

REPRODUCTION, DÉVELOPPEMENT EMBRYONNAIRE ET POST-EMBRYONNAIRE DE *PTYCHADENA MASCARENIENSIS* D. ET B. (ANOURA, RANIDAE) A MADAGASCAR

par Marguerite RAZARIHELISOA

RÉSUMÉ

Diverses particularités du comportement et de la biologie de *Ptychadena mascareniensis* dans la région maigache sont étudiées: vie ralentie intermittente en relation avec les conditions climatiques; dispersion des individus au début de la saison pluvieuse suivie de rassemblements de reproduction accompagnés de vocalisations collectives très caractéristiques. Les différents signaux enregistrés au cours de la nuit ont été analysés au sonographe KAY.

Ptychadena mascareniensis montre un bel exemple de développement de type *Rana*: ponte aquatique, embryogenèse classique (étudiée ici pour la première fois chez cette espèce), croissance du têtard et métamorphose normales. Le cycle biologique de l'espèce est celui de beaucoup d'Anoures: une phase adulte terrestre entrecoupée de période de reproduction dans l'eau et une phase larvaire entièrement aquatique. Les *Ptychadena* à différents stades de développement représentent dans les biotopes aquatiques (marécages, rizières à Madagascar un élément important de la faune des Vertébrés.

Les caractères biologiques envisagés tendent à souligner l'adaptabilité très large de *Ptychadena mascareniensis*, espèce très ubiquiste répandue dans l'hémisphère Sud.

SUMMARY

Rana mascareniensis Dum. et Bib. fut décrite des Iles Seychelles et Mascareignes par DUMÉRIL et BIBRON (1842). LAURENT (1946 et 1954) puis GUIBÉ et LAMOTTE (1957) ont rattaché le groupe *mascareniensis* au genre *Ptychoaena*. Selon LAMOTTE (1967) la forme de Madagascar doit conserver l'appellation *Ptychadena mascareniensis mascareniensis*. GUIBÉ (1978) utilise la dénomination *Pt. mascareniensis*.

La présente étude sur l'embryogenèse de *Pt. mascareniensis* de la région maigache est, à ma connaissance, la première effectuée chez cette espèce

pourtant si répandue dans l'hémisphère Sud. C'est un bel exemple de développement standard chez les Anoures et constitue les éléments de base pour une étude comparative.

La connaissance des différents stades et l'évolution du cycle biologique ainsi que le rythme d'activité saisonnier permet d'avoir une vue d'ensemble sur la biologie de ce batracien.

Dans de nombreux biotopes aquatiques d'eau calme de la Grande Ile, cette espèce représente un élément caractéristique de la faune des Vertébrés et joue un rôle non négligeable dans l'équilibre de ces écosystèmes. Dans les niches écologiques où elle est présente, *Pt. mascareniensis* est abondante (ponte, têtard, adulte) et intervient largement dans la chaîne alimentaire. L'adulte se nourrit d'insectes divers, le têtard est fouisseur et omnivore. En revanche, de nombreuses espèces carnivores figurent parmi ses ennemis : des crustacés, des poissons, des reptiles, des oiseaux, des mammifères.

En écologie, c'est un matériel de choix pour l'étude des populations (dynamique des populations, stratégies cénotiques et stratégies démographiques). Ce matériel offre, par ailleurs, diverses possibilités de recherche dans le domaine de la Parasitologie. Il a été utilisé dans différentes expériences de Physiologie (RAZARIELISOA, 1965).

Cette étude a été poursuivie en partie sur le terrain, en partie en laboratoire, Antananarivo et Paris).

RYTHME D'ACTIVITÉ

En saison sèche, *Pt. mascareniensis* vit plus ou moins isolée se cache dans les endroits humides et moins soumis aux variations des températures atmosphériques; s'enfonçant dans les racines enchevêtrées des plantes herbacées d'où elle sort lorsque les conditions externes sont plus favorables. Sa phase d'inactivité hivernale est ainsi du type intermittent. Dès la fin de l'hiver, ces animaux forment des groupes plus ou moins importants, phase grégaire qui peut durer plusieurs mois au cours de la saison pluvieuse et chaude. C'est alors qu'ont lieu les grands mouvements qui conduisent les animaux vers des lieux favorables aux rassemblements de reproduction qui peuvent être éloignés de plusieurs centaines de mètres des endroits d'hivernation.

La phase active estivale est marquée par des déplacements des individus au cours desquels ont lieu la capture des proies. *Pt. mascareniensis* surtout active la nuit, utilise la marche traînante le saut et la nage. Lorsque *Pt. mascareniensis* surveille ses proies, elle adopte la position dite « aux aguêts », changeant souvent de supports tout en s'approchant de sa proie en vue. Elle l'attaque aussitôt qu'elle est à sa portée. La bouche entr'ouverte est refermée sur l'insecte capturé. Les dents et la langue servent à la rétention de la proie. La « posture de repos » de *Pt. mascareniensis* semble être caractéristique de nombreux Ranidés :

l'animal s'appuie sur le train arrière, tête relevée, pattes antérieures légèrement redressées, les yeux très mobiles (Pl. II, 4). Tout autre est l'attitude de repos des *Rhacophorus* ou des *Heterixalus* : les membres sont repliés et le corps parallèle au substrat.

