

Contribution à l'étude des Amphibiens de Guyane française.

VIII. Validation d'*Atelopus spumarius* Cope, 1871, et désignation d'un néotype.

Description d'*Atelopus spumarius barbotini* nov. ssp.

Données étho-écologiques et biogéographiques sur les *Atelopus* du groupe *flavescens* (Anoures, Bufonidés)

par Jean LESCURE

Résumé. — *Atelopus spumarius barbotini*, sous-espèce nouvelle propre au Massif central de Guyane française, se distingue facilement des autres *Atelopus* des Guyanes par la forme et la coloration rouge de l'ornementation de sa face dorsale.

A. spumarius Cope, 1871, récolté à nouveau dans la localité-type, n'est plus un *nomen dubium* mais un synonyme plus ancien d'*Atelopus pulcher* (Boul., 1882). Un néotype est désigné. C'est une espèce polytypique dont la distribution morcelée des populations va du centre de la Guyane française (*A.s. barbotini*), de l'intérieur des Guyanes et de l'est de l'Amazonie (*A.s. hoogmoedi*) au nord-ouest de cette région (*A.s. spumarius*) et aux contreforts des Andes (*A.s. andinus*). Les chants d'*A.s. barbotini*, *A.s. hoogmoedi*, *A.s. spumarius*, *A. franciscus* et *A. flavescens* sont décrits. Les *A. spumarius* constituent avec *A. flavescens* et *A. franciscus* un groupe primitif d'*Atelopus* (le gr. *flavescens*) qui possède encore une oreille moyenne et un tympan interne. Les *Atelopus* ont eu deux foyers de spéciation : la Guyane française, où le groupe *flavescens* a évolué sur place et les Andes.

Abstract. — *Atelopus spumarius barbotini* is a new subspecies endemic in the Central Massif of French Guiana. It can be easily distinguished from the other species of the Guianan region by the red colour and the shape of its dorsal pattern.

A. spumarius Cope, 1871, which has been again collected in the region of its type-locality, is not a *nomen dubium* but a senior synonym of *A. pulcher* (Boul., 1882). One neotype is designated. It is a polytypic species with a very scattered distribution of its populations. Its range is going from the Central Massif of French Guiana (*A.s. barbotini*), the Hinterland of the Guianas and Eastern Amazonia (*A.s. hoogmoedi*) until the Northwestern Amazonia (*A.s. spumarius*) and the Eastern lower Andes (*A.s. andinus*). The calls of *A.s. barbotini*, *A.s. hoogmoedi*, *A.s. spumarius*, *A. franciscus* et *A. flavescens* are described. The *Atelopus spumarius* forms with *A. flavescens* et *A. franciscus* a primitive group, the *flavescens* group, which has still a middle ear and internal tympanum. *Atelopus* has two speciation centers : the French Guiana, where the *flavescens* group evolved *in situ* and the Andes.

J. LESCURE, Laboratoire de Zoologie (Reptiles et Amphibiens), Muséum national d'Histoire naturelle, 57, rue Cuvier, 75005 Paris.

INTRODUCTION

Trois espèces d'*Atelopus* ont été signalées en Guyane française : *Atelopus flavescens* Duméril et Bibron, 1841, *Atelopus franciscus* Lescure, 1973, et *Atelopus pulcher hoogmoedi* Lescure, 1974. *Atelopus vermiculatus* McDiarmid, 1973, du Moyen Approuague est un synonyme d'*Atelopus flavescens* Dum. et Bibr. (LESCURE, 1976).

A. flavescens vit dans la forêt subcôtère au sud de Cayenne (zone Ib, secteur de Roura, LESCURE, 1975). *A. franciscus*, plus petit qu'*A. flavescens* et de couleur différente, a été capturée jusqu'à maintenant dans le bassin du fleuve Sinnamary et en haut de la Comté. L'extrême sud de la Guyane est occupé par *A. pulcher hoogmoedi*, proche d'*A. p. pulcher* (Boulenger, 1882) de l'est du Pérou (cf. fig. 1).

PETERS (1974) n'a pas admis la synonymie d'*Atelopus pulcher* (Boul., 1882) avec *A. spumarius* Cope, 1871, déclarée par RIVERO (1968). Il considérait *A. spumarius* comme un nom douteux pour les raisons suivantes : perte du matériel-type et description confuse, imprécise et sans figure. Il préférerait utiliser le nom d'*Atelopus pulcher* (Boul., 1882) fondé sur une bonne description, des figures, et une série-type qui est toujours en bon état au British Museum. Je m'étais rallié à cette position après une longue discussion avec PETERS mais je pensais qu'il fallait attendre la récolte de nombreux *Atelopus* dans la localité-type avant de déclarer *A. spumarius* comme un nom définitivement douteux (LESCURE, 1973).

Or, en 1978, nous avons récolté à Colonia dans le bassin de la rivière Ampiyacu (ou Ambiyacu), la localité-type d'*A. spumarius*, trente-quatre *Atelopus* qui correspondent à la description de cette espèce par COPE (1871) et qui sont assurément des *Atelopus pulcher* (Boul., 1882). Les doutes émis par PETERS (1974) sur l'identité d'*Atelopus spumarius* Cope, 1871, sont désormais levés et, conformément à la loi de priorité, le nom d'*Atelopus spumarius* Cope, 1871, doit désigner les *Atelopus pulcher* sensu PETERS (1974) et LESCURE (1973a et b, 1974 et 1975). *Atelopus pulcher hoogmoedi* devient donc *Atelopus spumarius hoogmoedi*.

Pour fixer définitivement le statut taxinomique d'*Atelopus spumarius* Cope, 1871, je désigne comme néotype de cette espèce, l'exemplaire MNHNP 1979-8382, une femelle récoltée à Colonia. Sa description complètera celle de COPE (1871), qui était trop succincte, et permettra de mieux caractériser l'espèce.

Au centre de la Guyane française (région de Saül), entre la zone subcôtère à *A. flavescens* et *A. franciscus* et la zone de l'extrême sud à *A. spumarius hoogmoedi*, j'ai trouvé, lors de plusieurs missions CNRS, une nouvelle sous-espèce d'*A. spumarius*, *A. s. barbotini*, qui se distingue facilement des autres *Atelopes* guyanais par la coloration et l'ornementation de sa face dorsale.

DESCRIPTION DU NÉOTYPE D'*Atelopus spumarius* Cope, 1871

NÉOTYPE : MNHNP 1979-8382, Colonia, bassin de la rivière Ampiyacu (Dpto Loreto, Pérou), 31 mai 1978, coll. J. LESCURE.

DIAGNOSE. — *Atelopus* du groupe *flavescens* représenté à l'ouest de l'Amazonie. Présence d'une oreille moyenne et d'un tympan interne. Premier orteil entièrement inclus dans la peau. Couleur *in vivo* : face dorsale noire ou brun noir avec deux bandes sinueuses longitudinales dorso-

