

OBSERVATIONS SUR LA REPRODUCTION ET LA DYNAMIQUE DES
POPULATIONS DE QUELQUES ANOURES TROPICAUX
II: *PHRYNOBATRACHUS PLICATUS* (GÜNTHER)

R. BARBAULT & M. TREFAUT RODRIGUES*

ABSTRACT

The population of the ground-dwelling frog *Phrynobatrachus plicatus* (Ranidae) was studied over a four-year period in the gallery forests of Lamto, Ivory Coast. *Phrynobatrachus plicatus* can breed from February to November but much of the effective reproduction, related to the rainy season, occurs generally between March and September.

Early maturity (seven months), high fecundity (two to three clutches of one thousand nine hundred eggs each during one breeding season), low longevity (the mean life expectancy of adults is about six months) characterize the life history of this species.

RESUME

La population du Ranidé terricole *Phrynobatrachus plicatus* des forêts galerie de Lamto (Côte d'Ivoire) a été étudiée pendant quatre années consécutives. La reproduction s'étale de février à novembre avec un maximum compris habituellement entre mars et septembre, c'est-à-dire pendant la saison des pluies.

La stratégie démographique de cette population est caractérisée par une maturité sexuelle précoce (sept mois), une forte fécondité (deux à trois pontes de mille neuf cents oeufs par femelle et par an) et une faible longévité (l'espérance moyenne de vie des adultes est de l'ordre de six mois).

* Laboratoire de Zoologie, Ecole Normale Supérieure; 46, rue d'Ulm; 75230 Paris-Cedex 05, France.

INTRODUCTION

Les données concernant la démographie des Anoures tropicaux sont encore trop rares (TURNER, 1962; BARBAULT et TREFAUT RODRIGUES, 1978). Les seules contributions importantes dans ce domaine sont, à notre connaissance, celle de LAMOTTE (1959) sur le petit Bufonidé vivipare du Mont Nimba, *Hectophrynoïdes occidentalis*, et celle de BROWN et ALCALA (1970) sur un Ranidé des Philippines, *Rana erythraea*.

Aussi nous a-t-il paru intéressant de publier les données -aussi incomplètes et parfois imprécises fussent-elles- dont nous disposions sur la dynamique des populations des principaux Amphibiens de la région de Lamto (Côte d'Ivoire, 6°13'N et 5°2'W). Après l'étude consacrée à deux grandes espèces savanicoles, *Ptychadena macCarthyensis* et *Ptychadena oxyrhynchus* (BARBAULT et TREFAUT RODRIGUES, 1978) le présent article concerne une espèce strictement forestière. *Phrynobatrachus plicatus* (GUNTHER) est un Ranidé terricole de taille moyenne qui ne se rend à l'eau que pour pondre. Les forêts galeries où il a été étudié jouissent du même climat général que la savane, caractérisé par l'alternance d'une saison sèche -de décembre à février- et d'une saison humide -de mars à novembre- (Tabl. I). Toutefois, assez tranché en savane où le feu accentue la sécheresse en supprimant le tapis végétal

J.	F.	M.	A.	M.	J.	J.	A.	S.	O.	N.	D.	An
7	66	146	155	172	211	139	63	121	82	73	49	1284

Tabl. I : Les précipitations mensuelles moyennes (en mm) à Lamto pendant la période d'étude (1964-1968).

protecteur, ce contraste saisonnier s'atténue en forêt : le régime thermique - nycthéral aussi bien que saisonnier - y montre des variations plus modérées qu'en savane et l'humidité relative y est toujours plus élevée (voir BARBAULT, 1974).

L'échantillonnage.

Les échantillons de populations analysés dans ce travail ont été récoltés entre 8 h. et 12 h. dans les galeries forestières du Bandama et du Marigot Salé, à proximité de la station d'Ecologie Tropicale de l'Université d'Abidjan, de août 1964 à octobre 1965 puis de juillet 1966 à juin 1968 (voir BARBAULT, 1972).

