiques ou au contraire de têtards adaptés déjà à la vie terrestre, en milieu humide bien entendu. A la limite, il est des espèces où tout stade têtard libre disparaît et c'est à l'état de jeune entièrement métamorphosé que l'animal sort de l'œuf pondu dans le sol.

A - PREMIERS STADES LARVAIRES A L'INTÉRIEUR DE L'ŒUF.

Chez les Myobatrachidés d'Australie à ponte terrestre comme *Geocrinia leavis* (Günther), *G. leai* (Fletcher) et *G. victoriana* (Boul.), la larve qui commence son développement à l'intérieur de l'œuf n'a pas de branchies externes (Watson et Martin, 1973), elle éclôt quand le lieu de ponte est inondé mais elle ne se nourrirait pas (Heyer et Liem, 1976).

Leptopelis natalensis (Smith), Rhacophoridé forestier du Zululand, dépose environ 200 œufs à quelques dizaines de centimètres de l'eau. Les éclosions, simultanées, surviennent normalement deux semaines après la ponte, mais si le temps est trop sec les larves restent encore dans les œufs. A l'éclosion les têtards se dirigent ensemble vers l'eau ; leur masse grouillante franchit les obstacles rencontrés sur son passage, pierres, feuilles, branches. Ils peuvent subsister un certain temps hors de l'eau (Wager, 1965).

Dans l'ouest africain, *Leptopelis viridis* (Günther) dépose ses œufs dans le sol : le couple s'y enfonce dès que la terre est humidifiée par les premières grandes averses de la saison des pluies. Les œufs éclosent quand l'emplacement est inondé et qu'une mare se forme (Morère, comm. pers.).

Un Myobatrachidé de la région de Sydney, *Pseudophryne australis* (Gray), construit des terriers dans la berge des mares ; il y dépose après une pluie des œufs à vitellus abondant. Il faudra pour déclencher l'éclosion que le terrier soit inondé par une autre pluie, que la larve peut d'ailleurs attendre pendant un mois à l'intérieur de l'œuf (Jacobson, 1963). *P. bibronii* Günther pond sur terre ou dans des terriers à deux ouvertures où les larves peuvent rester trois mois à l'intérieur de l'œuf si le nid n'est pas inondé. *P. corrobore* Moore, adapté au climat froid des Montagnes des Nouvelles Galles du Sud en Australie pond, soit dans des terriers soit dans la boue des mares asséchées.

Cyclorhamphus fuliginosus Tschudi, Leptodactylidé de la région de Rio de Janeiro, et *C. asper* Werner (= *C. pinderi* Miranda-Ribeiro), de celle de Sao-Paulo, pondent près des torrents. Le têtard, qui reste quelque temps dans la gelée de la ponte avant de tomber dans l'eau, naît avec des yeux formés et un operculum. Il est semi-aquatique et se tient sur les parois rocheuses, le corps hors de l'eau et la queue immergée (A. Lutz, 1928, 1929).

Deux autres Leptodactylidés, *Thoropa petropolitana* (Wandollock) et *T. miliaris* (Spix), fixent leurs œufs sur les parois des rochers arrosés par les embruns des torrents dans les montagnes du sud-est du Brésil. Leurs têtards, pourvus précocement de poumons, ne sont pas aquatiques mais vivent collés par leurs ventouses ventrales sur ces parois rocheuses ; leurs colorations sont très cryptiques (Lutz, 1947).

En Afrique, *Petropedetes newtoni* (Bocage), Ranidé du Cameroun, a aussi un têtard saxicole. Sa ponte est une plaque d'une dizaine d'œufs qui est collée hors de l'eau sur la face humide d'un rocher. Le têtard qui en sort se déplace en effectuant des petits bonds de côté (Amiet, 1969). Une situation du même type se rencontre chez d'autres espèces africaines rhéophiles (*Conraua alleni* (Barbour et Loveridge), *Petropedetes natator* Boul., *Astylosternus occidentalis* Parker). Leurs pontes adhèrent aux rochers bordant les torrents et ce sont des têtards déjà formés qui arrivent à l'eau lorsque le mucus qui entoure les œufs a lentement dégouliné vers l'eau.

Un Ranidé, *Mantella aurantiaca* Mocquard, la petite grenouille rouge de Madagascar, pond à 30-40 cm sous terre. Le têtard qui éclôt une douzaine de jours plus tard n'a plus de branchies externes ; il séjourne un peu dans les enveloppes liquéfiées avant d'être entraîné par la pluie vers une flaque d'eau (Arnoult, 1965).

Chez *Batrachyla taeniatus* (Girard), Leptodactylidé du Chili, les 180-200 œufs de la ponte sont généralement déposés dans un tronc pourri. Le début du développement (20 jours) se fait à l'intérieur de l'œuf ; les branchies externes sont réduites, la queue est longue et vascularisée mais elle n'est pas foliacée comme celle des *Eleutherodactylus*. Le poumon est bien développé vers le 26-30^e jour, au moment même où des substances blanchâtres s'accumulent dans la queue et viennent en gêner la fonction respiratoire. Au 40-45^e jour la proportion de ces excréta augmente encore et la queue se réduit. L'éclosion a lieu entre le 45^e et le 50^e jour ; si le têtard est entraîné par la pluie vers un point d'eau, il aura une vie aquatique normale pendant deux mois et se métamorphosera ; s'il reste dans un milieu terrestre, il meurt (Cei, 1962). Il semble qu'il y a dans l'évolution de ce Leptodactylidé une « tentative » de développement direct qui n'a pas encore réussi entièrement.

B - TÊTARDS TERRESTRES.

Quelques espèces d'Anoures n'ont plus aucune phase larvaire aquatique : les têtards comme les pontes sont terrestres. Libérées de la servitude du milieu aquatique pour leur progéniture, ces espèces peuvent alors pondre loin de tout point d'eau, mais leurs têtards ont naturellement besoin d'un sol saturé d'humidité. *Geocrinia lutea* (Main) et *G. rosea* (Harrison), des Myobatrachidés australiens, se développent ainsi (Martin, 1968). De même *Kyarranus loveridgei* (Parker) d'Australie, dont le têtard vit dans la gelée liquéfiée des enveloppes (d'après Moore, 1961, il n'y a pas de formation d'écume). Le développement des membres chez cette espèce est précoce ; les bourgeons des pattes antérieures sont visibles avant que l'opercule se forme ; les dents sont absentes.

Zachaenus parvulus (Girard), un Leptodactylidé du sud-est du Brésil, dépose une trentaine d'œufs dans de petites cavités sous les feuilles mortes. A l'éclosion le têtard a des rudiments de pattes postérieures et un vitellus encore très abondant ; son système denticulaire est réduit. Il reste dans les enveloppes gélatineuses, fuit la lumière et ne se nourrit pas. La métamorphose a lieu dix-sept jours après la ponte (Lutz, 1944 b).

D'après Wager (1965), *Arthroleptella hewitti* Fitzsimmons, Ranidé du Natal, pond 20 à 40 œufs dans la boue ou la mousse, sous les feuilles ou les pierres. Dix jours après, les têtards éclosent et séjournent dans la boue humide. Ils se métamorphosent à 3 semaines. *A. lightfooti* (Boulenger), de la région du Cap, pond dans la mousse près des petites cascades. Le têtard sort de l'œuf quand il a des pattes postérieures ; il est incapable de nager et meurt s'il est mis dans l'eau. Son développement est rapide et il se métamorphose dix jours après l'éclosion.

Un autre Ranidé d'Afrique du Sud, *Anhydrophryne rattrayi* Hewitt, pond une vingtaine d'œufs sous terre dans une petite loge qui possède une ouverture vers le haut à la surface du sol. Le 12^e jour des têtards aux pattes postérieures bien développées éclosent et se déplacent dans la gelée liquéfiée des capsules au fond du « nid ». Le 20^e jour les pattes antérieures sont presque formées, le 22^e jour les « têtards » marchent, et le 26^e la queue est résorbée (Wager, 1965).

Un Microhylidé de Madagascar, *Pletodontohyla tuberata* (Peters), a aussi des têtards « terrestres » puisqu'ils ont été vus dans des terriers sous l'adulte (Guibé, 1952), mais on ignore comment se déroulent les derniers stades larvaires. Le parent « arrose » sa progéniture en vidant dessus son cloaque rempli d'eau (Guibé, comm. pers.).

Synapturanus salseri Pyburn, Microhylidé d'Amérique du Sud, a des têtards qui vivent sous terre jusqu'à la métamorphose (Pyburn, 1975). Leurs queues présentent une courbure terminale en forme de crochet.

Les *Leiopelma* de Nouvelle-Zélande ont un développement qui rappelle plus celui des *Eleutherodactylus* ou des *Arthroleptis* que celui des autres espèces à têtards terrestres (fig. 27). *L. archeyi* Turbott dépose un petit paquet de 2 à 8 œufs sous une pierre ou une branche morte couverte de mousse. Le développement à l'intérieur de l'œuf dure environ six semaines. Il n'existe ni branchies externes ni branchies internes mais, fait unique chez les Anoures, quatre fentes viscérales s'ouvrant dans un sillon branchial entre un pli gulaire, analogue à un pli operculaire, et la paroi ventrale du corps (Stephenson, 1951). La queue qui n'est pas aplatie mais musculeuse, est vascularisée et sert d'organe respiratoire. Les vaisseaux sanguins de la partie ventrale du corps doivent remplir aussi la même fonction. Archey (1922) et Noble

(1927) croyaient que les bourgeons des pattes antérieures apparaissent avant ceux des pattes postérieures ; d'après Stephenson et de Beer (1951) leurs développements seraient simultanés.

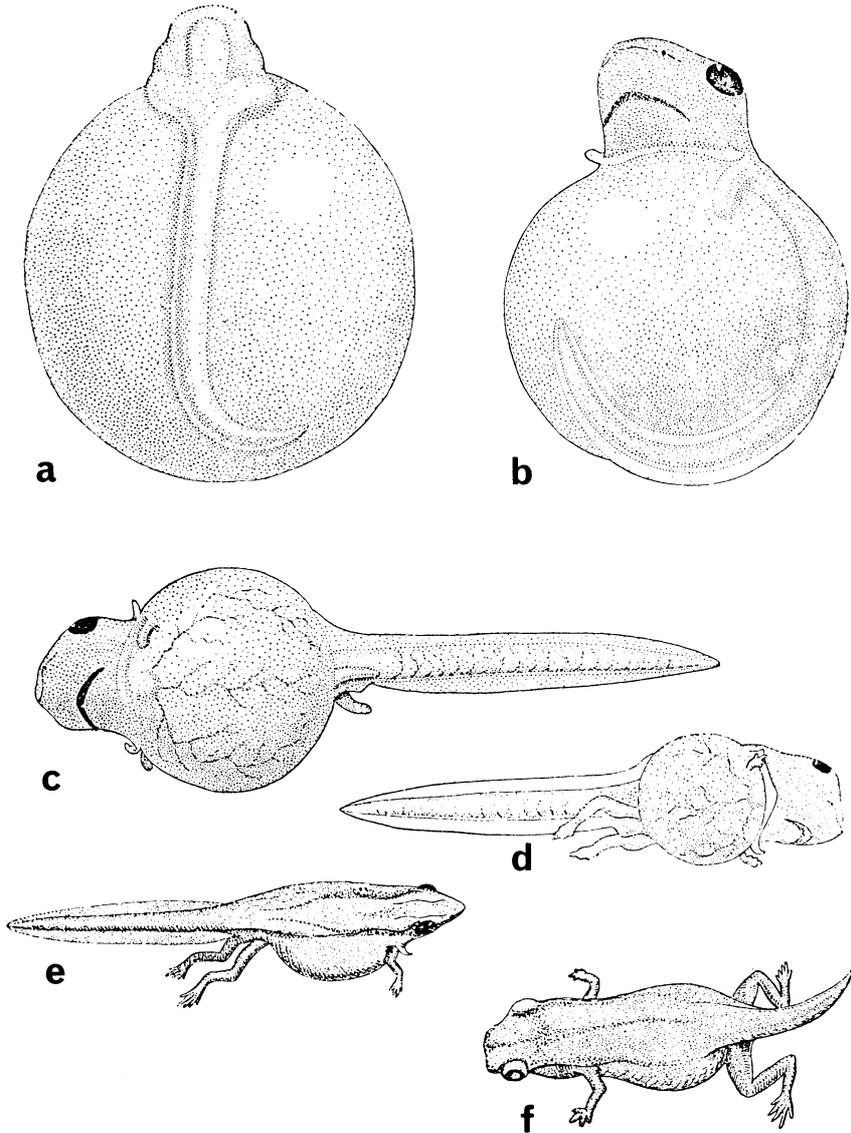


Figure 27. — Stades successifs du développement de *Leiopelma archeyi* :
a, 7 jours ; b, 20 jours ; c, 24 jours ; d, 27 jours ; e, 35 jours (éclosion) ;
f, un mois après l'éclosion (d'après Archey, 1922).

Vers le 36^e jour les « pseudo-juvéniles » qui sortent des œufs grâce à des coups de queue vigoureux, mesurent 17-19 mm et ont encore une longue queue et un vitellus abondant. La bouche est toujours située ventralement, les fentes viscérales et le sillon branchial ont disparu et la queue a diminué : elle mesure parfois un peu moins que les deux tiers du corps. La métamorphose sera accomplie quand la bouche sera en position terminale et la queue entièrement réduite.

C - PONTES A DÉVELOPPEMENT DIRECT SUR OU DANS LE SOL.

Un dernier pas dans l'affranchissement du milieu aquatique a été réalisé par les espèces qui se développent entièrement à l'intérieur d'un œuf déposé sur ou dans le sol : il n'y a plus de stade « têtard » libre, qu'il soit aquatique ou terrestre en atmosphère saturée d'humidité. C'est à ce cas que nous réservons l'expression de « développement direct » et non, comme le font certains auteurs, à tort à notre sens, à des développements conduisant à des têtards terrestres comme ceux d'*Arthroleptella*, *Anhydrophryne* et *Leiopelma*. Une telle évolution permet des pontes loin de l'eau bien que, naturellement, un certain taux d'humidité reste nécessaire dans le sol pour empêcher la dessiccation des œufs. Les Anoures à développement direct ont pu ainsi coloniser des pentes ou des crêtes de montagne (Nouvelle Guinée, Afrique, Andes), des îles pauvres en collections d'eau (Antilles, Iles Salomon) et même des biotopes désertiques (Sud-Ouest africain).

Le développement direct est apparu de façon indépendante dans plusieurs familles d'Anoures : Leptodactylidés, Ranidés, Rhacophoridés et Microhylidés. C'est d'abord chez les *Eleutherodactylus*, des petits Leptodactylidés d'Amérique tropicale, qu'il a été découvert : les premières observations sur leur développement ont été faites, très brièvement, par Bello y Spinosa (1871) à Porto Rico, et plus minutieusement par Bavay (1873) en Guadeloupe. Depuis, le développement embryonnaire a été décrit plus ou moins complètement chez de nombreuses espèces du genre, notamment *E. portoricensis* Schmidt (Peters, 1876 ; Gitlin, 1944), *E. nubiola* Dunn (Sampson, 1904 ; Lynn, 1942), *E. abbotti* Cochran (Noble, 1926), *E. guentheri* (Steindachner) et *E. nasutus* (A. Lutz) (Lynn et Lutz, 1946 a et b), *E. ricordii* (Duméril et Bibron) (Goin, 1946 ; Hugues, 1959), *E. cornutus maussi* (Boettger) (Heatwole, 1962), ainsi que *E. johnstonei* Barbour, sous le nom *E. martiniensis* (Tschudi) (Chibon, 1960 ; Adamson, Harrisson et Bayley, 1960).

L'un de nous a récolté à plusieurs reprises des pontes d'*E. johnstonei* en Martinique et a pu observer son développement larvaire (fig. 28 et 29). Les œufs, collés les uns aux autres, sont déposés sur le sol sous des débris végétaux dans des endroits

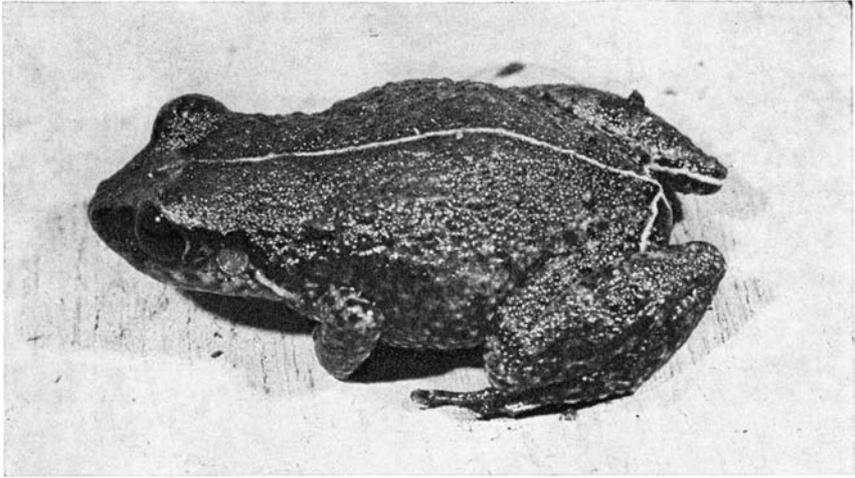


Figure 28. — *Eleutherodactylus johnstonei* adulte de Martinique
(Photo Lecomte).

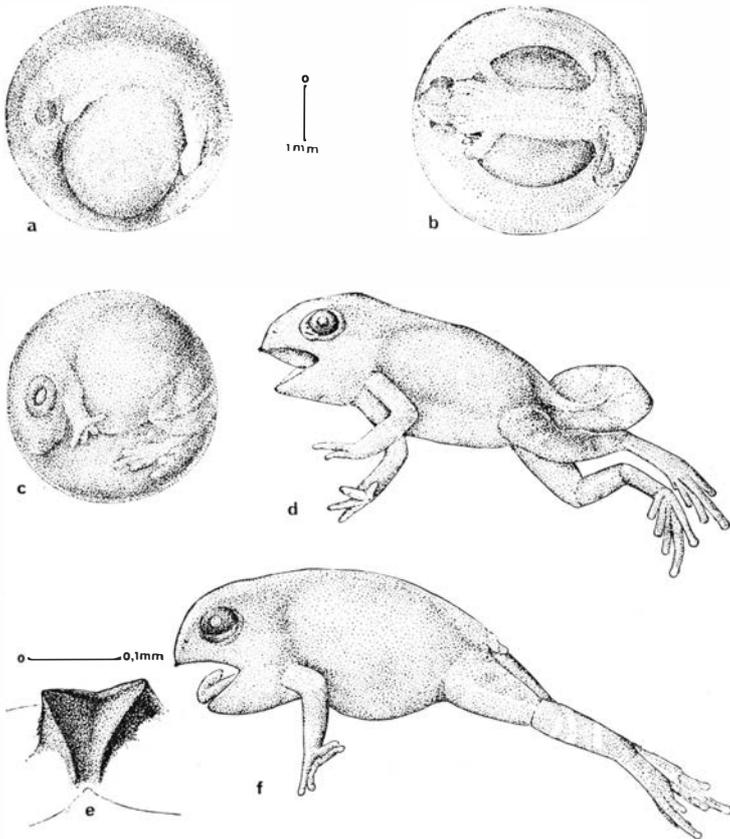


Figure 29. — Embryons d'*Eleutherodactylus johnstonei* :
a, 4^e jour : vue latérale ($\times 12$) ; b, 4^e jour : vue dorsale ($\times 12$) ; c, 6^e jour :
vue latérale ($\times 12$) ; d, juvénile venant d'éclore ($\times 12$) ; e, dent d'éclosion
($\times 200$) ; f, juvénile à la fin de la première journée ($\times 12$).

ombragés, très humides mais non inondables par la pluie ; la température à 11 heures y varie de 28° à 29°5. La femelle loge à côté de la ponte, dans la même anfractuosité. Les œufs, de forme circulaire, ont un diamètre de 3,4 à 4 mm.

D'après Chibon (1960), qui a pu obtenir la reproduction au laboratoire, le stade blastula est atteint douze heures après la ponte : la segmentation a divisé l'œuf en très gros macromères au pôle végétatif et en micromères au pôle animal. La gastrulation débute à la 18^e heure et la neurulation à la 24^e heure sous la forme d'un sillon rectiligne limité par deux bourrelets.

Dans nos élevages en Martinique nous avons constaté qu'à la fin de ce stade, les embryons étaient animés d'une rotation continue dans un plan subhorizontal, le tour complet étant effectué en 45 secondes.

Le deuxième jour, les vésicules cérébrales et le bourgeon caudal apparaissent ; le troisième jour ce sont les ébauches des membres ; le bourgeon caudal, très allongé, est rejeté sur le côté ; les rotations de l'embryon s'accroissent et s'accomplissent en 35, puis 27, puis 20 secondes. A la fin de la journée commencent les premiers mouvements de torsion de la colonne vertébrale.

Dès le quatrième jour les ébauches des yeux sont visibles, ainsi qu'un arc branchial externe très mince et transparent, dépourvu de filaments. Le cœur bat ; la circulation est visible à la surface du vitellus et dans la queue, qui s'est élargie et a pris une forme foliacée. Les rotations de l'embryon sont devenues très lentes (85 secondes). Les mouvements de torsion de la colonne vertébrale, plus rapides et plus fréquents, s'effectuent dans les deux sens.

Au cinquième jour les ébauches des membres sont agitées de très légers tremblements, mais les rotations ont cessé ; la tête est distincte et le cristallin visible. La pigmentation apparaît sur la face dorsale de l'embryon tandis que les extrémités des membres sont élargies en palette.