COMPORTEMENT REPRODUCTEUR

Chez *Pt. mascareniensis* divers critères permettent de différencier les sexes. Chez le mâle, la taille est plus petite que chez la femelle ; la teinte générale est verte alors qu'elle est beige foncée chez la femelle ; les callosités du pouce du mâle sont bien développées à l'époque de la reproduction et les sacs vocaux s'ouvrent à l'extérieur par deux fentes.

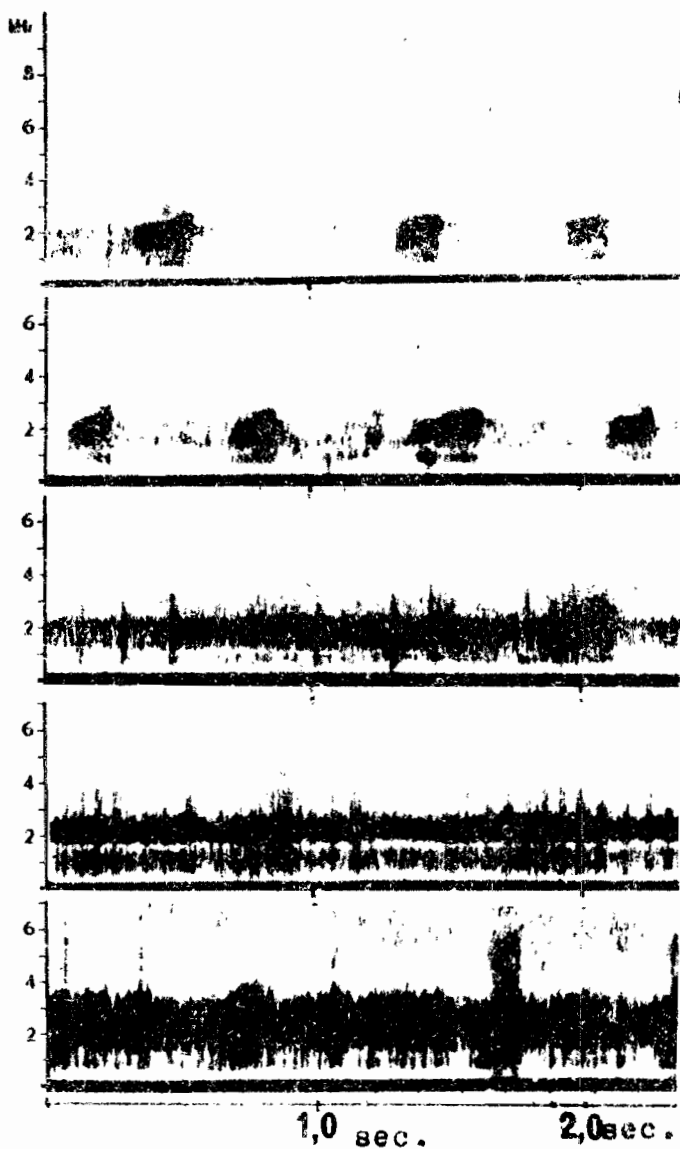
La période de reproduction qui commence au printemps (septembre-octobre) peut se poursuivre au cours de la saison pluvieuse. Elle est caractérisée par des rassemblements et des vocalisations collectives.

Les observations suivantes sur le comportement reproducteur ont été faites à Andranovaky dans la nuit du 7 au 8 novembre 1975. Les rizières viennent d'être mises en eau après les premiers labours. Les grosses mottes de terre isolent des petites cuvettes d'eau de 30 à 40 centimètres de diamètre et de 10 à 15 centimètres de profondeur. Ce milieu est rapidement colonisé par des *Ptychadena*.

Les mâles font connaître leur présence par des cris caractéristiques, des appels isolés. D'autres mâles répondent par des cris identiques qui se répètent d'abord à intervalles assez espacés. Puis les duos et les trios commencent à s'établir, suivis des déplacements des individus vers les endroits de fraye. Et ce sont des rassemblements nocturnes très bruyants et de véritables « concerts » qui s'organisent. Les animaux se trouvent alors sur les lieux de ponte constitués par les petites cuvettes d'eau. Les grenouilles émettent des cris particuliers qui se répètent à intervalles réguliers. L'amphixus est axillaire. La ponte commence vers quatre heures du matin. Les œufs sont pondus dans l'eau par paquets de 20 à 30, fécondés au fur et à mesure de leur émission. Les œufs qui tombent dans l'eau adhèrent le plus souvent aux herbes aquatiques, la gangue gélatineuse qui entoure l'œuf gonflant au contact de l'eau. Chaque émission d'œufs est suivie d'un temps de repos. La ponte s'achève vers six heures au lever du jour.

Les activités vocales collectives de *Pt. mascareniensis* enregistrées à partir de 23 h 30 dans ce milieu ont été analysées au sonographe KAY (Pl. I, 1, 2, 3, 4, 5). L'étude de l'organisation des « chœurs » doit faire l'objet de publication ultérieure.

Ce sont d'abord des appels isolés et des duos : un coassement assez grave HOUIN. HOUIN dont la fréquence dominante est vers 2 000kHz ; la durée de l'appel est de 0,15 à 0,20 seconde. Plus tard, ce sont des cris de territoire et des cris de contact TOC. TOC. La pleine activité est caractérisée par des chœurs et par un mélange des différents signaux pouvant durer plusieurs heures. Les différents signaux sont émis sur des fréquences dominantes identiques.



