

OBSERVATIONS SUR LA REPRODUCTION
ET LA DYNAMIQUE DES POPULATIONS
DE QUELQUES ANOURES TROPICAUX. I.
PTYCHADENA MACCARTHYENSIS
ET *PTYCHADENA OXYRHYNCHUS*

par R. BARBAULT et M. TREFAUT RODRIGUES

*Laboratoire de Zoologie de l'Ecole Normale Supérieure, Paris **

En 1962, Turner déplorait la rareté des données concernant la démographie des Anoures tropicaux. Les choses n'ont guère changé depuis : les seules contributions importantes dans ce domaine étant, à notre connaissance, celle de Lamotte (1959) sur le petit Bufonidé vivipare du Mont Nimba, *Nectophrynoïdes occidentalis*, et celle de Brown et Alcalá (1970) sur un Ranidé des Philippines, *Rana erythraea*.

Le travail que nous présentons ici est le premier d'une série consacrée à la dynamique des populations de quelques Amphibiens de la savane et des forêts de Lamto, en Côte-d'Ivoire (6°13' N et 5°2' W).

Ptychadena macCarthyensis (Anderson) et *Ptychadena oxyrhynchus* (A. Smith) sont deux grands Ranidés terricoles de savane, bien que le premier se rencontre parfois en forêt galerie, particulièrement en saison sèche. Hormis quelques observations fragmentaires disséminées dans des ouvrages ou articles faunistiques généraux l'écologie de ces espèces n'a fait l'objet jusqu'ici d'aucune publication.

LE MILIEU

La savane de Lamto, qui s'enfonce au sud dans la forêt dégradée de moyenne Côte-d'Ivoire, est un système de formations herbeuses parsemées d'arbustes et de Palmiers Rôniers (*Borassus aethiopum*) et entrecoupées de galeries forestières.

(*) Adresse : 46, rue d'Ulm, 75005 Paris.

Son climat est caractérisé par l'alternance d'une saison sèche (décembre-février) et d'une saison humide (mars-novembre) parfois entrecoupée d'une petite saison sèche en août (Tableau I). Au-delà de ce schéma général il existe toutefois d'importantes variations interannuelles du régime des précipitations qui touchent non seulement le volume total de celles-ci (959 mm en 1967, 1 559 mm en 1968), mais aussi leur répartition au cours de l'année (voir Barbault, 1972 ; Lecordier, 1974).

TABLEAU I

Les précipitations mensuelles moyennes à Lamto pendant la période d'étude (1964-1968).

	Jan.	Fev.	Mars	Avr.	Mai	Juin	Jui.	Août	Sep.	Oct.	Nov.	Déc.	An
mm	7	66	146	155	172	211	139	63	121	82	73	49	1 284

LES MÉTHODES

Tous les individus considérés dans l'étude démographique (structures par classes de tailles, sex ratio, taux de gravidité) ont été prélevés de jour sur des défrichements en carré (Barbault, 1972 et 1974) effectués dans la savane, aussi bien à proximité (bas-fonds) qu'à plusieurs centaines de mètres (plateau) des mares et zones inondées où les œufs sont pondus.

Afin de dégager les traits généraux caractéristiques du cycle des espèces étudiées, les données de quatre années de prélèvements (juillet 1964-juillet 1968) ont été réunies, mais les variations inter-annuelles, intéressantes à considérer, seront soulignées.

La longueur museau-fente cloacale des individus capturés a été mesurée au mm près. Le sexe est déterminé soit par examen externe (ouvertures des sacs vocaux visibles chez les mâles adultes), soit par dissection.

Le cycle saisonnier de la reproduction a été déduit de l'examen de femelles disséquées. Ont été considérés comme gravides les individus porteurs d'ovocytes pigmentés d'un diamètre égal ou supérieur, en moyenne, à 1 mm (moyenne pour 30 ovocytes mesurés au micromètre oculaire). La taille moyenne des ovocytes mûrs observés sur quelques femelles collectées en amplexus était comprise entre 1,2 et 1,4 mm chez les deux espèces.

