

Les *Hyperolius* camerounais du groupe d' *H. nasutus* (Amphibia, Anura, Hyperoliidae)

J.-L. AMIET

48, rue des Souchères, F-26110 Nyons, France.

Cameroonian *Hyperolius* of the *H. nasutus* group (Amphibia, Anura, Hyperoliidae). - At the present time, the «*Hyperolius nasutus* group» includes fifteen species names, but several of them are certainly synonyms. First, a tentative synthesis of the characteristic features of the group is proposed. Some of them were formerly ignored or misinterpreted. For example, it is pointed out that specimens which do not exhibit the snout shape illustrated in Günther's description of *H. nasutus* were erroneously attributed to this species. In the Cameroonian batrachofauna, two species were confounded with *H. nasutus*: *H. igbettensis* Schiøtz (formerly a subspecies of *nasutus*) and *H. adpersus* Peters (a species fallen in oblivion). As these species have easily recognizable nuptial calls, it was possible to find distinguishing morphological characters. *H. igbettensis* is very slender and relatively larger, with a narrow head; its snout is long, but not «shark-like» as in Günther's description of *nasutus*; nuptial calls are of type A sensu Channing, Moyer & Burger; in Cameroon, this species inhabits guineo-sudanian and medio-sudanian savannas. *H. adpersus* is somewhat smaller, broader, and has a broad head and short, subtruncate snout; brown chromatophores are more numerous than in *igbettensis* and may give a speckled pattern; calls are of type C; *H. adpersus* is a farmbush species (= «parasylvicole» sensu Amiet) spread in the Cameroonian forest zone and reproducing in more open sites. Phonoceneses to which both species participate are described. Their distribution out of Cameroon is traced and their affinities are discussed. Finally, a diagnosis of each species is proposed and taxonomic problems concerning other species of the group are evoked.

Keywords: Africa - Cameroon - batrachology - systematics - ecology.

INTRODUCTION

Depuis la description d'*Hyperolius nasutus* par Günther, en 1864, quatorze taxons plus ou moins proches de cette espèce ont été reconnus. A l'heure actuelle, ce «groupe d'*H. nasutus*» constitue un ensemble dont plusieurs auteurs ont souligné la complexité, voire la confusion (Poynton & Broadley, 1987; Schiøtz, 1999). Une récente tentative de mise en ordre basée sur les vocalisations (Channing *et al.*, 2002) n'a pas entièrement résolu le problème.

Au Cameroun, l'existence de deux espèces différentes appartenant à ce groupe a été signalée depuis une trentaine d'années (Amiet, 1975, note infrapaginale p. 94). Sur du matériel de collection, ces espèces pourraient être confondues. Dans la nature, leurs appels permettent une séparation aisée, à partir de laquelle il devient possible de mettre en évidence des critères distinctifs morphologiques. De plus, elles sont localement syntopiques, ce qui apporte la garantie d'une séparation de niveau spécifique. L'objectif de ce travail est d'en donner une description détaillée, qui mettra l'accent sur leurs caractères différentiels, en espérant que cela fournira des points de repère pour une clarification de la systématique de l'ensemble du groupe.

Une analyse attentive des descriptions originales montre qu'aucune des deux espèces ne peut être rapportée à *H. nasutus*, tel que Günther l'a décrit et figuré, mais qu'elles correspondent cependant à des taxons déjà nommés: *H. adspersus* Peters, 1877, seconde espèce décrite dans le groupe, et *H. igbettensis* Schiøtz, 1963, initialement considéré comme sous-espèce d'*H. nasutus*. Les raisons qui ont conduit à retenir ces dénominations seront discutées après les redescriptions des deux espèces.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Pour les deux espèces représentées au Cameroun, les spécimens et les données de terrain ont été recueillis par l'auteur. La méthode de recherche a été le repérage acoustique au cours de prospections nocturnes. Cette méthode présente le double avantage de donner une orientation taxonomique, grâce aux différences des appels, et d'apporter la certitude que les mâles capturés sont adultes, puisque vocalement actifs. L'inconvénient est que les prélèvements ne comportent pas de juvéniles et peu de femelles, mais on est sûr que celles-ci, venues pour pondre, sont elles aussi adultes.