Ptychadena mascareniensis, Antananarivo

Rizières : température de l'air 23° C
température de l'eau 25° C.

1. Premiers cris vers 23 h 30 : signaux d'appel, 2 000 kHz ;
2. Duo ;
3. Cris de contact ;
4. Cris de territoire ;
5. Pleine activité : mélange des différents signaux

Enregistrements sur magnétophones UHER Sonagrammes sur KAY, filtre 300



• *Ptychadena mascareniensis*

1. Biotope (rizières inondées) ;
2. Ponte ;
3. Oeufs fixés à une feuille
4. Adulte ;
5. Patte postérieure

DÉVELOPPEMENT EMBRYONNAIRE ET POST-EMBRYONNAIRE

La chronologie de l'embryogenèse a pu être suivie aussi bien dans la nature (à Andranovaky, Sisaony, Anosimahavelona, Périnet) qu'au laboratoire. Elle est résumée dans le tableau suivant :

TABLEAU I
Chronologie de l'embryogenèse

Périodes	Stades	Caractères de l'embryon	Au laboratoire à 20° C	Dans la nature à 24° C
			Heures	Heures
PÉRIODE I (Segmentation)	I.1 ..	2 blastomères	2	1 30
	I.2 ..	4 blastomères	2 30	2 10
	I.3 ..	8 blastomères	3 20	2 30
	I.4 ..	16 blastomères 8/8	4 30	3 30
	I.5 ..	32 blastomères 24/8	6 30	5 00
	I.6 ..	Ligne de séparation macro/micromères	9	6 30
	I.7 ..	Morula	11	8
	I.8 ..	Blastula	16	10
PÉRIODE II (Gastrulation - Neurulation)	II.1 ..	Apparition lèvres dorsale du blastopore	18	12
	II.2 ..	Lèvre semi-circulaire	22	16
	II.3 ..	Bouchon vitellin, dim. 1/4 Em	25	20
	II.4 ..	Bouchon vitellin ovale très réduit	30	24
	II.5 ..	Ebauche des bourrelets médullaires	36	28
	II.6 ..	Soulèvement des bourrelets	40	30
	II.7 ..	Gouttière nerveuse en sillon médian. Ebauche des organes adhésifs	43	33
	II.8 ..	Accolement des bourrelets. L'embryon s'allonge	45	35
	II.9 ..	Bourrelets accolés sauf région postérieure	48	38
	II.10 ..	Tube nerveux fermé. Concavité dorsale. Proctodeum	50	40

LE TÊTARD ET SA CROISSANCE

Les larves éclosent par groupes de 6 à 10, à quelque 10 ou 15 minutes d'intervalle. Cette éclosion constitue un stade critique. Les jeunes têtards restent le plus souvent près de la surface, sous les plantes, en bordure des mares herbeuses, des petits lacs, des bassins ou des rizières. Quelques jours plus tard, leur coloration devient plus sombre. Ils se

TABLEAU II

Développement de *Ptychadena Mascareniensis* (suite)

Périodes	Stades	Caractères de l'embryon et du têtard
PÉRIODE III (Organogénèse et croissance de l'embryon)	III.1	Ebauche du bourgeon caudal — Différenciation céphalique.
	III.2	Fossette olfactive. Stomodeum. Le bourgeon caudal s'allonge.
	III.3	Début des mouvements spontanés. Queue = 1/6 ^e du corps. Mouvements plus fréquents.
	III.4	Ebauche branchiale en 1 bourgeon unique.
	III.5	Ebauche branchiale lobée.
	III.6	Branchies ramifiées avec circulation. Capsules optiques.
	III.7	Apparition de la cornée. Invagination stomodéale.
	III.8	Organisation des lèvres péribuccales.
	III.9	Disparition des branchies droites. Organes adhésifs visibles.
	III.10	Disparition des branchies gauches. Ebauches des membres postérieurs.
PÉRIODE IV Développement larvaire têtard aquatique	Prométamorphose	<p>Eclosion dans l'eau, larve de couleur blanchâtre ou gris sale, accrochée aux plantes aquatiques près de la surface de l'eau.</p> <p>La coloration s'assombrit, le têtard se déplace vers le fond vaseux du bassin ou des rizières. Têtard d'aspect classique, corps globuleux, bouche ventrale subterminale, les yeux arrondis, formule buccale :</p> $\frac{1}{1 + 1} \\ 2$ <p>Spiraculum gauche, tube anal, intestin spiral, queue musculeuse bordée de nageoires, les ébauches des pattes postérieures s'allongent.</p>
	Prémétamorphose	Allongement des pattes postérieures suivie de la différenciation des orteils, queue longue (climax).
PÉRIODE V	Métamorphose	Membres antérieurs sous la peau, aplatissement dorso-ventral de la tête et du tronc — régression de la queue, transformation de la bouche, sortie de l'eau.

déplacent vers les fonds vaseux peu profonds où les débris organiques sont abondants et l'eau relativement calme. C'est là que se poursuit leur croissance, qui dure deux mois et demi à trois mois.

L'aspect général du têtard de *Ptychadena mascareniensis* est tout à fait classique. La forme du tronc est globuleuse. L'extrémité antérieure est allongée. Les yeux arrondis sont à 6 millimètres de l'extrémité antérieure chez un têtard de 37 millimètres de long dont les bourgeons de membres postérieurs ont 5 millimètres. Les narines, assez rapprochées l'une de l'autre, sont à égale distance des yeux et du museau (Fig. 2, 3, 4, 5).