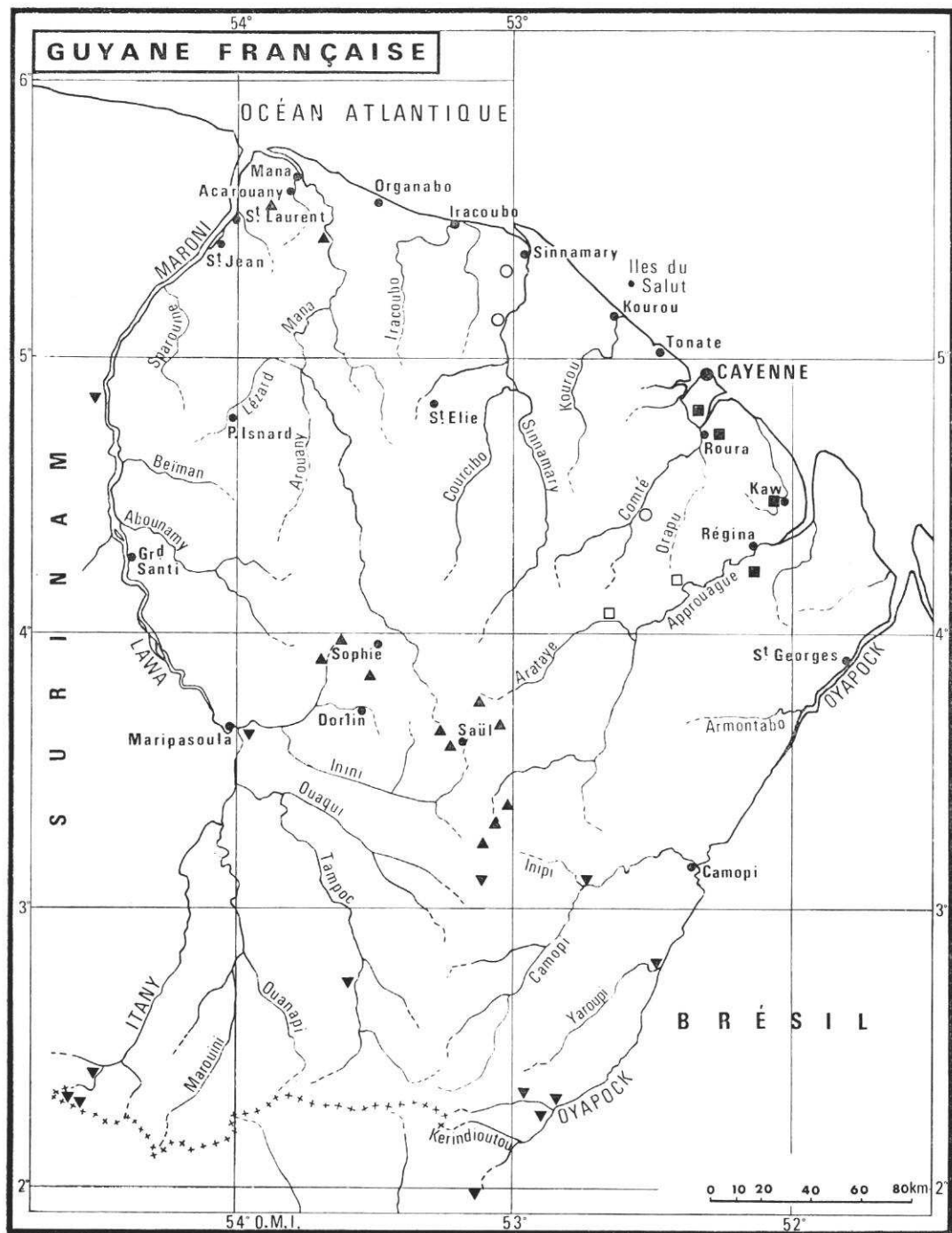


FIG. 1. — Distribution du genre *Atelopus* en Guyane française. Carrés noirs, *A. flavescens* ; carrés blancs, *A. flavescens* forme *vermiculatus* ; cercles blancs, *A. franciscus* ; triangles noirs, *A.s. barbotini* ; triangles noirs renversés, *A.s. hoogmoedi*.

latérales jaunes ponctuées de points noirs, et quelques anneaux et points jaunes ; face ventrale jaune avec des taches noires.

Museau proéminent avec une extrémité anguleuse. Face dorsale de la tête légèrement concave. Canthus rostralis courbe, région loréale très faiblement concave. Tympan non visible, crête supratympanique saillante.

Bras grêle, main charnue, tubercule palmaire externe circulaire, émoussé et à peine visible. Deuxième doigt plus court que le quatrième. Premier doigt presque entièrement palmé. Extrémité des doigts arrondie et épaissie. Tibias plus longs que les fémurs. Tubercule métatarsien externe elliptique, un peu saillant. Premier orteil entièrement dissimulé dans la peau, deuxième très court, troisième presque égal au cinquième. Formule palmaire ¹ : I 0-0 II 0-2 III 0 à 3/4-3 IV 3-0 à 1/4 V. Peau lisse sur le dos, légèrement granuleuse sur le ventre et la face inférieure des cuisses.

Couleur *in vivo* : Couleur de fond des membres, des flancs et de la face dorsale du corps noire. Deux bandes longitudinales dorso-latérales, allant de l'orbite à l'aisselle, jaunes et ponctuées de petites taches circulaires noires, se prolongeant sur les flancs, la face supérieure des membres, la face latérale de la tête et s'anastomosant en plusieurs endroits avec la face ventrale également jaune. Quelques petits anneaux jaunes disséminés sur la face dorsale. Points noirs sur la gorge jaune, points et petites taches circulaires noirs sur la région scapulaire et le ventre jaunes. Région centrale de la face inférieure des cuisses, paume des mains et plante des pieds rouge vermillon.

Dans l'alcool le noir a viré au brun noir ; les parties jaunes et rouges se sont décolorées et sont devenues blanches, quelques traces de jaune subsistent sur la gorge. Le rouge disparaît plus vite que le jaune, c'est sans doute pour cette raison qu'il n'a pas été signalé par COPE (1871).

***Atelopus spumarius barbotini* nov. ssp. ²**

Atelopus sp. Lescure, 1975 : 76 et carte 4.

HOLOTYPE : MNHNP 1979-1505, ♀, Saül (Guyane française), 16.III.1973, près des sources de la Mana, au pied des monts Galbao à 10,3 km de Saül (3°35' N, 53°55' W, alt. 200 m), coll. J. LESCURE (cf. fig. 2).

PARATYPES : MNHNP 1979-1506, ♂, 1979-1511, ♀, même localité, 14-17.III.1973 ; MNHNP 1979-1513, ♂, Crique Douille à 2,5 km de Saül sur la trace vers la Crique Limonade, 19.III.1973 ; MNHNP 1979-1508 et 1510, ♂, 1507 et 1509, ♀, trace vers la Crique Limonade à 3 km de Saül, 23.XII.1972, coll. J. LESCURE. MNHNP 1979-1512, au pied des monts Galbao, mai 1973 ; MNHNP 1979-1515, ♂, monts La Fumée (région de Saül), janvier 1974 ; MNHNP 1979-8226, 8229, 8231-32, 8234, 8236, ♂, 1979-8227-28, 8237, 8239, ♀, 1979-8230, 8235, juv., Saut Maïs ; MNHNP 1979-8233, ♂, Carbet Maïs, MNHNP 1979-8238, ♀, 2 km sud du Pic Matécho ; MNHNP 1979-8240, juv., 3 km de Saül sur trace Roche Bateau, juillet 1979, coll. J. J. DE GRANVILLE ; MNHNP 1979-1514, ♂, Saül, 1965, coll. G. DUBOST. MCZ 43502, ♀, Dégrad-Léonce Petit Inini, 11.VI.1963 ;

1. Établie en comptant les phalanges libres, y compris celle du disque, de chaque côté des doigts numérotés en chiffres romains.

2. Je dédie cette espèce au Père BARBOTIN, Président de la Société d'Étude et de Protection de la nature en Guyane, qui a aidé beaucoup de chercheurs de passage en Guyane.

MCZ 43503, 505 et 507, ♀, 43504 et 506, ♂, entre Sophie et La Grève, 10-11.VIII.1963 ; MCZ 43508, juv., entre Dorlin et Sophie, 8.VIII.1963, coll. T. MONATH ; MCZ 89315-16, 89320, 89322-23, 89326, ♀, 89317-19, 89321, 89327, ♂, Saül, juin 1975, coll. R. A. MITTERMEIER. MNHNP 1981-1 à 3, ♂, mont Bakra, 30.IX.1980 ; MNHNP 1981-4, Crique Emerillon, 25.IX.1980 ; MNHNP 1981-5 à 7, 1981-9, ♂, 1981-8, 1981-10, ♀, Massif des Emerillons, 18 et 21.IX.1980, coll. J. J. DE GRANVILLE. RMNH 20357, ♂, 10 km au nord-est de Saint-Laurent, coll. M. S. HOOGMOED. MNHNP 1981-11, juv., Saut Sabbat, oct. 1970, coll. ALBARET.

DIAGNOSE. — *Atelopus spumarius* propre au Massif central de Guyane française. Face dorsale noire avec des motifs rouges en forme de virgules, anneaux ou lignes sinueuses et disposées irrégulièrement, face ventrale rouge avec parfois des taches noires.