Grâce à l'obligeance de A. Schiøtz, j'ai reçu en prêt du Musée de Copenhague 2 ex. d'*H. viridis* Schiøtz (de Sumbawanga, Tanzanie), 8 ex. d'*H. benguellensis* Bocage (de Hillwood, Zambie) et 6 ex. d'un *Hyperolius* désigné ici comme «*H. cf. nasutus*» (Hillwood, Zambie). Ce matériel a été étudié suivant la méthode exposée ci-après et sera souvent mentionné dans ce travail, car il offre de précieux éléments de comparaison qui permettent de mieux cerner les caractéristiques des deux espèces camerounaises.

Pour les mensurations, délicates sur de si petits animaux (de l'ordre de 20 mm), deux méthodes ont été utilisées.

1°) Les distances «extrémité du museau – entrejambe» (L), «largeur de la tête en arrière des yeux» (T) et «longueur de la jambe du genou au talon» (J) ont été mesurées au pied à coulisse (Fig. 1).

2°) Même sous la loupe binoculaire, les mensurations céphaliques sont difficiles à faire au pied à coulisse. Comme ce sont les rapports morphométriques qui sont intéressants, plutôt que les valeurs absolues, j'ai procédé de la façon suivante. (1) L'animal est disposé bien à plat sur le fond d'une petite cuvette à dissection, immergé pour éviter tout risque de dessiccation. (2) La cuvette étant placée sur la platine d'une loupe binoculaire, sa tête est dessinée à la chambre claire (grossissement x 12). (3) Sur le dessin obtenu, de l'ordre de 7 à 9 cm dans sa plus grande dimension, les mensurations sont faites en employant un calque portant deux axes perpendiculaires gradués, qu'il suffit de déplacer pour obtenir les mesures suivantes: T, largeur de la tête, LT, longueur de la

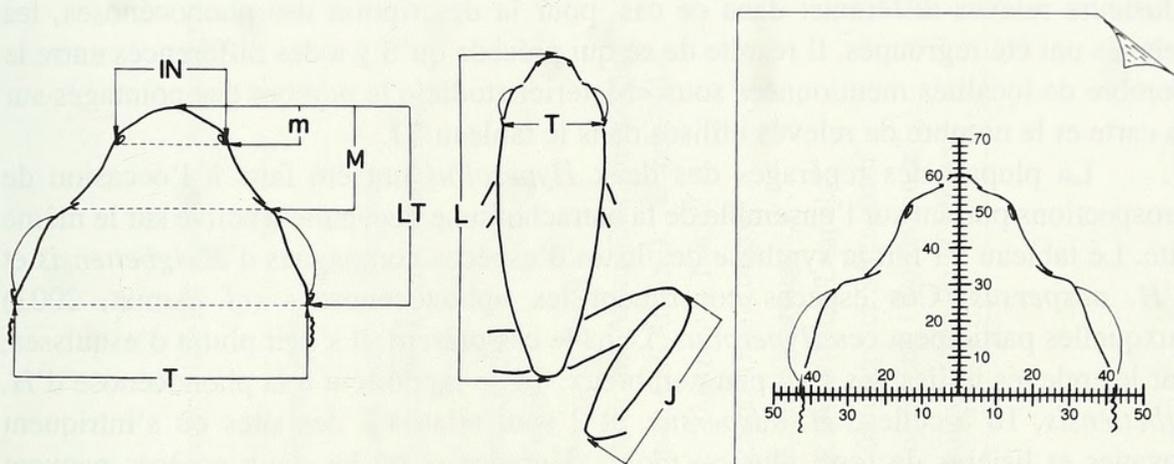


FIG. 1

Mensurations utilisées dans le présent travail. A droite, méthode d'obtention des données de morphométrie céphalique à l'aide d'un calque portant deux axes perpendiculaires gradués.

tête, M, longueur du museau, IN, espace entre les narines, m, extrémité du museau (Fig. 1). (4) Ces mesures sont utilisées pour calculer les rapports morphométriques suivants: LT/T , M/T , M/IN , m/IN (Tab. V).