Les récolteurs ramassaient tous les Amphibiens rencontrés à la surface du sol, à proximité ou non des flaques, mares ou laisses d'eau où ils se reproduisent. La méthode ne permet pas d'évaluer la densité des populations ainsi échantillonnées. Il est toutefois possible de calculer des indices d'abondance, effectifs récoltés pour un effort de chasse constant (nombre récolté par jour et par homme), dont les variations traduisent, dans une certaine mesure, les fluctuations d'abondance de l'espèce considérée. Dans une certaine mesure seulement en effet car l'indice d'abondance ne dépend pas que de la densité de l'espèce étudiée (ou de son seul niveau d'activité) mais aussi de la densité et du niveau d'activité des autres espèces. Les variations d'un tel indice d'abondance demandent donc une interprétation prudente, raisonnable seulement au niveau global des fluctuations saisonnières et interannuelles - mais dans ce cas les variations importantes et prolongées qui peuvent être enregistrées ne manquent pas d'être très significatives. Leur amplitude, certes, sera toujours vraisemblablement sous-estimée. En effet, le nombre d'individus récoltés lorsque les Amphibiens pullulent est limité par le temps consacré à les capturer : sur une surface explorée déterminée on ne capture qu'une fraction du peuplement présent tandis que lorsque les Amphibiens sont rares tous les individus observés sont récoltés.

Analyse démographique.

La longueur museau-fente cloacale des individus capturés a été mesurée au mm près. Le sexe est déterminé soit par examen externe (plis des sacs vocaux visibles chez les mâles adultes, dont la gorge est fortement pigmentée de marron noir) soit par dissection. Ont été considérées comme gravides les femelles porteuses d'ovocytes pigmentés d'un diamètre égal ou supérieur, en moyenne (pour trente mesures effectuées