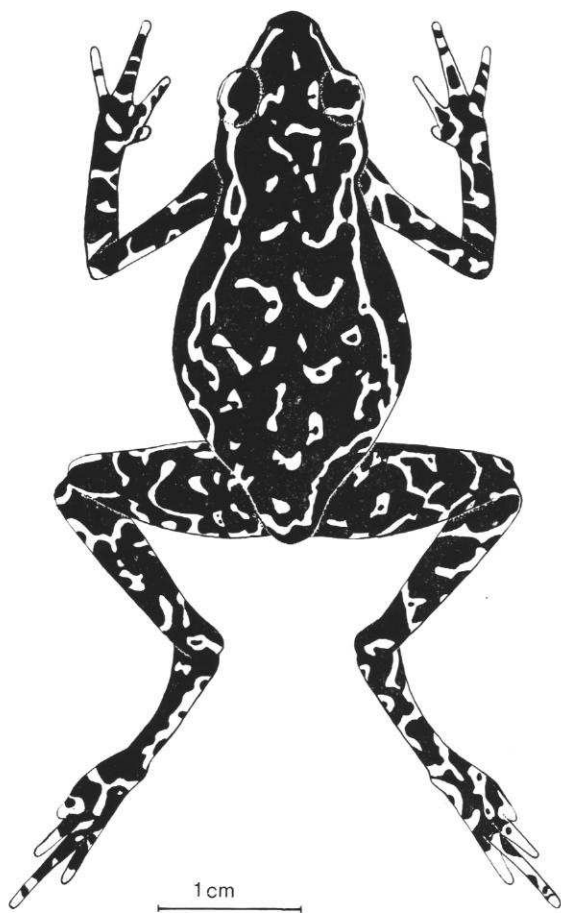


FIG. 2. — Face dorsale du spécimen MNHNP 1979-1505 (holotype).

DESCRIPTION

Museau proéminent arrondi à son extrémité supérieure. Distance de l'œil à l'extrémité du museau (4,5 mm) plus grande que celle qui sépare les narines (3,3 mm). Distance de l'œil

aux narines égale au diamètre de l'œil (2,8 mm). Espace interorbitaire (3,8 mm) nettement plus grand que le diamètre de l'œil. Sillon vertical délimitant nettement la tête de l'épaule.

Membres antérieurs longs et grêles. Tubercule métacarpien externe large et circulaire, pas de tubercule métacarpien interne. Tubercule sous-articulaire de la base des trois derniers doigts peu saillant mais large et de forme circulaire.

Quand les cuisses sont placées horizontalement et que les jambes sont repliées en dessous, celles-ci se chevauchent très légèrement. Tubercule métatarsien externe grand, circulaire mais peu saillant, pas de tubercule métatarsien interne. Formule palmaire indiquant le nombre de phalanges libres à partir du premier orteil : I 0-1 II 0-1 1/2 III 0 à 3/4-3 IV 3-1/2 V.

Peau lisse sur le dos et les membres, flancs ridés.

In vivo, la couleur de fond des flancs, du corps et des parties antérieures, supérieures et postérieures des membres est noire. Des motifs rouge garance (n° 10 A8 du Methuen handbook of colour, 1967) en forme de virgules, anneaux, lignes sinueuses, sont disposés irrégulièrement sur toutes ces parties sans symétrie apparente par rapport à l'axe du corps. La face ventrale du corps est rouge plus ou moins violacée avec des taches noires sur la gorge, dans la région scapulaire et la face inférieure des membres. Dans l'alcool, la couleur de fond noir devient brun marron et tout ce qui était rouge apparaît blanc.

Paratypes : Les motifs dorsaux varient en forme et en nombre d'un spécimen à l'autre ; ils paraissent plus larges chez les plus petits individus. Les taches noires sont plus ou moins grandes et nombreuses sur la face ventrale, elles envahissent parfois la face inférieure des cuisses mais elles sont toujours rares sur la face inférieure du ventre. Le spécimen 1979-1515, qui mesure 21,8 mm, présente sur la face ventrale le même genre de coloration que sur la face dorsale : la gorge et le ventre ont une couleur de fond noire (brun sombre dans l'alcool) et sont parcourues de lignes blanches qui étaient rouges *in vivo*.

Comme chez les autres espèces du genre *Atelopus*, la différence de taille entre les mâles et les femelles d'*A. s. barbotini* est importante (cf. tabl. I). La tête des mâles est proportionnellement un peu plus longue et plus large que celle des femelles. Les mâles sont facilement reconnaissables par les broches copulatrices situées sur la face supérieure de leur premier doigt.

Cinq spécimens récoltés entre Sophie, Dorlin et La Grève pourraient représenter une population vicariante dont la morphologie est un peu différente de celle de la localité-type. Les motifs dorsaux rouges sont toujours en forme de virgules et de petites lignes sinueuses mais ils sont moins nombreux. Chez deux individus (MCZ 43502 et 507), la face ventrale, complètement envahie par la couleur noire des flancs, présente un véritable labyrinthe de minces bandes sinueuses rouges et noires (blanches et brunes dans l'alcool) comme chez l'exemplaire MNHN 1979-1515. MONATH avait noté pour le spécimen MCZ 43508 « red venter and red spots on back and sides in life » (notes de terrain aimablement communiquées par E. E. WILLIAMS). Il semble que cette morphologie soit celle des populations du bassin de la Mana, car on a trouvé à Saut Sabbat un jeune *Atelopus* au dos noir avec des virgules rouges sur le dos. HOOGMOED a récolté un spécimen semblable entre Saint-Laurent du Maroni et Mana.

Notre collègue J. J. DE GRANVILLE a récemment trouvé des *A. s. barbotini* au sud du Massif central de la Guyane française, sur le mont Bakra, dans la Haute-Approuague

TABLEAU I. — Mesures d'*A. s. barbotini* ($\bar{X} \pm \sigma$ en mm).

	Hol.	SAÛL		SOPHIE		MONT BAKRA	
		♂ (N = 10)	♀ (N = 9)	♂ (N = 2)	♀ (N = 4)	♂ (N = 8)	♀ (N = 2)
L	33,4	26,5 ± 0,9	32,9 ± 2,6	25,3 ± 0,8	30,4 ± 0,6	26,1 ± 0,7	34,5 ± 0,1
lo	10,8	8,6 ± 0,3	10,0 ± 0,9	8,4 ± 0,3	9,3 ± 0,6	11,8 ± 0,3	10,6 ± 0,1
la	9,8	8,1 ± 0,3	9,2 ± 0,6	7,7 ± 0,1	8,6 ± 0,4	8,2 ± 0,4	10,3 ± 0,1
t	15,5	11,7 ± 0,8	14,6 ± 1,1	11,1 ± 0,5	14,0 ± 1,7	7,7 ± 0,3	16,3 ± 0,1
g-g	30,6	22,6 ± 1,4	28,3 ± 2,5	21,7 ± 0,4	27,3 ± 3,0	22,8 ± 0,5	31,3 ± 0,4
do	2,8	2,9 ± 0,3	2,6 ± 0,2	2,6 ± 0,1	2,7 ± 0,3	2,1 ± 0,2	2,5 ± 0,1
o-n	2,6	2,3 ± 0,3	2,7 ± 0,2	2,6 ± 0,2	2,7 ± 0,2	2,3 ± 0,3	2,7 ± 0,3
n-n	3,4	2,6 ± 0,2	2,9 ± 0,4	2,6 ± 0,0	2,8 ± 0,2	2,5 ± 0,2	3,1 ± 0,1
lo/L	0,31	0,32	0,30	0,33	0,31	0,31	0,30
la/L	0,28	0,30	0,28	0,30	0,28	0,29	0,30
la/lo		0,94	0,92	0,92	0,92	0,93	0,97
t/L	0,45	0,44	0,44	0,44	0,46	0,45	0,47
g-g/L	0,89	0,85	0,86	0,86	0,90	0,87	0,91

$\bar{x} \pm \sigma$: valeur moyenne calculée accompagnée de l'écart-type. L : longueur du corps ; lo : longueur de la tête ; la : largeur de la tête ; t : longueur du tibia ; g-g : distance de genou à genou ; do : diamètre de l'œil ; o-n : distance œil-narine ; n-n : distance entre les narines. Hol. : Holotype ; Néo. : Néotype.

TABLEAU II. — Mesures d'*A. s. hoogmoedi* et *A. s. spumarius* ($\bar{X} \pm \sigma$ en mm).