Pour l'étude de la taille des pontes, estimée à partir du dénombrement des ovocytes pigmentés de femelles gravides, ont aussi été pris en compte les spécimens récoltés de nuit sur les lieux de reproduction de mars 1965 à juillet 1968 et en mars-avril 1976. Les ovaires sont prélevés et pesés. Une moitié, approximativement, de l'ovaire gauche est pesée puis étalée sous binoculaire pour

dénombrer les ovocytes ; 30 de ceux-ci, pris au hasard, sont ensuite mesurés. Une simple règle de trois donne une estimation du nombre total d'ovocytes mûrs produits par les deux ovaires.

RÉSULTATS

Cycle saisonnier de la reproduction

Les femelles sont capables de se reproduire (gravides) à partir d'une longueur museau-fente cloacale de 43 mm chez *Ptychadena macCarthyensis* et de 59 mm chez *Ptychadena oxyrhynchus*. Pour l'ensemble des femelles adultes ainsi définies récoltées sur les relevés, le taux moyen de gravidité (rapport du nombre de femelles gravides au nombre total de femelles adultes) est de 0.41 dans le premier cas (117 femelles examinées) et de 0.48 dans le second (93 femelles) — ce qui n'est pas significativement différent compte tenu de l'imprécision relative du critère statural utilisé pour la définition de la catégorie « adulte ».

Plus intéressantes à comparer sont les variations saisonnières du taux de gravidité chez les deux espèces (fig. 1). On constate que la principale période de gravidité des femelles coïncide avec la saison humide (mars-novembre) chez *Ptychadena macCarthyensis*, tandis qu'elle s'étale depuis la saison sèche jusqu'au début seulement de la saison des pluies (de janvier à mai) chez *Pt. oxyrhynchus*.

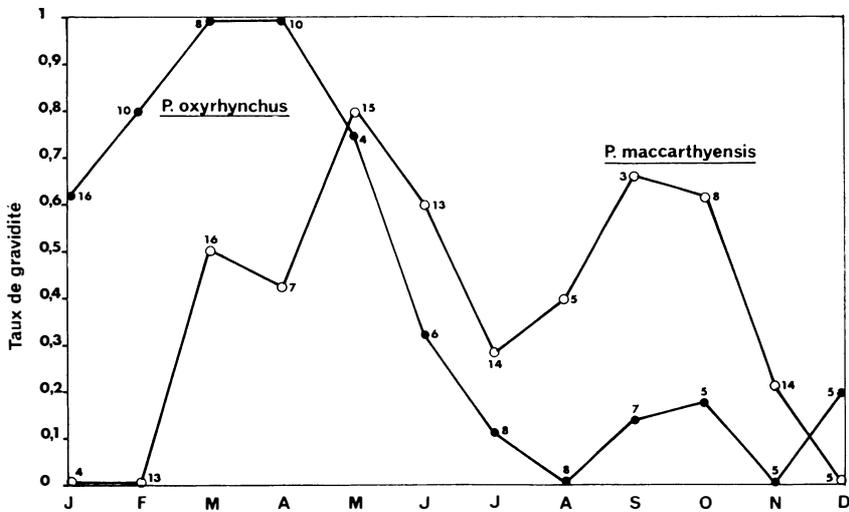


Figure 1. — Variations saisonnières du taux de gravidité chez les femelles adultes de *Ptychadena macCarthyensis* et de *Pt. oxyrhynchus*. L'effectif analysé est indiqué sur les courbes près de chaque point.

Fécondité

Mesurée par le nombre des ovocytes pigmentés présents chez les femelles gravides la taille des pontes est, en moyenne de 3 476 œufs pour *Pt. oxyrhynchus* (29 mesures ; déviation standard : 1 542) et de 1 333 œufs pour *Pt. maccarthyensis* (12 mesures ; déviation standard : 643). Elle croît avec la taille des femelles chez les deux espèces bien que pour une taille donnée de femelle les variations individuelles soient importantes (fig. 2).