Pour chacune des deux espèces camerounaises, une dizaine de spécimens, pris au hasard, ont été ainsi dessinés. Pour les espèces extra-camerounaises, tous les spécimens utilisables l'ont été aussi. Il n'y a donc pas une trop grande disparité entre les échantillons des premières et des secondes.

Les dessins de profil de la tête ont été faits suivant la même méthode, mais ils ne peuvent pas être utilisés pour des mensurations (projection sur un plan, introduisant un biais des valeurs réelles). Une mesure souvent utilisée, celle du diamètre oculaire, a été écartée: il suffit d'examiner un spécimen sous l'objectif de la loupe binoculaire pour constater qu'il n'y a pas de «commissures palpébrales» définies, ce qui empêche de faire des mesures correctes. Il en est de même pour la largeur de la paupière supérieure et l'espace interoculaire: la saillie du globe oculaire se raccordant à la face supérieure de la tête par une courbe, il est impossible d'y trouver un repère permettant de mesurer les dimensions précitées.

La méthode précédente consomme beaucoup de temps, mais elle a l'avantage de fournir, par la même occasion, des dessins qui permettent d'illustrer des caractères difficiles à quantifier ou à décrire de façon objective. C'est ainsi qu'ont été faites les Fig. 2, 7, 10 et 11, montrant les variations de forme du museau chez les espèces étudiées. Dans le même but, elle a été utilisée aussi pour montrer la variation intra- et interspécifique de la palmure (Fig. 4 et 8).

La méthode de cartographie, sur trame quadrillée à 10 minutes sexagésimales, a été exposée dans un travail antérieur (Amiet, 1983). Il faut souligner ici que: (1) les relevés acoustiques n'ont pas été nécessairement accompagnés de prélèvements; (2) comme les carrés mesurent une vingtaine de km de côté, plusieurs localités ont pu faire l'objet de relevés distincts dans un même carré; (3) surtout dans la région de Yaoundé, le même site a pu faire l'objet de plusieurs visites, et l'activité vocale être notée dans

plusieurs relevés différents: dans ce cas, pour la description des phonocénoses, les relevés ont été regroupés. Il résulte de ce qui précède qu'il y a des différences entre le nombre de localités mentionnées sous «Matériel étudié», le nombre des pointages sur la carte et le nombre de relevés utilisés dans le tableau VI.

La plupart des repérages des deux *Hyperolius* ont été faits à l'occasion de prospections portant sur l'ensemble de la batrachofaune vocalement active sur le même site. Le tableau VI fait la synthèse des listes d'espèces-compagnes d'*H. igbettensis* et d'*H. adspersus*. Ces espèces constituent les «phonocénoses» (cf. Amiet, 2001) auxquelles participent ces *Hyperolius*. Dans le cas présent, il s'agit plutôt d'esquisses, car les relevés utilisables sont peu nombreux: 14 se rapportent à la phonocénose d'*H. igbettensis*, 16 à celle d'*H. adspersus*, et 2 sont relatifs à des sites où s'intriquent savanes et lisières de forêt plus ou moins dégradée et où les deux espèces peuvent coexister. Dans le tableau VI, les espèces-compagnes ont été réparties en *groupes*, correspondant à autant de cortèges écologiques: groupe 1: savanicoles médio-soudanaises; groupe 2: savanicoles *s. lato*; groupe 3: endémique savanicole ouest-camerounaise; groupe 4: savanicoles pénétrant plus ou moins profondément dans la zone forestière; groupe 5: espèces euryéciques (milieux ouverts); groupe 6: espèces parasylvicoles à large extension vers le nord; groupe 7: espèces parasylvicoles propres à la zone forestière.

Les enregistrements sonores ont été effectués sur magnétophone UHER 4000 Report, puis recopiés sur un magnétophone numérique Tascam DA-P1. Les sonagrammes ont été réalisés par A. Schiøtz au Laboratoire de Zoologie de l'Université de Copenhague. Dans ce qui suit, une analyse fine des vocalisations des deux espèces camerounaises ne sera pas tentée. En revanche, pour chacune, plusieurs sonagrammes d'appels provenant d'individus d'origines différentes seront présentés, de façon à illustrer les différences interspécifiques et la variation intraspécifique des vocalisations.