	ATTACHI-BACCA		HAUT-OYAPOCK		COLONIA	
	♀ (N = 11)	♂ (N = 8)	♀ (N = 3)	♂ (N = 23)	♀ (N = 6)	Néo.
L	34,5 ± 1,9	25,4 ± 1,4	34,6 ± 0,9	23,3 ± 1,4	28,4 ± 1,3	29,7
lo	10,0 ± 0,5	8,2 ± 0,4	10,5 ± 0,3	7,6 ± 0,5	8,7 ± 0,5	9,2
la	9,8 ± 0,5	7,8 ± 0,3	9,6 ± 0,5	6,9 ± 0,3	8,0 ± 0,2	8,5
t	15,9 ± 0,5	11,1 ± 0,6	15,4 ± 0,9	10,4 ± 0,5	12,3 ± 0,5	12,8
g-g	31,1 ± 1,3	21,6 ± 1,2	30,2 ± 1,8	20,2 ± 1,1	23,8 ± 0,9	25,1
do	2,6 ± 0,2	2,2 ± 0,2	3,2 ± 0,2	2,0 ± 0,2	2,2 ± 0,1	2,3
o-n	2,8 ± 0,2	2,0 ± 0,1	2,7 ± 0,2	1,8 ± 0,2	2,1 ± 0,1	2,0
n-n	3,1 ± 0,2	2,4 ± 0,2	3,2 ± 0,2	2,2 ± 0,2	2,5 ± 0,2	2,4
lo/L	0,29	0,32	0,30	0,32	0,30	0,31
la/L	0,28	0,30	0,27	0,29	0,28	0,29
la/lo	0,98	0,95	0,91	0,91	0,91	0,92
t/L	0,46	0,43	0,44	0,45	0,43	0,43
g-g/L	0,90	0,85	0,87	0,87	0,83	0,85

et la zone nord du massif des Émerillons. Il a aussi capturé des *A. s. hoogmoedi* au Sommet Tabulaire et au nord immédiat de celui-ci, dans la zone sud du massif des Émerillons. Une zone de contact et d'hybridation s'est sans doute établie dans la zone centrale de ce massif car on y voit des spécimens plus ou moins intermédiaires entre les deux sous-espèces (J. J. DE GRANVILLE, *comm. pers.*).

ÉCOLOGIE

A. s. barbotini est une espèce diurne de la forêt primaire. On le trouve vers 9-12 h sur le sol des sentiers, les troncs moussus d'arbre mort situés dans leur voisinage ou près des criques, les rivières qui sillonnent la forêt. Un mâle fut capturé sur un tronc enjambant une de ces criques. Quelques individus furent pris à 1 m du sol sur les feuilles de plantes buissonnantes en fin de matinée ou au début de la nuit (21 h) ; ils étaient sans doute à leur emplacement de repos. Les femelles récoltées le 23 décembre à la fin de la saison sèche et les 14-19 mars, durant la brève période de répit au milieu de la saison des pluies, étaient pleins d'ovules formés, prêts à être pondus. La femelle récoltée en mai, un des mois les plus pluvieux, n'avait pas d'ovules formés.

LE CHANT DES *Atelopus* DU GROUPE *flavescens*

J'ai entendu le chant des *Atelopus s. barbotini* le 23 décembre 1972 dans les environs de Saül ; à cette époque, des ondées annonciatrices de la saison des pluies provoquent le chant de certaines espèces se reproduisant au tout début de la saison des pluies. C'est un signal à motif multi-impulsionnel qui dure de 1,30 à 1,68 sec ($\bar{x} = 1,49$) et sonne à l'oreille comme une longue roulade aiguë (pour la définition des termes, voir PAILLETTE, 1977). Le nombre d'impulsions par appel est en moyenne de 48,6 et le taux d'impulsions par seconde de 32,54. Le chant est émis entre 2 000 et 3 500 Hz (maximum : 2 000-3 000) à la cadence de 17 unités par minute. Celui dont le sonagramme est représenté ci-contre (cf. fig. 3A) a été lancé par un mâle capturé quelques heures auparavant et enfermé dans un sac plastique gonflé d'air. Ses impulsions sont peu distinctes les unes des autres à cause de certains phénomènes de résonance.

Avant de faire une série d'appels, *A. s. barbotini* émet un petit cri que j'appellerai « cri de prélude ». Chez la plupart des espèces ayant ce type de cri préliminaire, le cri de prélude est repris au début de l'appel et en devient sa composante initiale (ex. *Hyla multifasciata*), celui d'*A. s. barbotini* est différent du début de l'appel sexuel : il comprend une ou deux notes qui durent 0,16-0,18 s et sont émises entre 2 000 et 3 500 Hz (maximum du son fondamental : 2 000-2 800 Hz) (cf. fig. 3G).

Le chant d'*A. s. hoogmoedi* a été enregistré près du Mitaraca (Guyane française), un matin de juillet 1972, à la fin de la saison des pluies. Le mâle chantait au bord d'une crique. L'appel, composé en moyenne de 49,7 impulsions (32,73 par seconde), en comprend 22 bien détachées et 18 accolées, la dernière ressemble un peu à la dernière impulsion du chant d'*A. flavescens*. L'appel, qui dure en moyenne 1,19 s, est émis entre 1 800 et 3 000 Hz (max. 2 500-3 000) au-dessus du bruit de l'eau sur les roches de la crique représenté par la partie noire au bas du sonagramme (cf. fig. 3D).

Le chant d'*A. s. spumarius* a été enregistré par W. HÖDL à Yubineto (Pérou), le 28 mars 1978 à 12 h 45 ; la température de l'air était de 29°C ; l'animal était assis sur une feuille morte dans la litière près d'une petite crique. HÖDL a récolté le même jour un couple en amplexus de cette sous-espèce ; c'était donc l'époque de la reproduction et on peut raisonnablement présumer que le chant entendu était un appel sexuel. Celui-ci est nettement

plus court et a une fréquence plus élevée que les chants des autres *Atelopus* du groupe *flavescens* : il est composé en moyenne de 34,6 impulsions, 20 détachées et 12 plus accolées chez celui qui est représenté sur la figure 3E ; il dure 0,83 s et est émis entre 2 000 et 3 000 Hz (max. 3 600-4 400 Hz).

Le chant d'*A. franciscus* a été enregistré après plusieurs mois de captivité dans un grand terrarium où l'environnement climatique et écologique de l'espèce était bien reproduit. Les impulsions, 12 à 22 très distinctes suivies de 12-13 accolées, ne sont pas moins nombreuses que celles du chant d'*A. s. spumarius* mais plus espacées (23,9 impulsions par seconde). Le chant qui dure 1,48 s est émis entre 1 500 et 3 500 Hz (max. 2 300-3 000 Hz) à la cadence de 16 unités par minute (cf. fig. 3C).