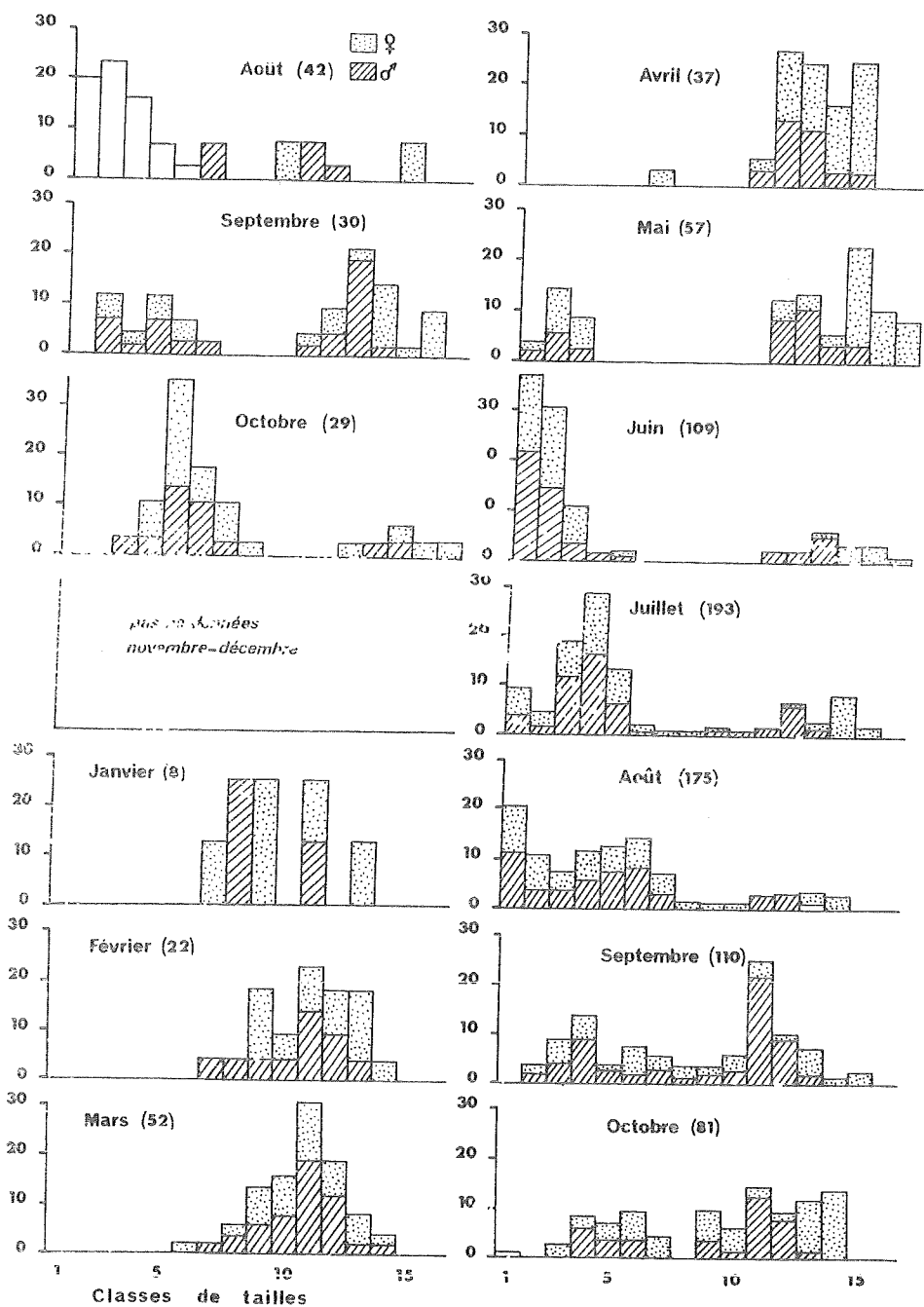


Fig. 1 : Structure démographique de la population de *Phrynobatrachus plicatus* d'août 1964 à octobre 1965.
 L'effectif considéré figure au-dessus de chaque histogramme.
 Classes de tailles : 1 \leq 10 mm, 2 = 11-12 mm, 3 = 13-14 mm ... ;
 10 = 27-28 mm ... 16 \geq 39 mm.

au micromètre oculaire), à 0,7 mm (sur deux observations de ponte effective, la taille des oeufs allait de 0,7 à 0,9 mm).

Pour l'étude de la taille des pontes, estimée à partir du dénombrement des ovocytes pigmentés de femelles gravides, les ovaires sont prélevés et pesés. La moitié environ de cette masse est pesée puis étalée sous binoculaire pour dénombrer les ovocytes mûrs dont trente, pris au hasard, sont mesurés. Une simple règle de trois donne une estimation du nombre total d'ovocytes mûrs produits par les deux ovaires.

RESULTATS

Cinétique démographique de la population en 1964-1965.

La structure démographique des échantillons récoltés de août 1964 à octobre 1965 est représentée dans la figure 1. L'évolution saisonnière de celle-ci peut, schématiquement, être résumée comme suit :

- en août, septembre et octobre 1964 la population comprend deux cohortes assez nettement distinctes, les jeunes métamorphosés dans l'année et les adultes;
- à partir de janvier et jusqu'en avril inclus la population a une structure unimodale et ne comprend plus que des adultes en avril;
- apparaît en mai 1965 une nouvelle cohorte que grossissent encore en juin, juillet et août des afflux de nouveaux métamorphosés.

De ce schéma général on peut dégager d'intéressantes conclusions quant à la *cinétique démographique* de cette espèce :

- 1 - la saison de reproduction coïncide avec la saison humide (mars-septembre);
- 2 - la maturité sexuelle est atteinte dès la saison des pluies qui suit celle de la naissance;
- 3 - la majeure partie des adultes ne survivent pas à une deuxième saison de reproduction.

Les fluctuations interannuelles.

La densité des populations et leur structure démographique varient non seulement au cours des saisons, à l'intérieur d'une même année, mais aussi d'une année à l'autre, en raison des variations du régime des pluies. Ainsi, lors du cycle 1966-67, caractérisé par une longue sécheresse, constate-t-on (Tabl. II) l'échec de la reproduction en 1967, par

	1965			1967		
	Imm.	Adultes		Imm.	Adultes	
		♂	♀		♂	♀
Effectifs récoltés	258	43	58	2	13	18
Indices d'abondance	2.63	1.03		0.06	1.00	
Rapport Imm. / Adultes	2.55			0.06		

Tabl. II : Structure démographique moyenne des populations de *Phrynobatrachus plicatus* en mai-juin-juillet 1965 et 1967.