Le sixième jour, l'arc branchial a disparu : tête, bras, jambe et queue sont décollés du vitellus qui a notablement diminué. La queue, irriguée par de nombreux vaisseaux sanguins, est appliquée contre la membrane de l'œuf. L'embryon est animé de mouvements de torsion et de flexion brusques et violents. Il existe aussi des contractions de la masse vitelline et des mouvements d'écartement des membres postérieurs.

Le septième jour, les pattes postérieures sont « coudées », les doigts sont en cours de formation et les premiers mouvements de flexion des pattes postérieures sont décelables. La bouche s'ouvre très souvent et l'embryon répond à un choc mécanique comme une piqûre par des mouvements de torsion qui le font pivoter à l'intérieur de l'œuf.

Le huitième jour, une petite excroissance transparente apparaît à l'extrémité antérieure du maxillaire supérieur. On peut observer des mouvements de flexion des bras et des jambes. Le lendemain, la « dent d'éclosion » est visible au bord antérieur du maxillaire supérieur ; les doigts, bien formés, ont acquis à leur extrémité des « disques » caractéristiques. La queue est encore assez développée ; elle s'atrophiera à partir du 12^e jour.

L'éclosion a lieu le 13^e jour lorsque, par ses mouvements brusques, l'embryon crève les deux enveloppes de l'œuf. La « dent d'éclosion » tombera quelques heures après mais la queue, très réduite, mettra un peu plus longtemps à se résorber totalement.

Les éclosions d'*E. johnstonei* sont survenues plus tôt dans les élevages pratiqués en climat tropical (Martinique) que dans ceux effectués en France par Chibon (1960).

Le développement embryonnaire des autres espèces d'*Eleutherodactylus* ne diffère pas sensiblement de celui d'*E. johnstonei*. Il est toutefois plus ou moins rapide : les juvéniles d'*E. ricordii* éclosent le 13^e jour, ceux d'*E. alticola* le 20^e, ceux d'*E. nasutus* le 30^e et ceux d'*E. terraebolivaris*, une espèce de montagne, le 60^e jour.

L'escamotage des stades larvaires est plus ou moins accentué selon les espèces. La plupart des *Eleutherodactylus* (*E. guentheri*, *E. nasutus*) n'ont pas de branchies externes. *E. johnstonei* a un arc branchial résiduel mais pas de filaments branchiaux. *E. inopatus* et *E. portoricensis*, dont la queue n'atteint pas la même dimension que chez les autres espèces, ont des branchies externes.

On peut noter chez les embryons des *Eleutherodactylus* l'absence de branchies internes et souvent de branchies externes, d'opercule, de l'intestin à double spirale, de la ligne latérale, de la ventouse ventrale et de la région buccale typique avec ses rangées de dents cornées et ses palpes labiaux. On remarque aussi la simplification des arcs aortiques, la présence d'une dent d'éclosion et le développement de la queue très vascularisée qui remplit une formation respiratoire. Au cours de la métamorphose, les phénomènes contrôlés par la thyroïde se réduisent à la perte de la queue et du pronéphros (Hughes, 1966) : les *Eleutherodactylus*, ne présentant plus de phase larvaire aquatique, subissent moins de transformations au moment de la métamorphose.

Le développement direct est le mode de reproduction de la plupart des autres membres de la tribu des *Eleutherodactylini* : les *Holoaden* comme *H. braderi* Lutz (B. Lutz, 1958), les *Tomodactylus* comme *T. n. nitidus* (Peters) (Martin del Campo, 1940), les *Hylactophryne* comme *H. augusti latrans* (Cope) (Jameson, 1950). On le rencontre également chez le minuscule *Sminthillus limbatus* (Cope) de Cuba, qui ne pond qu'un seul œuf, collé aux rochers ou dans les débris végétaux (Dunn, 1926).

Euparkerella brasiliensis (Parker) et *Niceforonia nana* Cochran et Goin, qui ont de grands ovules, se développeraient aussi sans phase têtards libres, mais on ignore comment se reproduisent *Amblyphrynus ingeri* Cochran et Goin et les *Ischnocnema*.

D'après Parker (1940), ainsi que Meyer et Liem (1976), des Myobatrachidés australiens, *Metacrinia nichollsi* (Harrisson) et *Myobatrachus gouldii* (Gray), auraient également un développement direct.

Chez les Ranidés, les *Arthroleptis*, dont les espèces sont dispersées à travers toute l'Afrique tropicale, présentent un exemple remarquable de convergence avec les *Eleutherodactylus*.

Les premières allusions au développement direct des *Arthroleptis* ont été faites par Barbour et Loveridge (1928) sur *A. stenodactylus* Pfeffer, une espèce du sud-est de l'Afrique. Depuis, on a décrit le développement de *A. cruscum* Angel (Guibé et Lamotte, 1958), de *A. poecilonotus* Peters (Lamotte et Perret, 1963) et de *A. wahlbergii* Smith (Wager, 1965).

Arthroleptis cruscum est connu seulement, à ce jour, du Mont Nimba et de son pourtour immédiat, en Guinée. De couleur sombre, de petite taille — sa longueur ne dépasse pas 20 mm — et de forme assez trapue, l'espèce vit sur des crêtes et des pentes abruptes où les collections d'eau sont absentes, mais aussi sur des cuirasses ferrugineuses subhorizontales du piedmont.

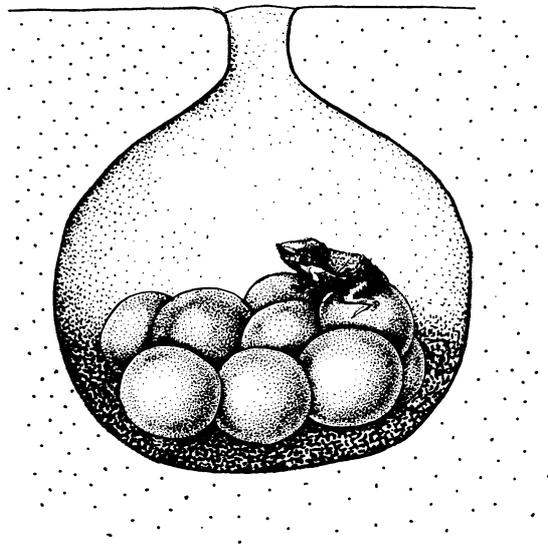


Figure 30. — Nid et ponte d'*Arthroleptis cruscum* (d'après Guibé et Lamotte, 1958).

Le mode de reproduction a été révélé par la découverte fortuite dans le sol humide, sous une végétation buissonnante, d'une petite excavation renfermant une quinzaine d'œufs de grande taille ; deux d'entre eux avaient déjà éclos et donné naissance à deux minuscules *Arthroleptis* appartenant indubitablement à l'espèce *crusculum*, seule représentée dans la localité (fig. 30). Les œufs, très riches en vitellus, atteignent 3,5 mm de diamètre, ce qui est considérable pour une si petite espèce. Ils sont pondus dans le sol humide au début de la saison des pluies et c'est en pleine saison des pluies que le nombre des juvéniles est maximal : il semble que le cycle de reproduction soit annuel.

La vie larvaire aquatique est entièrement escamotée puisque le jeune à la naissance, dans le nid, est déjà semblable à ses parents, aux dimensions près. Un tel développement est particulièrement favorable à une espèce qui vit, comme *A. crusculum*, dans un milieu le plus souvent sans eau. Le nid reste toutefois exposé aux intempéries et aussi aux prédateurs, même de petite taille comme des Carabiques et des Myriapodes Chilopodes : à la naissance, le jeune ne mesure en effet que 4,5 mm (Guibé et Lamotte, 1958).

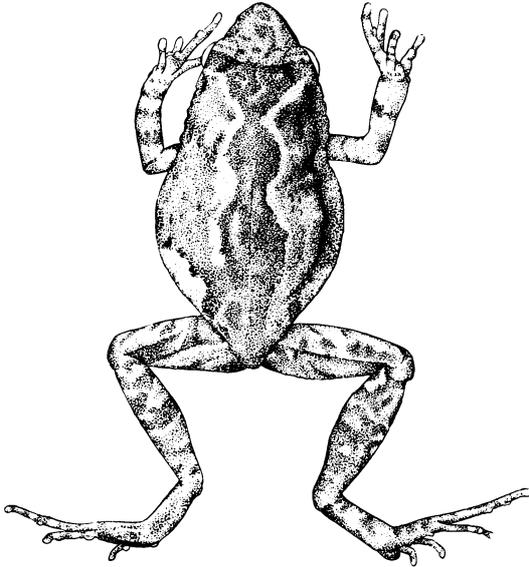


Figure 31. — *Arthroleptis poecilonotus*, femelle adulte (longueur 30 mm).

L'espèce *Arthroleptis poecilonotus* Peters (fig. 31) est tout à la fois bien plus largement répandue (du Zaïre jusqu'à la Guinée) et bien plus abondante que *A. crusculum*, tant en forêt qu'en savane préforestière. Des pontes nombreuses ont été récoltées

au Cameroun par J.-L. Perret, d'abord dans le sol de jardins plantés d'arachides et de manioc, puis dans le sol d'autres milieux moins artificiels. Il a été possible ainsi de suivre le développement des embryons à l'intérieur de l'œuf (Lamotte et Perret, 1963) (fig. 32).

Chaque ponte comprend de 20 à 25 œufs dont le diamètre peut aller de 4,2 à 6 mm. Ce sont donc là de très gros œufs pour

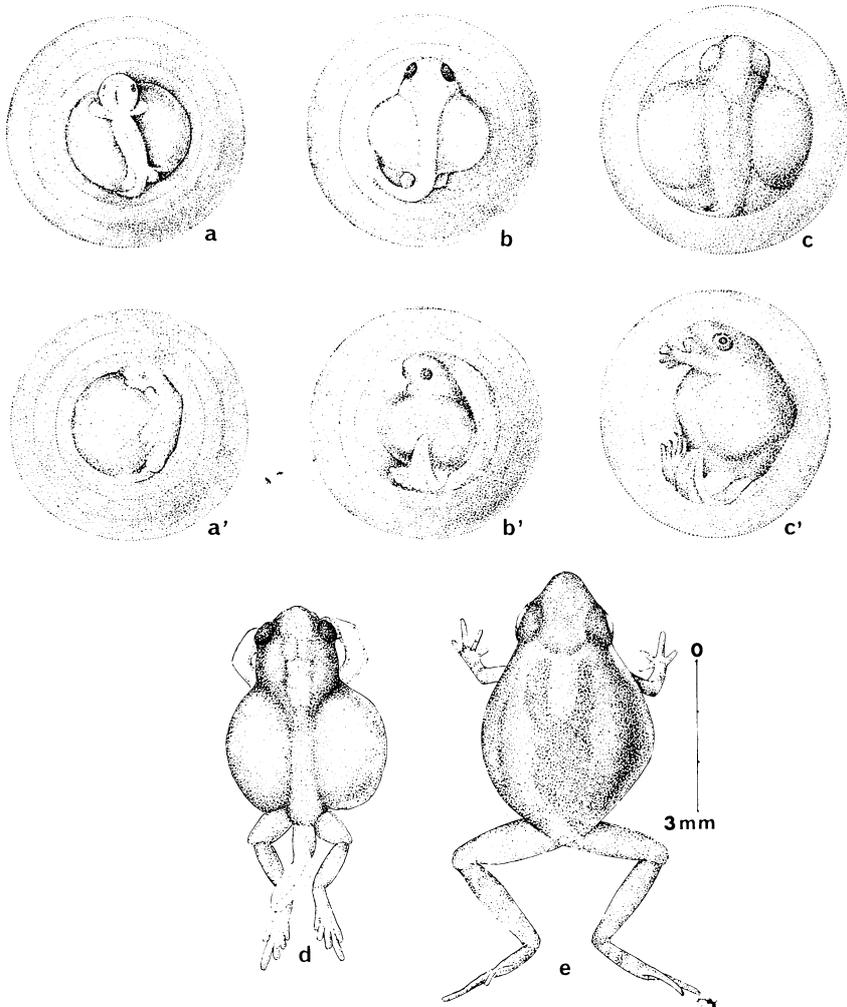


Figure 32. — Développement embryonnaire d'*Arthroleptis poecilonotus*.
 a et a', embryon de 3 jours ; b et b', embryon de 13 jours ; c et c',
 embryon de 15 jours ; d, jeune à l'éclosion (de 15 à 20 jours) ;
 e, jeune après la régression de la queue.

une espèce dont la taille ne dépasse pas 32 mm à l'état adulte. A 27° leur développement dure de 20 à 30 jours, selon les pontes.

La partie externe de l'œuf est constituée par une couche gélatineuse épaisse de 1 mm environ, recouverte d'une mince membrane opaque sur laquelle se collent souvent des débris divers.

Trois jours après la ponte, le jeune embryon, d'un blanc laiteux, apparaît couché sur l'importante masse sphérique de vitellus jaunâtre qui occupe la plus grande partie de l'œuf à l'intérieur de la gelée périphérique. Dès ce stade très précoce, l'embryon présente une tête, un tronc, une queue et des bourgeons de membres, mais chaque organe n'est encore que dans un état rudimentaire ; le tube nerveux n'est pas encore refermé dans sa partie antérieure et les yeux, s'ils sont déjà visibles, ne sont pas encore pigmentés. La bouche n'est pas ouverte et se présente comme un simple sillon transversal. La queue, assez courte, est repliée sur la gauche.

Après huit jours, l'aspect général de l'embryon a peu changé, mais la différenciation des organes a fortement progressé. Les yeux sont bien formés et pigmentés. La bouche est encore fermée. Au membre postérieur, la pliure du genou apparaît, ainsi que celle du coude au membre antérieur et l'ébauche des doigts et des orteils. A partir du 12^e jour, le vitellus qui formait, aux stades précédents, une masse sphérique saillant à l'extérieur de l'embryon, apparaît englobé dans ce dernier, dont il renfle le ventre et les flancs ; la queue acquiert une nageoire caudale qui lui donne une forme aplatie.

Au bout de quinze jours, l'embryon atteint un stade voisin de celui où il sera lors de l'éclosion et qui correspond presque à la fin de la métamorphose. Les pattes antérieures et postérieures, bien formées, n'adhèrent pas au corps ; des tubercules existent déjà sous les doigts et les orteils. La queue, fine et transparente, très peu pigmentée, porte une nageoire caudale bien marquée de part et d'autre d'un axe métamérisé. Les réserves vitellines sont encore abondantes.

En poussant avec sa tête et ses pattes, l'embryon distend la membrane et la gelée qui l'entourent et qui finalement se déchirent. L'éclosion se produit ainsi après quinze à vingt jours de vie embryonnaire. Le jeune animal a encore un aspect gonflé par suite de son abondant vitellus. Les yeux sont saillants, bien pigmentés, mais sans paupières. La queue persiste encore, avec sa nageoire caudale ; elle disparaîtra dans les quelques jours suivants, en même temps que la pigmentation du corps devient plus dense.

D'autres Ranidés se développent entièrement à l'intérieur de l'œuf : les *Platymantis* (anciennement *Cornufer*) tels que *P. hazelae* (Taylor) (fig. 33), *P. guentheri* (Boulenger) et *P. dorsalis* (Dumé-

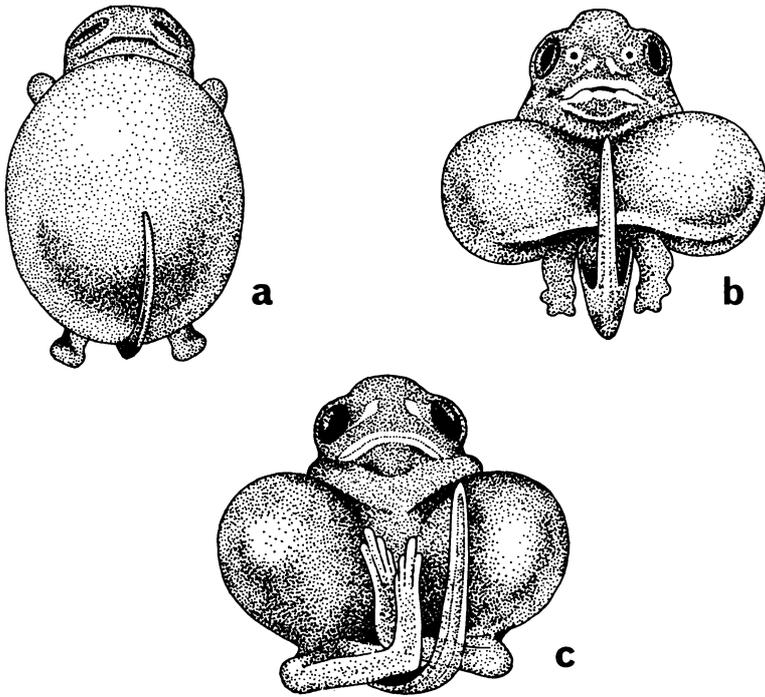


Figure 33. — Embryons de *Platymantis hazelae* en vue ventrale :
a, 14 jours ; b, 28 jours ; c, 33 jours (d'après Alcalá, 1962).

ril) des Philippines (Alcalá, 1962), *P. papuensis* de Nouvelle Guinée (Menziés, 1976), *Discodeles opisthodon* (Boul.) des Iles Salomon (Boulenger, 1886) (fig. 34) et probablement les *Batrachylodes*, *Ceratobatrachus* et *Palmatorappia* de ces mêmes îles (Brown, 1952).

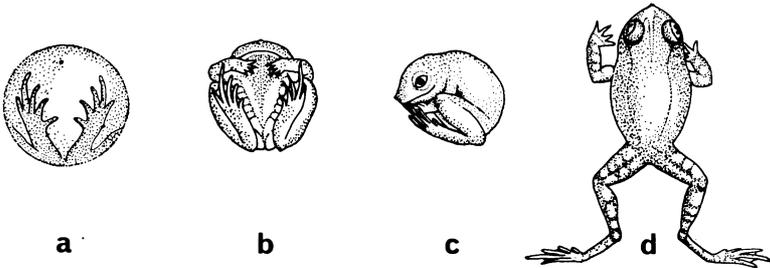


Figure 34. — Derniers stades du développement embryonnaire de *Discodeles opisthodon*. a, œuf avant l'éclosion ; b et c, embryon métamorphosé dans l'œuf, vue ventrale et vue latérale ; e, juvénile après l'éclosion (d'après Boulenger, 1886).

Un Rhacophoridé de Ceylan, *Rhacophorus reticulatus* (Günther) (= *Rh. microtympnum*) (fig. 35) se développe lui aussi entièrement dans l'œuf. Ses branchies ne sont pas fonctionnelles mais sa queue élargie et vascularisée sert d'organe respiratoire. D'après les dessins de Kirtisinghe (1946) l'apparition des pattes postérieures et antérieures ne serait pas simultanée comme chez la plupart des espèces présentant ce type de développement.

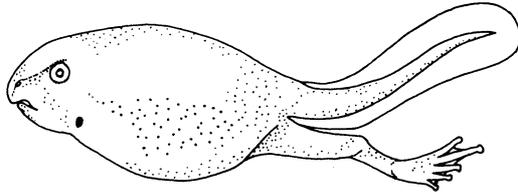


Figure 35. — Embryon de *Rhacophorus reticulatus* extrait de l'œuf (d'après Kirtisinghe, 1946).

Plusieurs Microhylidés ont également un développement direct. Dans les Monts Uluguru (Tanzanie), Barbour et Loveridge (1928) ont trouvé une femelle de *Probreviceps uluguruensis* (Loveridge) « gardant » une vingtaine d'œufs dans un terrier. Il faut souligner d'ailleurs la réussite des *Breviceps* qui ont pu s'installer dans un milieu désertique parce qu'ils allient ce mode de reproduction direct à des mœurs fouisseuses. D'origine probablement préforestière, ils ont gagné la savane, occupent des dunes côtières et ont pénétré jusque dans les zones arides du sud-ouest africain, à des centaines de kilomètres de tout point d'eau permanent. Leurs populations abondantes et leur grande diversité taxinomique suggèrent qu'une radiation évolutive a eu lieu récemment chez ce groupe en Afrique du Sud (Poynton, 1964).

Les *Breviceps* sont de petits Amphibiens au museau très court et au corps très globuleux. Cet aspect morphologique et la disproportion de tailles entre les deux sexes empêche l'amplexus caractéristique des Anoures au moment de la reproduction. Lors de l'accouplement le petit mâle n'opère aucune étreinte mais, dressé sur ses pattes postérieures derrière la femelle, il colle à elle par une sécrétion très adhésive produite par l'un des deux ou par les deux parents (fig. 36). Ceux qui ont récolté des *Breviceps* vivants connaissent bien cette sécrétion instantanée et très adhésive qui recouvre tout le dos de l'animal quand on le saisit.

Le couple ainsi constitué s'enfonce dans le sol en creusant avec les pattes postérieures. Une trentaine d'œufs sont déposés à 30-40 cm de profondeur dans une petite cavité aux parois lisses. Le mâle quitte le nid après la ponte mais la femelle doit rester car elle est souvent trouvée près des œufs ou à côté dans une autre loge. Chez *Breviceps adspersus* Peters, l'éclosion des juvéniles a lieu six semaines après la ponte.

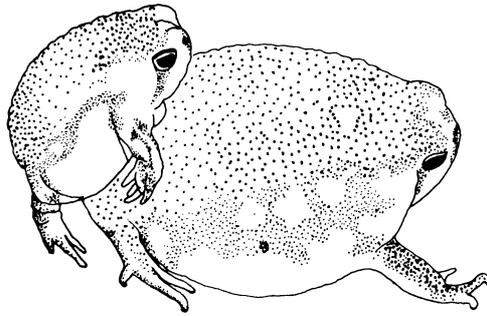


Figure 36. — Accouplement de *Breviceps adpersus* (d'après photo in Wager, 1965).