La bouche subterminale ventrale, est presque arrondie. La lèvre supérieure porte deux bandes musculuses: la première est garnie d'une rangée continue de dents labiales, la deuxième porte une rangée de dents interrompues au milieu. La lèvre inférieure est bordée de nombreuses papilles, plus nombreuses de chaque côté de la bouche. Sur la lèvre inférieure, il existe également deux rangées continues de dents labiales très fines. La formule buccale est donc:

$$\begin{array}{c} 1 \\ 1 + 1 \\ 2 \end{array}$$

L'ouverture buccale est, en outre, garnie d'un bec robuste bordé de denticules. Les branchies externes, qui disparaissent assez tôt, sont remplacées par des branchies internes recouvertes par un repli cutané, l'opercule. Les spiraculum s'ouvre du côté gauche. Le tube anal, visible à la base du tronc, entre les bourgeons des pattes postérieures, persiste tout au long du développement mais il est mieux individualisé aux jeunes stades.

La coloration est d'un gris assez foncé sur le dos, plus claire sur la face ventrale. Entre les yeux s'étend un dessin en forme de fer de lance. La partie musculuses de la queue présente des taches pigmentaires brunes disposées régulièrement de chaque côté de la ligne médiane dorsale. La membrane caudale porte quelque îlots irréguliers de mélanophores.

Au cours de la croissance, l'aspect général du têtard reste identique à celui du spécimen décrit. Il se produit une augmentation progressive de la taille sans modifications morphologiques importantes avant l'apparition des bourgeons des pattes postérieures qui marquent la fin de la pré-métamorphose. Un têtard de 35 à 37 millimètres de long possède des ébauches de pattes postérieures de 5 à 6 millimètres et la queue mesure 21 à 22 millimètres (Tableau 3). A partir de ce stade, les membres postérieurs vont s'allonger d'abord parallèlement au corps. La musculature de la jambe et de la cuisse se différencie de plus en plus nettement c'est alors qu'apparaît la flexion des membres postérieurs. La taille de la larve ne cesse d'augmenter, la queue, qui se développe rapidement, atteint 28 à 29 millimètres chez un têtard de 44 à 45 millimètres de long. Le têtard atteint sa taille maximale. Ce stade climax qui termine la phase de pro-métamorphose sera suivi d'une métamorphose normale.

TABLEAU III

Données biométriques sur les têtards de *Ptychadena mascareniensis*, des environs d'Antananarivo au cours de la métamorphose

Longueur totale en millimètre	Longueur du tronc en millimètre	Longueur des membres postérieurs en millimètre	Longueur des membres antérieurs en millimètre	Longueur de la queue en millimètre	Observations
36	15	6	-	21	
37	16	5	-	21	
39	16	7	-	23	
40	15	16	-	25	
43	16	15	-	27	
45	16	19	4 d	29	Sortie des membres antérieurs
44	15	17	5 g	29	Sortie des membres antérieurs.
44	16	19	5	28	Début de la régression de la queue.
42	16	19	6	26	
41	15	19	7	26	
40	17	23	7	23	
39	15	20	7	24	
37	15	19	7	22	
37	15	20	7	22	
32	16	20	9	16	Développement des membres antérieurs.
32	15	24	6	17	
28	15	24	7	13	Les membres postérieurs continuent de s'allonger.
28	15	20	8	13	<i>Idem.</i>
24	14	22	9	10	<i>Idem.</i>
25	15	23	9	10	<i>Idem.</i>
23	15	26	9	8	<i>Idem.</i>
22	15	24	8	7	<i>Idem.</i>
20	14	23	10	6	<i>Idem.</i>
23	18	26	9	5	<i>Idem.</i>
20	16	27	9	4	<i>Idem.</i>
20	18	33	11	2	<i>Idem.</i>

DISCUSSION

Rythme saisonnier

Le rythme saisonnier de *Pt. mascareniensis* adulte comporte ainsi une période de vie ralentie intermittente pendant les mois secs et froids et une période active en été, pluvieux et chaud, marquée par une phase grégaire. La vie estivale débute par des déplacements vers des étendues recouvertes d'eau (rizières, rares temporaires ou permanentes, bordures des lacs et des marais) où la nourriture est abondante du fait de l'éclosion massive des insectes, déplacements à la fois vers des sources d'alimentation qui deviendront des sites de reproduction; mais il n'y a pas forcément retour vers les lieux d'hivernation. Il semble que les déplacements des *Ptychadena* ne puissent pas être considérés comme l'expression d'un comportement social tel qu'il est connu chez les oiseaux et chez certains batraciens (LESCHRE, 1968).

Vocalisations

A l'époque de la reproduction, deux types de comportement ont été observés chez les Batraciens étudiés: des espèces franchement grégaires et des espèces dont on ne voit qu'un petit nombre d'individus au même endroit. Le comportement de *Pt. mascareniensis* correspond au premier type. Les vocalisations collectives de cette espèce sont très caractéristiques de certains milieux ouverts, marécages et rizières. Les différents signaux acoustiques émis sur des fréquences dominantes identiques rappellent le répertoire sonore d'autres Batraciens étudiés par divers auteurs (PAILLETTE (1969, 1977), TEROY (1977). AMIET (1974) note, en Afrique Occidentale, la présence de *Pt. mascareniensis* en savane humide, dans les mares et marécages. Il donne le sonagramme d'un signal, le cri d'appel probablement.