suite de l'assèchement ou de la non-alimentation des bassins de reproduction : en mai-juin-juillet, période d'abondance des jeunes, le rapport du nombre d'immatures au nombre d'adultes est, en 1967, de 0.06 contre 2.55 en 1965. De ce fait la densité de la population devint très faible à la fin de l'année 1967 - l'indice d'abondance passant de 5 en septembre-octobre 1965 à 1 en octobre-novembre 1967 (Fig. 2)-. L'écart entre les densités réelles fut évidemment plus accusé encore (voir discussion de l'indice d'abondance dans le paragraphe "Méthodes").

Croissance et âge à la maturité.

En août 1964 apparaît dans la population de *Phrynobatrachus plicatus* une cohorte assez homogène composée principalement de jeunes métamorphosés en juin et juillet (d'après les observations faites durant la deuxième quinzaine de juillet). Il n'y eût pas, les mois suivants, de nouvelles vagues de métamorphosés, de telle sorte que nous avons trouvé là l'opportunité de suivre *in natura* la croissance de jeunes *Ph. plicatus* en analysant simplement les variations chronologiques, depuis août 1964 jusqu'en juillet 1965, de la taille moyenne des mâles et des femelles attribués à cette cohorte (Fig. 3).

Il ressort de cette analyse que les mâles et femelles métamorphosés en juin ou juillet 1964 atteignirent en moyenne la taille adulte

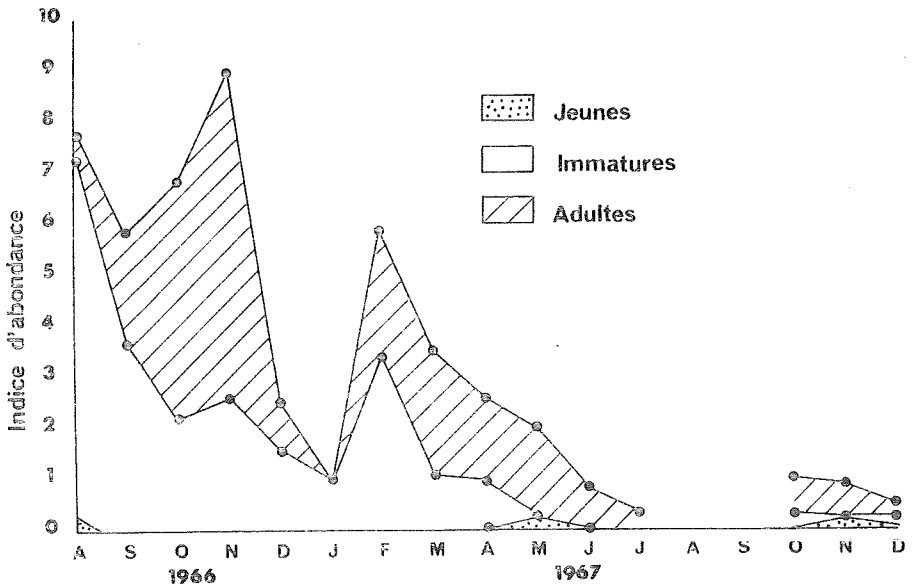
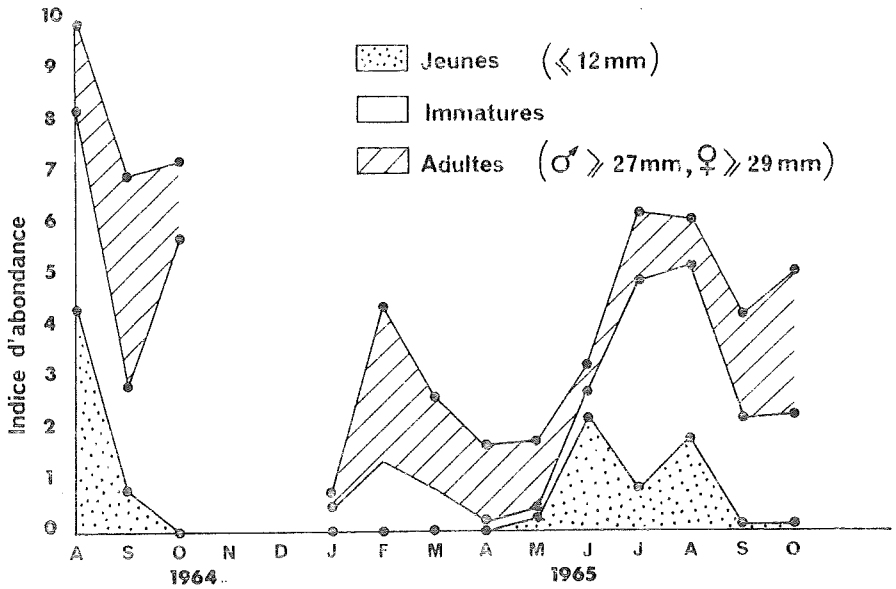