Libérés aussi du milieu aquatique, des Sphenophrynés ont conquis les massifs forestiers de Nouvelle Guinée. A l'exception d'*Oreophryne anthonyi* (Boul.) qui pond dans les épiphytes, ils déposent les cordons de mucilage contenant les œufs sur le sol humide (Tyler, 1963). L'embryon de *Cophixalus biroi* (Méhely) a une queue vascularisée tandis que ceux de *C. darlingtoni* Loveridge, *C. parkeri* Loveridge, *Sphenophryne brevicrus* (Van Kampen) et *O. anthonyi* ont une queue cylindrique et musculeuse qui ne semble pas servir d'organe respiratoire. Ils n'ont pas de dents d'éclosion. La métamorphose a lieu généralement vers la huitième semaine et la durée de la vie larvaire n'est pas plus longue que chez *E. terraebolivaris*, autre espèce de montagne. Izeksohn et al. (1971) ont décrit le développement direct d'un Microhylidé du sud-est du Brésil, *Myersiella microps* (Duméril et Bibron) (= *Engystoma subnigra* Miranda-Ribeiro) (fig. 37). Des vestiges de branchies externes sont visibles à la fin de la première semaine. Les membres antérieurs se développent sous la peau et n'apparaissent qu'une semaine avant la naissance. La queue qui est encore aux trois quarts de sa longueur maximale au moment de l'éclosion sera complètement réduite après deux ou trois jours. Ce développement qui dure environ quatre semaines paraît moins spécialisé que celui des *Eleutherodactylus*.

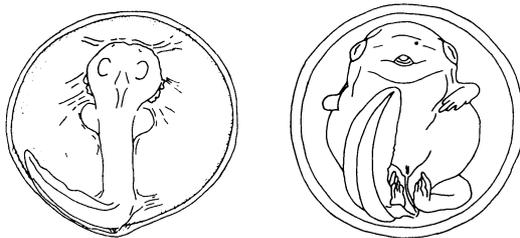


Figure 37. — Embryons de *Myersiella microps* (d'après Izeksohn et al., 1971).

V - PONTES OU TETARDS PORTES PAR LES ADULTES

Le développement en partie ou en totalité au sein d'un œuf pondu dans le sol constituait une solution au problème de l'indépendance vis-à-vis du milieu aquatique. Il existe chez des Anoures d'autres particularités biologiques qui peuvent modifier profondément les conditions des premières phases du développement.

Le cas le plus simple est celui de l'Alyte, dont les mâles prennent en charge les pontes, qu'ils transportent entre leurs pattes et vont baigner régulièrement dans l'eau. Dans d'autres espèces, localisées dans les forêts tropicales humides, ce sont les têtards qui sont portés sur le dos d'un parent, parfois protégés par un repli de la peau dorsale. Chez les *Pipa*, les œufs et les larves qui en sortent sont abrités dans des alvéoles individuelles du dos, où se fait le développement. Plus extraordinaires encore sont certaines espèces où les œufs et les têtards sont conservés dans les sacs vocaux ou même dans l'estomac du parent.

A - PONTE TRANSPORTÉE ENTRE LES PATTES.

L'accouplement et la ponte singulière (« l'accouchement ») d'*Alytes obstetricans* (Laurenti) furent observés pour la première fois en 1741 par Demours au Jardin des Plantes de Paris. En 1873, Arthur de l'Isle en fit une description plus exacte et plus détaillée.

Dès le printemps, la femelle du Crapaud accoucheur, qui ne retourne jamais à l'eau après la métamorphose, est prête à pondre

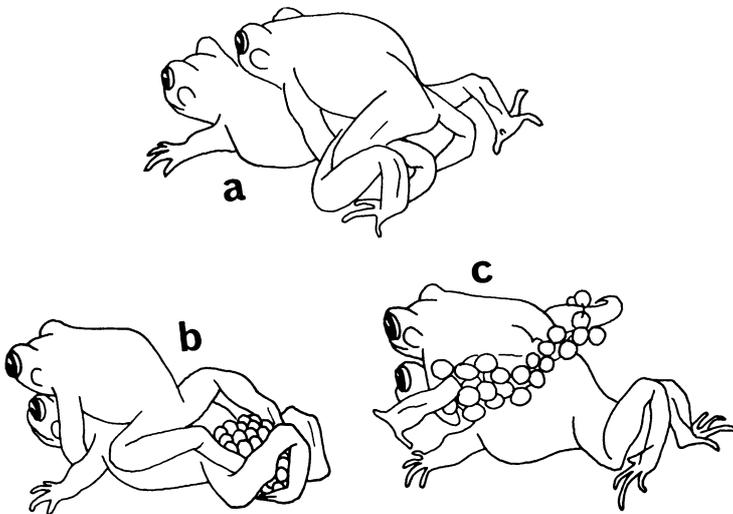


Figure 38. — Accouplement et ponte d'*Alytes obstetricans*.
a, première phase, accouplement lombaire ; b, deuxième phase, fécondation ;
c, troisième phase, fixation des œufs autour des pattes (d'après Heinzmann, 1970).

100 à 200 œufs en plusieurs fois. Attirée et guidée par l'appel sexuel du mâle, elle se dirige vers lui et s'en approche jusqu'à le toucher de la tête (Heinzmann, 1970). Cinq à dix secondes plus tard, celui-ci s'accouple en étreignant la région abdominale de sa partenaire (accouplement lombaire) (fig. 38 a). Pendant la première phase de l'accouplement le mâle frictionne vigoureusement les parois de l'orifice cloacal par des mouvements alternatifs et très rapides de ses pattes postérieures et y introduit ses orteils ; dans l'obscurité Demours avait cru que le mâle accouchait la femelle. De l'Isle (1873) a évalué à 1 190 le nombre de ces doubles « coups de rateaux », donnés par séries de 60. En même temps, le mâle imprime à la femelle un mouvement de bascule d'arrière en avant et un balancement transversal dans la région postérieure.

Ces préliminaires préparent la sortie du double chapelet d'ovules, sortie qui se fera brusquement à la suite d'un resserrement de l'étreinte du mâle (deuxième phase). A ce moment-là, le couple réunit ses pattes postérieures en maintenant les genoux écartés pour former un réceptacle en losange qui recueille 20 à 60 ovules (cf. fig. 38 b). Le mâle change alors de position, ses bras embrassent désormais le cou ou la base de la tête de la femelle. Il émet son sperme qui se répand sur les ovules et dame ensuite la masse des œufs à l'aide de mouvements verticaux de son abdomen qu'il applique en différents points en une série de petits chocs rapides (Joly, 1958).

Après la fécondation, le mâle fixe les œufs autour de ses pattes postérieures (troisième phase) : il enfonce alternativement ses tar-

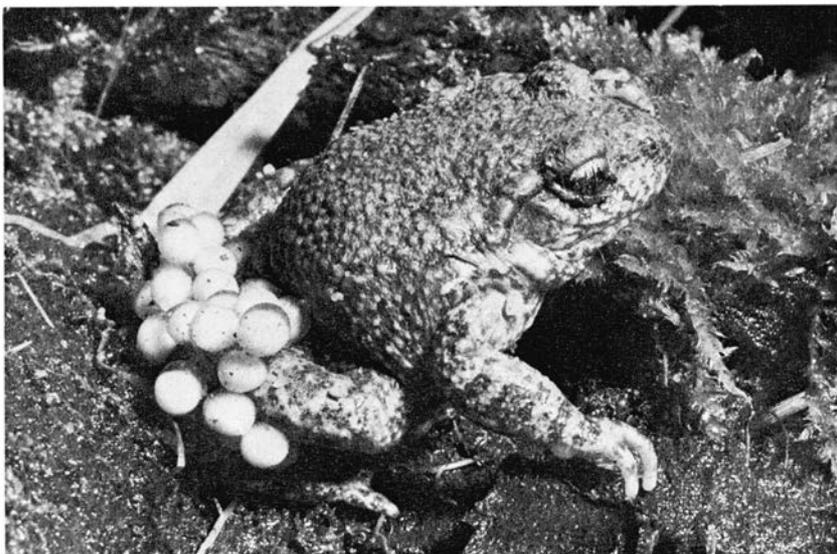


Figure 39. — Mâle d'*Alytes obstetricans* portant ses œufs (photo Yves Lanceau).

ses dans la masse, relève et écarte au maximum ses pattes postérieures, les cordons d'œufs remontent ainsi le long des jambes (cf. fig. 38 c). Les deux sexes se séparent ensuite : l'accouplement, exclusivement terrestre, a duré à peu près une heure.

L'Alyte porte sa progéniture pendant 18 à 25 jours (fig. 39) et la baigne au cours de sorties nocturnes, il peut pendant ce temps s'accoupler de nouveau et recueillir une deuxième et même une troisième ponte. Au cours d'une baignade, les têtards parvenus au stade à branchies internes éclosent et continuent leur vie larvaire dans l'eau. Le père se débarrasse alors des enveloppes vides.

B - TÊTARDS PORTÉS SUR LE DOS.

De petits Amphibiens de l'Amérique tropicale, les Dendrobatidés, pondent sur le sol mais portent ensuite leurs têtards sur le dos. D'après diverses observations plusieurs *Dendrobates*, *D. auratus* (Girard) (Senfft, 1936), *D. azureus* Hoogmoed, (Hoogmoed, 1972), *D. granuliferus* Taylor (Crump, 1972), *D. pumilio* Schmidt (Polder, 1974), et peut-être toutes les espèces, n'ont pas d'amplexus mais exécutent une parade nuptiale plus ou moins complexe. La femelle de *D. azureus* se dirige vers un mâle et le suit dans tous ses déplacements : s'il s'arrête, elle se place contre lui de façon à poser son menton sur la tête ou le corps de son partenaire. Le mâle choisit le lieu de ponte dans un endroit plat, il y séjourne quelque temps de sorte que le sol se trouve bien tassé ; lorsqu'il le quitte, la femelle prend sa place pour y pondre. Quand elle se retire, le mâle s'assoit sur la ponte, probablement pour la féconder (Polder, 1974). Chez *D. pumilio* (fig. 40) et *D. granuliferus*, mâle et femelle se mettent anus contre anus au moment de la ponte et de la fécondation.

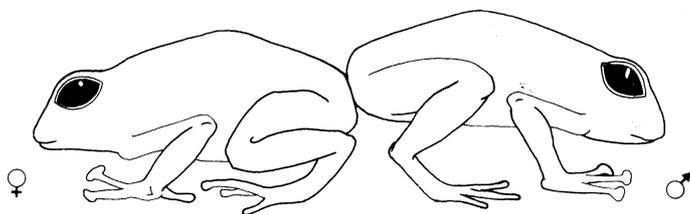


Figure 40. — Position anus contre anus des *Dendrobates pumilio* au moment de la ponte et de la fécondation (inspiré de Polder, 1974).

Les œufs de Dendrobatidés sont donc ainsi déposés sur le sol ou dans la végétation et gardés par le père — c'est le cas de *Colosthetus subpunctatus* (Cope) (fig. 41) — ou quelquefois par les deux parents (Mudrack, 1969). Au bout d'un certain temps se produit l'éclosion ; elle est suivie assez rapidement par la montée des têtards sur le dos du mâle qui, excité sans doute par les mouvements des larves nouvellement écloses, s'installe au milieu de la

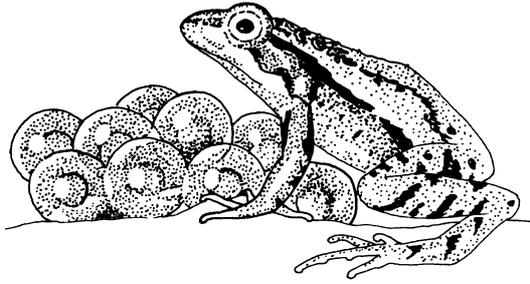


Figure 41. — Ponte sur le sol de *Colosthetus subpunctatus*, gardée par le père (d'après Stebbins et Hendrickson, 1959).

masse gélatineuse de la ponte et la « piétine » (Polder, 1974) ; les têtards escaladent alors ses pattes et se fixent sur le dos qui a pris une forme arquée. Chez plusieurs espèces (*D. auratus*, *D. azureus*), le père ne transporte qu'un ou deux têtards à la fois et les dépose dans de petites pièces d'eau différentes (fig. 42). Cette dispersion évite le cannibalisme qui a été observé chez ces têtards carnivores et augmente les chances de survie de la progéniture (davantage de nourriture disponible, diminution des risques de destruction par assèchement ou prédation).

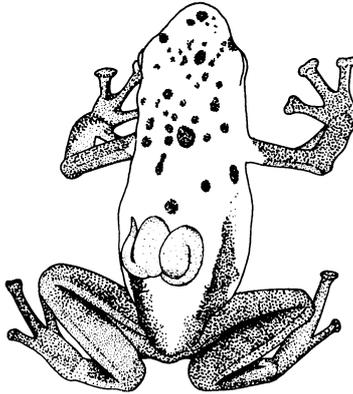


Figure 42. — Deux têtards sur le dos d'un mâle de *Dendrobates azureus* (d'après photo de Hoogmoed, 1972).

Le porteur est habituellement le mâle, mais dans quelques espèces ce rôle est tenu aussi par la femelle : *D. azureus* (Hoogmoed, 1972), *D. pumilio* Schmidt (Polder, 1974), *Colosthetus talamancae* (Cope) et *Phyllobates femoralis* Boul. (Silverstone, 1975).

Les *Phyllobates* portent un nombre plus grand de têtards que les *Dendrobates* : un *P. pictus* Bibron récolté par l'un de nous en Guyane portait 7 têtards qui étaient alignés face à face et sys-

tématiquement par rapport à l'axe du dos (Lescure, 1976 b). Ceux de *P. femoralis* étaient plus nombreux encore (15 et 17), disposés pêle-mêle et les uns sur les autres au milieu du dos. Une situation semblable se rencontre chez *P. bicolor* Bibron (fig. 43).



Figure 43. — Têtards sur le dos de *Phyllobates bicolor* (d'après photo, in Cochran, 1961).

Le temps de séjour sur le dos est variable. Les *Colosthetus subpunctatus* (Cope) élevés par Stebbins et Hendrickson (1959) ont conservé leurs têtards sur leur dos pendant trois semaines. Un mucus sécrété par la peau dorsale du parent assurait la fixation ; la larve continuait à croître grâce à ses réserves vitellines. La durée du séjour des têtards de *D. azureus* sur le dos de l'adulte paraît plus courte dans les élevages de Polder (1974) mais les têtards âgés de moins de deux jours ne sont pas viables dans l'eau. Les têtards de plusieurs espèces de Dendrobatidés comme ceux de *P. femoralis* (Lescure, 1976 b) sont adaptés à ce mode de transport particulier : le corps est très aplati, les yeux dorsaux et la queue très réduite (fig. 44).

C'est seulement après le passage sur le dos du parent que le têtard mène une vie aquatique normale, le plus souvent dans un espace restreint.

Les Dendrobatidés ne sont pas les seuls Anoures à porter leurs têtards. Les *Zooglossus* des îles Seychelles déposent aussi leurs œufs sur le sol ; à l'éclosion les têtards sont déjà munis de leurs pattes postérieures et n'ont plus de branchies ; ils séjournent sur le dos du père jusqu'à la métamorphose.

Inger (1966) a également observé, à Bornéo, un mâle de *Rana microdisca finchi* Inger avec de petits têtards sur son dos. Ceux-ci n'avaient pas encore l'opercule fermé et allaient être relâchés dans l'eau. D'une manière générale, une telle caractéristique biologique est évidemment liée à la vie dans la forêt équatoriale humide.

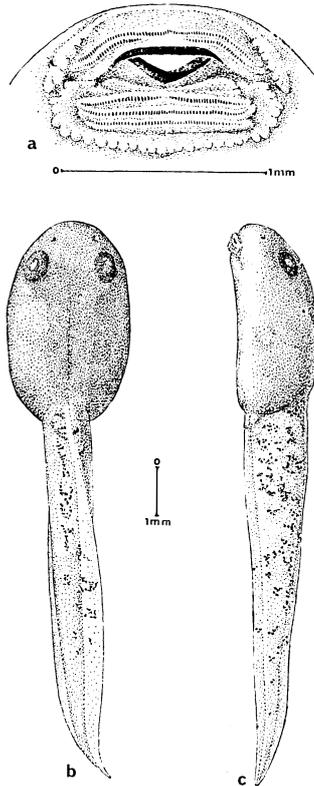


Figure 44. — Têtard de *Phyllobates femoralis*.
a, appareil buccal ; b, vue dorsale ; c, vue latérale.

C - PONTES SUR LE DOS « MARSUPIALISME ».

Des Hylidés d'Amérique tropicale, les Amphignathodontinés et les Hemiphractinés, portent leurs œufs sur le dos et acquièrent ainsi un pouvoir de dispersion bien plus grand que les espèces à ponte terrestre, dont la plupart, en effet, « gardent » leurs œufs et sont donc fixés à leur lieu de ponte même si elles vont chasser de temps en temps dans les environs.

Fritziana goeldii (Boulenger), du sud-est du Brésil, vit dans les Broméliacées épiphytes. Un paquet de 20 à 25 œufs est logé sur le dos profondément creusé de la femelle (fig. 45) ; les œufs sont

collés entre eux et sur le dos par une gelée abondante (Noble, 1917) ; d'après Cochran (1955) une fine membrane les recouvrirait. Les larves ont des branchies très particulières ; ce ne sont pas des filaments ramifiés mais un cordon se terminant par une membrane en forme de cloche. A l'éclosion le têtard, dont les branchies externes sont réduites, a déjà ses pattes postérieures ; il continue sa vie larvaire dans l'eau des Broméliacées. *Fritziana ohausi* (Wandolleck), dont les têtards vivent dans les entrenœuds de Bambous, porte aussi sa ponte sur son dos (B. Lutz, 1947).

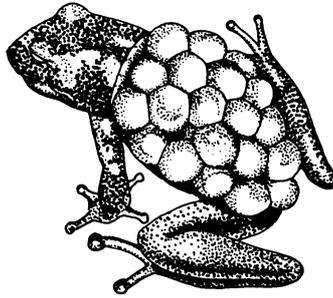


Figure 45. — Femelle de *Fritziana goeldii* portant ses œufs sur son dos (d'après photo in Cochran, 1961).

Les vingt ou trente œufs de *Cryptobatrachus fuhrmani* (Peracca) et *C. boulengeri* Ruthven des Andes de Colombie sont placés dans des logettes individuelles hexagonales sur le dos de la femelle. Les larves, à branchies spécialisées en forme de cloche, se développent entièrement à l'intérieur de l'œuf. Les *Stefania* du nord de l'Amérique du Sud présentent aussi un développement direct. Aucune membrane ne recouvre la ponte de *S. scalae* Rivero mais en dessous d'elle il y a une membrane commune piquetée sur sa face inférieure de minuscules épines qui s'imbriquent (comme des articulations mâle-femelle) dans les pores d'une membrane tapissant la cavité dorsale de la mère. On ne sait pas comment sont sécrétées ces membranes (Rivero, 1970).

Les femelles des *Hemiphractus* (= *Cerathyla*) de l'ouest de l'Amérique du Sud et de Panama portent leurs œufs, riches en vitellus, sur le dos dans des logettes individuelles. Le développement est direct.

Les œufs de *Flectonotus* — *F. fissilis* (Miranda-Ribeiro) du sud-est du Brésil, *F. pygmaea* (Boettger) du Venezuela — ont une meilleure protection car ils sont logés dans une poche marsupiale dorsale s'ouvrant par une fente longitudinale médiane (fig. 46). Les juvéniles ne sortent de la poche qu'après leur métamorphose.

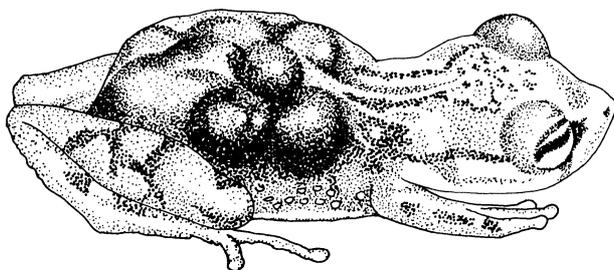


Figure 46. — Femelle de *Flectonotus fissilis* portant ses œufs dans une poche marsupiale dorsale (d'après photo in Cochran, 1961).

Chez les *Gastrotheca*, qui vivent au Venezuela, à Panama, le long des Andes, dans le nord de l'Argentine et dans le sud-est du Brésil, la poche marsupiale est plus perfectionnée que celle des *Flectonotus* et n'a qu'une ouverture préanale. Hogmoed (1967) a observé la reproduction de *G. riobambae* (Fowler) (1). L'amplexus est axillaire. En redressant ses pattes postérieures, la femelle place l'ouverture de son cloaque en position horizontale et le rapproche de celui du mâle. Celui-ci agite ses pieds sur le dos de la femelle, produit une gelée fluide contenant des spermatozoïdes et l'introduit par les mouvements de ses pieds dans la poche de la femelle. Les ovules sont ensuite pondus par la femelle et introduits par les pieds du mâle dans la poche. La fécondation se fait

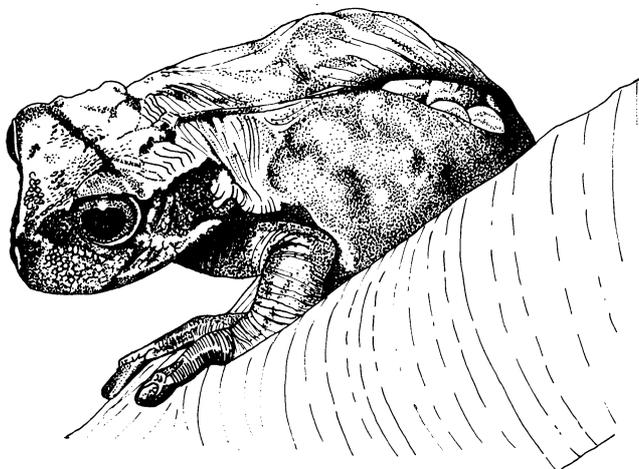


Figure 47. — *Gastrotheca ovifera* : œufs dans la poche marsupiale de la mère (d'après Mertens, 1959).