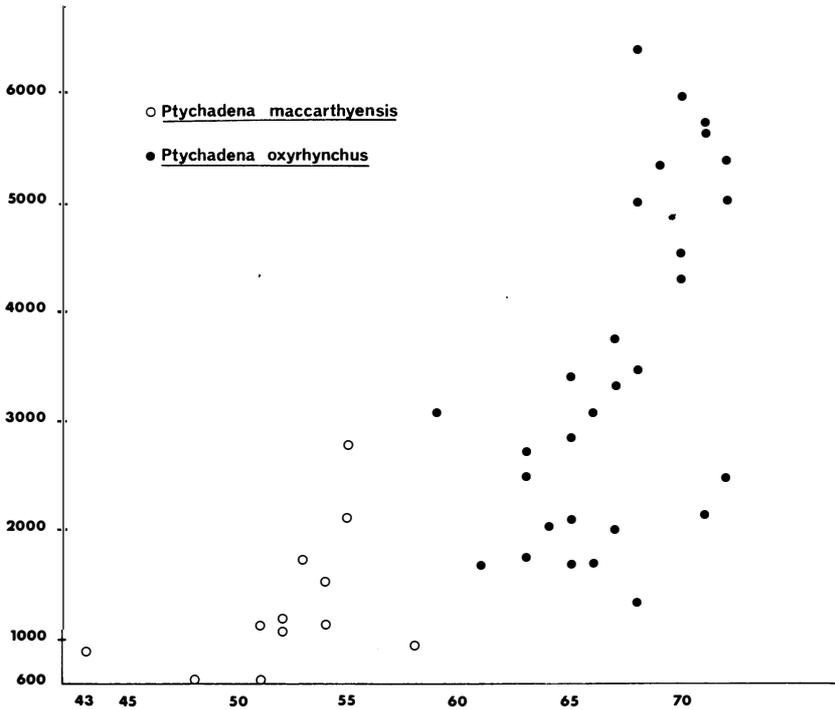


Figure 2. — Variations de l'importance des pontes en fonction de la taille des femelles (en mm).

Structure démographique des populations

Composition annuelle moyenne. — Sur l'ensemble des individus récoltés à l'occasion des relevés effectués dans la savane de juillet 1964 à juillet 1968 les individus adultes prédominent dans les deux espèces : 229 (117 femelles et 112 mâles) sur 364 chez *Ptychadena maccarthyensis*, 198 (93 femelles et 105 mâles) sur 282 chez *Pt. oxyrhynchus* — soit, respectivement, 62,9 et 70,2 % d'adultes. Mâles et femelles des deux espèces sont sensiblement aussi fréquents. Les jeunes individus récemment métamorphosés,

cantonnés à proximité des sites de reproduction, sont évidemment sous-représentés dans un échantillonnage effectué au hasard sur toute la savane. Ceux-ci mis à part, il reste que les individus immatures ne représentent qu'une faible fraction des populations de *Ptychadena macCarthyensis* et de *Pt. oxyrhynchus*, résultat qui ne peut cette fois être imputé à un biais de l'échantillonnage.

Une telle structure démographique traduit donc vraisemblablement trois caractéristiques importantes de la dynamique de ces populations : la rapidité de la croissance staturale et de l'accession à la maturité sexuelle ; la grande longévité moyenne des adultes, relativement à la durée de la période immature ; la forte mortalité larvaire ou/et juvénile. Ces indications générales sont confirmées par l'analyse des variations saisonnières de la structure par tailles de ces deux populations.

Enfin, on remarquera que les spectres de tailles des adultes (fig. 3) ne se recouvrent pratiquement pas entre les deux espèces et très peu entre les deux sexes de chacune des espèces.

