

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE BIOLOGIQUE DE QUELQUES BATRACIENS DE MADAGASCAR

par Marguerite RAZARIELISOA

Les résultats exposés dans ma thèse concernent l'écologie et la biologie de la reproduction et du développement d'une vingtaine d'espèces de batraciens de Madagascar.

I. ÉCOLOGIE

Par leur écologie et leur biologie, les vingt et une espèces d'Anoures étudiées, parmi lesquelles vingt sont endémiques, me paraissent représentatives de la faune batrachologique malgache. Elles appartiennent aux trois familles (Ranidae, Rhacophoridae, Microhylidae) et aux principaux genres reconnus par GUIBE (1978).

Treize stations ont été visitées régulièrement s'étageant depuis le niveau de la mer (Tampolo, Pangalana) jusqu'à 2 000 mètres d'altitude (Ankaratra). Un large éventail de microclimats a été caractérisé par leurs facteurs écologiques. Des prospections effectuées dans d'autres régions de la Grande Ile ont fourni des éléments de comparaison intéressants. On peut opposer trois grands ensembles de biotopes: les biotopes aquatiques (eaux calmes et eaux courantes) les biotopes terrestres superficiels ou souterrains et les biotopes épigés ou aériens constitués par les plantes à phytothelmes.

L'étude écologique m'a permis de mettre en évidence les principales radiations adaptatives de ces batraciens considérés, ici, dans l'ensemble de leur cycle biologique.

Chez les adultes de Mantellinae les *Mantidactylus* sont semi-aquatiques, les *Mantella* terrestres et les *Gephyromantis* exclusivement arboricoles. Chez Microhylidae, les *Dyscophus* sont aquatico-terrestres, *Plethodontohyla tuberata* est terrestre et *Pl. notostica* arboricole. Dans ces deux groupes l'affranchissement du milieu aquatique a ainsi suivi deux voies parallèles. L'analyse du comportement fouisseur m'a conduit à souligner son importance chez les espèces ayant abandonné le milieu aquatique. Certains Microhylidae fouisseurs ont pu occuper des régions à climats très contrastés: *Pseudohemius pustulosus* vit en altitude (climat frais), *P. granulatus* se rencontre sur la côte occidentale, à climat semi-aride. Quelques Cophylinae des régions humides orientales sont devenus

arboricoles (*Platypelis tuberifera*, *Pi. notosticta*, *Paracophyla tuberculata*), ayant conservé le caractère lucifuge de la famille, ils vivent enfoncés entre les gaines foliaires de *Ravenala madagascariensis* (Musacées). Les ressources du milieu forestier sont exploitées de diverses manières par les espèces arboricoles. Les végétaux sont utilisés comme lieu de chasse par les Rhacophores, comme refuges temporaires ou permanents par *Heterixalus tricolor*, comme sites de reproduction par *Gephyromantis liber* et quelques Cophylinae.

Chez les têtards, j'ai étudié, d'une part, l'adaptation des Mantidactyles d'altitude à la nature et à la température de l'eau ainsi qu'à la nature du substrat. D'autre part, j'ai précisé les caractères adaptatifs des larves de *Mantella aurantiaca* et de *Plethodontohyla tuberala* à des milieux terrestres, de *Gephyromantis pulcher*, de *Pi. notosticta* et d'autres Cophylinae à des milieux arboricoles.

Divers problèmes se rapportant au rythme d'activité saisonnier ont été abordés: vie ralentie, intermittente ou prolongée (*Ptychadena madagascariensis*, *M. aurantica*); « hibernation » (*Pseudohemisus pustulosus*, *Pi. tuberala*); estivation (*Dyscophus antongili*). La variation du cycle nyctéméral a été suivie chez des espèces diurnes telles *M. aurantiaca*, *Gephyromantis pulcher*, ou crépusculaires et nocturnes comme *Pt. mascareniensis*, *Heterixalus tricolor*, *Rhacophorus goudoti*. Par l'analyse de films j'ai montré que le mimétisme, soit par leurs attitudes, soit par leur coloration cryptique, permet à ces animaux de se soustraire aux prédateurs ou, encore, de mieux guetter leurs proies.