(1) Les *Gastrotheca* « marsupiata » de l'Equateur sont différents de ceux de Cuzco (Pérou), la localité type. Ils sont appelés maintenant *G. riobambae* (Fowler) (Duellman et Fritts, 1972).

donc à l'intérieur de celle-ci. La femelle pond un ovule lorsque les pieds du mâle approchent son ouverture cloacale. Les œufs de *Gastrotheca ovifera* (Licht. et Wien.) glissent à l'intérieur de la poche par l'effet de la pesanteur et ne sont pas introduits par le mâle (Mertens, 1957 a) (fig. 47 et 48). Après l'introduction des œufs, la vascularisation des parois de la poche s'accroît et une association étroite entre elles et les capsules gélatineuses des œufs

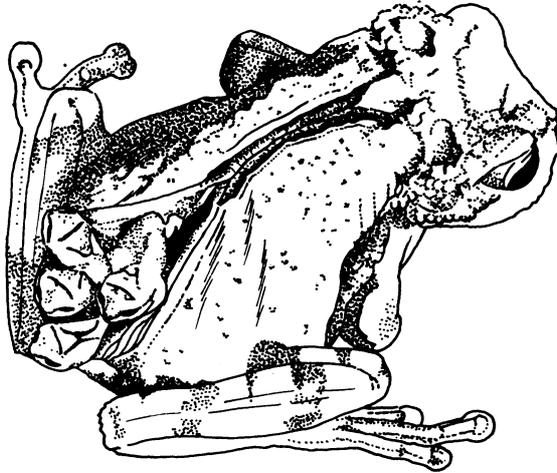


Figure 48. — *Gastrotheca ovifera* : jeunes métamorphosés sortant de la poche marsupiale de la mère (d'après Bates, 1964).

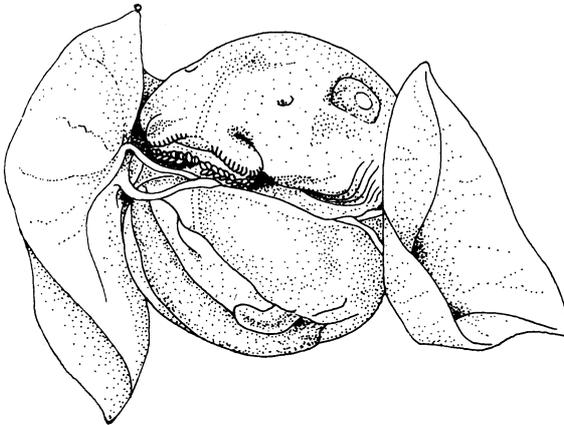


Figure 49. — Larve de *Gastrotheca marsupiata* extraite de la poche marsupiale (d'après Noble, 1927).

se crée progressivement, à tel point que chaque œuf est partiellement incrusté dans une chambre individuelle d'incubation. Chez *G. riobambae* celle-ci est formée par une partie des parois supérieure et inférieure de la poche marsupiale et par des projections latérales de ces parois autour de l'embryon. Les vaisseaux sanguins du tissu maternel et ceux des branchies en forme de cloche ne sont séparés que par l'enveloppe de l'œuf (environ 10 μ) (fig. 49). Ceci permet sans doute l'échange de gaz entre la mère et l'embryon ; celui d'eau serait possible, mais la transmission de substances nutritives par la mère ne paraît pas se réaliser (Del Pino et al., 1975).

Selon les espèces de *Gastrotheca* ce sont des têtards prêts pour une vie aquatique ou des juvéniles qui sortiront des poches marsupiales. Duellmann et Fritts (1972) ont constaté que des espèces à têtards libres comme *G. marsupiata* (Dum. et Bibr.) et d'autres à développement interne comme *G. ochoai* Duell. et Fritts étaient sympatriques, évitant ainsi une concurrence écologique pour leur progéniture.

Les *Amphignathodon* de l'Equateur se reproduisent comme les *Gastropheca*.

Un cas particulier de « marsupialisme » a été relaté par Straughan et Main (1966) puis Tyler (1972) à propos du Myobatrachidé *Assa darlingtoni* (Loveridge), qui vit en Australie à la frontière du Queensland et des Nouvelles Galles du Sud dans les montagnes froides à *Nothophagus*. Le mâle a deux poches marsupiales latérales qui s'ouvrent dans la région de l'aîne. Ingram, Anstis et Corben (1975) ont observé en captivité l'éclosion de la ponte qui avait été déposée sur le sol. Par des mouvements de torsion, une larve monta laborieusement sur une patte postérieure et le dos d'un mâle vautré au milieu de la masse mucilagineuse puis se dirigea vers une poche et y introduisit sa tête. Les têtards posés sur un mâle dont la peau était restée « sèche » ne se déplaçaient pas. Les têtards poursuivent leur vie larvaire dans les poches latérales, car on y a trouvé des larves à différents stades de développement et des juvéniles en cours de métamorphose.

Le comportement des nouveau-nés et du père chez *Assa darlingtoni* est plus proche de celui des Dendrobatidés que de celui de *Rhinoderma drawinii*.

La solution adoptée par les représentants du genre *Pipa* est particulièrement originale.

Pipa pipa (Linné), le Crapaud de Surinam, est une espèce aquatique des marécages guyanais et amazoniens. L'incubation de ses œufs dans la peau dorsale de la femelle a été relatée dès le XVIII^e siècle par Sybille Mérian (1705), Seba (1734) et Philippe Fermin (1765), mais on ne sait que depuis peu de temps comment ils y sont déposés. Les œufs ne sont pas placés sur le dos de la

mère par un « ovipositeur » (une évagination de son cloaque) comme le croyait Bartlett (1896) mais pendant une série de retournements spectaculaires du couple dans l'eau (G. Rabb et M. Rabb, 1960).

L'amplexus commence 24 à 30 heures avant la ponte ; durant cette période la peau du dos de la femelle et les lèvres de son cloaque deviennent turgescents.

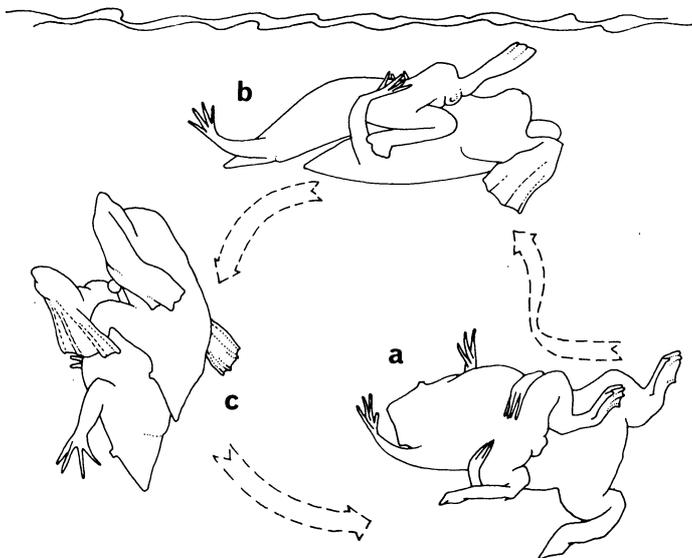


Figure 50. — Accouplement et ponte de *Pipa pipa* :
a, montée ; b, position horizontale renversée (ponte) ; c, descente des ovules sur le dos de la femelle et fécondation (d'après Rabb, 1973).

La ponte s'effectue pendant une série de rotations assez semblables aux « loopings » ou aux « tonneaux » des avions (fig. 50). Le couple est d'abord sur le fond, la femelle soulève un peu ses pattes postérieures pour que les lèvres enflées de son cloaque touchent l'abdomen du mâle. La femelle pivote ensuite sur son flanc droit et, prenant son élan avec son pied droit, elle monte vers le haut de la mare en se retournant ; pendant l'ascension le mâle presse l'abdomen de la femelle. Au point culminant de la rotation, le couple est à l'envers en position horizontale, le ventre vers le haut. Pendant ce cours instant (une seconde) la femelle pond 3 à 5 ovules qui tombent sur le ventre du mâle et sont retenus par les plis transversaux de son abdomen, plis qui se forment quand le mâle prend une position arquée. Les ovules pondus avant ou après la position horizontale tombent sur le fond et sont perdus.

Le couple continue son « tonneau » en descendant verticalement, la tête la première, vers le fond ; le mâle a le dos fortement

arqué et son cloaque est appliqué contre le dos de la femelle. Les ovules glissent du ventre du mâle sur le dos de la femelle et sont fécondés à ce moment-là. Le mâle resserre ensuite son étreinte et aide ainsi à l'incrustation des œufs dans le dos de la femelle (fig. 51). Le couple se repose ensuite 5 à 10 minutes sur le fond avant d'entreprendre une autre rotation. Celles-ci durent 11 à 14 secondes (1 à 2 pour l'ascension, 1 pour la position horizontale, 7 à 10 pour la descente). De deux à trois heures sont nécessaires pour déposer 40 à 200 œufs sur le dos d'une femelle de *Pipa pipa* au cours de 14 à 29 retournements (fig. 52).

Les embryons ont une importante réserve vitelline et les parois des poches incubatrices sont très vascularisées, mais la mère n'échangerait que de l'oxygène et du gaz carbonique avec les embryons. Aucune membrane d'origine maternelle ne les recouvre. Pendant leur dernier mois d'incubation, ils peuvent occasionnellement se nourrir (Rabb et Snedigar, 1960). De 77 à 130 jours après la ponte, des juvéniles entièrement métamorphosés et mesurant 16 mm quittent le dos de leur mère (fig. 53). *Pipa pipa* a donc un développement « direct », mais qui se passe entièrement sous l'eau.

Pipa parva Ruthven et Gaige, de la région du lac Macaraïbo (Venezuela), se reproduit trois à quatre fois par an et 300 à 600 œufs sont déposés sur le dos de la femelle de la même façon que chez *Pipa pipa* ; un mois plus tard, ce sont des têtards et non des juvéniles qui sortent des alvéoles ; ils vivront encore deux mois avant de se métamorphoser (fig. 54). *Pipa carvalhoi* (Miranda-Ribeiro), du sud-est du Brésil, a aussi des têtards libres et aquatiques. La femelle peut pondre toutes les quatre à huit semaines et le développement des œufs dure de deux à quatre semaines. Le fait que parfois les larves sont incapables de se mouvoir à la naissance tendrait à démontrer que l'éclosion est provoquée par la mère (Weygoldt, 1976).

On ne connaît pas la reproduction de *Pipa snethlageae* Müller, une espèce amazonienne, ni celle de *Pipa aspera* Müller, décrite d'Albina (Surinam).

D - INCUBATION BUCCALE ET INCUBATION GASTRIQUE.

Rhinoderma darwinii (Dum. et Bibr.), seul représentant de la famille des Rhinodermatidés, vit dans les forêts froides à *Nothofagus* du Chili austral, depuis le fleuve Maule jusqu'au sud de l'île Chiloé. Grâce à ses couleurs cryptiques, l'animal se confond facilement avec le substrat végétal (fig. 55).

Le mode de reproduction, découvert par J. de la Espada (1872), a été longuement observé par H. Janvier (1935) et le têtard a été décrit par Noble (1927). Au moment de la reproduction, les *Rhinoderma* se rassemblent sur des Hépatiques humides ou dans de

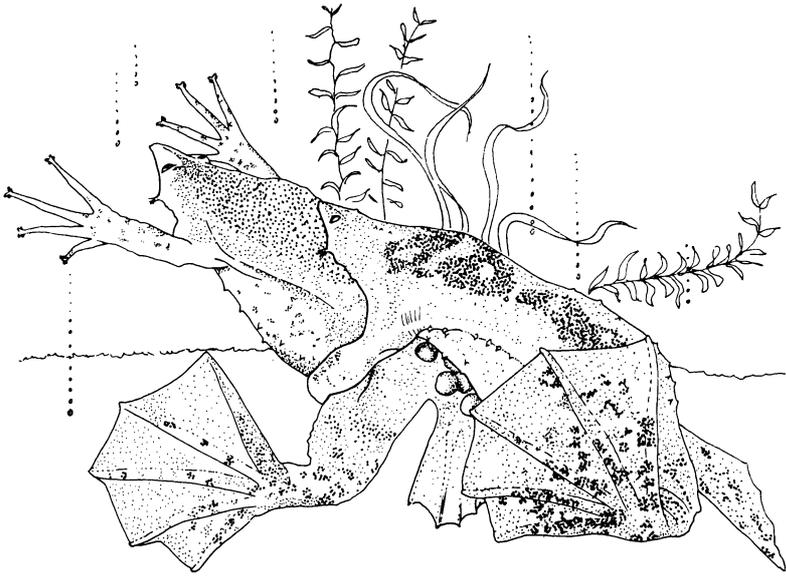


Figure 51. — Couple de *Pipa pipa* au début d'une nouvelle rotation
(d'après photo in Cochran, 1961).

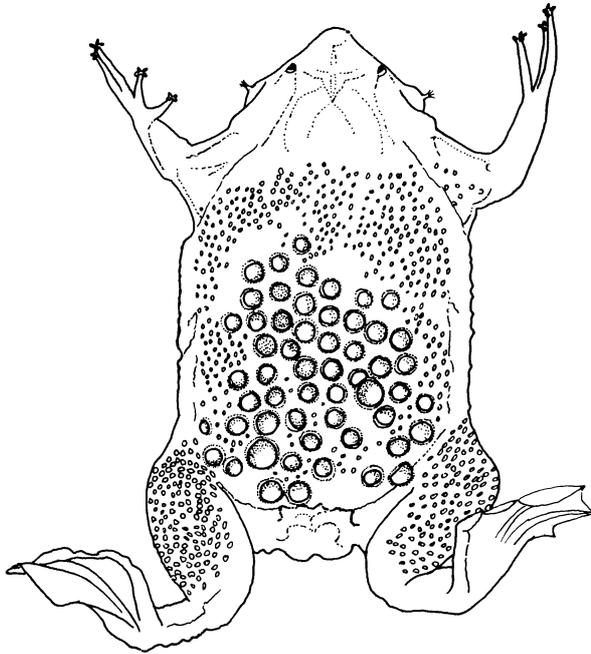


Figure 52. — Femelle de *Pipa pipa* portant ses œufs
(d'après photo in Cochran, 1961).

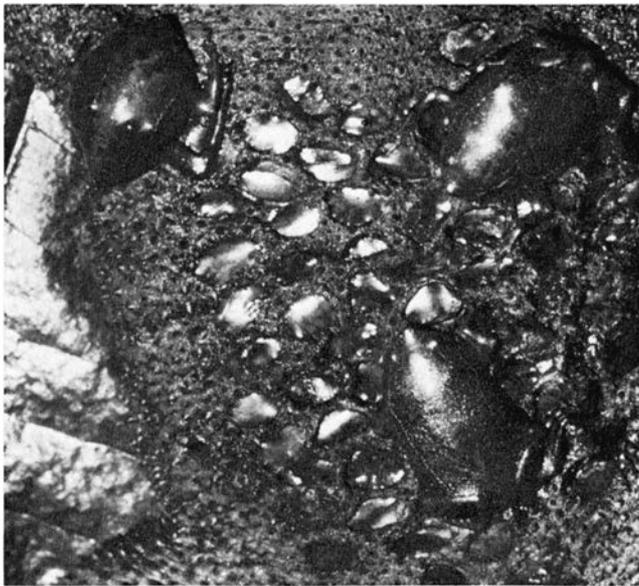


Figure 53. — *Pipa pipa* : jeunes métamorphosés se détachant du dos de la mère (photos Lescure).



Figure 54. — Têtard de *Pipa parva* (longueur 15 mm (d'après Hno. Gines, 1958).

petites flaques d'eau. Il n'y a pas d'amplexus, mais mâle et femelle se rapprochent en sautillant à reculons jusqu'à se toucher. Stimulés par des frottements répétés et des secousses brusques, ils peuvent demeurer « adossés », anus contre anus, comme certains *Dendrobates*, pendant des heures.

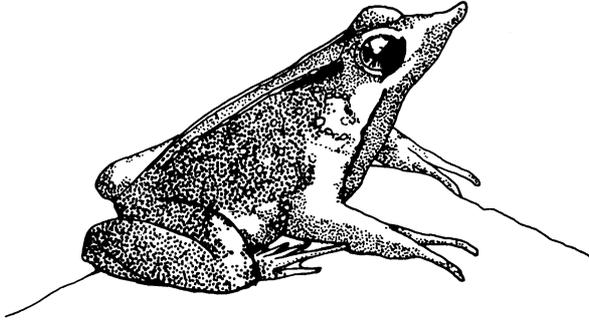


Figure 55. — *Rhinoderma darwini* adulte (d'après photo in Cochran, 1961).

Vingt ou trente ovules accolés les uns aux autres et fécondés aussitôt par les mâles sont déposés en une seule fois. Plusieurs mâles restent au voisinage des œufs et les gardent. Au bout de dix à vingt jours, des mouvements des embryons à l'intérieur des œufs sont visibles. L'un des mâles s'élançe alors, la bouche ouverte, la langue renversée, sur l'œuf et se redresse en le faisant glisser dans son sac vocal. Pendant plusieurs jours, chacun des mâles recueille de cette façon un certain nombre d'œufs. Ils happent aussi les jeunes larves nouvellement écloses qu'ils voient remuer autour d'eux. Certains mâles se trouvent ainsi porteurs d'une dizaine d'embryons, d'autres en ont jusqu'à vingt ou vingt-cinq. Les parois très vascularisées du sac vocal se distendent et deviennent transparentes et le sac envahit la région ventrale. Les embryons y baignent dans un mucus écumeux et abondant (fig. 56).

Au terme de la métamorphose des embryons, les mâles, campés sur leurs pattes, la tête redressée, le sac vocal fortement agité, donnent à leur bouche une ouverture de 150°, tirent la langue au dehors, contractent les muscles de la région ventrale sur le sac : sous l'effet de la pression exercée, la tête puis le corps d'un juvénile apparaissent par la fente buccale. Le petit *Rhinoderma* se

dégage tandis que le mâle, par des secousses de la tête et un mouvement rapide des pattes antérieures, l'expulse. Des têtards extraits d'un sac vocal encore dépourvus de pattes ont vécu dans l'eau et se sont métamorphosés trois mois après (H. Janvier, 1935).

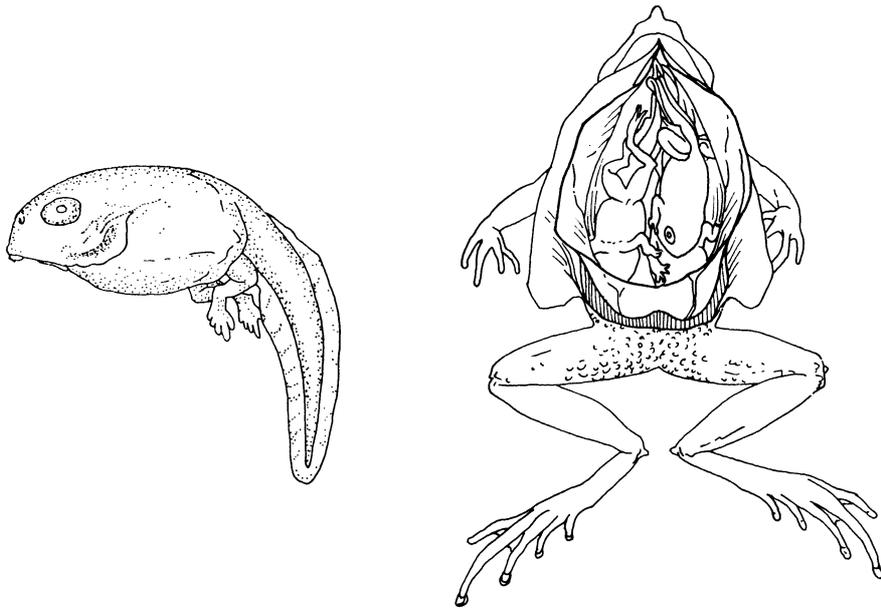


Figure 56. — Larves de *Rhinoderma darwini* :
a, larve sans pattes antérieures extraite du sac vocal ; b, larves en cours de métamorphose dans le sac vocal du mâle (d'après Noble, 1927).

La femelle de *Rheobatrachus silus* Liem, Rhéobatrachidé aquatique du Queensland (Australie), pratique l'incubation gastrique (Corben, Ingram et Tyler, 1974). On a vu une femelle expulser des têtards à large queue et parvenus à un stade avancé (quatre pattes formées) et, dix-huit jours après, des juvéniles. Les têtards, avaient dû être éjectés prématurément car ils n'ont pas survécu dans l'eau. La femelle, examinée après les naissances, avait un estomac exceptionnellement grand, à parois très minces.

Cette incubation stomacale est plus extraordinaire encore que celle des *Rhinoderma* ou des Poissons, car elle suppose, sous l'effet probable des hormones sexuelles, un arrêt total des sécrétions gastriques et des contractions de l'estomac normalement déclenchées par les contacts sur ses parois internes.

VI - OVOVIVIPARITE ET VIVIPARITE

Il existe chez les Anoures quelques rares espèces où les œufs se développent au sein même de l'organisme maternel, dans la

partie terminale de l'oviducte. Jusqu'à une date récente, toutes les espèces connues de ce type appartenaient au genre africain *Nectophrynoïdes*. Un article qui vient de paraître relate la découverte d'une espèce ovovivipare dans le genre américain *Eleutherodactylus* : *E. jasper* Drewey et Jones, de Porto-Rico (Drewey et Jones, 1976). Les modalités de leur reproduction permettent de ranger les diverses espèces dans deux catégories différentes.