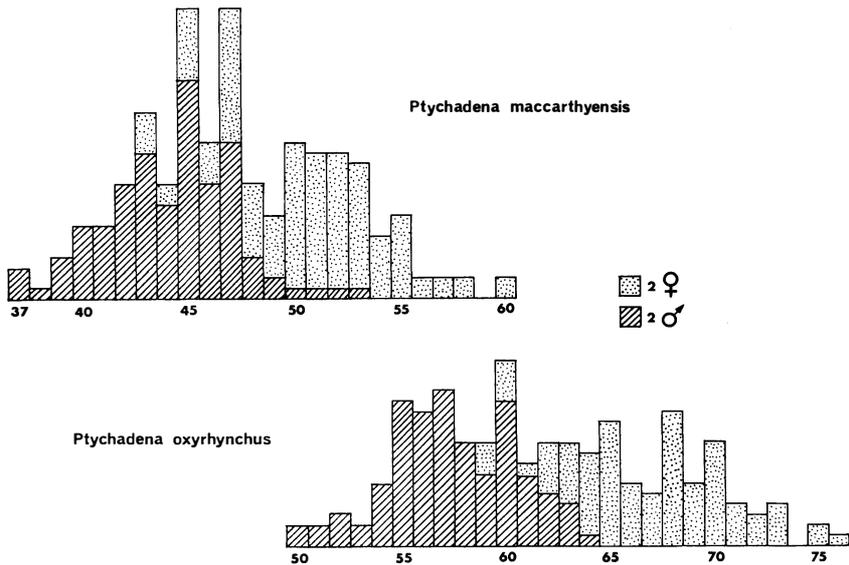


Figure 3. — Histogrammes des tailles des adultes récoltés sur l'ensemble des relevés effectués de juillet 1964 à juillet 1968.

Variations saisonnières de la structure démographique. — De l'examen des histogrammes mensuels rassemblés dans les figures 4 et 5 on peut dégager les traits majeurs de la cinétique démographique des deux populations moyennes étudiées.