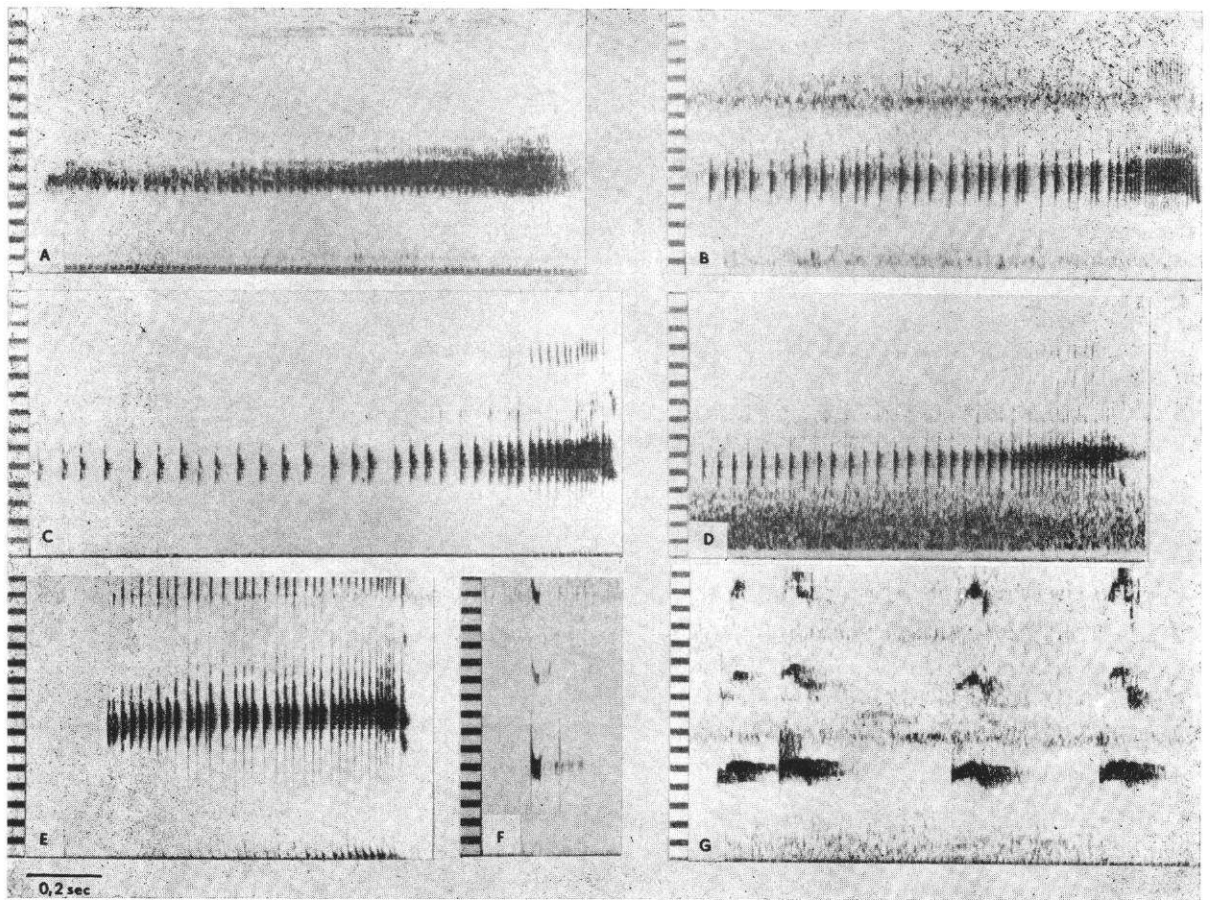


FIG. 3. — Sonagrammes des appels d'*Atelopus s. barbotini* (A), *A. flavescens* (B), *A. franciscus* (C), *A.s. hoogmoedi* (D) et *A. s. spumarius* (E), du cri de contact d'*A. flavescens* (F) et du cri de prélude d'*A. s. barbotini* (G) (espaces entre les bandes noires : 500 Hz).

J'ai entendu et enregistré le chant d'*A. flavescens* au début de la saison des pluies, le 18 décembre 1972 à 9 h du matin, près du lac des Américains à Matoury. Un mâle chantait sur un tronc d'arbre à un mètre au-dessus d'une petite crique, juste avant une pluie ; un autre chantait 3-4 m plus loin. Le chant, qui dure de 1,34 à 1,82 s ($\bar{x} = 1,53$), est émis entre 2 000 et 3 700 Hz (max. 2 500-3 000 Hz) à la cadence de 15 unités par minute. Il est composé de 45 à 58 impulsions ($\bar{x} = 49,7$), 24 à 37 distinctes et 13 à 25 accolées dont la dernière est de forme un peu différente (cf. fig. 3B).

A. flavescens émet un cri de contact composé d'une seule note ayant la même configuration que l'impulsion finale du chant d'appel. Ce cri, que j'ai entendu en captivité, dure 0,024 s et est émis entre 2 000 et 3 800 Hz (max. 1 800-3 000 Hz) (cf. fig. 3F).

Nos commentaires sur les chants des *Atelopus* du groupe *flavescens* ne peuvent être que prudents à cause du petit nombre d'individus enregistrés et des diverses modalités d'enregistrement. Les différences sont même plus grandes entre le chant d'*A. s. spumarius* de Yubineto (Amazonie du Nord-Ouest) et ceux des autres sous-espèces d'*A. spumarius* qu'entre ceux-ci et ceux des autres espèces de Guyane, *A. flavescens* et *A. franciscus*.

Le chant d'*Atelopus chiriquiensis*, le seul qui était connu jusqu'à maintenant chez les Atelopes (JASLOW, 1979), ne présente pas de groupe d'impulsions accolées à la fin de son appel ; il est plus court et a une fréquence un peu moins élevée que ceux des Atelopes du groupe *flavescens*. Le cri bref des *A. flavescens* a quelques ressemblances avec le « chirp » d'*A. chiriquiensis*, entendu également en captivité, mais il est bien plus court.

TABLEAU III. — Caractères des chants des *Atelopus* du groupe *flavescens*.

ESPÈCES	DURÉE	NOMBRE D'IMPULSIONS	NOMBRE D'IMPULS./sec.	FRÉQUENCE MAX.	CADENCE
	$\bar{x} \pm \sigma$ en sec.	$\bar{x} \pm \sigma$	$\bar{x} \pm \sigma$	Hz	unités/mn
<i>A.s. spumarius</i> (N = 7)	0,83 $\pm$ 0,02 (0,81 — 0,86)	34,6 $\pm$ 1,5 (32 — 37)	41,62 $\pm$ 2,24 (38,55 — 45,96)	3 600-4 400	26
<i>A.s. hoogmoedi</i> (N = 3)	1,19 $\pm$ 0,01 (1,19 — 1,20)	41,0 $\pm$ 1,0 (40 — 42)	34,35 $\pm$ 0,7 (33,61 — 35,0)	2 300-3 000	11
<i>A.s. barbotini</i> (N = 5)	1,49 $\pm$ 0,14 (1,30 — 1,68)	48,6 $\pm$ 4,7 (41 — 53)	32,54 $\pm$ 1,55 (30,35 — 33,97)	2 000-3 000	17
<i>A. franciscus</i> (N = 3)	1,49 $\pm$ 0,15 (1,34 — 1,64)	34,6 $\pm$ 4,0 (31 — 39)	23,29 $\pm$ 0,43 (22,97 — 23,78)	2 300-3 000	16
<i>A. flavescens</i> (N = 7)	1,53 $\pm$ 0,22 (1,34 — 1,82)	49,7 $\pm$ 4,9 (45 — 58)	32,73 $\pm$ 1,80 (29,76 — 34,78)	2 500-3 000	15

$\bar{x} \pm \sigma$: valeur moyenne calculée accompagnée de l'écart-type. Les chiffres entre parenthèses indiquent les minima et les maxima. Les chants d'un seul individu de chaque espèce ou sous-espèce ont été analysés.

Les différences entre les chants des *Atelopus* du groupe *flavescens* paraissent mineures et sont difficiles à interpréter. Elles ne sont pas significatives pour la durée, le nombre d'impulsions et leur taux par seconde entre *A. s. hoogmoedi* et *A. flavescens* et pour la durée entre *A. franciscus*, *A. flavescens* et *A. s. hoogmoedi*. La moyenne du nombre d'impulsions est la même pour les appels d'*A. franciscus* et *A. s. spumarius*. Les différences entre durées, nombre d'impulsions et taux de celles-ci par seconde sont significatives. Les fréquences des appels des *Atelopus* de Guyane sont très proches, celle du chant d'*A. s. spumarius* au Pérou est nettement plus haute.

DISCUSSION

A. s. barbotini se différencie facilement des autres sous-espèces d'*A. spumarius* par la couleur rouge (*in vivo*) de ses motifs dorsaux et de sa face ventrale. Ceux-ci ne sont jamais rouges mais jaunes, et quelquefois orange et verdâtres, chez *A. s. spumarius* et *A. s. hoogmoedi*. La couleur de fond d'*A. s. barbotini* est noire ou brun très foncé comme celle des autres *A. spumarius*.

Chez certaines populations, particulièrement celles de la sous-espèce nominale en Équateur et au Pérou, la paume des mains, la plante des pieds et la région centrale de la face inférieure des cuisses sont rougeâtres (carmin ou vermillon *in vivo*) (PETERS, 1974, et obs. pers.). Cette coloration très localisée, qui subsiste parfois plus longtemps que le jaune dans l'alcool, a induit en erreur BOULENGER (1882) qui croyait que toute la face ventrale de ses *Phryniscus pulcher* était rouge carmin (« lower surface carmine ») alors qu'il avait vu seulement des exemplaires dont le jaune ventral avait disparu. Il les séparait à tort au niveau spécifique de ses *Phryniscus* « *flavescens* » (= *A. s. hoogmoedi*) dont un des deux caractères distinctifs était d'avoir conservé leur jaune original dans l'alcool.

D'après RIVERO (1968), la teinte des motifs d'*A. s. andinus* est brune (*tan*) plutôt que jaune verdâtre ou verte. Ceci me paraît dû davantage à la décoloration générale de la peau dans l'alcool qu'à ses couleurs originales. *A. s. andinus* se distingue des autres sous-espèces par sa peau granuleuse.

Chez *A. s. spumarius* et *hoogmoedi*, la plupart des motifs dorsaux constituent deux bandes longitudinales dorso-latérales disposées symétriquement par rapport à l'axe du dos. Ces deux bandes composées de lignes jaunes s'anastomosant entre elles forment une trame arachnéenne qui paraît posée sur le fond brun. COPE (1871), qui leur trouvait l'apparence d'écume desséchée, donna le nom correspondant de *spumarius* à l'espèce. Cette disposition symétrique est beaucoup moins apparente chez *A. s. barbotini* et, semble-t-il, *A. s. andinus*.