Modalités de ponte

Les modalités de ponte de *Pt. mascareniensis* sont assez proches de celles de *Rana dalmatiana* étudiées par CAMBAR et MARROT (1954): l'oviposition est aquatique chez les deux espèces.

Ecologie larvaire

Le développement de *Pt. mascareniensis* est purement aquatique libre: la ponte, l'éclosion et toute l'évolution du têtard ont lieu dans les eaux relativement calmes. Au cours de la saison de pluies, les précipitations fréquentes, souvent abondantes et le sol devenu imperméable multiplie l'existence de nombreuses collections d'eau. A Madagascar, la dispersion de cette espèce est également favorisée par l'extension des rizières, milieu offert par l'activité humaine. Il semble que le têtard soit peu exigeant vis-à-vis de la composition chimique de l'eau et que son développement soit surtout lié à une température minimale de 18° C.

Séquence et chronologie du développement

Le développement embryonnaire et larvaire de *Pt. mascareniensis* peut être considéré comme un développement de type classique, comparable dans ses grandes lignes à celui d'autres Ranidae telles que *Rana sylvatica* étudiée par POLLISTER et MOORE (1937), *Rana pipiens* étudiée d'abord par SHYMWAY (1940) puis TAYLOR et KOLLRoss (1946) et WITSCHI (1956) ou *Rana dalmatiana* étudiée par CAMBAR et MARROT (1954) ou encore *Rana temporaria* par ANGELIER, E. et ANGELIER, M.-L. (1958). La table de GOSNER (1960) établie pour identifier les stades des Anoures peut être employée chez cette espèce mais son utilisation chez d'autres amphibiens dont le développement ne se fait pas entièrement dans l'eau est loin d'être satisfaisante. En fait, ce modèle de développement classique réalisé chez *Pt. mascareniensis* ne concerne que des cas assez limités d'Anoures malgaches.

Comparaison avec les formes larvaires africaines

Il est intéressant de comparer les données biométriques sur le têtard de la région malgache à celles des têtards de *Ptychadena mascareniensis* déjà étudiés dans d'autres régions d'Afrique, notamment de Cameroun et d'Égypte. J'ai réexaminé et repris les tableaux donnés par M. LAMOTTE et J.-L. PERRET (1961). La comparaison montre que d'une manière générale, les têtards des environs d'Antananarivo ont une taille intermédiaire entre celle des têtards des deux régions d'Afrique. Chez des têtards au même stade de développement dont les pattes postérieures mesurent 5,5 millimètres par exemple, la longueur totale est de 32 millimètres pour les spécimens de Douala, de 37 millimètres pour ceux d'Antananarivo et de 38,5 millimètres pour ceux d'Égypte. A un stade plus avancé, lorsque les membres postérieurs ont 6,5 millimètres la longueur totale du spécimen de Douala est de 37 millimètres, le spécimen d'Antananarivo 43 millimètres et celui d'Égypte 47 millimètres. La taille des têtards de *Ptychadena mascareniensis* des environs d'Antananarivo semble ainsi plus proche de la forme d'Égypte.

CONCLUSION

L'intérêt de cette étude est à la fois théorique et pratique.

Les caractères biologiques étudiés chez *Ptychadena mascareniensis* mettent en évidence les diverses adaptations écologiques de cette espèce : adaptation du rythme d'activité aux variations climatiques par une vie ralentie intermittente ; faculté de dispersion à la conquête de nouveaux habitats. Les œufs nombreux sont pondus dans les eaux relativement calmes, le succès du développement larvaire est plus grand dans certains biotopes tels que les rizières inondées suffisamment longtemps, alors que les mares temporaires s'assèchent souvent avant que les têtards se soient métamorphosés. Le têtard peu exigeant vis-à-vis de la composition chimique de l'eau effectue normalement son développement lorsque la température de l'eau s'élève au-dessus de 18° C.

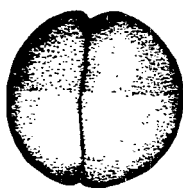
Ptychadena mascareniensis est un exemple remarquable d'espèce à adaptabilité très large.

Les données acquises sur les modalités de l'embryogenèse et du développement larvaire de *Pt. mascareniensis*, qui est du type *Rana*, constituent des documents de base indispensables pour une étude comparative du développement. Ce mode de développement ne concerne, en fait, que des cas assez limités d'Anoures malgaches car un bon nombre d'entre eux, en s'affranchissant du milieu aquatique, évoluent vers d'autres types de développement.