Une première catégorie rassemble des espèces dont les œufs sont, comme chez les formes à développement direct à l'intérieur d'œufs pondus dans le sol, de grande taille et très riche en vitellus ; ils perdent toutefois ici très précocement leur enveloppe et baignent alors directement dans le liquide utérin. Le jeune à la naissance est à peine plus gros que l'œuf, ce qui incite à considérer ce mode de reproduction comme une ovoviviparité. C'est à ce type que se rattachent quatre espèces de l'Est africain : *N. viviparus* (Tornier) et *N. tornieri* (Roux), connues depuis déjà longtemps des massifs montagneux de l'actuelle Tanzanie, ainsi que *N. cryptus* Perret et *N. minutus* Perret, décrites plus récemment de la même région (Perret, 1971 et 1972).

La seconde catégorie, qui ne comprend que la seule espèce *N. occidentalis* Angel, d'Afrique occidentale, est au contraire caractérisée par des œufs pauvres en vitellus et la croissance des embryons est assurée essentiellement par des apports nutritifs maternels, ce qui permet de parler alors de viviparité vraie.

A - OVOVIVIPARITÉ.

N. tornieri (Roux), des Monts Usambara (entre 450 et 1 000 m d'altitude dans la région étudiée), a fait récemment l'objet de nouvelles observations dans la nature et en élevage (Lamotte et Xavier, 1972, Xavier, com. pers., Xavier et Lescure, à paraître). La taille de l'adulte peut atteindre environ 30 mm pour les femelles (fig. 57).

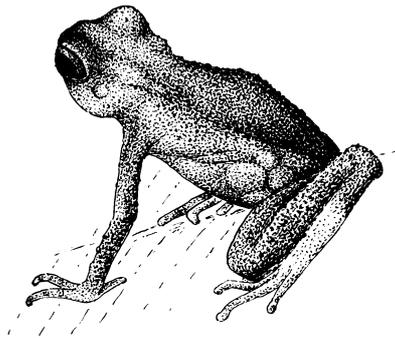


Figure 57. — *Nectophrynoïdes tornieri*. Femelle adulte dont on aperçoit par transparence les œufs dans l'utérus.

Les ovaires mûrissent plusieurs dizaines d'ovocytes qui atteignent 3 mm de diamètre avant de passer dans l'oviducte où se fait le développement : le nombre des embryons est compris entre 8 et 60.

La gestation s'accompagne de la présence dans l'ovaire de *corporea lutea* qui demeurent volumineux pendant presque toute la période de gravidité. La durée de la gestation elle-même est comprise entre 59 et 75 jours, ce qui est sensiblement plus que celle du développement embryonnaire des œufs à développement direct pondus dans le sol par les *Arthroleptis* ou les *Eleutherodactylus*. C'est bien moins, en revanche, que les 8-9 mois du développement embryonnaire de l'espèce vivipare *N. occidentalis* qui sera présentée plus loin.

Bien entendu un tel développement *in utero* implique une fécondation interne, phénomène nouveau pour un Amphibien Anoure. Cette fécondation interne se fait sans organe copulateur particulier, par simple accollement des cloaques.

Le cycle saisonnier de l'espèce n'a pas été suivi complètement dans la nature, mais observé partiellement à deux reprises entre octobre et décembre. Les individus rapportés au laboratoire ont permis en revanche de suivre l'évolution sexuelle en captivité de plusieurs femelles durant plus d'un an. Il est apparu que trois cycles sexuels sont possibles en un an, lorsque les conditions de milieu le permettent : leur durée va de 93 à 130 jours, tandis que la période intergravidique varie de 2 à 8 semaines, selon la saison.

Une première étude du développement avait été publiée par Orton (1949). Elle vient d'être reprise récemment (Lamotte et Xavier, à paraître) et la figure 58 en donne quelques images.

De même que les têtards aquatiques, et contrairement aux embryons des *Arthroleptis* et de la plupart des *Eleutherodactylus*, les jeunes embryons de *N. tornieri* possèdent deux paires de branchies externes, assez courtes toutefois. Comme la bouche, le tube anal, d'abord fermé, se différencie très précocement, avant même que n'apparaisse la pigmentation de la vésicule oculaire. Il persiste encore lors de la sortie des pattes antérieures, mais régresse alors rapidement. Le vitellus, très abondant, persiste longtemps sous forme d'une grosse vésicule claire.

Contrairement à ce qui se passe chez les têtards libres, les membres, tant antérieurs que postérieurs, commencent à se développer à un stade très précoce. Les bourgeons des membres antérieurs sont d'abord externes avant d'être recouverts, avec les branchies, par la membrane operculaire. Il n'y a ni bec corné, ni papilles, ni denticules cornés, mais seulement un petit épaississement charnu représentant la lèvre inférieure larvaire. La queue ne régresse que très tardivement, sensiblement après la sortie des membres antérieurs, contrairement à ce qui s'observe chez l'espèce vivipare *N. occidentalis*. La nageoire caudale, très richement vas-

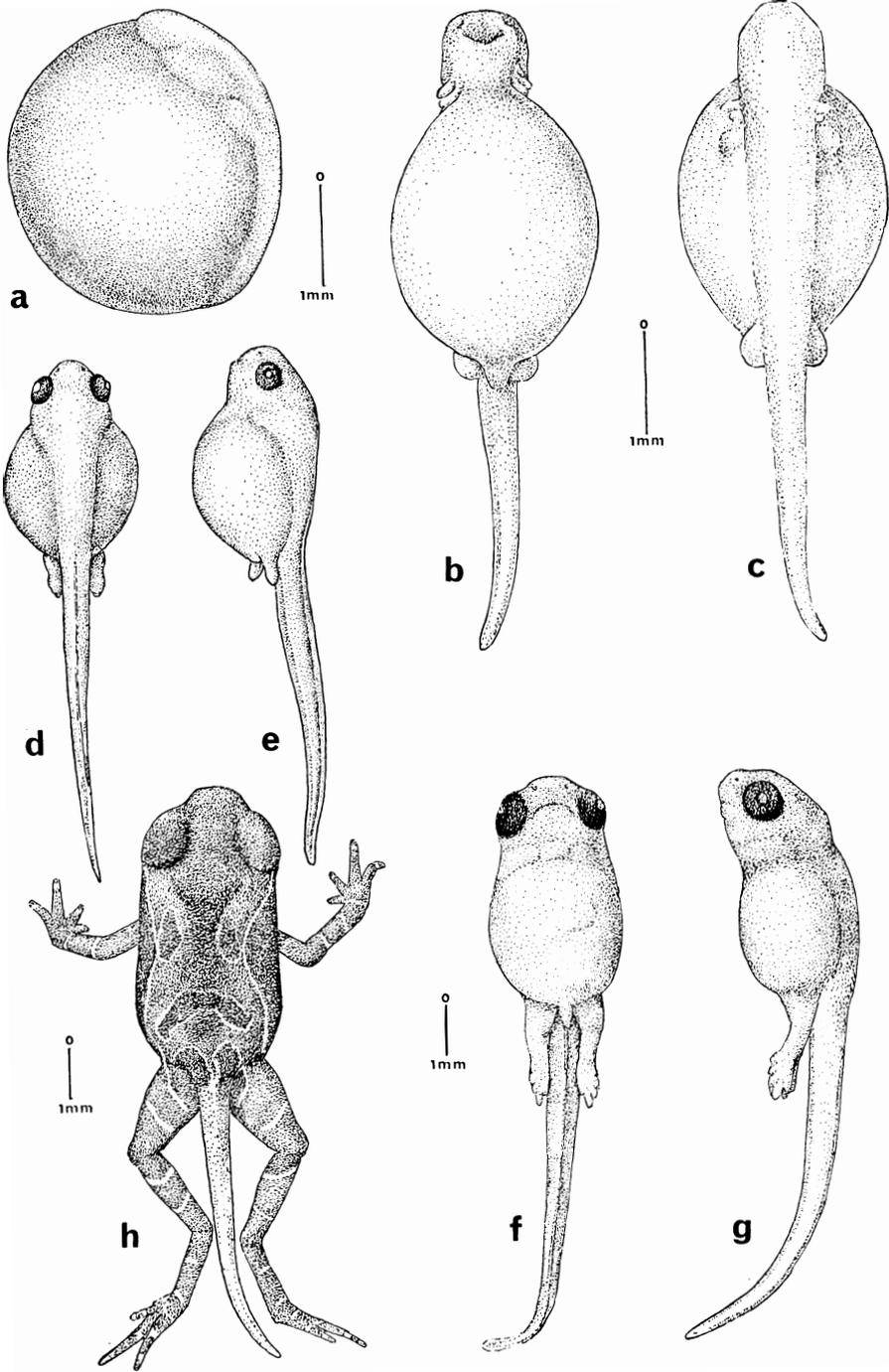


Figure 58. — Développement embryonnaire de *Nectophrynoïdes tornieri*.

cularisée et recouverte d'un tégument très fin, n'est jamais très importante mais la queue elle-même est assez musculeuse.

A la naissance, les jeunes, entièrement métamorphosés, sont semblables à l'adulte, mais ils possèdent encore, bien visible par transparence, une vésicule vitelline importante. Leur taille va de 4,5 à 6,5 mm et leur poids moyen est d'environ 22 mg, c'est-à-dire légèrement supérieur à celui des œufs.

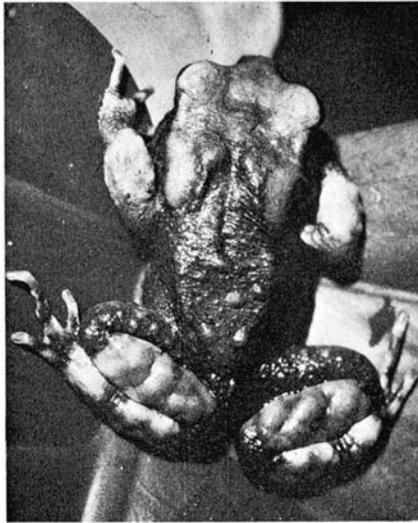


Figure 59. — *Nectophrynoïdes viviparus* adulte (photo Lescure).

Les connaissances sur *Nectophrynoïdes viviparus* (Tornier) sont à ce jour moins complètes. L'aspect général de l'adulte diffère sensiblement de celui des autres *Nectophrynoïdes* : il se caractérise par la présence de glandes parotoïdes et d'énormes glandes sur les bras, les tibias, les tarses et les pieds (fig. 59). Sa taille est nettement plus grande que celle de *N. tornieri* et la longueur museau-anus peut atteindre 60 mm chez les femelles. Décrite initialement des Monts Rungwe, tout au sud de la Tanzanie, sous le nom de *Pseudophryne vivipara*, l'espèce a été retrouvée dans les Monts Uluguru et observée notamment en forêt, à des altitudes voisines de 1 400 mètres (Xavier, comm. pers.). Une incertitude règne toutefois sur son identité véritable car le type a été perdu sans avoir jamais été désigné exactement (Perret, 1972). Sans doute d'ailleurs des formes locales existent-elles dans ces massifs montagneux étendus et hétérogènes.

Il est connu depuis 1905 que *N. viviparus* est une espèce ovo-vivipare. Les œufs, au nombre de plus d'une centaine (jusqu'à 145) se développent dans l'oviducte. Atteignant 3 à 3,5 mm de dia-

mètre, ils sont riches en vitellus et leur développement jusqu'à la métamorphose complète de l'embryon semble se faire sans apport nutritif maternel notable. Les embryons restent longtemps caractérisés par une grosse vésicule vitelline (fig. 60). Leur développement dure environ deux mois : il conduit à des jeunes entièrement métamorphosés longs de 6 mm. Les stades actuellement connus présentent une grande ressemblance avec les stades équivalents de *N. tornieri*.

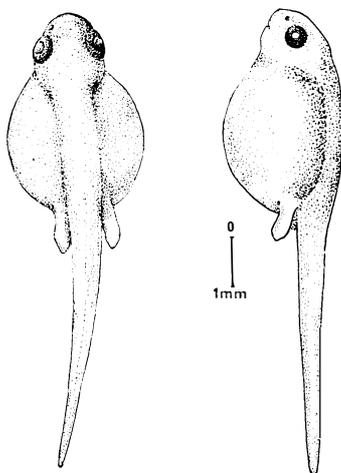


Figure 60. — Embryons de *Nectophrynoïdes viviparus*.

Une autre espèce du genre *Nectophrynoïdes*, *N. cryptus* Perret, a été décrite récemment sur du matériel du Museum of Comparative Zoology de Cambridge, U.S.A. : originaire des Monts Uluguru, au sud de la Tanzanie, elle avait été jusque-là confondue avec *N. tornieri* à qui elle ressemble beaucoup. On peut penser que les modes de développement de ces deux espèces sont identiques, mais peu de renseignements précis ont encore été publiés à ce sujet.

B - VIVIPARITÉ.

Les développements directs passés en revue jusqu'ici étaient liés à la richesse des œufs en vitellus, ce vitellus suffisant à assurer la totalité de la vie embryonnaire jusqu'à la formation de jeunes déjà métamorphosés. Chez *Nectophrynoïdes occidentalis* Angel (fig. 61) le développement se fait au contraire à partir d'œufs très pauvres en vitellus, dans la partie distale de l'oviducte transformée en véritable utérus (fig. 62). Les embryons reçoivent tout au long de leur croissance un apport considérable de substances

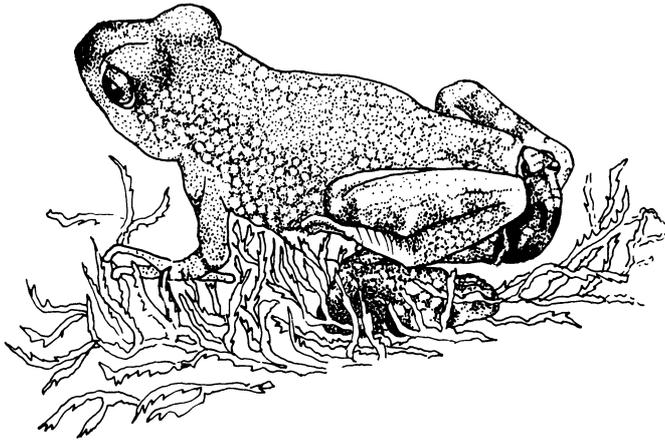


Figure 61. — *Nectophrynoïdes occidentalis*. Femelle en train d'accoucher : un jeune est presque entièrement sorti, la tête la première.

nutritives : on peut donc dire qu'il s'agit ici d'une viviparité vraie, et non plus d'ovoviviparité. Il n'existe cependant pas de placentation et c'est par la bouche que l'embryon se nourrit du liquide intra-utérin. Le développement conduit ainsi d'œufs dont le diamètre est d'environ 600μ jusqu'à des jeunes entièrement métamorphosés dont la longueur du museau à l'anus est le plus souvent comprise entre 7 et 8 mm (Angel et Lamotte, 1944). Les embryons occupent alors dans le corps de la mère une place considérable.

L'espèce, dont la taille adulte va de 17 à 27 et même exceptionnellement 30 mm pour les femelles, de 16 à 24 mm pour les mâles, ne vit que sur les quelques kilomètres carrés d'une prairie d'altitude qui couvre les crêtes des Monts Nimba, à la limite de la Guinée, de la Côte-d'Ivoire et du Libéria. En rapport avec le cycle très contrasté du climat, la période d'activité de l'espèce est limitée aux 7-8 mois de saison des pluies, entre avril et octobre. Le reste du temps, pendant la période de sécheresse, les crapauds restent enfouis, sans se nourrir, dans les fissures du sol (Lamotte, 1959).

La fécondation est interne, bien entendu. Elle se fait par simple accolement des cloaques, dont la disposition diffère d'un sexe à l'autre (fig. 63), au cours d'un amplexus lombaire qui dure souvent plusieurs heures.

Le nombre des œufs fournis par l'ovaire est compris entre 4 et 20 (exceptionnellement 23), nombre qui correspond au nombre d'embryons de chaque portée. La durée de gestation est très longue, puisqu'elle atteint presque neuf mois, de septembre à juin.

La reproduction de *N. occidentalis* a fait l'objet de travaux nombreux déjà, tant dans la nature, où le cycle saisonnier a été

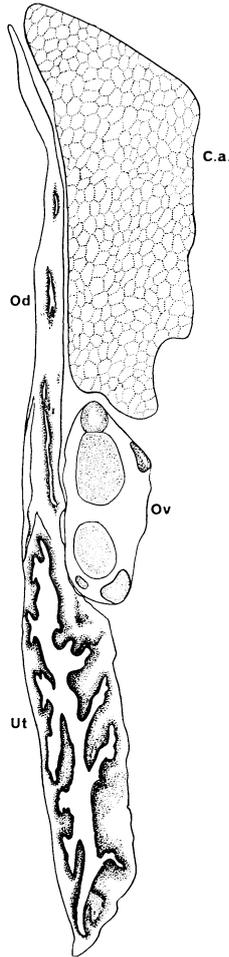


Figure 62. —Tractus génital d'une femelle vierge de *Nectophrynoïdes occidentalis*, en coupe sagittale. C.a., corps adipeux ; Od, oviducte ; Ov, ovaire ; Ut, utérus (d'après Angel et Lamotte, 1948).

décrit, qu'au laboratoire où une analyse des variations histologiques du tractus génital et des phénomènes endocriniens accompagnant la gestation a été poursuivie (Angel et Lamotte, 1948 ; Lamotte et Rey, 1954 ; Lamotte et al., 1956 ; Lamotte et al., 1964 ; Zuber-Vogeli, 1968 et 1975 ; Xavier, 1970, 1971, 1973, 1974, 1975).

La figure 64 rappelle ainsi l'extraordinaire transformation au cours de la gestation de la paroi utérine qui d'épaisse et encombrée de villosités chez la femelle vierge mature, devient extrêmement mince et distendue chez la femelle gravide. Dans l'ovaire, les

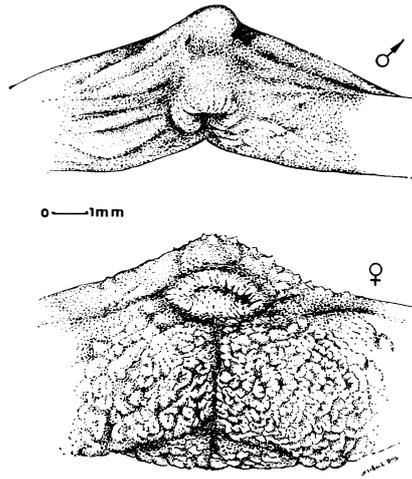


Figure 63. — Position de l'anus chez le mâle et chez la femelle de *Nectophrynoïdes occidentalis* (d'après Xavier, 1971).

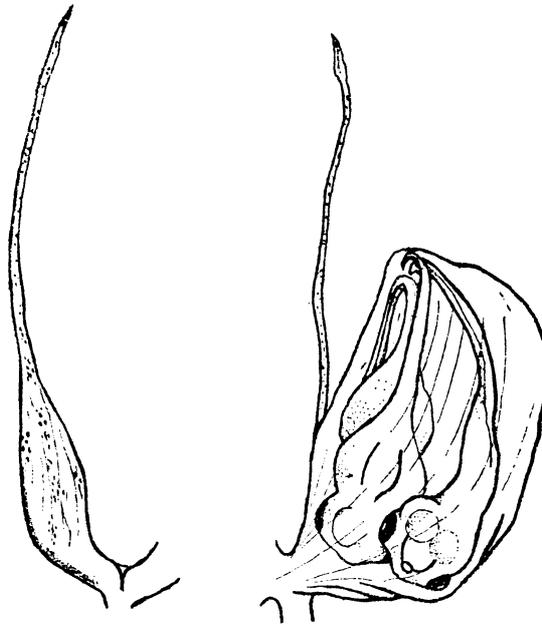


Figure 64. — Transformations morphologiques du tractus génital au cours de la gestation de *Nectophrynoïdes occidentalis*. Tandis que l'oviducte reste inchangé, l'utérus se distend considérablement sous la pression des embryons.

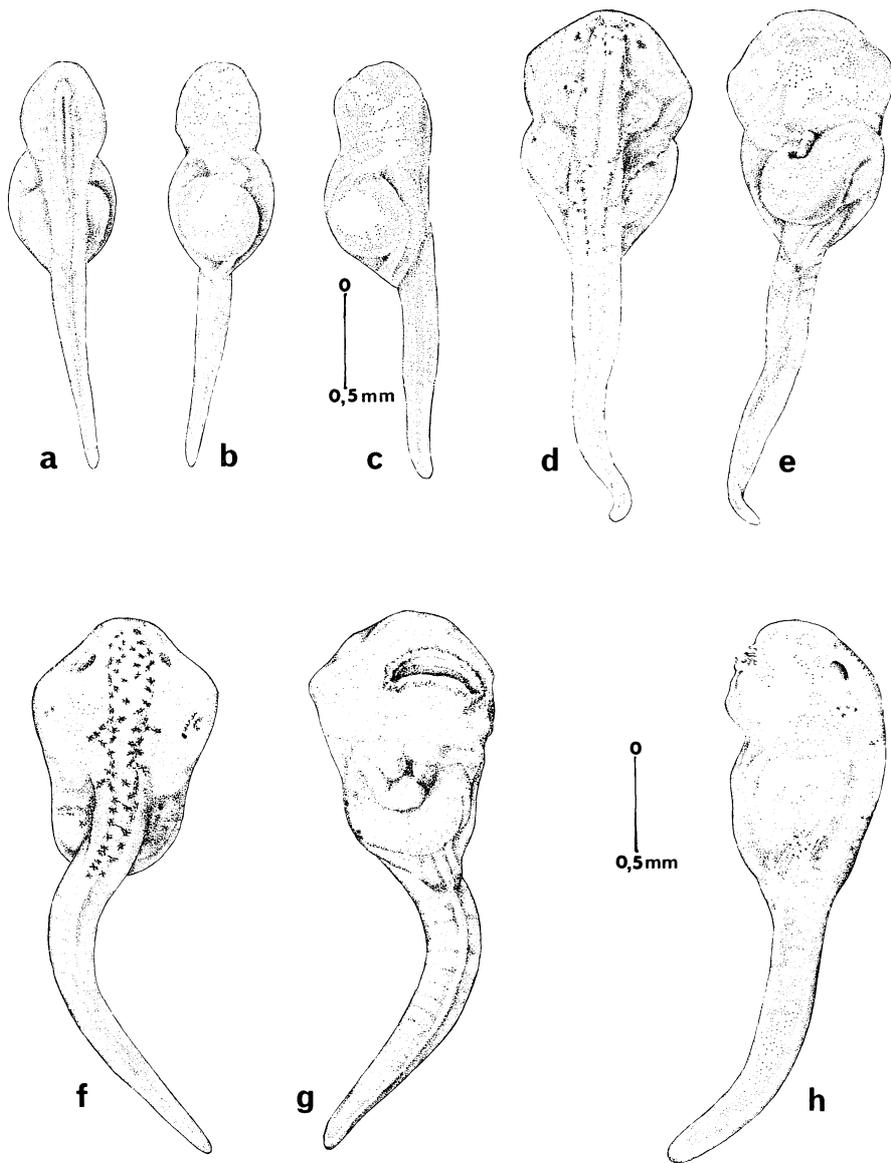


Figure 65. — Premiers stades de développement embryonnaire de *Nectophrynoïdes occidentalis*. a, b, c, embryon de un mois (stade O) ; d, e, embryon de deux mois (stade I a), f, g, h, embryon de trois mois (fin du stade I a).