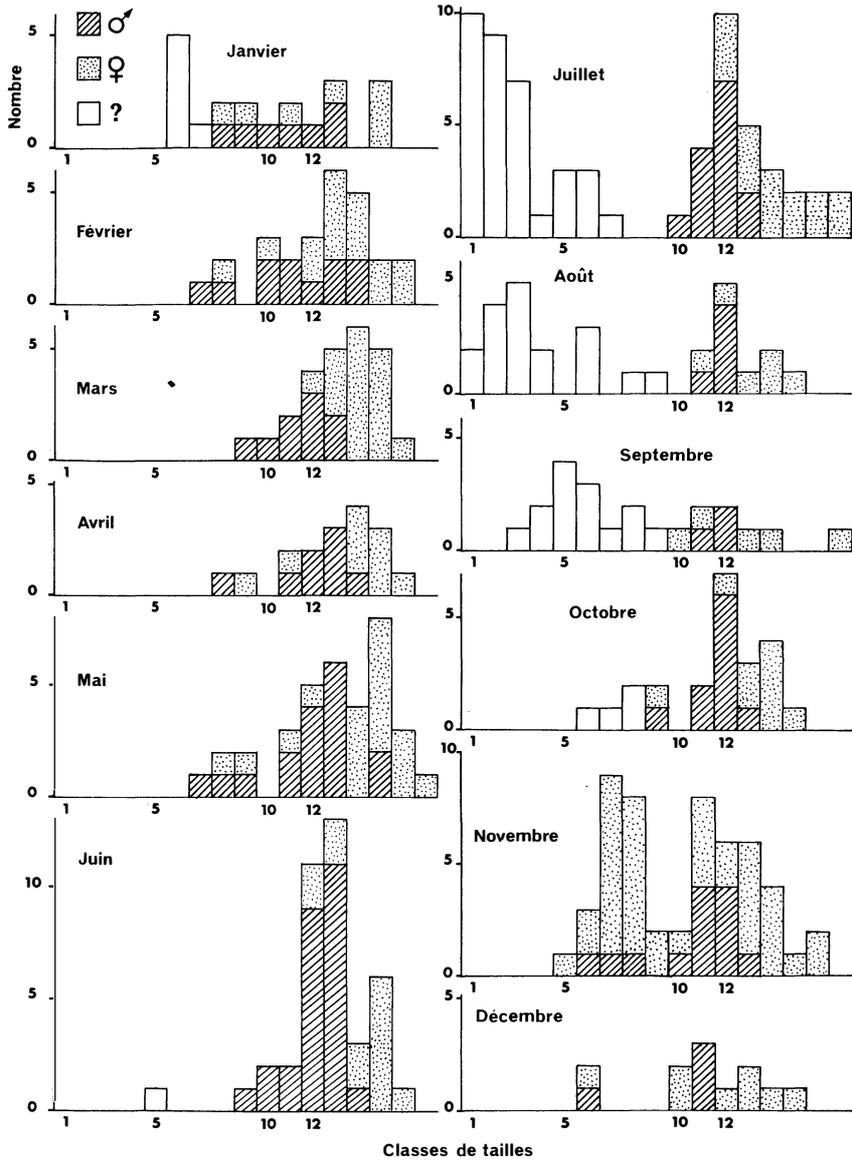


Figure 4. — Variations saisonnières moyennes de la structure démographique de la population de *Ptychadena macarthensis*.

Classes de tailles : 1 \leq 24 mm
 2 = 25-26 mm
 3 = 27-28 mm
 ... etc. de 2 mm en 2 mm
 10 = 41-42 mm (seuil mâles adultes)
 12 = 43-44 mm (seuil femelles adultes)

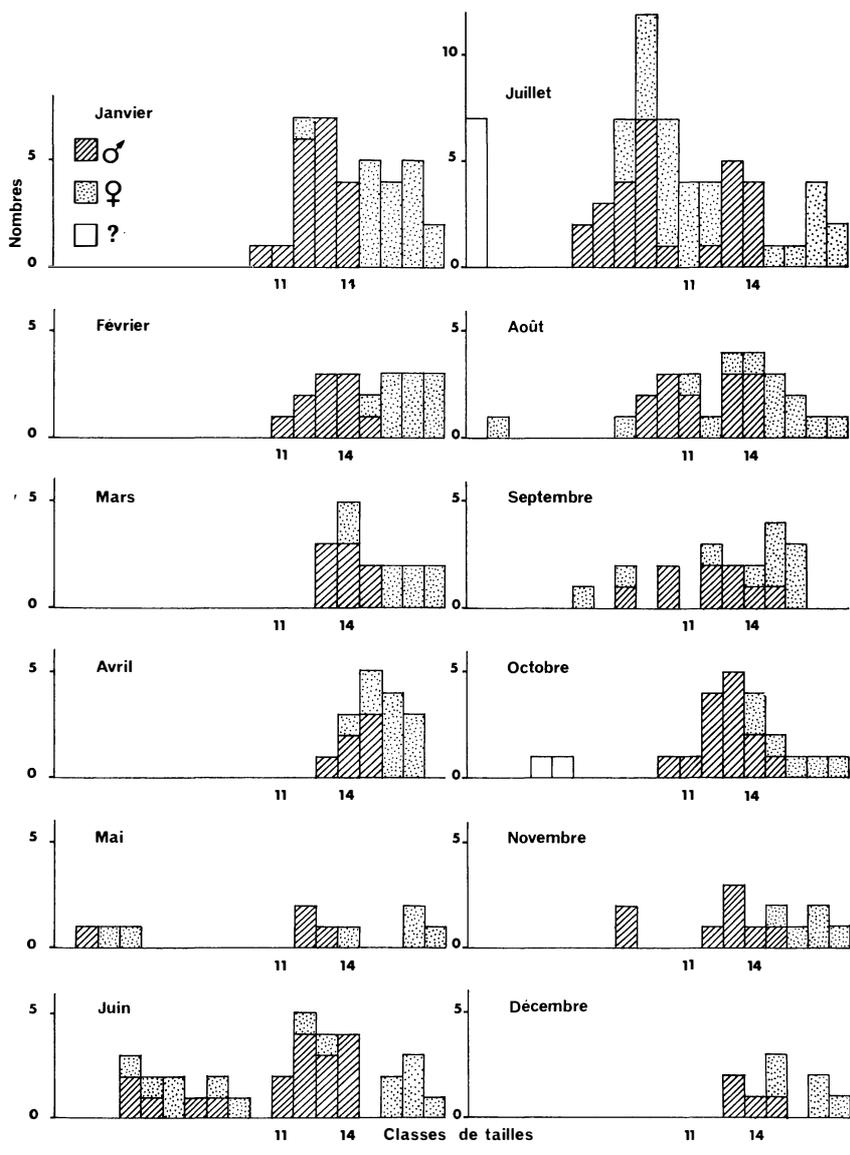


Figure 5. — Variations saisonnières moyennes de la structure démographique de la population de *Ptychadena oxyrhychnus*.