Dans les rubriques «Matériel étudié», les noms des localités sont placés par ordre alphabétique. Les coordonnées des carrés d'où proviennent les échantillons sont indiquées, entre crochets, en degrés et minutes de longitude est puis, après le signe «x», de latitude nord. Les numéros de collection des spécimens sont mentionnés entre parenthèses.

RÉSULTATS ET DISCUSSION

LE GROUPE D'*HYPEROLIUS NASUTUS*

Dans ce qui suit, on appellera «groupe d'*H. nasutus*» l'ensemble des 15 taxons répertoriés dans le tableau I. *H. pusillus* (Cope, 1862), *H. quinquevittatus* Bocage, 1866, et *H. parkeri* Loveridge, 1933, rapprochés par certains auteurs d'*H. nasutus*, en diffèrent par trop de caractères pour y être inclus.

Il est certain que plusieurs noms du tableau I correspondent à des synonymes. Une analyse comparative de toutes les descriptions, faite dans une perspective historique, permettrait de mettre au moins certains d'entre eux en évidence. Toutefois, ce travail ne prendrait tout son intérêt que dans une révision générale de l'ensemble, entreprise qui dépasse mes possibilités. Heureusement, cette remise en ordre n'est pas nécessaire pour répondre à l'objectif défini dans l'Introduction.

TAB. I. Synopsis des taxons décrits dans le groupe d'*Hyperolius nasutus*, par ordre chronologique des descriptions. Pour les planches, les nombres entre parenthèses correspondent aux numéros des figures. R: *Rappia*.

Taxon	Auteur	Date	Pages, figures	Terra typica
<i>H. nasutus</i>	Günther, A.	1864	P. 482, pl. XXXIII (3)	Angola: "province Duque de Bragançe".
<i>H. adpersus</i>	Peters, W.C.H.	1877	P. 616, pl. (6)	Angola (Cabinda): "Chinchoxo (Westafrika)".
<i>R. benguellensis</i>	Barboza du Bocage, J. V.	1893	P. 119	Angola: "Cahata, ... Benguella".
<i>R. punctulata</i>	Barboza du Bocage, J. V.	1895	P. 168	Angola: "bords du Quanza".
<i>R. granulata</i>	Boulenger, G. A.	1901	P. 4-5, pl. II (3)	R. D. Congo: "Pweto".
<i>R. oxyrhynchus</i>	Boulenger, G. A.	1901	P. 5, pl. II (4)	R. D. Congo: "Pweto et Lofoi".
<i>R. papyri</i>	Werner, F.	1907	P. 1903 [81], pl. IV (15)	Soudan: "Khor Attar und Mongalla... Gondokoro".
<i>H. acuticeps</i>	Ahl, E.	1931	P. 29-31	Tanzanie ("Deutsch-Ost-Afrika"): "Konde-Nika".
<i>H. poweri</i>	Loveridge, A.	1938	P. 213-214	Afrique du Sud: "Umvoti, ..., Natal".
<i>H. dartevellei</i>	Laurent, R.	1943	P. 71, fig. 3	R. D. Congo: "Zambi (Bas Congo)".
<i>H. nasicus</i>	Laurent, R.	1943	P. 71-72, fig. 4	R. D. Congo: "Kasiki (Marungu...)".
<i>H. sagitta</i>	Laurent, R.	1943	P. 72-73, fig. 5 et 6	R. D. Congo: "Kambo (Haut Luapula)".
<i>H. lamottei</i>	Laurent, R.	1958	P. 292-294, pl. III (16)	Guinée: "entre Zougouépo et Sérengbara".
<i>H. nas. igbettensis</i>	Schiøtz, A.	1963	P. 64-66, fig. 22, pl. I (12 et 13)	Nigeria: "north of Iggetti, Oyo Province".
<i>H. viridis</i>	Schiøtz, A.	1975	P. 110-112, fig. 109 et 110	Tanzanie: "30 miles southwest of Mbeya".

TAB. II. Forme du museau selon les descriptions originales de divers taxons du groupe d'*Hyperolius nasutus*. Faute d'indications explicites sur ce point, les descriptions d'*H. poweri* et *H. viridis* n'ont pas été mentionnées. R: *Rappia*.