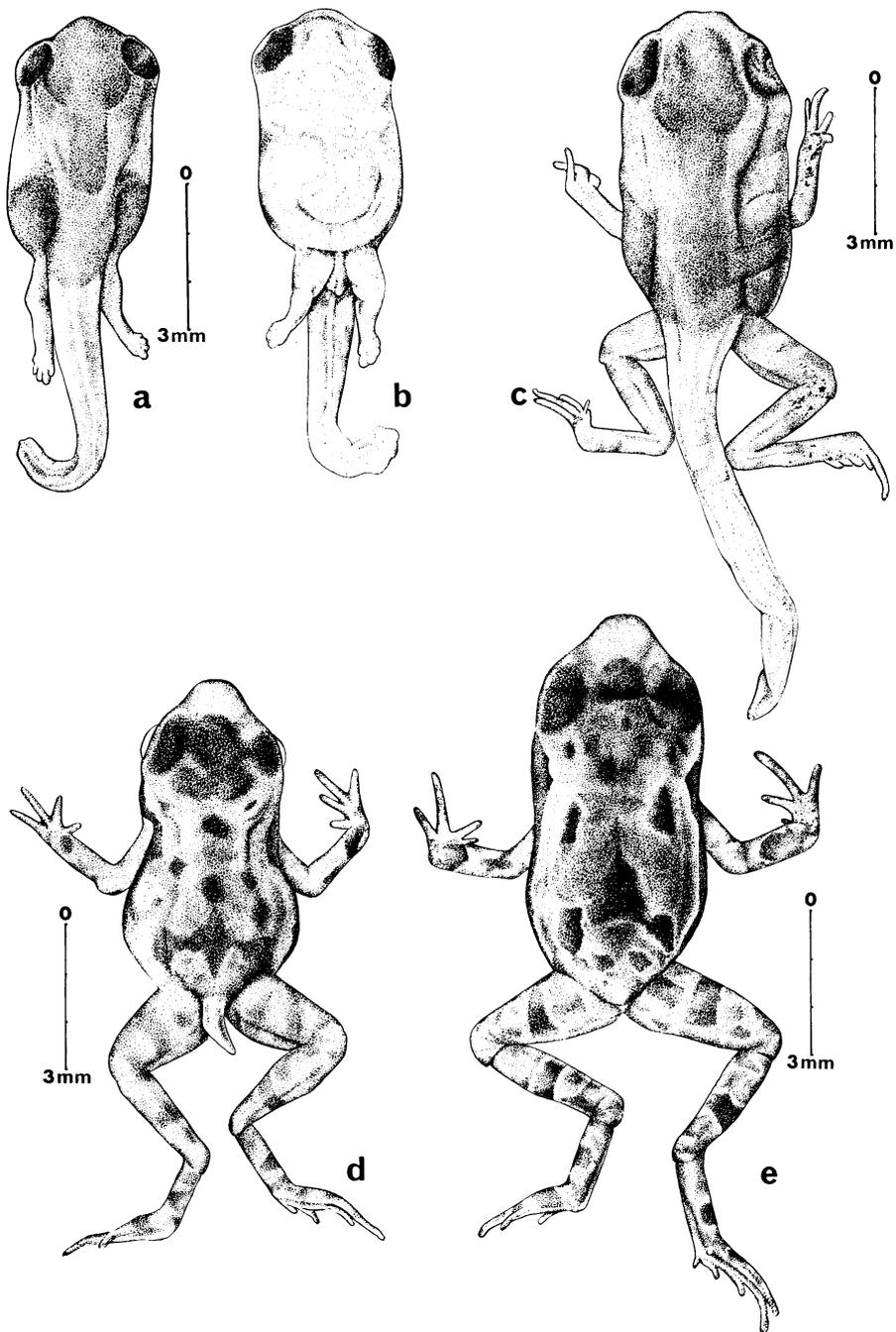


Figure 66. — Derniers stades de développement embryonnaire de *Nectophrynoïdes occidentalis*. a, b, embryon de six mois (stade II a) ; c, embryon de huit mois (stade III a) ; d, embryon de huit mois et demi (stade III b) ; e, embryon de près de neuf mois, juste avant la naissance (stade IV).

ovocytes mûrs font place après la ponte à des *corporea lutea* dont la taille diminue peu à peu au cours de la gestation ; leur activité endocrine s'abaisse brusquement après quelques mois.

Les embryons de *N. occidentalis* présentent des particularités remarquables qui traduisent une adaptation à la vie intra-utérine : absence de siphon anal, de branchies externes ou internes, de spiraculum, de bec corné, de nageoire caudale, et apparition très précoce de la bouche et des bourgeons des pattes (Lamotte et Xavier, 1972).

Deux périodes principales peuvent être distinguées durant le développement fœtal (fig. 65 et 66).

La première, d'une durée de cinq à six mois, correspond à un développement lent des embryons et à la vie souterraine de la femelle durant la saison sèche, de novembre à avril. Cette période est caractérisée par l'apparition du tube digestif (stade I a) puis des membres postérieurs (stade I b). A la fin de l'hibernation maternelle (avril), les embryons ont une taille de 3 mm environ.

La deuxième période débute avec l'apparition des premières pluies et la reprise d'activité de la femelle : elle se termine avec la parturition qui se déroule généralement au cours du mois de juin. Bien que relativement courte — trois mois — elle correspond à la croissance rapide des embryons et à leur métamorphose. Les différentes parties du corps commencent à se préciser (stade II a), les membres postérieurs bien différenciés s'allongent rapidement tandis que la queue atteint son plus grand développement (stade II b). La membrane operculaire se déchire et libère les membres antérieurs (stade III a). La queue régresse très rapidement (stade III b) et la métamorphose s'achève (stade IV). L'embryon a alors la forme d'un petit crapaud dont la taille est comprise entre 7 et 8 mm.

L'expérimentation a montré que la progestérone, sécrétée en quantité importante par les corps jaunes ovariens en début de gestation (Xavier et Ozon, 1971), avait une action modératrice sur le développement embryonnaire (Xavier, 1970).

Les naissances se produisent au mois de juin, juste avant la pleine saison des pluies, de sorte que le développement des jeunes se déroule dans une atmosphère continuellement saturée d'humidité. La mise bas elle-même a pu être observée ; elle fait intervenir une participation active de la femelle, qui prend une posture particulière, comprimant son abdomen avec ses pattes postérieures (cf. fig. 61). Les jeunes sortent indifféremment la tête ou les pattes postérieures en avant.

La croissance des jeunes se poursuit jusqu'au mois de septembre ou d'octobre, tant que se prolonge la saison des pluies. Durant ce temps, une certaine proportion d'entre eux — variable selon les années — atteint la maturité sexuelle et s'accouple avant

de s'enfourir pour la saison sèche ; l'autre fraction de la cohorte n'atteindra la maturité sexuelle que l'année suivante, onze mois plus tard. La durée de vie est normalement de trois ans et peut atteindre quatre ans, de sorte que les femelles peuvent être gravides jusqu'à trois et peut-être exceptionnellement quatre fois.

Avec la viviparité de *Nectophrynoïdes occidentalis*, qui conduit à la naissance de jeunes entièrement métamorphosés prêts à vivre dans un milieu herbacé dépourvu d'eau, le groupe des Anoures a acquis une indépendance totale vis-à-vis du milieu aquatique au même titre qu'un Mammifère. Certes l'espèce reste dépendante d'une atmosphère humide, mais il est bien d'autres groupes terrestres qui sont également hygrophiles.

Le fait surprenant est que *N. occidentalis* soit à ce jour le seul Anoure connu qui ait acquis ce mode de développement vivipare. Les autres espèces du genre comme *Nectophrynoïdes viviparus* et *N. tornieri* sont restées à un stade d'ovoviviparité : le développement des embryons se fait dans les voies génitales de la mère, mais essentiellement à partir des réserves vitellines de l'œuf. Cette ovoviviparité permet d'imaginer la voie probablement suivie au cours de l'évolution et de penser qu'à l'origine de la lignée ont dû se trouver des formes qui déposaient dans le sol des œufs riches en vitellus au sein desquels se faisait tout le développement, comme c'est le cas actuellement chez les *Arthroleptis* ou les *Eleutherodactylus*. Au lieu de les pondre, certaines espèces ont ensuite conservé dans leur oviducte ces œufs à développement direct. Plus tard encore s'est produite une diminution de la masse vitelline de l'œuf progressivement compensée par un apport maternel de « lait utérin » et par là le passage de l'ovoviviparité à la viviparité vraie.

Il est assez curieux de noter que cette évolution s'est accompagnée d'un accroissement de la durée de développement embryonnaire qui, de trois semaines chez *Arthroleptis crusculum* par exemple, est passé à deux mois chez *Nectophrynoïdes tornieri* et à neuf mois chez *N. occidentalis*, ce dernier cas correspondant peut-être à une adaptation à l'alternance d'une saison favorable et d'une longue saison sèche. En rapport avec l'acquisition de la viviparité, la vie sexuelle endocrine de l'espèce s'est modifiée et il est fort remarquable que cette adaptation comporte des convergences indiscutables avec ce qui se passe chez les Mammifères.

CONCLUSIONS

Le présent travail avait pour but de passer en revue les divers cas connus à ce jour de développements non conformes au type considéré comme « normal » chez les Amphibiens Anoures, avec une ponte et un développement larvaire aquatique précédant la

métamorphose. Il ne s'agit encore que d'un inventaire provisoire, simple étape dans l'élaboration d'une étude plus précise et plus étendue, mais étape rendue nécessaire par l'extrême dispersion des données bibliographiques et la méconnaissance presque totale des exemples africains, et plus spécialement de ceux publiés en français. Il était nécessaire également de reprendre l'ensemble des données relatives aux espèces d'Amérique du Sud, dont beaucoup ont été obtenues au cours des années récentes. Il n'en reste pas moins que notre revue doit être très incomplète encore en ce qui concerne les espèces asiatiques et en particulier les espèces des îles de la Sonde et des régions voisines. L'un des buts du travail est précisément de stimuler la recherche de ces données manquantes, et aussi de collationner des résultats publiés mais difficiles à retrouver dans la littérature. Ajoutons que la connaissance de plus en plus complète de la biologie des diverses espèces d'Anoures du globe, connaissance qui n'était encore que très partielle, sinon rudimentaire, il y a quelques décennies, doit rendre possible, dans quelque temps, l'établissement de statistiques sur l'importance relative des divers types de développement chez les Anoures du monde et l'analyse de ces statistiques en fonction de la famille, de la taille, des espèces, de la région géographique, du biotope, etc.

Le grand nombre des espèces citées dans le présent travail fait déjà apparaître que le type « normal » de développement des Anoures avec ponte et développement aquatiques comme celui des *Rana* et des *Bufo* d'Europe, est loin d'être aussi général qu'on le croyait autrefois et que les tentatives d'affranchissement plus ou moins complet vis-à-vis du milieu aquatique sont très nombreuses. Il est remarquable qu'elles se manifestent dans tous les groupes systématiques des Anoures et aussi selon des modalités d'une diversité extraordinaire dont les types extrêmes sont le développement direct dans le sol d'œufs à vitellus abondant d'une part et le développement complet jusqu'à la métamorphose dans un utérus d'œufs pratiquement dépourvus de vitellus d'autre part, avec aussi le cas de développement dans un utérus d'œufs dont les réserves vitellines permettent à elles seules un développement complet.

SUMMARY

The various known cases in the Anura of life cycles which do not conform to that considered as "normal" for the sub-class have been reviewed.

The usual "developmental programme" (egg deposition in water and aquatic larval stage preceding metamorphosis) is not as general as was previously believed. More or less successful attempts at achieving independence from the aquatic environment

are in fact very numerous. It is to be noted that they occur in all taxonomic categories of Anura and that these modes of adaptation display an unusual diversity. Some adaptive strategies are mostly behavioural, whereas others imply elaborate physiological and morphological adaptations. The most extreme examples of the later are : the direct development in/on the ground of eggs provided with a copious yolk supply, and the complete development up to metamorphosis within the oviduct of eggs either provided with adequate reserves or even practically devoid of yolk.

REMERCIEMENTS

Nous sommes reconnaissants aux Collègues qui nous ont aimablement communiqué divers renseignements encore inédits : Mesdames Blommers-Schlösser et Xavier, Mademoiselle Letellier, Messieurs Guibé, Brosset, Amiet et Morère. Nous tenons aussi à remercier vivement Mesdames Pagès et Schach qui ont réalisé la plus grande partie de l'illustration de ce texte.

BIBLIOGRAPHIE

- ADAMSON, B., HARRISON, R.G., BAILEY, I. (1960). — The development of the whistling frog *Eleutherodactylus martinicensis* of Barbados. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, 133 : 453-469.
- AGAR, W.E. (1909). — The nesting habits of the tree-frog *Phyllomedusa sauvagii*. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, 2 : 893-897.
- ALCALA, A.C. (1962). — Breeding behavior and early development of frogs of Negros, Philippine Islands. *Copeia*, 4 : 679-726.
- AMIET, J.-L. (1970). — Morphologie et développement de la larve de *Leptodactylodon ventrimarmoratus* (Boulenger) (Amphibien Anoure). *Ann. Fac. Sci., Cameroun*, 4 : 53-71.
- AMIET, J.-L. (1971). — Les batraciens orophiles du Cameroun. *Ann. Fac. Sci. Cameroun*, 5 : 83-102.
- AMIET, J.-L. (1974). — La ponte et la larve d'*Opisthothylox immaculatus* (Boulenger) (Amphibien Anoure). *Ann. Fac. Sci., Cameroun*, 17 : 121-130.
- AMIET, J.-L. (1975). — Le têtard d'*Hyperolius obstetricans* Ahl (Amphibien, Anoure). *Bull. I.F.A.N.*, 36, sér. A : 973-981
- AMIET, J.-L. et PERRET, J.-L. (1969). — Contribution à la faune de la région de Yaoundé (Cameroun). II. Amphibiens Anoures. *Ann. Fac. Sc., Cameroun*, 3 : 117-137.
- ANGEL, F. (1943). — Description d'un nouvel Amphibien Anoure ovovivipare de la Haute Guinée française. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.*, Paris, 15 : 167-169.
- ANGEL, F. et LAMOTTE, M. (1944). — Un crapaud vivipare d'Afrique Occidentale, *Nectophrynoïdes occidentalis* (Angel). *Ann. Sci. Nat. Zool.*, 6 : 63-89.
- ANGEL, F. et LAMOTTE, M. (1948). — Nouvelles observations sur *Nectophrynoïdes occidentalis* Angel. Remarques sur le genre *Nectophrynoïdes*. *Ann. Sci. Nat. Zool.*, 10 : 115-147.
- ARCHEY, G. (1922). — The habitat and life history of *Liopelma hochstetteri*. *Rec. Canterbury Mus.*, 2 : 59-71.
- ARNOULT, J. (1965). — Contribution à l'étude des batraciens de Madagascar. Ecologie et développement de *Mantella aurantiaca* Mocquard 1900. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.*, 2^e sér., 37 : 931-940.

- ARNOULT, J. et LAMOTTE, M. (1958). — Contribution à l'étude des Batraciens de l'Ouest africain. VI. Développement larvaire de deux espèces d'*Hyperolius* : *H. zonatus* et *H. lamottei*. *Bull. I.F.A.N.*, Dakar, 20, sér. A (2) : 573-586.
- ARNOULT, J. et RAZARIHELISOA, M. (1966). — Contribution à l'étude des Batraciens de Madagascar. Ecologie et formes larvaires de *Rhacophorus goudoti* (Tschudi). *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.*, 2^e sér., 38 : 111-117.
- BARBOUR, T. et LOVERIDGE, A. (1928). — A comparative study of the herpetological faunae of the Uluguru and Usumbara Mountains, Tanganyika Territory, with descriptions of new species. *Mem. Mus. Comp. Zool.*, 50 : 85-265.
- BARRIO, A. (1954). — Sistemática, morfología y reproducción de *Physaelemus henselii* (Peters) y *Pseudopatulicola falcipes* (Hensel) (Anura Leptodactylidae). *Physis, Secc. B.*, Buenos Aires, 20 (59) : 379-389.
- BARTLETT, A.D. (1896). — Notes on the breeding of the Surinam water-toad (*Pipa americana*) in the Society's gardens. *Proc. Zool. Soc. Lond.* : 595-597.
- BATES, M. (1964). — *The Land and Wildlife of South America*. New York. Time Life Books.
- BAVAY, M. (1873 a). — Note sur l'*Hylodes martinicensis* et ses métamorphoses. (Note publiée à Basse-Terre, Guadeloupe, en 1872). *Ann. Sci. Nat.*, 16.
- BAVAY, M. (1873 b). — Note sur les embryons de l'*Hylodes martinicensis*. Extrait d'une lettre. *C.R. Acad. Sci., Fr.*, 77 : 788-789.
- BAVAY, A. (1873 c). — Notes sur l'*Hylodes martinicensis* et ses métamorphoses. *J. Zool.*, 2 : 13-21.
- BLOMMERS-SCHLÖSSER, R.M. (1975 a). — A unique case of mating behaviour in a Malagasy tree-frog, *Gephyromantis liber* (Peracca, 1893), with observations on the larval development (Amphibia, Ranidae) *Beaufortia*, 23 (296) : 15-25.
- BLOMMERS-SCHLÖSSER, R.M. (1975 b). — Observations on the larval development of some Malagasy frogs with notes on their ecology and biology. (Anura : Dycophinae, Scaphiophryninae and Cophylinae). *Beaufortia*, 24 (309) : 7-26.
- BOGERT, C.M. (1969). — The eggs and hatchling of the Mexican Leptodactylid frog *Eleutherodactylus decoratus* Taylor. *Amer. Mus. Novit.*, 2376 : 1-9.
- BOKERMANN, W.C.A. (1962). — Observações biológicas sobre *Physaelemus cuvieri* Fitz. 1826 (Amphibia Salientia). *Rev. Brasil. Biol.*, 22 : 391-399.
- BOKERMANN, W.C.A. (1965). — Notas sobre as espécies de *Thoropa* Fitzinger (Amphibia, Leptodactylidae). *An. Acad. Bras. Ci.*, 37 (314) : 525-537.
- BOULENGER, G.A. (1886). — On the reptiles and batrachians of the Solomon islands. *Trans. Zool. Soc. Lond.*, 12 (1) : 38-62.
- BOULENGER, G.A. (1888 a). — On the « nursing » habits of *Dendrobates* as observed by A. Kappler. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, 1 (6^e sér.) : 454-455.
- BOULENGER, G.A. (1888 b). — On the « nursing » habits of *Dendrobates*. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, 2 (6^e sér.) : 122-123.
- BOULENGER, G.A. (1895). — On the nursing habits of two south-american frogs. *Proc. Zool. Soc. Lond.* : 209-210.
- BOULENGER, G.A. (1903). — On the nursing-habits of a south-american frog. *Proc. Zool. Soc. Lond.* : 115-116.
- BOULENGER, G.A. (1913). — On a collection of Batrachians and Reptiles made by H.G.F. Spurell, F.Z.S. in the Chaco, Colombia. *Proc. Zool. Soc. Lond.* : 1019-1038.
- BREDER, C.M. (1946). — Amphibians and Reptiles of Rio Chucunaque drainage, Darien, Panama, with notes on their life histories and habits. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 86 : 375-463.