Fig. 2 : Variations saisonnières de l'indice d'abondance (nombre d'individus récoltés par homme et par jour) en 1964-1965 et 1966-1967.

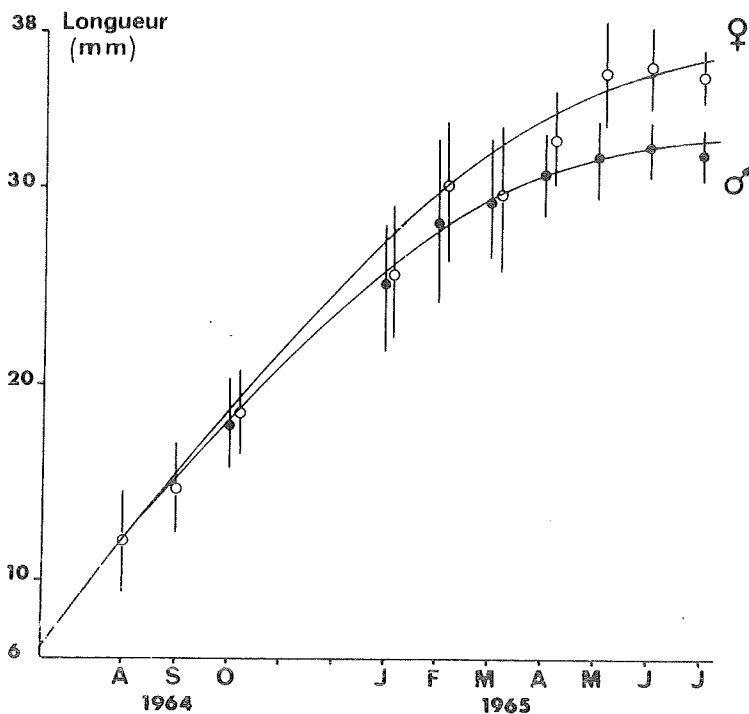


Fig. 3 : Croissance moyenne des individus de la cohorte de jeunes d'août 1964. L'erreur standard à la moyenne est figurée par les traits verticaux.

(respectivement 27 et 29 mm) dès le mois de février 1965, soit en sept à huit mois - ce qui leur permet de se reproduire dès la première saison des pluies qui suit celle de leur naissance-.

Estimation de la durée de vie des adultes.

Au long du cycle saisonnier 1964-1965 (climatiquement "normal") la somme des indices d'abondance mensuels d'adultes fut de 22,7 (11.6 mâles et 11.1 femelles).

D'après les courbes de croissance moyenne données dans la figure 3 on a défini une catégorie "subadulte" qui correspond en moyenne à une tranche d'âge de 1 mois précédant juste l'accession à la maturité : ce sont les mâles de 24 à 26 mm et les femelles de 26 à 28 mm. L'abondance totale de ces subadultes, pour le cycle 1964-1965, est de 3,9. Cela veut dire que le recrutement de nouveaux adultes fut, sur l'ensemble de cette période, proche de cette valeur. Si l'on admet qu'il y eut

simple renouvellement de la population adulte, hypothèse plausible cette année-là, on peut estimer approximativement la durée de vie moyenne des adultes en mois par le rapport 22.7 / 3.9, soit 5.8 mois. Quoique grossière, cette évaluation permet d'affirmer que peu d'adultes vivent assez longtemps pour participer à deux saisons de reproduction successives.