L'occupation temporelle et spatiale des écosystèmes par les Batraciens s'organise, ainsi, de façon remarquablement diversifiée.

II. BIOLOGIE DE LA REPRODUCTION ET DU DÉVELOPPEMENT

Divers aspects du comportement reproducteur ont été étudiés.

Dans un milieu ouvert, les rassemblements monospécifiques de *Pt. mascareniensis* ont des vocalisations collectives remarquables par la richesse du répertoire dont les signaux ont la même fréquence dominante. En revanche, dans un milieu fermé, l'environnement sonore est marqué par l'émergence des appels des différentes espèces: *Rhacophorus* sp., *Mantidactylus betsileanus*, *Gephyromantis liber*, caractérisés par des fréquences dominantes différentes.

La distribution des pontes dans l'espace et dans le temps permet la présence simultanée ou alternative de plusieurs espèces dans un même site de reproduction et son utilisation maximale: pontes aquatiques de *Pt. mascareniensis* et des Mantidactyles, pontes terrestres de *M. aurantica* ou de *Pi. tuberala*, pontes aériennes de *Gephyromantis liber*.

Par l'étude histologique, un parallélisme entre la structure des gonades et les rythmes reproducteurs a été mis en évidence, en relation avec les régimes climatiques des différentes régions. Chez les espèces à ponte.

unique (*M. aurantiaca*, *P. pustulosus*), les coupes d'ovaires présentent une seule génération de follicules ovocytaires mûrs. Chez les espèces à ponte à ponte multiple, étalée au cours de la saison pluvieuse (*Pt. mascarenien-sis*, *G. pulcher*), une génération de follicules mûrs coexiste avec une ou plusieurs générations de follicules en périvitello-genèse.

Les modalités de l'embryogenèse ont été suivies dans la nature et parallèlement au laboratoire. Liées à la richesse de l'œuf en vitellus et à la résorption plus ou moins tardive de cette réserve, elles se ramènent à trois types : type *Ptychadena* (résorption au moment de l'éclosion), type *Mantella* (résorption quelque temps après l'éclosion), type Cophylinae (résorption après la métamorphose). Cette résorption plus ou moins tardive du vitellus est en rapport avec les adaptations écologiques des têtards.

Les particularités morphologiques des formes larvaires au cours de leur développement ont été précisées. Outre les caractères propres au genre ou à la famille, certains traits morphologiques peuvent être considérés comme des caractères adaptatifs à des modes de vie variés. L'appareil buccal de *Mantidactylus lugubris*, en forme de ventouse, lui permet de se fixer aux rochers et favorise la vie banthique en eaux vives. Celui de *M. brevipalmatus*, étalé en éventail, devient un organe de flottaison en relation avec une vie pélagique. Le têtard de *Gephyromantis pulcher* se fixe aux feuilles lisses de *Pandanus dauphinensis* par son appareil buccal en ventouse et peut mener ainsi une vie larvaire arboricole « amphibie ».

J'ai cherché aussi à identifier les différents types de métamorphoses chez les espèces étudiées : celle de *Pt. mascarenien-sis* ou de *M. aurantiaca* rappelle les séquences d'une métamorphose de type standard. Celle des Cophylinae représente une variante du développement de type direct. Des tableaux résumant les principales étapes du développement. Des cas de métamorphoses retardée, ne s'effectuant qu'au cours de la saison suivante, ont été observés chez des espèces qui vivent dans les eaux fraîches de montagne (*M. brevipalmatus*).

Le schéma classique du cycle évolutif d'un Amphibien Anoure habituellement défini par la formule « têtard aquatique et adulte terrestre » ne concerne donc qu'un nombre limité de Batraciens malgaches. Les types de développement rencontrés ont été classés en huit catégories selon l'adaptation de la vie larvaire aux facteurs écologiques et celle des cycles biologiques à des milieux variés, ces cycles pouvant s'effectuer soit dans plusieurs milieux différents soit dans un seul milieu. Le diagramme comparatif obtenu illustre les modalités d'occupation de l'espace par les différentes espèces en dégagant les tendances à l'affranchissement du milieu aquatique ; il révèle, en outre, les stratégies mises en jeu pour la reproduction et pour le développement. Les exemples évolutifs rencontrés dans la faune batrachologique malgache sont particulièrement suggestifs. Ils expriment les tentatives à l'occupation progressive de nombreuses niches écologiques vides dans une nature où, parmi tous les Vertébrés, le monde herpétologique est d'une extraordinaire richesse spécifique.