Classes de tailles : $1 \leq 34$ mm, puis de
 2 mm en 2 mm comme figure 4
 11 = 53-54 mm (seuil mâles adultes)
 14 = 59-60 mm (seuil femelles adultes)

Chez *Ptychadena macCarthyensis* on relève :

- l'apparition des jeunes individus (≤ 21 mm) de juin à septembre ;
- la forte proportion des individus immatures entre juillet et janvier ;
- le fait que la population ne comprend pratiquement plus que des adultes dès le début de la saison de reproduction (mars-avril).

Chez *Ptychadena oxyrhynchus* on note :

- l'apparition des jeunes (≤ 26 mm) de mai à juillet ;
- la forte proportion des individus immatures de juin à septembre ;
- que la population est exclusivement composée d'adultes dès les mois de décembre-janvier, c'est-à-dire juste avant le début de la saison de reproduction (février).

La conclusion majeure de ces analyses est que les jeunes produits chaque année atteignent la taille adulte avant la saison de reproduction de l'année suivante, soit 8-9 mois au plus après la métamorphose. Chez *Pt. oxyrhynchus*, pour lequel deux pontes du 19 mars 1976 ont été suivies dans la nature jusqu'à la métamorphose, celle-ci suit la ponte de 3 à 4 semaines.

Variations interannuelles. — Les tableaux II et III, qui donnent pour les années 1965, 1966 et 1967 la structure démographique des échantillons de population récoltés de juillet à novembre pour *Pt. macCarthyensis* et de mai à septembre pour *Pt. oxyrhynchus* (périodes d'apparition des jeunes et de prédominance des immatures), mettent en relief la singularité de l'année 1967, caractérisée par la rareté des jeunes individus. De fait, par suite de la rareté des pluies, l'assèchement rapide des bassins temporaires (petites mares, trous d'eau et même flaques dans le cas de *Pt. oxyrhynchus*) où sont déposées les pontes entraîna cette année-là une mortalité considérable des œufs et des larves (voir Barbault, 1972).

TABLEAU II

Structure démographique des échantillons de population de Ptychadena macCarthyensis récoltés de juillet à novembre en 1965, 1966 et 1967.

Juillet-novembre	Jeunes	Adultes		Jeunes/Adultes	Pluies de décembre à novembre
		♂	♀		
1965	22	9	5	1,6	1 189 mm
1966	49	15	20	1,4	1 557 mm
1967	9	14	10	0,4	854 mm

TABLEAU III

Structure démographique des échantillons de population de Ptychadena oxyrhynchus récoltés de mai à septembre en 1965, 1966 et 1967.

Mai-septembre	Jeunes	Adultes		Jeunes/Adultes	Pluies de octobre à septembre
		♂	♀		
1965	37	19	15	1,1	1 146 mm
1966	22	9	6	1,5	1 633 mm
1967	2	7	10	0,1	871 mm

DISCUSSION

Cycles saisonniers de la reproduction

Le décalage des cycles de reproduction des deux espèces, *Pt. oxyrhynchus* se reproduisant dès les premières pluies de l'année (février-mars), pourrait être en rapport avec l'existence chez *Pt. macCarthyensis* d'une « estivation » de saison sèche (possibilité de s'enfouir dans le sol en janvier et février), absente chez *Pt. oxyrhynchus* (Barbault, 1972). Quoi qu'il en soit, coïncidant largement avec la pleine saison des pluies, le cycle de *Pt. macCarthyensis* préserve cette espèce des risques qu'encourent les œufs et les têtards de *Pt. oxyrhynchus* produits à une époque où les mares s'assèchent vite, les pluies étant rares et imprévisibles en février et mars après un mois de janvier toujours sec. Ainsi la sécheresse des derniers mois de 1966 et de l'année 1967 frappa-t-elle plus durement *Pt. oxyrhynchus* dont la plupart des pontes, déposées dans des flaques d'eau très éphémères, échouèrent totalement.