- BROWN, W.C. (1952). — The Amphibians of the Solomon Islands. *Bull. Mus. Comp. Zool.*, 107 : 1-64.
- BUCHHOLZ, R. (1875). — Ueber die in West-Afrika gesammelten Amphibien (Eierlegen von *Chiromantis guineensis*). *Berliner Monatsber.* : 204.
- BUDGETT, J.S. (1899). — Notes on the Batrachians of the Paraguayan Chaco, with observations upon their breeding habits and development, especially with regard to *Phyllomedusa hypochondrialis*, Cope. Also a description of a new genus. *Quart. J. micr. Sci.*, G.B., 42 : 59-77.
- CARVALHO, A.L. de (1949). — Notas sobre os habitos de « *Dendrophryniscus brevipollicatus* » Espada. *Rev. bras. Biol.*, 9 : 223-227.
- CARVALHO, A.L. de et BAILEY, J.R. (1948). — Sobre os hábitos e ecologia de « *Pleuroderma diplolistris* » (Peters) (Amphibia Anura). *Rev. Bras. Biol.*, 8 : 261-264.
- CEI, J.M. (1949). — Costumbres nupciales y reproduccion de un Batracio característico Chaqueno (*Leptodactylus Bufonius* Boul.). *Act. Zool. Lilloana*, 8 : 105-110.
- CEI, J.M. (1962). — *Batracios de Chile*. Universidad de Chile, Santiago.
- CEI, J.M. (1968). — Notes on the Tadpoles and Breeding ecology of *Lepidobatrachus* (Amphibian : Ceratophyinae). *Herpetologica*, 24 : 141-146.
- CHIBON, P. (1960). — Développement au laboratoire d'*Eleutherodactylus martiniensis* Tschudi, Batracien Anoure à développement direct. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 85 : 412-418.
- COCHRAN, D.M. (1961). — *Living Amphibians of the World*. Doubleday, Garden City.
- COLEFAX, A.N. (1955). — New Information on the Corroboree frog. *Proc. Linn. Soc. New S. Wales*, 80 : 258-266.
- COMBES, Cl. et KNOEPFFLER, L.-Ph. (1970). — Les Amphibiens et le milieu. *Vie et Milieu*, 21 (1-C) : 159-174.
- COPLAND, Sr. (1957). — Australian tree frogs of the genus *Hyla*. *Proc. Linn Soc. New S. Wales*, 82 : 9-108.
- CORBEN, C.J., INGRAM, G.J. et TYLER, M.J. (1974). — Gastric brooding : unique form of parental care in an Australian frog. *Science*, 186 : 946-947.
- CRUMP, M.L. (1972). — Territoriality and mating behavior in *Dendrobates granuliferus* (Anura Dendrobatidae). *Herpetologica*, 28 : 195-198.
- CRUMP, M.L. (1974). — Reproductive strategy in a tropical Anuran community. *Univ. Kansas Mus. Nat. Hist., Miscell. Publ.*, 61 : 1-68.
- DAWRY, G.E. et JONES, K.L. (1976). — A new ovoviviparous frog *Eleutherodactylus jasperi* (Amphibia, Anura, Leptodactylidae) from Puerto Rico. *J. Herpetol.*, 10 (3) : 161-165.
- DEMOURS, P. (1741). — Crapaud mâle accoucheur de la femelle. *Histoire de l'Académie royale des Sciences* : 28-32.
- DEMOURS, P. (1778). — Observation au sujet de deux animaux dont le mâle accouche la femelle. *Mém. Acad. Roy. Sci.*, 13-19.
- DENT, J.N. (1956). — Observations on the life History and Development of *Leptodactylus albilabris*. *Copeia*, 1956 : 207-210.
- DIXON, J.R. (1957). — Geographic variations and distributions of the genus *Tomodactylus* in Mexico. *Texas J. Sci.*, 9 : 379-409.
- DUBOIS, A. (1975). — Un nouveau sous-genre (*Paa*) et trois nouvelles espèces du genre *Rana*. Remarques sur la phylogénie des Ranidés (Amphibiens, Anoures). *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.*, 3^e sér., 324, *Zool.*, 231 : 1053-1115.
- DUELLMAN, W.E. (1970). — *Hylid Frogs of Middle America*. Monograph, Mus. Nat. Hist., Univ. Kansas, 2 vol., 753 p.
- DUELLMAN, W.E. (1974). — A systematic review of the marsupial frogs (*Hylidae* : *Gastrotheca*) of the Andes of Ecuador. *Occ. Pap. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas*, 22 : 1-27.

- DUELLMAN, W.E. et CRUMP, M. (1974). — Speciation in frogs of the *Hyla parviceps* group of the upper Amazon Basin. *Occ. Pap. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas*, 23 : 1-40.
- DUELLMAN, W.E. et FRITZ, T.H. (1972). — A Taxonomic review of the Southern Andean marsupial frogs (Hylidae : *Gastrotheca*). *Occ. Pap. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas*, 9 : 1-37.
- DUELLMAN, W.E. et LESCURE, J. (1973). — Life history and ecology of the Hylid frog : *Osteocephalus taurinus* with observations on larval behavior. *Occ. Pap. Mus. Nat. Hist. Univ., Kansas*, 13 : 1-12.
- DUNN, E.R. (1924). — Some panamian frogs. *Occ. Pap. Mus. Zool. Univ. Michigan*, 151 : 1-16.
- DUNN, E.R. (1926). — The habits of *Sminthillus limbatus*. *Copeia*, 1926 : 141-144.
- DUNN, E.R. (1926). — The frogs of Jamaica. *Proc. Boston Soc. Nat. Hist.*, 38 : 111-130.
- DUNN, E.R. (1937). — The Amphibian and Reptilian fauna of bromeliads in Costa Rica and Panama. *Copeia*, 1937 : 163-167.
- DUNN, E.R. (1941). — Notes on *Dendrobates auratus*. *Copeia*, 1941 : 88-93.
- DUNN, E.R. (1944). — Notes in Colombian Herpetology. II. Notes on the habits of the tadpole carrying frog *Hyloxalus granuliventris*. *Caldasia* : 398-402.
- DUNN, E.R. (1948). — American frogs of the family Pipidae. *Amer. Mus. Novit.*, 1384 : 1-13.
- EATON, T.H. Jr (1941). — Notes on the life history of *Dendrobates auratus*. *Copeia*, 1941 : 93-95.
- EDWARDS, S.R. (1974). — Taxonomic notes on South American Dendrobatid frogs of the genus *Colosthetus*. *Occ. Pap. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas*, 30 : 1-14.
- FERMIN, P. (1765). — *Développement parfait du mystère de la génération du fameux Crapaud de Surinam*. Maestricht.
- FERMIN, P. (1765). — *Histoire Naturelle de la Hollande Equinoxiale*. Amsterdam, 240 p.
- FERNANDES, K. et M. (1921). — Sobre la biología y reproducción de algunos batracios argentinos. I. Cystignathidae. *Ann. Soc. Cient. Argent.*, 91 : 97-140.
- FLETCHER, J.J. (1889). — Observations on the oviposition and habits of certain Australian Batrachians. *Proc. Linn. Soc. New. S. Wales*, 4 : 357-387.
- GAIGE, H.T. (1920). — Observations upon the habits of *Ascaphus truei* Stejn. *Occ. Pap. Mus. Zool. Univ. Mich.*, 84 : 1-9.
- GALLARDO, J.M. (1958). — Observaciones biológicas sobre *Leptodactylus prognathus* Boul. *Ciencia et Investigacion*, 14 (10-11) : 460-465.
- GINES, H. (1958). — Representantes de la familia Pipidae (Amphibia, Salientia) en Venezuela. *Mem. Soc. Ciencias Nat. La Salle*, 18 (49) : 5-18.
- GITLIN, D. (1944). — The Development of *Eleutherodactylus portoricensis*. *Copeia*, 1944 : 91-98.
- GOELDI, E.A. (1895). — Contribution to the knowledge of the breeding-habits of some tree-frogs (Hylidae) of the Serra dos Orgaos, Rio de Janeiro, Brazil. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, 1895 : 89-97.
- GOELDI, E.A. (1907). — Description of *Hyla resinifictrix* Goeldi, a new Amazonian Tree-Frog peculiar for its breeding-habits. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, 1907 : 135-140.
- GOIN, C.J. (1946). — Studies on the life history of *Eleutherodactylus ricordii planirostris*. *Univ. Florida Studies Biol. Sci.*, 4 (2) : 1-66.
- GOIN, C.J. (1960). — Amphibians, pioneers of terrestrial breeding habits. *Smithsonian Report* : 427-445.
- GOIN, C.J. et COCHRAN, D.M. (1963). — Two new genera of Leptodactylid frogs from Colombia. *Proc. California Acad. Sci.*, 31 : 499-505.

- GOSNER, K.L. (1960). — A simplified table for staging Anuran embryos and larvae with notes on identification. *Herpetologica*, 16 : 183-190.
- GUIBE, J. (1952). — Recherches sur les Batraciens de Madagascar. *Mém. Inst. Sci. Madagascar*, sér. A. 7 : 109-116.
- GUIBE, J. et LAMOTTE, M. (1958). — Morphologie et reproduction par développement direct d'un Anoure du Mont Nimba, *Arthroleptis crusculum* Angel. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.* 2^e sér., 30 : 125-133.
- GÜNTHER, A. (1876). — Mode of Propagation of some Ceylonese tree-frogs. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, 17 : 377-380.
- HEATWOLE, H. (1962). — Contributions to the natural History of *Eleutherodactylus cornutus maussi*. *Stahlia*, 2 : 1-7.
- HEINZMANN, U. (1970). — Untersuchungen zur Bio-Akustik und Ökologie der Geburtshelferkröte, *Alytes o. obstetricans* (Laur.). *Oecologia*, 5 : 19-55.
- HENSEL, R. (1867). — Beiträge zur Kenntniss der Wirbelthiere Süd Brasiliens. *Arch. Naturgeschichte*, 33 (1) : 120-162.
- HEYER, W.R. (1969). — The adaptive ecology of the species of the genus *Leptodactylus* (Amphibia Leptodactylidae). *Evolution*, 23 : 421-428.
- HEYER, W.R. et LIEM, D.S. (1976). — Analysis of the intergeneric relationships of the Australian frog family *Myobatrachidae*. *Smithson. Contrib. Zool.*, 233 : 1-29.
- HEYER, W.R. et SILVERSTONE, P.A. (1969). — The larva of the frog *Leptodactylus hylaedactylus* (Leptodactylidae). *Fieldiana. Zool.*, 51 : 141-145.
- HIBBARD, H. (1928). — Contribution à l'étude de l'ovogenèse, de la fécondation et de l'histogenèse chez *Discoglossus pictus*, *Arch. Biol.*, 38 : 251.
- HOLLAND, W.J. (1889). — Arboreal tadpoles. *Amer. Naturalist*, 23 : 383-386.
- HOOGMOED, M.S. (1967). — Mating and early development of *Gastrotheca marsupiatata* (D. et B.) in captivity (Hylidae, Anura, Amphibia). *Brit. J. Herpetol.*, 4 (1) : 1-7.
- HOOGMOED, M.S. (1969). — Notes on the herpetofauna of Surinam. III. A new species of *Dendrobates* (Amphibia, Salentia, Dendrobatidae) from Surinam. *Zool. Med.*, Leiden, 44 : 133-141.
- HOOGMOED, M.S. (1972). — Frösche, die ihre Kaulquappen Huckepack tragen. *Aquarien Magazin* : 288-293.
- HUGHES, A. (1959). — Studies in embryonic and larval development in Amphibia. I. The embryology of *Eleutherodactylus ricordii* with special reference to the spinal cord. *J. Embryol. exper. Morphol.*, 7 : 22-38.
- HUGHES, A. (1965). — The development of behaviour in *Eleutherodactylus martinicensis* (Amphibia, Anura). *Proc. Soc. Zool. Lond.*, 144 : 153-161.
- HUGHES, A. (1966). — The thyroid and the development of the nervous system in *Eleutherodactylus martinicensis* : an experimental study. *J. Emb. Exper. Morphol.*, 16 : 401-430.
- IHERING, H. (1886). — On the oviposition in *Phyllomedusa iheringii*. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, 17 : 461-463.
- IDEKA, S. (1897). — Notes on the breeding habits and development of *Rhacophorus schlegelii* Günther. *Annot. Zool. Jap.*, 1 : 113-122.
- INGER, R.F. (1954). — Systematics and zoogeography of the Philippine Amphibia. *Fieldiana, Zool.*, 33 : 181-531.
- INGER, R.F. (1956). — Some Amphibians from the lowlands of North Borneo. *Fieldiana, Zool.*, 34 : 389-424.
- INGER, R.F. (1966). — The systematics and zoogeography of the Amphibia of Borneo. *Fieldiana, Zool.*, 52 : 1-402.
- INGRAM, C.J., ANSTIS, M. & CORBEN, C.J. (1975). — Observations on the Australian Leptodactylid frog, *Assa dardingtoni*. *Herpetologica*, 31 : 425-429.

- ISLE, A. de L' (1876). — Mémoire sur les mœurs et l'accouchement de l'*Alytes obstetricans*. *Ann. Sci. Nat.*, 6^e sér., 3 : 3-51.
- IZECKSOHN, E., JIM, S., TENERIO DE ALBUQUERQUE, S. et FURTADO DE MEMDONCA, W. (1971). — Observacoes sobre o desenvolvimento e os habitos de *Myersiella subnigra* (Miranda-Ribeiro). *Arq. Mus. Nacion. Bras.*, 54 : 69-73.
- JACOBSON, C.M. (1963 a). — Observations on distribution, behaviour and development in the Australian Toad genus *Pseudophryne* Fitzinger. *Proc. Linn. Soc. New S. Wales*, 88 : 41-46.
- JACOBSON, C.M. (1963 b). — Developmental variation within the genus *Pseudophryne* Fitzinger. *Proc. Linn. Soc. New S. Wales*, 88 : 277-287.
- JAMESON, D.L. (1950). — Development of *Eleutherodactylus latrans*. *Copeia*, 1950 : 44-46.
- JAMESON, D.L. (1955). — Evolutionary trends in the courtships and mating behaviour of Salientia. *System. Zool.*, 4 : 105-119.
- JANVIER, H. (1935). — Observations biologiques sur les *Rhinoderma darwini*. *Ann. Sc. Nat. Zool.*, 10^e sér., 18 : 199-204.
- JIMENEZ DE LA ESPADA, D.M. (1872). — Sobre la reproduccion del *Rhinoderma darwini*. *Ann. Sc. Esp. Hist. Natur.*, 1 : 139-151.
- JOLY, J. (1958). — Les mœurs nuptiales du Crapaud accoucheur. *Science et Nature*, 29 : 33-36.
- JONES, R.E., GERRARD, A.M. & ROTH, J.J. (1973). — Estrogen and brood pouch formation in the marsupial frog *Gastrophaca riobambae*. *J. exp. Zool.*, 184 : 177-184.
- KENNY, J.S. (1966). — Nest building in *Phyllomedusa trinitatis* Mertens. *Carib. J. Sci.*, 6 : 15-22.
- KENNY, J.S. (1968). — Early development and larval natural history of *Phyllomedusa trinitatis* Mertens. *Carib. J. Sci.*, 8 : 35-45.
- KENNY, J.S. (1969). — The Amphibia of Trinidad. *Stud. Fauna Curaçao. Carib. Isl.*, 108 : 1-79.
- KIRTISINGHE, P. (1946). — The presence in Ceylon of a frog with direct development on land. *Ceylan J. Sci. (B)*, 23 : 109-112.
- LAMOTTE, M. (1959). — Observations écologiques sur les populations naturelles de *Nectophrynoïdes occidentalis* (Fam. Bufonidés). *Bull. Biol. Fr. Belg.*, 93 : 355-413.
- LAMOTTE, M. et PERRET, J.-L. (1963 a). — Contribution à l'étude des Batraciens de l'Ouest africain. XIV. Le développement larvaire de *Chiromantis rufescens* Günther. *Bull. I.F.A.N.*, 25, sér. A : 265-276.
- LAMOTTE, M. et PERRET, J.-L. (1963 b). — Contribution à l'étude des Batraciens de l'Ouest africain. XV. Le développement direct de l'espèce *Arthroleptis poecinolotus* Peters. *Bull. I.F.A.N.*, 25, sér. A : 277-284.
- LAMOTTE, M., PERRET, J.-L. et DZIEDUSZYCKA, S. (1959). — Contribution à l'étude des Batraciens de l'Ouest africain. IX. Les formes larvaires de *Petropedetes palmipes*, *Conraua goliath* et *Acanthixalus spinosus*. *Bull. I.F.A.N.*, 21, sér. A : 763-776.
- LAMOTTE, M., REY, P. et VILTER, V. (1956). — Evolution ovarienne au cours de la gravidité chez un Batracien vivipare (*Nectophrynoïdes occidentalis*). *C.R. Soc. Biol.*, 150 : 393-396.
- LAMOTTE, M., REY, P. et VOGELI, M. (1964). — Recherches sur l'ovaire de *Nectophrynoïdes occidentalis*, Batracien Anoure vivipare. *Arch. Anat. Micr. Morphol. Expér.*, 53 : 179-224.
- LAMOTTE, M. et TUCHMANN-DUPLESSIS, H. (1948). — Structure et transformations gravidiques du tractus génital femelle chez un Anoure vivipare (*Nectophrynoïdes occidentalis* Angel). *C.R. Acad. Sci.*, 226 : 597-599.

- LAMOTTE, M. et VOGELI, M. (1956). — Contribution à l'étude des Batraciens de l'Ouest africain. V. Les formes larvaires de *Chiromantis rufescens*, *Afrizalus leptosomus fulvovittatus* (Cope) et *Kassina senegalensis* Dum. et Bibron. *Bull. I.F.A.N.*, 18, sér. A : 863-876.
- LAMOTTE, M. et XAVIER, F. (1972 a). — Recherches sur le développement embryonnaire de *Nectophrynoïdes occidentalis* Angel, Amphibien Anouère vivipare. I. Les principaux traits morphologiques et biométriques du développement. *Ann. Embr. Morph.*, 5 : 315-340.
- LAMOTTE, M. et XAVIER, F. (1972 b). — Les Amphibiens Anouères à développement direct d'Afrique. Observations sur la biologie de *Nectophrynoïdes tornieri* (Roux). *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 97 : 413-428.
- LEE, A.K. (1966). — Studies in Australian Amphibia. II. Taxonomy, ecology, and evolution of the genus *Heleioporus* Gray (Anura : Leptodactylidae). *Australian J. Zool.*, 15 : 367-439.
- LESCURE, J. (1968). — Le comportement social des Batraciens. *Rev. Comp. An.*, 2 (4) : 1-33.
- LESCURE, J. (1973 a). — Contribution à l'étude des Amphibiens de Guyane française. I. Notes sur *Atelopus flavescens* Duméril et Bibron et description d'une espèce nouvelle. *Vie et Milieu*, 23, (1 C), 1973 (1972) : 125-141.
- LESCURE, J. (1973 b). — Contribution à l'étude des Amphibiens de Guyane française. II. *Leptodactylus fuscus* (Schneider). Observations écologiques et éthologiques. *Ann. Mus. Hist. Nat. Nice*, 1, 1973 (1972) : 91-100.
- LESCURE, J. (1975 a). — Contribution à l'étude des Amphibiens de Guyane française. IV. Reproduction de *Phyllomedusa tomopterna* (Cope) (Hylidae). *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 100 : 117-125.
- LESCURE, J. (1975 b). — Contribution à l'étude des Amphibiens de Guyane française. V. Les Centrolenidae. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 100 : 385-394.
- LESCURE, J. (1976 a). — Contribution à l'étude des Amphibiens de Guyane française. VI. Liste préliminaire des Anouères. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.*, Paris. Série 3, n° 377, *Zool.* : 475-525.
- LESCURE, J. (1976 b). — Etude de deux têtards de *Phyllobates* (Dendrobatidae) : *P. femoralis* (Boulenger) et *P. pictus* (Bibron). *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 101 : 299-306.
- LEYDIG, F. (1896). — Bruträume der Wabenkröte, *Pipa dorsigera*. *Zool. Anz.*, 19 : 49-54.
- LIEM, S.S. (1970). — The morphology, systematics and evolution of the Old world treefrogs (Rhacophoridae and Hyperoliidae). *Feldiana, Zool.*, 57 : 1-145.
- LITTLEJOHN, M.J. (1963). — The breeding biology of the Baw baw frog *Philoria frosti* Spencer. *Proc. Linn. Soc. New S. Wales*, 88 : 273-276.
- LITTLEJOHN, M.J. (1971). — Amphibians and Reptiles of Victoria : Amphibians. *Victorian Year Book*, 85 : 1-11.
- LIU, C.C. (1950). — Amphibians of Western China. *Fieldiana, Zool., Mem.*, 2 : 1-400.
- LOVERIDGE, A. (1942). — Scientific results of a fourth expedition to forested areas in East and Central Africa. V. Amphibians. *Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard*, 91 : 377-436.
- LUTZ, A. (1924). — Sur les rainettes des environs de Rio de Janeiro. *C.R. Soc. Biol.*, Paris, 90 : 241.
- LUTZ, A. (1926). — Nota prévia sobre espécies novas de batráquios brasileiros. *Mem. Inst. Osw. Cruz*, 19 : 1-16.
- LUTZ, A. (1928). — Biologie et métamorphose des Batraciens du genre *Cyclorhamphus*. *C.R. Soc. Biol.*, 98 : 640.