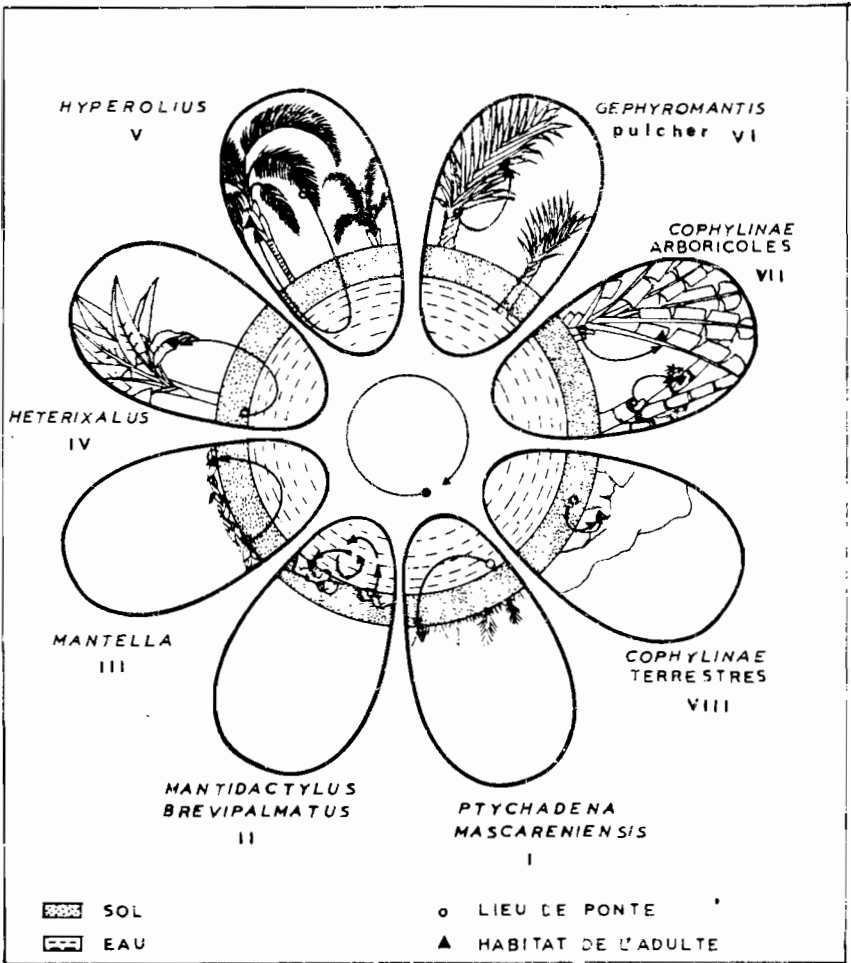


Fig 49 DIAGRAMME COMPARATIF
DES DIFFERENTS TYPES DE DEVELOPPEMENT

Les caractéristiques biologiques ainsi dégagées permettent d'expliquer la diversité des Batraciens malgaches — qui appartiennent tous au seul groupe des Anoures Firmisternes — à partir d'un nombre limité de radiations adaptatives. Elles nous ont aussi conduit à rejeter la proposition d'inclure le genre *Gephyromantis* dans le genre *Manidactylus* et permis de réfuter la mise en synonymie de *Gephyromantis pulcher* et de *Gephyromantis liber*.

Le destin fragile des batraciens malgaches remarquables par leur endémisme et leurs spécialisations, mérite de retenir l'attention.