Ce décalage des périodes de reproduction, qui peut contribuer à l'isolement sexuel des deux espèces, présente sans doute aussi une fonction de séparation écologique si l'on considère les activités de reproduction dans le cadre de la théorie des niches écologiques et que l'on assimile les courbes de la figure 1 à des courbes d'exploitation d'une ressource commune (les sites de ponte et de vie larvaire).

La littérature manque de données précises sur les cycles de reproduction des deux espèces. Toutefois, dans la région de Yaoundé (Cameroun), Amiet (1972) a observé chez *Pt. macCarthyensis* 2 périodes de reproduction correspondant, comme à Lamto, aux deux maximums saisonniers de pluviosité (mai-juin et septembre-octobre).

Dans le travail très détaillé sur l'écologie de la reproduction des Amphibiens du Transvaal, Balinsky (1969) a très justement souligné la nécessité de rechercher, au-delà de la coïncidence

générale entre le cycle de la reproduction des espèces tropicales et le régime des précipitations, les facteurs qui *déclenchent* précisément la reproduction effective — particulièrement dans le cas des espèces à saison de reproduction étalée. Chez *Ptychadena oxyrhynchus* les pontes sont déposées dès les premières fortes pluies — le plus souvent moins de 24 h après. Les choses deviennent ensuite plus complexes, comme chez *Pt. maccarthyensis*, et demandent de plus amples recherches.

Fécondité

L'estimation de l'importance moyenne des pontes n'est qu'un indicateur partiel de la fécondité annuelle des femelles, celles-ci étant vraisemblablement capables de produire plusieurs pontes par an. En l'absence de données précises sur des individus marqués il n'est certes pas possible de le démontrer en toute rigueur. Trois observations paraissent toutefois l'attester :

— les ovaires des femelles prêtes à pondre montrent, à côté des ovocytes mûrs de 1 à 1,3 mm de diamètre et des petits ovocytes translucides de nombreux ovocytes opaques, de 0,4 à 0,7 mm de diamètre, qui pourraient correspondre à une ponte en préparation (Church, 1960, a fait des observations similaires chez *Bufo melanostictus* de Java) ;

— la durée de la saison de reproduction est suffisamment longue, notamment chez *Pt. maccarthyensis*, pour permettre la production de 2 (parfois 3 ?) pontes annuelles ;

— le taux de gravidité moyen élevé pour l'ensemble des femelles adultes récoltées est en faveur d'une telle hypothèse.

Croissance et âge à la maturité

Quoique imprécises à cet égard, les données recueillies permettent de supposer que la maturité sexuelle est atteinte chez les deux espèces en moins de 9 mois après la métamorphose. Ce résultat s'accorde d'ailleurs avec les rares données que l'on possède en ce domaine pour des espèces tropicales (Inger et Greenberg, 1966 ; Brown et Alcalá, 1970 ; Zug *et al.*, 1975).

Dynamique des populations

Les deux populations étudiées se caractérisent par une forte fécondité, une maturité précoce, une mortalité importante des œufs, des larves et des jeunes et une survie adulte élevée. A s'en tenir aux seules caractéristiques démographiques, c'est-à-dire sans invoquer les pressions sélectives qui en seraient les causes, il s'agit là d'une stratégie intermédiaire entre les stratégies de type r et de type K, comparable à celle des Ranidés des pays tempérés (la maturité n'étant plus tardive que parce que la période annuelle de croissance est plus limitée).

S'ajoutant au décalage des périodes de reproduction, le non-recouvrement des spectres de tailles des adultes des deux espèces qui entraîne une différenciation du spectre des proies consommées (voir Barbault, 1974) facilite probablement la coexistence de ces deux espèces.