Trois morphes ont été décelées chez les *A. s. hoogmoedi* des Guyanes (LESCURE, 1974b). La morphe A, celle du type provenant des monts Attachi-Bacca, est caractérisée par une couleur de fond dorsale et latérale brun sombre, de fines bandes longitudinales latéro-dorsales jaunes et une face ventrale jaune saumon (cf. fig. 4A). Les individus de la même population, désignés par le sigle A' ont les mêmes motifs dorsaux mais une autre coloration : bandes vert clair, ventre blanc à rosâtre, et des plaques rosâtres aux mêmes endroits que les taches vermillon d'*A. s. spumarius*.

La morphe B se distingue par sa couleur de fond noir, le dessous du corps jaune d'or et les bandes longitudinales également jaunes mais très variables en largeur (cf. fig. 4B

et 5). Il existe au Surinam une morphé B', où la couleur orange s'est substituée au jaune (HOOGMOED, *comm. pers.*).

La morphé C, très facile à discerner, présente sur le dos des bandes jaunes plus larges que les bandes noires. Par conséquent, le jaune apparaît comme la couleur de fond, la face inférieure est entièrement jaune d'or (cf. fig. 4C et 6). Le jaune est remplacé par de l'orange chez les individus capturés du côté de la crique Koulé-Koulé (morphé C').



FIG. 4. — Représentation schématique du motif de coloration dorsale chez les trois morphes d'*A. s. hoogmoedi* (d'après photos) (LESCURE, 1974 b).

On peut décrire un schéma de base pour la couleur noire des trois morphes : deux bandes plus ou moins larges partent des paupières et se rejoignent avant le milieu du dos dessinant ainsi les deux branches d'un V, derrière les paupières une barre transversale relie les extrémités des deux branches et de son centre une bande verticale va jusqu'à l'extrémité du museau et s'y termine en fourche ou en trident, de la pointe du V partent deux bandes longitudinales qui s'incurvent, bordent chaque flanc et descendent jusqu'à la pointe de l'urostyle où elles fusionnent (cf. fig. 4 et LESCURE, 1974b).

La morphé C (et son associée C') est la seule à avoir de réelles limites géographiques : le bassin supérieur du Maroni (Haut-Tapanahony, Itany) dans la zone du Tumuc-Humac (cf. fig. 1). Les morphes A et B ne sont pas circonscrites à des régions particulières. Cependant, la morphé A' n'a été trouvée jusqu'à maintenant que dans les monts Attachi-Bacca.

Dans la population d'*A. s. hoogmoedi* du Haut-Oyapock (42 exemplaires récoltés), les bandes latéro-dorsales passent insensiblement du modèle A au modèle B, mais leur coloration et celle de la face ventrale sont toujours jaune d'or.

Après avoir examiné un matériel encore plus nombreux que lors de ma description des morphes (LESCURE, 1974b), il me semble que le modèle le plus répandu dans les trois Guyanes, l'Amapa et l'est de l'Amazonie n'est pas la morphé B mais une morphé de transition entre A et B, avec des bandes latéro-dorsales et une face ventrale jaune d'or. Elle sera désignée dorénavant par le sigle AB.

Les trente-quatre spécimens d'*A. s. spumarius* récoltés à Colonia ont les motifs dorsaux de la morphé A ; quelques-uns esquissent une transition entre A et B. *In vivo*, la couleur de fond des faces dorsale et latérales est noire ou brun noir ; tous les motifs dorsaux sont

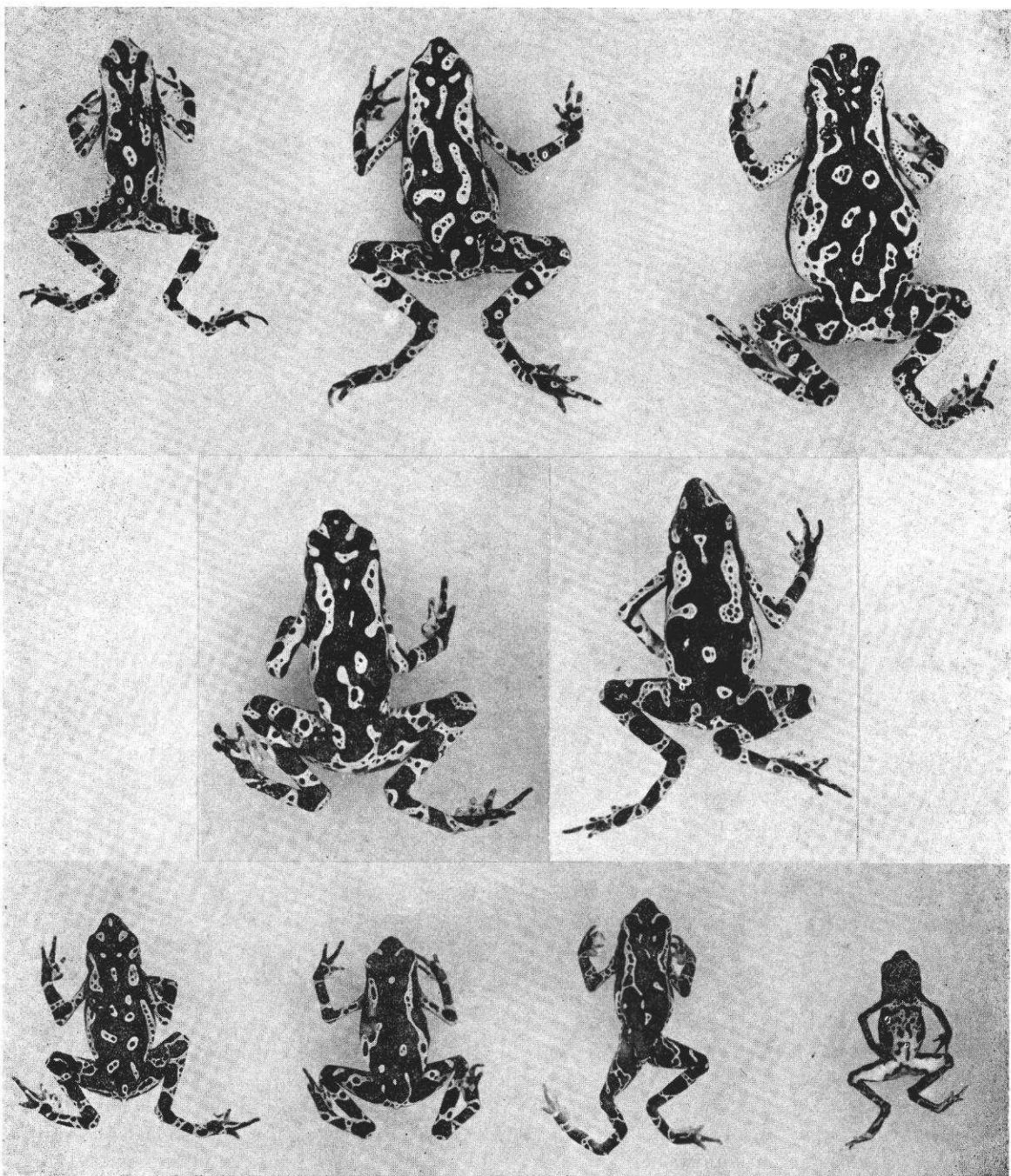


FIG. 5. — Formes de transition entre la morphe C (en haut à gauche), la morphe B (au milieu), et la morphe A (en bas à droite).

jaunes ou quelquefois jaune verdâtre ; la face ventrale est jaune avec la surface centrale de la région inférieure des cuisses, les faces inférieures des mains et des pieds constamment rouge vermillon à orange. Des taches noires rondes plus ou moins nombreuses sont disséminées sur la face ventrale, particulièrement dans la région scapulaire. Les exemplaires KU 120.480 à 485 de l'Équateur ont le même genre de tache. La palmure des trois derniers orteils est un peu moins échancrée que chez *A. s. hoogmoedi* mais ce caractère n'est pas constant.