Cycle saisonnier de la reproduction.

Les femelles sont capables de se reproduire (gravides) à partir d'une longueur museau-fente cloacale de 29 mm.

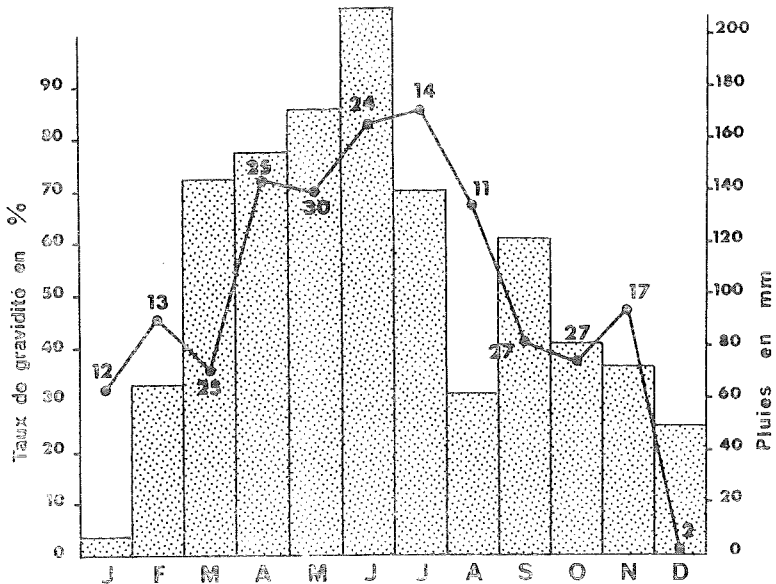


Fig. 4 : Variations saisonnières du taux de gravidité des femelles de *Phrynobatrachus plicatus* adultes (>30 mm). L'effectif total considéré figure près de chaque point.

Les variations saisonnières du taux de gravidité (rapport du nombre de femelles gravides au nombre total de femelles adultes examinées) montrent (Fig. 4) que le cycle saisonnier de la reproduction de cette espèce coïncide assez étroitement avec la saison humide, quoique certaines femelles soient aptes à se reproduire à tout moment. Il faut noter aussi que les taux de gravidité plus faibles enregistrés en janvier, février et mars, ainsi qu'en septembre et octobre, sont en grande partie imputables à la forte proportion de jeunes (petites) femelles

dans l'échantillon. En bref, il semble que les femelles pleinement adultes soient constamment prêtes à la reproduction, bien que le régime des pluies tende par ailleurs à limiter généralement la reproduction effective (pontes) à la période mars-septembre, les jeunes apparaissant d'avril à octobre.

Fécondité.

Mesurée par le nombre d'ovocytes mûrs présents chez les femelles gravides la taille des pontes est, en moyenne, de 1953 oeufs (70 mesures; erreur standard = 855). Elle croît avec la longueur des femelles, quoique de larges variations individuelles soient observées chez des femelles de même taille.

Il ne semble pas y avoir de variations saisonnières significatives de la taille des pontes, hormis celles qu'entraînent les différences de taille des femelles (Tabl. III).

	J.	F.	M.	A.	M.	J.	J.	S.	O.	N.	Année
Eff.	4	3	13	9	10	7	7	6	4	7	70
\bar{P}	1803	1820	1055	1456	2250	2207	1925	2321	3726	1497	1953
σ	826	211	574	486	897	868	572	1121	352	496	855
\bar{L} mm	35.0	34.0	33.7	34.0	35.8	36.3	35.3	36.0	36.0	34.7	35.0

Tabl. III : Variations saisonnières de la taille moyenne des pontes (\bar{P}) chez *Phrynobatrachus plicatus*.
La longueur moyenne (\bar{L}) des femelles considérées figure dans la dernière ligne du tableau.