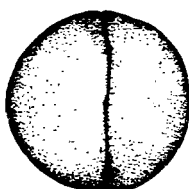
BIBLIOGRAPHIE

- ABELOOS (M.), 1956. — Les Métamorphoses. Collin, Paris.
- AMIET (J.-L.), 1974. — Voix d'Amphibiens camerounais. IV. Raninae : genres *Ptychadena*, *Hildebrandtia*, *Dicroglossus*. Extr. Ann. Fac. Sci., Cameroun n° 18, pp 109-128.
- ANGELIER (E.) et ANGELIER (M.-L.), 1969. — Observations sur le développement embryonnaire et larvaire de *Rana temporaria* L. (Batraciens Anoures).
- ARNOULT (J.) et BAUCHOT (R.), 1963. — Compte rendu de mission à Madagascar (octobre 1962-janvier 1963). *Bull. Mus. nat. Hist. nat.*, Paris, sér. 2, **35**, pp 219-277.
- BLANDIN, BARBAULT (R.) et LECORDIER (C.), 1976. — Réflexions sur la notion d'écosystèmes : le concept de stratégie cénotique. *Bull. Ecolo.*, T.7, **4**, pp 391-410. Paris.
- CAMBAR (R.) et MARROT (B.), 1954. — Table chronologique du développement de la grenouille agile (*Rana dalmatiana* Bon.). *Bull. biol. Fr. Belg.*, **88**, pp. 168-177.
- DUMERIL (A.-M.) et BIBRON (G.), 1842. — Erpétologie générale T.B.
- GOSNER (K.-L.), 1960. — A simplified table for staging Anuran embryos and larvae with notes on identification. *Herpet.*, **16**: 183-190.
- GUIBÉ (J.), 1948. — La répartition géographique des batraciens de Madagascar. *Mém. Inst. Sci. Madagas. sér. A*, pp.177-179.
- GUIBÉ (J.), 1978. — Les batraciens de Madagascar.
- LAMOTTE (M.), 1967. — Le problème des *Ptychadena* (Fam. Ranidae) du groupe *mascareniensis* dans l'Ouest africain. *Bull. Mus. nat. Hist. nat.*, Paris, 2^e sér. T.39, n° 4, pp. 647-656.
- LAMOTTE (M.) et PERRET (J.-L.), 1961. — Contribution à l'étude des batraciens de l'Ouest africain XI. Les formes larvaires de trois espèces de *Ptychadena* : *Pt. macCarthyensis* And., *Pt. perreti* G. et L. et *Pt. mascareniensis* D. et B. *Bull. IFAN*, t. XXIII, A, 1.

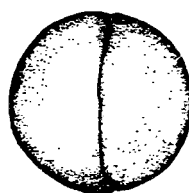
- LAURENT (R.), 1946. — Mise au point sur la taxonomie des Ranidae. *Revue zool. bot. afric.*, **39**, **4**, pp. 336-338.
- LEROY (Y.), 1977. — Critères acoustiques et systématique des amphibiens Anoures. Suppl. n° 2 *Bull. Soc. zool.*, France, Paris, pp. 221-258.
- LESCURE (J.), 1968. — Le comportement social des batraciens. *Rév. Comp. anim. A*, **4**: 1-33.
- LESCURE (J.), 1977. — Le comportement de défense chez les amphibiens. Suppl. n° 2 *Bull. Soc. zool.*, France, t. 102, fasc. 3, pp. 27-36.
- LYNN (W.-G.), 1961. — Types of amphibian metamorphosis. *Amer. Zoologist*, **1**: 151-161.
- PAILLETTE (M.), 1969. — Description de l'activité vocale collective de *Hyla meridionalis* Boettg. (Amphibian Anoure). *C.R. Soc. Biol.*, **163**, pp. 2496-2502, Paris.
- PAILLETTE (M.), 1977. — Répertoire sonore et configuration biologique spécifique chez les Anoures. Suppl. n° 2 *Bull. Soc. zool.*, France, t. 102, fasc. 3, pp. 109-124.
- PAULIAN (R.), 1961. — La Zoogéographie de Madagascar et des Iles voisines. Faune de Madagascar XII. *Publ. Inst. Rech. Sci.*, Antananarivo.
- PERRET (J.-L.), 1972. — Les amphibiens du Cameroun (Thèse de Doctorat).
- RAZARIHELISOA (M.), 1965. — Influence de la température sur le rythme du cœur isolé de *Rana (Ptychadena) mascareniensis*. *Annales Univ. Madeg. (Sci)*, Paris, n° 2, pp. 189-194.
- RAZARIHELISOA (M.), 1969. — Observations sur les batraciens à développement aquatique du Centre des hauts-plateaux de Madagascar. *Vern. Internat. Ver. Limnol.*, **17**, pp. 949-955. Stuttgart.
- RAZARIHELISOA (M.), 1979. — Contribution à l'étude biologique de quelques batraciens de Madagascar. *Thèse de Doctorat d'Etat*, Paris 7, 195 p., 50 fig., 8 pl., tabl. annexes.
- ROTH (C.-J.-P.), 1946. — Les métamorphoses des batraciens. Les heures scientifiques.
- RUGH (R.), 1962. — Experimental embryologie. *Burgess Publishing Co*, 3^e édit. Minneapolis.
- SCHIOTZ (A.), 1973. — Evolution of Anuran mating calls. Ecological aspects in Vial: Evolutionary biology of Anurans pp. 311-319, Colombia.
- TAYLOR (C.) et KOLLROS (J.-J.), 1946. — Stages in normal development of *Rana pipiens* larvae. *Anat. Rec.* vol 94, pp. 7-12, pl.
- WITSCHI (E.), 1956. — Normal stages and fate maps (*Rana pipiens*) in Development of Vertebrates. Saunders Co. pp. 78-81.