Auteur	Date	Taxon	Descriptions originales
Museau long et pointu			
Günther	1864	<i>H. nasutus</i>	P. 482: "Snout much produced, acutely pointed..." (pl. 33, fig. 3, profil et dessus).
B. du Bocage	1893	<i>R. benguelensis</i>	P. 119: "Ressemble à <i>R. nasuta</i> , Günth., par son museau saillant et acuminé".
Boulenger	1901	<i>R. oxyrhynchus</i>	P. 5: "Le museau est très pointu et dépasse fortement la bouche" (pl. 2, fig. 4, vue de dessus).
Werner	1907	<i>R. papyri</i>	P. 1903 [81]: "Schnauze ähnlich wie bei <i>R. oxyrhynchus</i> zugespitzt, vorspringend ...".
Ahl	1931	<i>H. acuticeps</i>	P. 29: "Schnauze sehr spitz, im Profil zugespitzt oder schräg nach hinten abgestutzt, über das Maul hinausragend".
Laurent	1943	<i>H. nasicus</i>	P. 71: "Museau pointu, parfois un peu relevé à l'extrémité, dépassant fortement la mâchoire inférieure, tronqué en profil" (fig. 4, vue de dessus, peu significative).
Laurent	1943	<i>H. sagitta</i>	P. 72: "Museau obtusément pointu, obliquement tronqué en profil, dépassant de beaucoup la mâchoire inférieure" (fig. 5 et 6, vues de dessus, peu significatives).
Museau court			
Peters	1877	<i>H. adpersus</i>	P. 619: "Schnauze abgeplatet, zugespitzt..." (description peu explicite, mais la fig. 6, vue de trois-quarts, montre clairement un museau court).
B. du Bocage	1895	<i>R. punctulata</i>	P. 168: "museau court et tronqué à l'extrémité".
Boulenger	1901	<i>R. granulata</i>	P. 4: "le museau est court et arrondi, un peu pincé, tronqué et proéminent" (pl. II, fig. 3, face dorsale).
Laurent	1943	<i>H. dartevellei</i>	P. 71: "Museau obtusément tronqué, ne dépassant pas de beaucoup la mâchoire inférieure... (museau court et obtus)" (fig. 71, vue de dessus).
Laurent	1958	<i>H. lamottei</i>	P. 292: "Museau arrondi, dépassant légèrement la mâchoire inférieure".
Schiøtz	1963	<i>H. nas. igbettensis</i>	P. 64: "Snout rounded" (fig. 22, profil).

Dans cette partie seront examinés des caractères qui permettent de séparer le groupe d'*H. nasutus* de l'ensemble des autres *Hyperolius*, ainsi que des caractères, parfois méconnus, susceptibles d'être discriminants à l'intérieur du groupe, et donc d'éclairer le statut de certains taxons qui y sont inclus.

TAILLE

La comparaison des tailles indiquées dans les différentes descriptions originales conduit, pour l'ensemble du groupe, à des valeurs extrêmes de 18 mm (chez *H. oxyrhynchus*: Boulenger, 1901) et 27,6 mm (chez *H. lamottei*: Laurent, 1958); il semble préférable de ne pas tenir compte de la taille extrêmement faible indiquée par Werner (1907) pour son type d'*H. papyri*: 14 mm! Les diverses redescriptions n'ont pas conduit à rectifier ces valeurs. Les *Hyperolius* du groupe de *nasutus* ont donc pour première caractéristique leur petite taille, ce qu'ont relevé de nombreux auteurs. Toutefois, ce ne sont pas les plus petits des *Hyperolius*: dans le travail d'ensemble de Schiøtz (1999) sont mentionnées une dizaine d'espèces, aussi bien forestières que savanicoles, dont la taille peut s'abaisser en dessous de 20 mm (avec un record pour *H. minutissimus* Schiøtz, 1975, dont les mâles mesurent de 12 à 17 mm!).