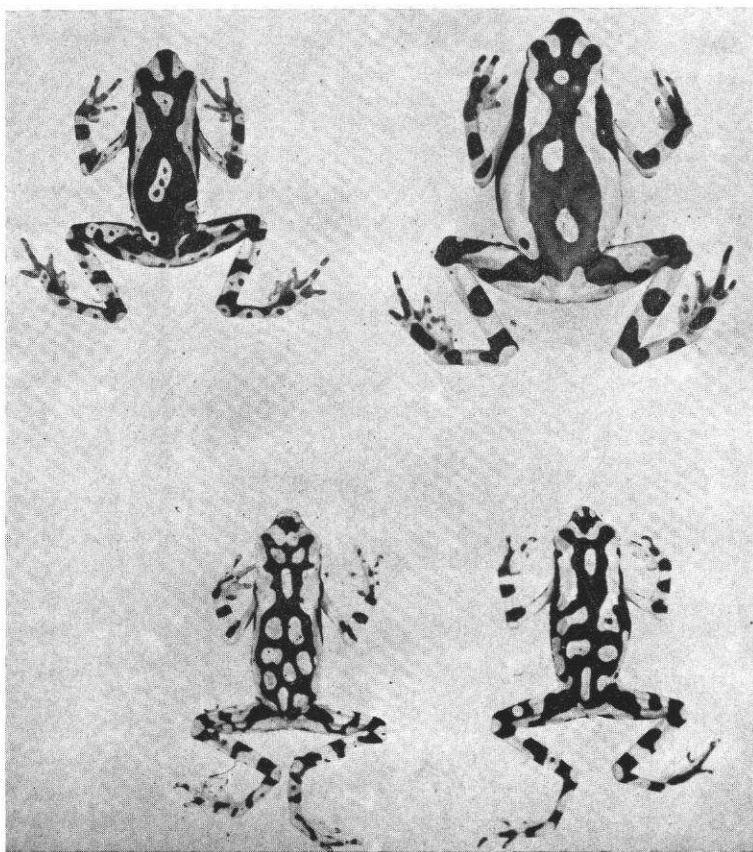


FIG. 6. — Variations de la morphé C.

L'examen d'un matériel frais et abondant permet d'affirmer maintenant que les *A. spumarius* de l'ouest amazonien ne diffèrent pas vraiment des morphes A et AB d'*A. s. hoogmoedi*. Seuls, les chants présentent quelques différences. Cependant, selon nos connaissances actuelles, une grande distance sépare les aires de répartition d'*A. s. spumarius* et d'*A. s. hoogmoedi*. Ce dernier a été récolté dans l'intérieur des Guyanes, sur le versant occidental du Tumuc-Humac, en Amapa, à Santarem et dans la région de Manaus (HÖDL et SAZIMA, *comm. pers.*). On ignore s'il vit à l'ouest du Rio Branco et le long de l'arc nord-amazonien. Les Indiens du Mitu (Vaupès, Colombie) connaissent toutefois un chant de ce

type. *A. s. spumarius* est distribué par taches à l'ouest de Léticia : sources du Loretoyacu, bassin du Rio Ampiyacu, Yubineto sur le Putumayo. Il est connu de l'Igara Parana par un spécimen récolté par ROBUCHON au XIX^e siècle mais je ne l'ai pas retrouvé au Hameau Kuiru, près de la Chorrera, et les Indiens Witoto qui y habitent ne le connaissaient pas. Il a été signalé de divers endroits des contreforts des Andes en Équateur et au Pérou (RIVERO, 1968 ; PETERS, 1974).

Or, la présence d'*A. spumarius* entre Léticia et Manaus au nord de l'Amazonie n'est pas impossible car j'ai constaté à Colonia que cette espèce n'est pas aussi saxicole que je le croyais (LESCURE, 1977) : elle peut vivre dans une région où il n'y a aucun affleurement rocheux. Son têtard rhéophile à ventouse ventrale (DUELLMAN et LYNCH, 1969) doit alors se fixer à des supports tels que branches mortes, troncs d'arbre ou à la rigueur petites concrétions latéritiques.

Donc, si on récolte dans l'avenir des *A. spumarius* au centre nord de l'Amazonie, entre le Rio Putumayo, le Rio Negro et le Rio Branco, nous devons déclarer *A. s. hoogmoedi* synonyme de la sous-espèce nominale. L'espèce polytypique sera alors distribuée le long d'un cline plus ou moins continu avec une sous-espèce particulière à chaque extrémité, *A. s. andinus* du Departamento de San Martin (Pérou) à l'ouest et *A. s. barbotini* du Massif central de Guyane française à l'est.

Avec *A. s. barbotini*, la Guyane française compte désormais quatre espèces ou sous-espèces d'*Atelopus* alors qu'un seul taxon, *A. s. hoogmoedi*, vit au Surinam et en Guyana. Dans ces deux pays la superficie importante de la plaine côtière quaternaire, où se succèdent mangroves, marécages, savanes et forêt-galeries à majorité de palmier, fait que l'on passe sans transition de ces terres basses à la forêt dense de l'Intérieur où vit *A. s. hoogmoedi*.

En Guyane française les terres basses n'occupent que 2,3 % de la surface du territoire. La forêt pluviale équatoriale, qui repose sur le socle antécambrien, recouvre presque tout le pays y compris une zone subcôtière qui n'est pas envahie par toute la faune et la flore de l'intérieur des Guyanes. Certaines espèces y sont remplacées par d'autres qui se sont formées pendant des phases de climat sec dans la fraction nord du refuge forestier de Guyane française (LESCURE, 1975 ; DE GRANVILLE, 1979), peut-être dans les montagnes de Kaw.

A. flavescens est commun dans ces petites montagnes de Kaw culminant seulement à 333 m et il est bien connu des collines de Matoury qui les prolongent. Il vit dans le Moyen-Approuague où son ornementation dorsale et sa coloration paraît varier plus ou moins graduellement : le jaune brunâtre de Kaw et du Matarony, avec ou sans fines vermiculations plus claires ou plus foncées, est remplacé par du brun avec des vermiculations verdâtres chez des paratypes d'*A. vermiculatus* McDiarmid provenant de la crique Ipouçin. À côté du Saut Pararé, sur l'Arataye, les spécimens sont jaunes ou bruns, avec ou sans vermiculations mauves, et ont les orteils palmés comme ceux d'*A. flavescens* ou *A. franciscus*. Chez tous, la coloration ventrale est rose plus ou moins violacé. Les vermiculations des spécimens bruns sont différentes des ornementations dorsales d'*A. s. hoogmoedi* et *A. s. barbotini*. Cette forme plus brune avec des vermiculations plus apparentes et de coloration variable caractérise peut-être la zone de contact entre *A. franciscus* et *A. flavescens* dans le Moyen-Approuague et le long de l'Arataye. *A. franciscus*, qui est une espèce vicariante d'*A. flavescens*, a été trouvé dans le bassin du fleuve Sinnamary et à Cacao sur la Comté (cf. fig. 1).

L'espèce polytypique *A. spumarius* fait partie du même groupe qu'*A. flavescens* et

A. franciscus. Ces *Atelopus* du groupe *flavescens* sont les seuls du genre à avoir une oreille moyenne avec un tympan interne ; les autres n'ont ni l'une ni l'autre (McDIARMID, 1971). Ils ont aussi le premier orteil entièrement inclus dans la peau, une palmure des autres orteils assez semblable (formule palmaire du groupe : I 0-0 à 1 II 0-1 1/2 à 2 III 0 à 2-3 à 3 1/2 IV 3 à 3 1/2-0 à 2 V) et des pattes minces et relativement longues. Ce sont des espèces diurnes de la forêt équatoriale réparties dans l'ensemble guyano-amazonien.

CONCLUSION

Dans l'état actuel de nos connaissances sur la répartition des *Atelopus* (McDIARMID, 1971), ces Amphibiens occupent deux aires disjointes : d'un côté les Guyanes (4 espèces ou sous-espèces), de l'autre les Andes et leurs contreforts (environ 25 espèces) ainsi que leurs prolongements au nord du Vénézuëla (3 espèces) et au sud de l'Amérique Centrale (3 espèces). Ces deux aires correspondent à deux foyers distincts d'évolution et de spéciation situés respectivement dans les Andes, probablement en Équateur, et en Guyane française. Comment expliquer cette bipolarité dans l'évolution et la distribution géographique de ces Anoures ?

La formation de la lignée *Atelopus* est survenue apparemment quand un Bufonidé néotropical s'est reproduit dans l'eau courante grâce à un têtard rhéophile et à une ponte qui pouvait être fixée à un support. Ses descendants se sont ensuite implantés dans des biotopes « collinéens » et montagneux loin de points d'eau stagnante, mais en restant liés pour leur reproduction aux cours d'eau de montagne. Le phénomène a sans doute pris naissance dans les Guyanes, probablement dans la partie orientale où les formes les plus primitives ont évolué sur place pour donner le groupe *flavescens* qui a conservé une oreille moyenne. Les *A. flavescens* s'y reproduisent encore à basse altitude (50-100 m) dans les criques au bas des collines ; les pontes sont collées à des roches en partie submergées, les têtards gastromyzophores vivent fixés à des pierres dans le lit des criques.