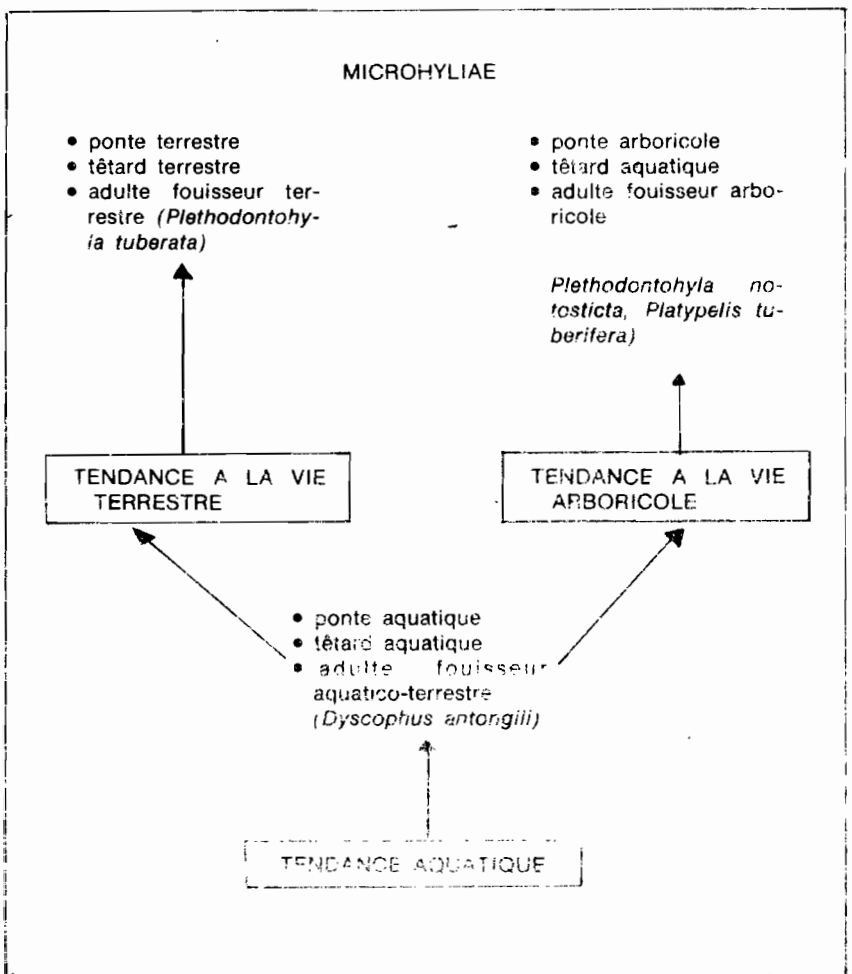


Tableau 26 Tendances adaptatives chez les Microhylidae malgaches.

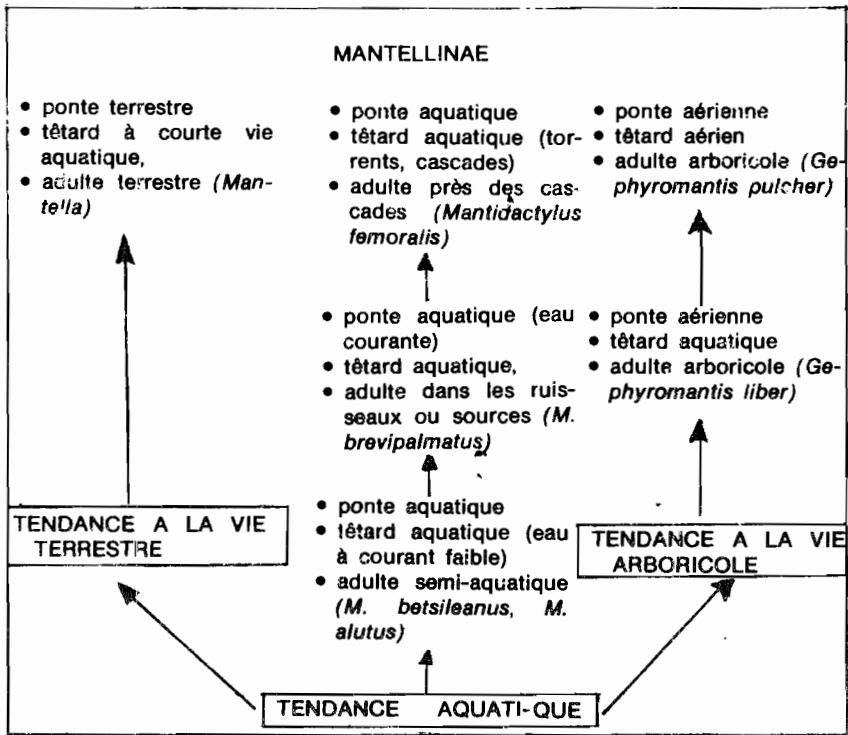


Tableau 27: Tendances adaptatives chez les Mantellinae.