a



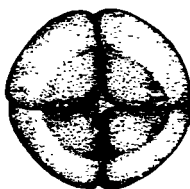
b



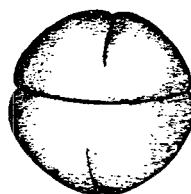
c



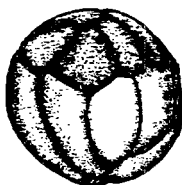
d



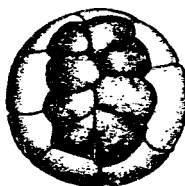
e



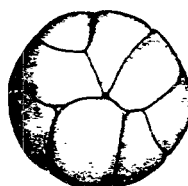
f



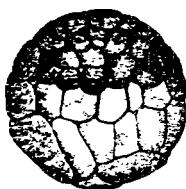
g



h



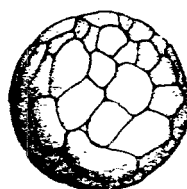
i



j



k



l

Fig 1

Ptychadena maccarensis
Segmentation de l'oeuf

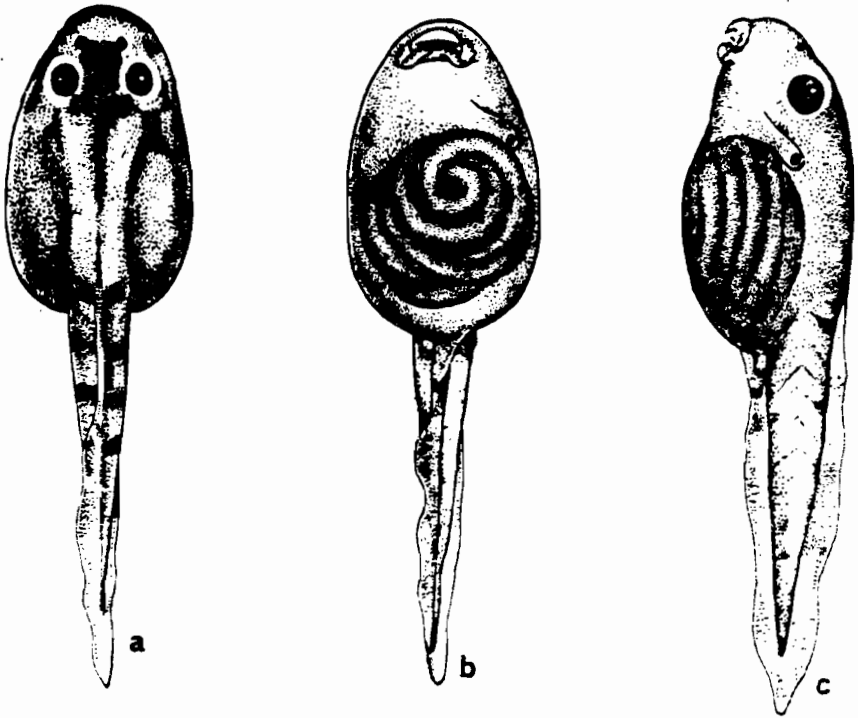


Fig 2 Têtard de Ptychadena mascareniensis

a, b, c : stade 25 de Gosner (face dorsale, face ventrale, profil)
 d: appareil buccal

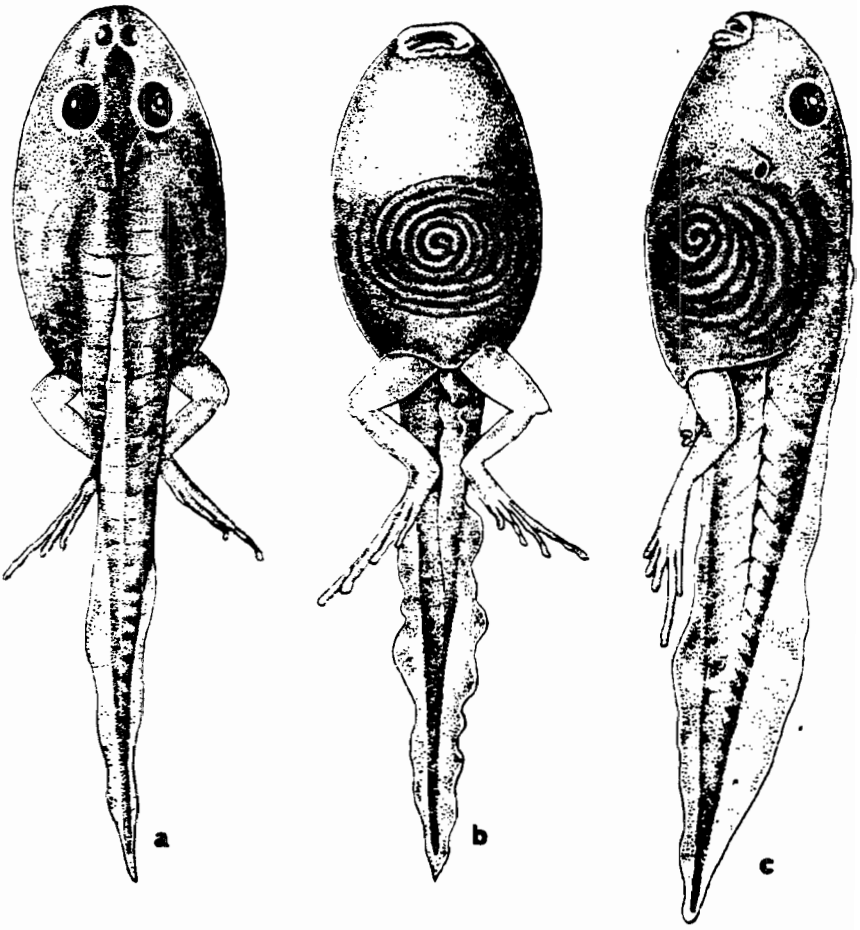


Fig 3

Psychodera maccarenensis (stado. 40 de Gosner).