Un stock des anciens *Atelopes* de la région guyanaise a ensuite émigré vers l'ouest, soit par les affleurements gréseux de l'arc nord-amazonien, soit par la forêt au nord de l'Amazone. L'espèce polytypique *Atelopus spumarius*, le seul *Atelope* des Andes qui a conservé une oreille moyenne, le seul commun aux deux aires de répartition du genre et possédant une vaste valence écologique, est-elle le témoin du flux de cette migration ? Elle vit non seulement de 200 à 1 000 m, mais existe dans des régions où il n'y a aucun affleurement rocheux comme à Colonia.

Ayant atteint la Cordillère des Andes après leur migration d'est en ouest, les *Atélopes* ont essaimé dans ses parties nord et centrale où ils pouvaient se reproduire dans les eaux turbulentes, mais très oxygénées, des torrents de montagne grâce à leurs têtards rhéophiles gastromyzophores. Ils ont alors évolué en perdant notamment leur oreille moyenne et leur tympan interne, se sont diversifiés au point de donner des rameaux phylétiques comme les genres *Osonorphryne* et *Rhamphophryne*, et sont parvenus jusqu'à 4 500 m (RUIZ-CARRANZA, 1980) dans des biotopes où les Amphibiens sont très rares pour donner les *Atelopus* de l'important groupe *ignescens*.

MATÉRIEL EXAMINÉ

Atelopus s. hoogmoedi.

Guyane française : Morphe A et A' : Haut-Maroni, mont Attachi-Bacca, MNHNP A522 (holotype), A514 à 521 (paratypes). Morphes A à B, AB et B : Haut-Oyapock, région de Trois Sauts, MNHNP 1979-1612 à 1650, mont Yanioué, MNHNP 1950-12, montagne Saint-Marcel, MNHNP 1979-1651 à 1654. Morphes C et C' : Haut-Maroni, Mitaraca, MNHNP 1979-1580 à 86, 1591 à 96, Paloulouimeerpeu, MNHNP 1979-1588, Elachi Pata, MNHNP 1979-1597, 1609 à 11, Echoli Epoyan, MNHNP 1979-1598-99, Oueramapane, MNHNP 1979-1608, monts Tumuc-Humac, MNHNP A260-68, A465-67.

Brésil : Morphe B : Amapa, entre Caïman et Ourouareu, MNHNP 1950-10-11. Morphe AB : Parà, Santarem, Sudam Reserve, KU 129954-60.

Atelopus s. spumarius.

Pérou : Departamento Loreto : Colonia, MNHNP 1979-8382 à 8415, Yubineto, MNHNP 1979-8416, sources Loretoyacu, AM 95815-96005.

Colombie, Amazonas : Igara Parana, BM 1905.1.31.10.11.

Remerciements

Je remercie vivement J. J. DE GRANVILLE (ORSTOM, Cayenne), W. HÖDL, J. P. GASC, C. ALBARET, P. RAZON, J. DESPLATS et M. RODRIGUES-TREFFAUT qui ont récolté des *Atelopes* en Guyane et au Pérou. Les expéditions à Colonia et Yubineto ont été subventionnées par le CNRS (RCP 316) et le Fonds national de la Recherche scientifique suisse (Requête n° 1484-077-5). J'adresse mes plus vifs remerciements à W. HÖDL et E. LEROY pour leur aide et leurs avis concernant la partie bioacoustique de ce travail. W. HÖDL a fait les sonagrammes de la plupart des chants au laboratoire de Bioacoustique de l'Université de Vienne (Dir. Pr. GRAF). D'autres sonagrammes ont été faits avec M^{lle} E. LEROY au laboratoire d'Acoustique de l'Université de Paris VI. Je remercie également Miss A. G. C. GRANDISON (British Museum, BM), M. S. HOOGMOED (Muséum de Leyde, RMNH), E. E. WILLIAMS (Museum of Comparative Zoology, MCZ), W. E. DUELLMAN (Museum of Lawrence, Kansas, KU), R. ZWEIFFEL (American Museum, AM) et E. R. BRYGOO (Muséum national d'Histoire naturelle, MNHNP) pour le prêt des spécimens et leur hospitalité dans leur laboratoire. Je remercie également M^{me} BRYGOO pour le tirage des photographies, M^{me} SCHACH (Laboratoire de Zoologie, ENS, Pr. LAMOTTE) et M. VITALIS pour l'exécution des dessins. MM. les Pr. LAMOTTE et BRYGOO ont relu le manuscrit.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BOULENGER, G. A., 1882. — Catalogue of the *Batrachia Salientia* in the collection of the British Museum. 2^e édit., Londres : 503 p.
- COPE, E. D., 1871. — Ninth contribution to the herpetology of tropical America. *Proc. Acad. nat. Sci. Philad.*, **23** : 200-227.
- DUELLMAN, W. E., et J. D. LYNCH. — Description of *Atelopus* tadpoles and their relevance to Atelopodid classification. *Herpetologica*, **25** : 231-240.
- GRANVILLE, J. J. DE, 1979. — Forest flora and xeric flora refuges in French Guyane during the late pleistocene and the holocene. Comm. 5^e Int. Symposium Assoc. Trop. Biol., ORSTOM polycop., 47 p.

- 1980. — Du Sommet Tabulaire aux Monts Bakra. Premières observations sur la flore et le milieu naturel. *La Nature et l'Homme en Guyane*, **4** : 1-14.
- JASLOW, A. P., 1979. — Vocalization and Aggression in *Atelopus chiriquiensis* (Amphibia, Anura, Bufonidae). *J. Herpetol.*, **13** (2) : 141-145.
- KORNERUP, A., et J. H. WANSHER, 1967. — Methuen Handbook of Colour. 2^e édit., Londres : 243 p.
- LESCURE, J., 1973a. — Contribution à l'étude des Amphibiens de Guyane française. I. Notes sur *Atelopus flavescens* Duméril et Bibron et description d'une espèce nouvelle. *Vie Milieu*, 1972-1973, **23** (1C) : 125-141.
- 1974a. — Présence d'une sous-espèce d'*Atelopus pulcher* (Amphibien Anoure) dans les Guyanes : *Atelopus pulcher hoogmoedi*. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 1973, 3^e sér., n° 144, Zool. 108 : 997-1005.
- 1974b. — Notes biogéographiques sur quelques Amphibiens du bassin supérieur du Maroni. *C. r. somm. Séanc. Soc. Biogéogr.*, 1973, **439** : 53-56.
- 1975. — Biogéographie et écologie des Amphibiens de Guyane française. *C. r. somm. Séanc. Soc. Biogéogr.*, 1973, **440** : 68-82.
- 1976. — Contribution à l'étude des Amphibiens de Guyane française. VI. Liste préliminaire des Anoures. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 3^e sér., n° 377, Zool. 265 : 475-525.
- 1977. — Diversité des origines biogéographiques chez les Amphibiens de la région guyanaise. In H. DESCIMON, édit., Biogéographie et évolution en Amérique tropicale. *Publs Lab. Zool. ENS*, **9** : 53-65.
- McDIARMID, R. W., 1971. — Comparative morphology and evolution of frogs of the neotropical genera *Atelopus*, *Dendrophryniscus*, *Melanophryniscus* and *Oreophrynella*. *Bull. Los Angeles Count. Mus. nat. Hist. Sci.*, **12** : 1-66.
- 1973. — A new species of *Atelopus* (Anura, Bufonidae) from Northeastern South America. *Contr. Sci.*, **240** : 1-12.
- PAILLETTE, M., 1977. — Répertoire des signaux sonores à configuration biologique spécifique chez les Anoures. In : E. LEROY, Éco-Éthologie des communications chez les Amphibiens. *Bull. Soc. zool.*, **102**, suppl. 2 : 109-124.
- PETERS, J. A., 1973. — The Frog Genus *Atelopus* in Ecuador (Anura, Bufonidae). *Smithson. Contr. Zool.*, **145** : 1-49.
- RIVERO, J. A., 1968. — More on the *Atelopus* (Amphibia, Salientia) from western South America. *Caribb. J. Sci.*, **8** : 83-94.
- RUIZ-CARRANZA, P. M., 1980. — Adaptaciones larvarias de *Atelopus* (Amphibia-Bufonidae) a la ecesis en ambientes norandinos. I. Reunion Iberoamericana, Zool. Vert., La Rabida, 1977 : 397-399.