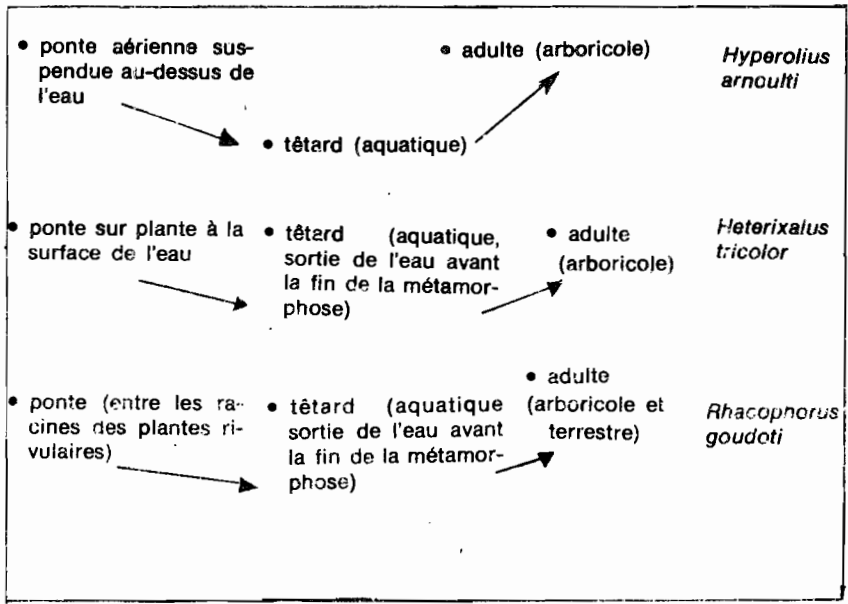


Tableau 27 bis: Adaptation des cycles à la vie arboricole chez les Rhacophoniae et les Hyperoliinae.

Tableau 29: Différents types de développement

PREMIÈRE TENDANCE	
Cycle dans deux milieux, cycle classique	
Type I. <i>Ptychadena mascareniensis</i> : ponte et têtard aquatique	
<i>Mantidactylus betsileanus</i> : adulte semi-aquatique ou terrestre.	
DEUXIÈME TENDANCE	
Cycle dans deux milieux mais phase aquatique prolongée	
Type II. <i>Mantidactylus brevipalmatus</i> ponte aquatique, têtard à phase aquatique prolongée, adulte semi-aquatique.	
TROISIÈME TENDANCE	
Cycle dans deux milieux mais raccourcissement de la phase aquatique. Plusieurs possibilités	
Type III. <i>Mantella aurantiaca</i>	ponte et éclosion terrestre ; têtard terrestre puis aquatique, adulte terrestre ;
Type IV. <i>Heterixalus tricolor</i>	ponte aquatique, têtard aquatique mais sortie de l'eau avant la métamorphose complète ; adulte arboricole.
Type V. <i>Hyperolus arnouliti</i>	ponte aérienne et éclosion aérienne ;
<i>Gephyromantis liber</i>	têtard aquatique, adulte arboricole.
QUATRIÈME TENDANCE	
Cycle avec réduction plus ou moins poussée ou même suppression de la phase aquatique en eau libre. Plusieurs cas	
Type VI. <i>Gephyromantis pulcher</i>	ponte aérienne, têtard aérien (feuilles de <i>Pandanus</i>), adulte arboricole.
Type VII. <i>Plethodontohyla notosticta</i>	ponte et têtard entre les gaines foliaires de <i>Ravenala</i> adulte « fouisseur arboricole ».
Type VIII. <i>Plethodontohyla tuberata</i>	ponte et têtard dans un trou du sol, adulte terrestre.