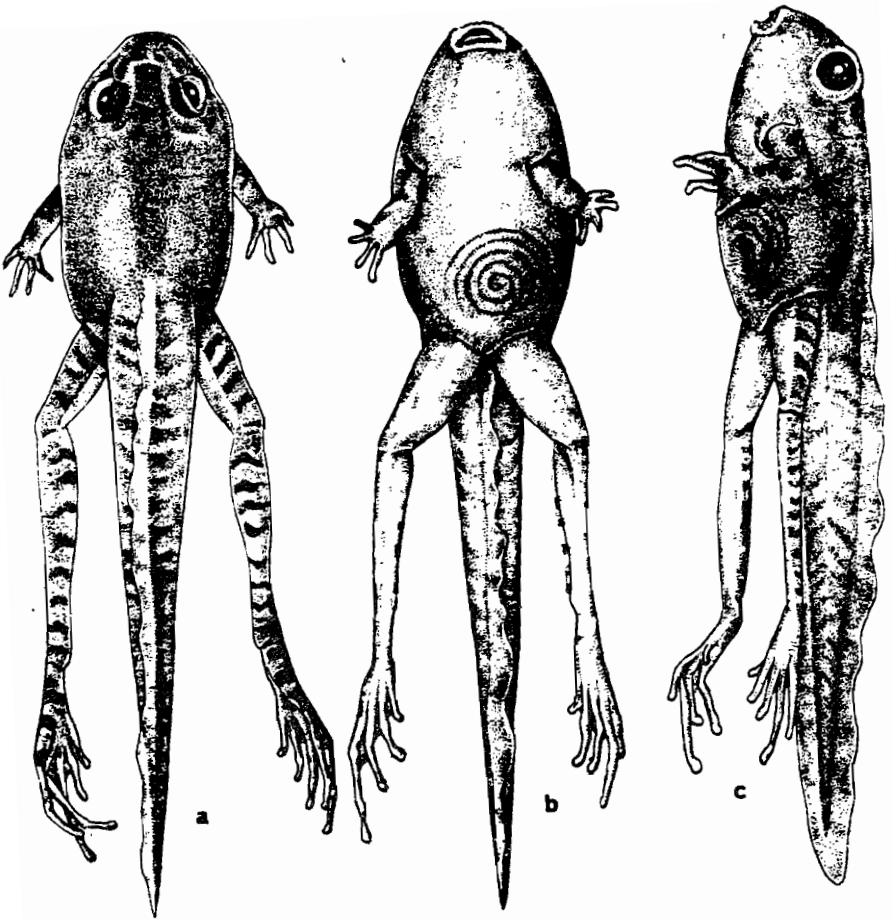
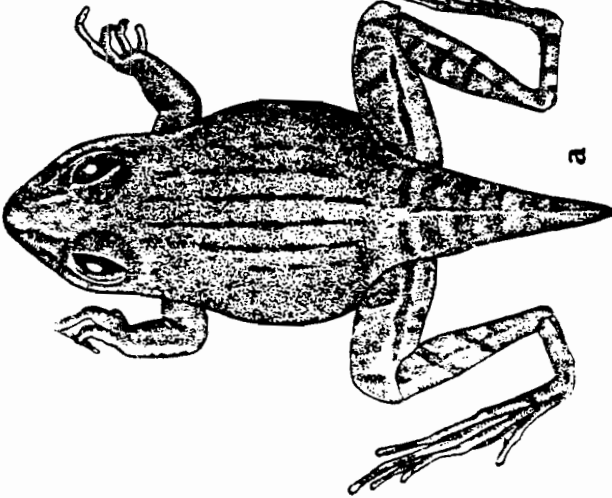
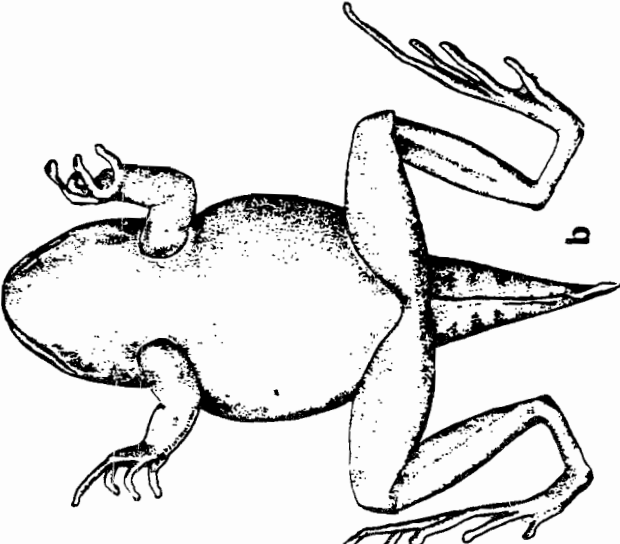


Fig 4

Etychadena mascareniensis (stage 42 of Gosner)



Ptychoadena mascareniensis : métamorphose

Fig. 5