SUMMARY

The populations of two frogs, *Ptychadena maccarthyensis* and *P. oxyrhynchus*, were studied over a four-year period in the Lamto savanna (Ivory Coast), where the climate is characterized by a dry season lasting from December to February, and a rainy season from March to November.

P. oxyrhynchus breeds from February to May, while *P. maccarthyensis* does not breed before March but can continue to do so until October.

Consideration of size-frequency histograms constructed from sequential samples in the two populations shows that the two species reach sexual maturity 8 to 9 months after metamorphosis, when the females attain a length of 43 mm for *P. maccarthyensis* and 59 mm for *P. oxyrhynchus*. There is very little overlap in adult size, either between sexes or species. Average clutch size is 1333 eggs in *P. maccarthyensis* and 3476 eggs in *P. oxyrhynchus*. The laying of a second clutch of eggs during the year has not been observed. However there is a strong probability that this does in fact occur, particularly in *P. maccarthyensis* which has a long breeding season.

Fecundity is high in the two species studied. The mortality rate is high for eggs and young individuals, especially during dry years. Adult mortality is low.

REMERCIEMENTS

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

R. Barbault tient à exprimer ici ses plus vifs remerciements à M. Roger Vuattoux, Directeur de la Station d'Ecologie tropicale de l'Université d'Abidjan, à M. Jean-Marie Leroux, Régisseur de la Station et à M. Germain Konan Kwassi, collaborateur de tous les jours sur le terrain depuis le début, pour leur aide amicale et dévouée.

BIBLIOGRAPHIE

- AMIET, J.L. (1972). — Notes faunistiques, éthologiques et écologiques sur quelques Amphibiens Anoures du Cameroun. *Ann. Fac. Sc. Cameroun*, 9 : 127-153.
- BALINSKY, B.I. (1969). — The reproductive ecology of Amphibians of the Transvaal highveld. *Zool Africana*, 4 : 37-93.
- BARBAULT, R. (1972). — Les peuplements d'Amphibiens des savanes de Lamto (Côte-d'Ivoire). *Ann. Univ. Abidjan, Sér. E*, 5 : 61-142.

- BARBAULT, R. (1974). — Les peuplements d'Amphibiens et de Reptiles des savanes de Lamto. In : Analyse d'un écosystème tropical humide : la savane de Lamto (Côte-d'Ivoire). Numéro spécial du *Bulletin de liaison des chercheurs de Lamto*, fasc. 4 : 2-37.
- BARBAULT, R. (1974). — Le régime alimentaire des Amphibiens de la savane de Lamto (Côte-d'Ivoire). *Bull. I.F.A.N.*, 36, Sér. A, 4 : 952-972.
- BROWN, W.C. & ALCADA, A.C. (1970). — Population ecology of the frog *Rana erythraea* in southern Negros, Philippines. *Copeia*, 1970 : 611-622.
- CHURCH, G. (1960). — Annual and lunar periodicity in the sexual cycle of the javanese toad, *Bufo melanostictus* Schneider. *Zoologica*, 45 : 181-188.
- INGER, R.F. & GREENBERG, B. (1966). — Ecological and competitive relations among three species of frog (genus *Rana*). *Ecology*, 47 : 746-759.
- LAMOTTE, M. (1959). — Observations écologiques sur les populations naturelles de *Nectophrynoïdes occidentalis* (famille des Bufonidae). *Bull. Biol.*, 93 : 355-413.
- LECORDIER, C. (1974). — Le climat. In : Analyse d'un écosystème tropical humide : la savane de Lamto (Côte-d'Ivoire). Numéro spécial du *Bulletin de liaison des chercheurs de Lamto*, fasc. 1 : 45-103.
- TURNER, F.B. (1962). — The demography of frogs and toads. *Quart. Rev. Biol.*, 37 : 303-314.
- ZUG, G.R., LINDGREN, E & PIPPET, J.R. (1975). — Distribution and ecology of the marine toad, *Bufo marinus* in Papua New Guinea. *Pacific Science*, 29 : 31-50.