- LUTZ, A. (1929). — Taxonomy and Biology of the genus *Cyclorhamphus*. *Mem. Inst. Osw. Cruz*, 22 : 5-25.
- LUTZ, A. et LUTZ, B. (1939). — Notes on the genus *Phyllomedusa* Wagler. Observations on small *Phyllomedusa* without vomerine teeth and conspicuous parotids found in the region of Rio de Janeiro. *Ann. Acad. Bras.*, 11 : 219-263.
- LUTZ, B. (1943). — Observations on the life history of Brazilian frog *Oocormus microps*. *Copeia*, 1943 : 225-231.
- LUTZ, B. (1944 a). — Observations on frogs without aquatic larvae. The hatchling of *Eleutherodactylus parvus* Giard. *Bol. Mus. Nacion. Zool.*, Rio, 15 : 1-6.
- LUTZ, B. (1944 b). — Biologia et taxonomia de *Zachaenus parvulus*. *Bol. Mus. Nacion. Zool.*, Rio, 17 : 1-66.
- LUTZ, B. (1947). — Trends towards non aquatic and direct development in frogs. *Copeia*, 1947 : 242-252.
- LUTZ, B. (1948 a). — Anfíbios Anuros da Coleção Adolfo Lutz. III. *Hyla claresignata* Lutz et B. Lutz 1939. *Mem. Inst. Osw. Cruz.*, 46 : 747-757.
- LUTZ, B. (1948 b). — Ontogenic evolution in frogs. *Evolution*, 2 : 29-39.
- LUTZ, B. (1951). — Anfíbios Anuros da Coleção Adolfo Lutz. VI. *Physaelemus maculiventris* (Lutz) 1928. *Mem. Inst. Osw. Cruz*, 49 : 669-683.
- LUTZ, B. (1958). — Anfíbios novos e raros das serras costeiras do Brasil. *Mem. Inst. Osw. Cruz*, 56 : 373-399.
- LUTZ, B. (1960 a). — Fighting and an incipient notion of territory in male Treefrogs. *Copeia*, 1960 : 61-63.
- LUTZ, B. (1960 b). — The clay nest of *Hyla pardalis* Spix. *Copeia*, 1960 : 364-366.
- LUTZ, B. (1966). — *Pithecopus ayeaye*, a new Brazilian Hyloid with vertical pupils and grasping feet. *Copeia*, 1966 : 236-240.
- LUTZ, B. et ORTON, G. (1940). — *Hyla claresignata* L. et B.L., 1939. Aspects of the life history and descriptions of the rhyacophilous tadpole. *Bol. Mus. Nac.*, Rio, 70 : 1-20.
- LYNCH, J.D. (1971). — Evolutionary relationships osteology and zoogeography of Leptodactylid frogs. *Univ. Kansas Mus. Nat. Hist., Misc. Publ.*, 53 : 1-238.
- LYNN, W.G. (1942). — Embryology of *Eleutherodactylus nubicola*, an Anuran which has no tadpole stage. *Carnegie Ins. Washington, Cont. Embr.*, 190 : 27-62.
- LYNN, W.G. (1961). — Types of Amphibian metamorphosis. *Amer. Zoologist*, 1 : 151-161.
- LYNN, W.G. et LUTZ, B. (1946 a). — The development of *Eleutherodactylus guentheri* (Steind.) 1864. *Bol. Mus. Nacion. Zool.*, Rio, 71 : 1-46.
- LYNN, W.G. et LUTZ, B. (1946 b). — The development of *Eleutherodactylus nasutus* Lutz. I. The external embryology of *Eleutherodactylus nasutus* Lutz. *Bol. Mus. Nacion. Zool.*, Rio, 79 : 1-30.
- LYNN, W.G. et PEADON, A.M. (1955). — The role of the thyroid gland in direct development in the Anuran *Eleutherodactylus martinicensis*. *Growth*, 19 : 263-286.
- MARTIN, A.A. (1968). — Australian Anuran life histories ; some evolutionary and ecological aspects. In Weatherley : *Australian Inland waters and their Fauna* : 175-191. Austr. Nat. Univ. Press.
- MARTIN DEL CAMPO, R. (1940). — Una observacion del desarrollo de *Tomodactylus nitidus*. *Ann. Ins. Biol.*, 11 : 745-746.
- MARX, K.W. (1975). — A substitute name, *Edwardtayloria* for a genus of tree frogs from Southeast Asia (Anura : Rhacophoridae). *Scient. Publ. Sc. Mus., Minnesota* (n. sér.), 2 (3) : 1-3.
- MCDIARMID, R.W. (1975). — Glass frog romance along a tropical stream. *Terra*, 13 (4) : 14-18.

- MCDIARMID, R.W. et FOSTER, M.G. (1975). — Unusual sites for two neotropical tadpoles. *J. Herpetol.*, 9 : 264-265.
- MATTHEWS, L.H. (1957). — Viviparity in *Gastrotheca* (Amphibia, Anura), and some considerations on the evolution of viviparity. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 82 : 317-320.
- MENZIES, J.I. (1976). — *Handbook of Common New Guinea Frogs*. Wau Ecology Institute, *Handbook* N° 1, 75 p.
- MERIAN, S. (1705). — *Metamorphosis Insectorum Surinamensium*. Amsterdam.
- MERTENS, R. (1956). — Wie gelangen die Eier in den « Beutel » des Beutfrosches ? *Natur u. Volk*, 86 : 157-161.
- MERTENS, R. (1957 a). — Zur Naturgeschichte des venezolanischen Riesen-Beutfrosches, *Gastrotheca ovifera*. *Zool. Garten*, 23 : 110-133.
- MERTENS, R. (1957 b). — Das Märchen vom harznestbauenden Laubfrosch. *Natur u. Volk*, 87 : 100-103.
- MERTENS, R. (1959). — *La vie des Amphibiens et Reptiles*. Horizons de France. Paris.
- MERTENS, R. (1960). — Die Larven der Amphibien und ihre evolutive Bedeutung. *Zool. Anz.*, 164 : 337-358.
- MILLOT, J. et GUIBE, J. (1951). — Batraciens malgaches à biotope végétal. *Mém. Inst. Sci. Madagascar*, sér. A, 5 : 197-212.
- MOORE, J.A. (1961). — The frogs of eastern New South Wales. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 121 : 149-386.
- MUDRACK, W. (1969). — Pflege und Zucht eines Blattsteigerfrosches der Gattung *Phyllobates* aus Ecuador. *Salamandra*, 5 : 81-84.
- MULLER, F. (1879). — On a frog having eggs on its back. *Nature*, 19 : 462-464.
- NOBLE, G.K. (1917). — The systematic status of some Batrachians from South America. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 37 (30) : 793-814.
- NOBLE, G.K. (1926). — The hatching process in *Alytes*, *Eleutherodactylus* and other Amphibians. *Amer. Mus. Novit.*, 229 : 1-7.
- NOBLE, G.K. (1927). — The value of life history data in the study of the evolution of the Amphibia. *Ann. N.Y. Acad. Sci.*, 30 : 31-128.
- NOBLE, G.K. (1929). — The adaptive modifications of the arboreal tadpoles of *Hoplophryne* and the torrent tadpoles of *Staurois*. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 58 (5) : 291-334.
- NOBLE, G.K. (1931). — *The Biology of Amphibia*. McGraw Hill, New York.
- NOBLE, G.K. et PUTNAM, P.G. (1931). — Observations on the life history of *Ascaphus truei* Stejneger. *Copeia*, 1931 : 97.
- OESER, R. (1932). — Die Zucht des Baumsteigers (*Dendrobates tinctorius*). *Bl. Aq. Terr.*, 43 (12) : 196-200.
- OKADA, Y. (1966). — *Fauna japonica. Anura (Amphibia)*. Biog. Soc., Japan, 234 p., 24 pl.
- ORTON, G.L. (1951 a). — The tadpole of *Leptodactylus melanonotus* (Hallowell). *Copeia*, 1951 : 62-66.
- ORTON, G.L. (1951 b). — Direct development in frogs. *Turtox News*, 29 (1) : 2-6.
- PARKER, H.W. (1940). — The Australasian frogs of the family Leptodactylidae. *Novitates Zoologicae*, 42 : 1-106.
- PERRET, J.-L. (1962). — La biologie d'*Acanthixalus spinosus* (Amphibia Salientia). *Rech. Etud. Camer.*, 1 : 90-101.
- PERRET, J.-L. (1971). — Les espèces du genre *Nectophrynoïdes* d'Afrique (Batraciens Bufonidés). *Ann. Fac. Sc. Cameroun*, 6 : 99-109.
- PERRET, J.-L. (1972). — Les espèces des genres *Wolterstorffina* et *Nectophrynoïdes* d'Afrique (Amphibia Bufonidae). *Ann. Fac. Sc. Cameroun*, 11 : 93-119.

- PETERS, W. (1875). — Über die von Hrn Professor Dr. R. Buchholz in Westafrika gesammelten Amphibien *Monatsber. K. Preuss. Akad. Wiss.*, Berlin, 196-219.
- PETERS, W. (1876). — Über eine von Hrn Viceconsul L. Krug und Dr J. Gundlach auf der Insel Puertorico gemachte Sammlung von Säugethieren und Amphibien, so wie über die Entwicklung eines Batrachiens, *Hylodes martinicensis* Dum. et Bibr. ohne Metamorphose. *Monatsber. K. Preuss. Akad. Wiss.*, Berlin : 703-714.
- PINO, E.M., del, GALARZA, M.L., ALBUSA, C.M. & HUMPHRIES, Jr, A.A. (1975). — The maternal pouch and development in the Marsupial frog *Gastrotheca riobandae* (Fowler). *Bio. Bul.*, 149 : 480-491.
- POLDER, W.N. (1974). — Over Verzorging en Voortplanting in Gevangenschap van *Dendrobates azureus* en enkele andere Dendrobatidae. *Het. Aquar.*, 44 (1) : 16-22 ; II, 44 (7) : 186-191 ; III, 44 (12) : 324-330 ; IV, 45 (5) : 122-128.
- POYNTON, J.C. (1964). — The Amphibia of Southern Africa, a faunal study. *Ann. Natal Mus.*, 17 : 1-334.
- PYBURN, W.F. (1963). — Observations on the life history of the treefrog *Phyllomedusa callydrias* (Cope). *Texas J. Sci.*, 15 : 155-170.
- PYBURN, W.F. (1964). — Breeding behavior of the leaf-frog *Phyllomedusa callydrias* in southern Veracruz. *Yearbook of the American Philosophical Society*, 1964 : 291-294.
- PYBURN, W.F. (1970). — Breeding behavior of the leaf frogs *Phyllomedusa callydrias* and *Phyllomedusa dacnicolor* in Mexico. *Copeia*, 1970 : 209-218.
- PYBURN, W.F. (1975). — A new species of Microhylid frog of the genus *Synapturanus* from Southeastern Colombia. *Herpetologica*, 31 : 439-443.
- PYBURN, W.F. et GLIDEWELL, R. (1971). — Nest and breeding behavior of *Phyllomedusa hypochondrialis* in Colombia. *J. Herp.*, 5 (1-2) : 49-52.
- RABB, G.B. (1973). — Evolutionary aspects of the reproductive behavior of frogs. In *Evolutionary Biology of the Anurans*. J.L. Vial ed. : 213-227.
- RABB, G.B. et RABB, M. (1960). — On the mating and egg-laying behavior of the Surinam toad *Pipa pipa*. *Copeia*, 1960 : 271-276.
- RABB, G.B. et SNEDICAR, R. (1960). — Observations on breeding and development of the Surinam toad, *Pipa pipa*. *Copeia*, 1960 : 40-44.
- RAZARIHELISOA, M. (1969). — Observations sur les Batraciens aquatiques du centre des hauts plateaux de Madagascar. *Verh. Intern. Verein. Limnol.*, 17 : 949-955.
- RAZARIHELISOA, M. (1974). — Contribution à l'étude des Batraciens de Madagascar. Ecologie et développement larvaire de *Gephyromantis methueni* Angel, Batracien à biotope végétal sur les Pandanus. *Bull. Acad. Malg.*, 51 : 113-128.
- RIVERO, J.A. (1970). — On the origin, endemism and distribution of the genus *Stefania* Rivero (Amphibia Saliencia) with a description of a new species from Southeastern Venezuela. *Bol. Soc. Ven. Ci. Nat.*, 28 (117-118) : 456-481.
- RIVERO, J.A. et ESTEVES, A.E. (1969). — Observations on the agonistic and breeding behavior of *Leptodactylus pentadactylus* and other Amphibians species in Venezuela. *Breviora*, 321 : 1-14.
- ROUX, J. (1906). — Synopsis of the toads of the genus *Nectophryne* B. et P. with special remarks on some known species and descriptions of a new species from German East Africa. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, I : 58-65.
- SALTHER, S.N. et DUELLMAN, W.E. (1973). — Quantitative constraints associated with reproductive mode in Anurans. In *Evolutionary Biology of Anurans*. J.L. Vial ed. : 229-249.
- SAMPSON, L.V. (1900). — Unusual modes of breeding and development among Anura. *Amer. Naturalist*, 34 : 687-715.

- SAMPSON, L.V. (1904). — A contribution to the embryology of *Hylodes martini-censis*. *Amer. J. Anat.*, 3 : 473-504.
- SAVAGE, J.M. (1968). — The Dendrobatid frogs of Central America. *Copeia*, 1958 : 745-776.
- SCLATER, P.L. (1895). — Note on the breeding of the Surinam water Toad (*Pipa surinamensis*) in the Society's Reptile House. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, (1895) : 86-88.
- SCHMIDT, K.P. (1920). — Contributions to the herpetology of Puerto Rico. *Ann. New York Acad. Sci.*, 28 : 167-200.
- SEBA, A. (1734). — *Locupletissimi rerum naturalium thesauri accurata descriptio et iconobus artifiosissimis expressio, per universum physices historiam*, vol. 1 : 1-178, 11 pl.
- SENFFT, W. (1936). — Das Brutgeschäft des Baumsteigerfrosches (*Dendrobates auratus* Girard) in Gefangenschaft. *Zool. Gart.*, 8 : 122-131.
- SENFFT, W. (1939). — Um das Zuchtproblem von *Dendrobates auratus* G. *Wochenschrift. Aq. Terr.*, 36 (1) : 7-9, fig. 1-4 ; 36 (2) : 23-35, fig. 5-8.
- SILVERSTONE, P.A. (1975). — A revision of the Poisonarrow frogs of the genus *Dendrobates* Wagler. *Nat. Hist. Mus., Los Angeles County, Sci. Bull.*, 21 : 1-55.
- SMITH, H.H. (1887). — On oviposition and nursing in the batrachian genus *Dendrobates* (Note by E.D. Cope : 310-311). *Amer. Nat.*, 21 : 307-311.
- STARETT, P.H. (1960). — Description of tadpoles of Middle American frogs. *Misc. Publ., Mus. Zool. Univ. Michigan*, 110 : 1-37.
- STEBBINS, R.C. et HENDRICKSON, J.R. (1959). — Field studies of Amphibians in Colombia, South America. *Univ. Calif. Publ. Zool.*, 56 : 497-540.
- STEPHENSON, N.G. (1955). — On the development of the frog *Leiopelma hochstetteri* Fitzinger. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, 124 : 785-795.
- STEPHENSON, N.G. et DE BEER, H.R. (1951). — Observations on the development of the Amphicoelous frogs *Leiopelma* and *Ascaphus*. *J. Linn. Soc. Lond., Zool.*, 42 : 18-28.
- STEPHENSON, E.M. et STEPHENSON, N.G. (1957). — Field observations on the New Zealand Frog, *Leiopelma* Fitzinger. *Trans. R. Soc. New Zeal.*, 84 : 867-882.
- STEWART, M.M. (1967). — *Amphibians of Malawi*. State Univ. N.Y. Press.
- STRAUGHAN, J.R. et MAIN, A.R. (1967). — Speciation and polymorphism in the genus *Crinia* Tschudi (Anura, Leptodactylidae) in Queensland. *Proc. R. Soc. Qd.*, 78 (2) : 11-28.
- TORNIER, G. (1905). — *Pseudophryne vivipara* sp. n., ein lebendig gabärender Frosch. *Sitzb. Ak. Ber.*, 11 : 8555.
- TRUEB, L. (1974). — Systematic relationship of neotropical horned frog genus *Hemiphractus* (Anura Hylidae). *Occ. Pap., Mus. Nat. Hist., Univ. Kansas*, 29 : 1-60.
- TRUEB, L. et TYLER, M.J. (1974). — Systematics and evolution of the Antillean Hylid frogs. *Occ. Pap., Mus. Nat. Hist., Univ. Kansas*, 24 : 1-60.
- TURBOTT, E.G. (1949). — Discovery of the breeding habits of *Leiopelma hochstetteri* Fitzinger. *Rec. Auck. Inst. Mus.*, 3 : 373.
- TYLER, M.J. (1963). — A taxonomic study of Amphibians and Reptiles of the Central Highlands of New Guinea with notes on their ecology and biology. I. Anura : Microhylidae. *Trans. Roy. Soc. S. Austr.*, 86 : 11-29.
- TYLER, M.J. (1972). — A new genus for the Australian Leptodactylid frog *Crinia darlingtoni*. *Zool. Mededel.*, 47 : 193-201.
- VALETT, B.B. et JAMESON, D.L. (1961). — The embryology of *Eleutherodactylus angusti latrans*. *Copeia*, 1961 : 103-109.

- VAZ-FERREIRA, R. et GEHRAU, A. (1974). — Protección de la prole en *Leptodactylidos*. *Rev. Biol., Uruguay*, II (1) : 59-62.
- VAZ-FERREIRA, R. et GEHRAU, A. (1975). — Comportamiento epimeletico de la Rana comun, *Leptodactylus ocellatus* (L.) (Amphibia Leptodactylidae). I. Atención de la cria y actividades alimentarias y agresivas relacionada. *Physis, Secc. B.*, 34 (88) : 1-14.
- VILTER, V. (1957). — Evolution saisonnière de l'oviducte chez le *Nectophrynoïdes occidentalis*, crapaud totalement vivipare de la Haute Guinée. *C.R. Soc. Biol.*, Paris, 151 : 926-930.
- VILTER, V. et LAMOTTE, M. (1956). — Evolution post-gravidique de l'utérus chez *Nectophrynoïdes occidentalis* Ang., crapaud totalement vivipare de la Haute Guinée. *C.R. Soc. Biol.*, Paris, 150 : 2109-2113.
- VILTER, V. et LUGAND, A. (1959). — Trophisme intra-utérin et croissance embryonnaire chez *Nectophrynoïdes occidentalis* Ang., crapaud totalement vivipare du Mont Nimba (Haute Guinée). *C.R. Soc. Biol.*, Paris, 153 : 29-32.
- VINTON, K.W. (1951). — Observations on the life history of *Leptodactylus pentadactylus*. *Herpetologica*, 7 : 73-75.
- WAGER, V.A. (1965). — *The Frogs of South Africa*. Purnell and Sons.
- WANDOLLECK, B. (1907). — Einige neue und weniger bekannte Batrachier von Brasilien. *Abh. Ber. Zool. Antr.-Ethn. Mus., Dresden*, 11 (1) : 1-15.
- WATSON, G.F. & MARTIN, A.A. (1973). — Life history, larval morphology and relationships of Australian Leptodactylid frogs. *Trans. R. Soc. S. Aust.*, 97 : 33-45.
- WEINLAND, D.F. (1854). — Ueber den Beutfrosch. *Archiv. Anat. Physiol. Wissensch. Medicin*, Berlin, 449-477.
- WEYGOLDT, P. (1976). — Beobachtungen zur Biologie und Ethologie von *Pipa (Hemipipa) carvalhoi* Mir. Rib. 1937 (Anura, Pipidae). *Z. Tierpsychol.*, 40 : 80-99.
- WYMAN, J. (1854). — Observations on the Surinam Toad *Pipa americana*. *Amer. Journ. Sci.*, 17 : 369-374.
- WYMAN, J. (1857). — Exhibition of *Hylodes lineatus*. *Proc. Boston Soc. Nat. Hist.*, 6 : 268-269.
- WYMAN, J. (1859). — On some unusual modes of gestation. *Amer. Jour. Sci. Arts*, (2), 27 : 5-13.
- XAVIER, F. (1970 a). — Analyse du rôle des corporea lutea dans le maintien de la gestation chez *Nectophrynoïdes occidentalis* Angel. *C.R. Acad. Sci.*, sér. D, 270 : 2018-2020.
- XAVIER, F. (1970 b). — Action modératrice de la progestérone sur la croissance des embryons chez *Nectophrynoïdes occidentalis* Angel. *C.R. Acad. Sci.*, sér. D, 270 : 2115-2117.
- XAVIER, F. (1971). — *Recherches sur l'endocrinologie sexuelle de la femelle de Nectophrynoïdes occidentalis Angel (Amphibien Anoure vivipare)*. Thèse Faculté des Sciences de Paris, n° C.N.R.S., A.O. 6385 : 223 p.
- XAVIER, F. (1973). — Le cycle des voies génitales femelles de *Nectophrynoïdes occidentalis* Angel, Amphibien Anoure vivipare. *Z. Zellforsch.*, 140 : 509-534.
- XAVIER, F. (1974). — La pseudogestation chez *Nectophrynoïdes occidentalis* Angel. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 22 : 98-115.
- XAVIER, F. (1975 a). — Etude expérimentale du rôle des facteurs externes sur l'évolution de la gestation chez *Nectophrynoïdes occidentalis* Angel (Amphibien Anoure vivipare). *Publ. Lab. Zool. E.N.S.*, 6 : 101-132.
- XAVIER, F. (1975 b). — Rôle de l'éclairement dans le mécanisme de la parturition la croissance ovocytaire et l'évolution de la vitellogenèse chez *Nectophrynoïdes occidentalis* Angel (Amphibien Anoure vivipare). *Publ. Lab. Zool. E.N.S.*, 6 : 133-164.

- XAVIER, F., ZUBER-VOGELI, M. et LE QUANG TRONG, Y. (1970). — Recherches sur l'activité endocrine de l'ovaire de *Nectophrynoïdes occidentalis* Angel (Amphibien Anoure vivipare). I. Etude histochimique. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 15 : 425-431.
- ZWEIFEL, R.G. (1972). — A review of the frog genus *Lechriodus* (Leptodactylidae) of New Guinea and Australia. *Am. Mus. Nov.*, 2507 : 1-41.
- ZUBER-VOGELI, M. (1968). — Les variations cytologiques de l'hypophyse distale des femelles de *Nectophrynoïdes occidentalis*. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 11 : 495-514.
- ZUBER-VOGELI, M. et DOERR-SCHOTT, J. (1975). — Localisation par immunofluorescence des sécrétions apparentées aux hormones gonadotrope, corticotrope et somatotrope dans l'hypophyse de *Nectophrynoïdes occidentalis*. *C.R. Acad. Sc., Paris, sér. D*, 280 : 1595-1598.

Tirés à part :

Professeur M. LAMOTTE,
Laboratoire de Zoologie, Ecole Normale Supérieure,
46, rue d'Ulm, F. 75005 Paris.