La taille moyenne des pontes ne traduit pas complètement la fécondité des femelles si celles-ci produisent plusieurs pontes successives dans la même saison. Ce serait ici le cas, comme l'indiquent les trois constatations suivantes :

- les ovaires des femelles gravides renferment, à côté des ovocytes mûrs de 0,7 à 0,8 mm de diamètre et des petits ovocytes translucides, de nombreux ovocytes opaques, de 0,4 à 0,5 mm de diamètre, qui correspondraient à une ponte en préparation;

- la saison de reproduction est suffisamment longue pour permettre la production de plusieurs pontes annuelles;
- pendant la pleine saison de reproduction le taux de gravidité des femelles adultes est très élevé (0,69 en moyenne entre avril et septembre).

Il est donc hautement probable que les femelles sont capables de produire deux, voire trois pontes si les pluies sont favorables, au long de leur courte vie adulte qui coïncide avec la saison de reproduction. En revanche, peu survivent assez longtemps pour participer à une seconde saison de reproduction.

CONCLUSIONS

Phrynobatrachus plicatus est, à Lamto, une espèce à cycle saisonnier de reproduction très étalé, croissance rapide, maturité précoce (sept mois), fécondité élevée (deux à trois pontes annuelles de mille neuf cents oeufs chacune) et espérance de vie adulte faible (six mois). Peu de femelles vivent assez longtemps pour participer à deux saisons de reproductions.

Du fait de telles caractéristiques démographiques la densité des populations peut croître très rapidement et très largement quand les conditions climatiques (pluies) sont favorables ou, à l'inverse, s'effondrer tout aussi vite lorsqu'une sécheresse persistante condamne pontes et larves comme ce fut le cas en 1967. On reconnaît ici les traits d'une stratégie démographique de type r qui paraît très largement partagée par les petits Amphibiens et Lézards terricoles des forêts et savanes de Lamto (voir BARBAULT, 1976 et BARBAULT et TREFAUT RODRIGUES, 1978b). L'évolution d'une telle stratégie répond vraisemblablement ici à deux pressions sélectives distinctes : l'instabilité des bassins temporaires où sont déposés les oeufs et la forte pression de prédation qui s'exerce sur jeunes et adultes. Cette hypothèse sera discutée ultérieurement, lorsque l'ensemble des résultats obtenus pour les diverses espèces étudiées aura été analysé.

REMERCIEMENTS

Ce travail a bénéficié d'une aide financière du C.N.R.S. dans le cadre du contrat d'ATP Dynamique des populations n° 1894.

R. BARBAULT tient à exprimer ici ses plus vifs remerciements à Monsieur Roger VUATTOUX, Directeur de la Station d'Ecologie Tropicale de l'Université d'Abidjan, à Monsieur Jean-Marie LEROUX, régisseur de la station, et à Monsieur Germain KONAN KWASSI, collaborateur de tous les jours sur le terrain, pour leur aide amicale et dévouée.

BIBLIOGRAPHIE

- 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. Ecologie comparée des Lézards *Mabuya blandingi* (Hallowell) et *Panaspis kitsoni* (Boulenger) dans les forêts de Lamto (Côte d'Ivoire). *La Terre et la Vie*, 28 : 272-295.
- BARBAULT, R., 1976. Population dynamics and reproductive patterns of three african skinks. *Copeia*, 1976 : 483-490.
- BARBAULT, R. & TREFAUT RODRIGUES, M., 1978. Observations sur la reproduction et la dynamique des populations de quelques Anoures tropicaux. I : *Ptychadena macCarthyensis* et *Ptychadena oxyrhynchus*. *Oecologia*, sous presse.
- BARBAULT, R. & TREFAUT RODRIGUES, M., 1978. Observations sur la reproduction et la dynamique des populations de quelques Anoures tropicaux. III : *Phrynobatrachus accraensis* et *Phrynobatrachus calcaratus*. A paraître.
- BROWN, W.C. & ALCALA, A.C., 1970. Population ecology of the frog *Rana erythraea* in southern Negros, Philippines. *Copeia*, 1970 : 611-622.
- LAMOTTE, M., 1959. Observations écologiques sur les populations naturelles de *Nectophrynoides occidentalis* (fam. Bufonidae). *Bull. Biol.* 93 : 355-413.
- TURNER, F.B., 1962. The demography of frogs and toads. *Quart. Rev. Biol.* 37 : 303-314.