Plus remarquable est l'absence de différence de taille notable entre les mâles et les femelles d'une même espèce. Cette particularité a été notée par tous les auteurs qui ont pu disposer d'un matériel suffisant. Elle est illustrée par les valeurs rapportées dans les tableaux de mensurations des deux espèces camerounaises (tab. IV): pour l'une, la taille moyenne des mâles représente 97,4% de celle des femelles, et pour l'autre 93,4%, mais dans les deux cas les plus grands mâles dépassent ou égalent les plus grandes femelles. Par rapport au reste du genre, où les mâles sont en général plus petits, voire beaucoup plus petits, que les femelles, ce faible écart est un bon caractère distinctif du groupe.

HABITUS

Les descriptions soulignent en général l'aspect étroit et élancé, comme étiré, d'*H. nasutus* et des espèces affines. Cet habitus, partagé par les mâles et les femelles, se traduit aussi par de faibles valeurs du rapport T/L (largeur de la tête / longueur du corps), de l'ordre de 23 à 29% seulement.

Toutefois, cet aspect élancé n'est pas général: les descriptions et/ou les figures qui les accompagnent montrent que *H. adspersus*, *H. granulatus*, *H. dartevellei* et *H. viridis* ont des proportions plus ramassées.

Les deux espèces camerounaises illustrent bien ces deux possibilités: chez l'une, très longiligne, tous les individus (32) ont un rapport T/L compris entre 23,18 et 26,52%, alors que chez l'autre, plus trapue, il est compris (pour 47 individus) entre 28,29 et 32,63%.

PIGMENTATION

Dans un genre au chromatisme très diversifié et parfois spectaculaire, les *Hyperolius* du groupe de *nasutus* se distinguent par leur aspect peu coloré et relativement uniforme.

Chez la plupart des espèces, la face supérieure du corps et des membres est d'un vert diaphane, plus ou moins densément piqueté de chromatophores bruns; au moins

chez certaines «formes», la teinte de fond peut cependant être brune (cf. photo in Wager, 1965, p. 210). La seule ornementation consiste en deux lignes latéro-dorsales blanches ou jaune pâle, partant des canthus ou des paupières et s'étendant jusqu'à la région inguinale. Une concentration de chromatophores bruns, plus apparents en livrée nocturne, peut souligner plus ou moins largement les bords supérieur et inférieur des bandes claires. Il y a aussi, assez souvent, un alignement médio-dorsal de chromatophores foncés.

Associé à l'habitus allongé, le patron dorsal linéaire paraît bien adapté aux supports habituels de ces rainettes, les feuilles de Graminées. Il s'enrichit même de bandes claires supplémentaires chez *H. lamottei* et, au moins chez certains individus, chez *H. benguellensis*.

Ventralement, le tégument est transparent et la pigmentation vert pâle, sauf sous les régions pectorale et abdominale, où une tunique opaque, d'un blanc pur, masque les viscères.

L'existence de phases ou de morphes est insuffisamment documentée. En tout cas, elle est beaucoup moins apparente que chez un grand nombre d'autres espèces d'*Hyperolius*. Quelques auteurs ont signalé que les juvéniles sont tous semblables (Schiøtz, 1963, p. 65; Wager, 1965, p. 208). Leur livrée se retrouve chez les mâles reproducteurs, alors que les femelles diffèrent par l'absence de bandes claires latéro-dorsales, sauf dans certaines populations (ou espèces?) où, suivant les cas, les femelles, ou au moins une partie d'entre elles, sont semblables aux mâles (Stevens, 1974, p. 10, pour *H. nasutus* au Malawi; Schiøtz, 1975, p. 98, pour *H. nasutus* en Afrique orientale). Chez *H. benguellensis*, il y a plusieurs types de coloration possibles («morphs»: Schiøtz & Van Daele, 2003): – à quatre bandes blanches (deux latéro-dorsales et deux paravertébrales), – à deux bandes latéro-dorsales, – ou sans bandes mais tachetée. Au moins chez les deux espèces camerounaises et chez les *H. nasutus* d'Éthiopie (cf. Lagen, 1998, fig. 1), les femelles peuvent montrer une forte ponctuation dorsale, bien contrastée: il est possible que cette livrée succède à la livrée sans bandes et représente une phase de coloration ultime, réalisée seulement chez les femelles.

FORME DU MUSEAU

De nombreuses descriptions ou redescriptions soulignent que le museau a une forme caractéristique: allongé et pointu, il s'avance bien au-delà de la bouche et, de profil, rappelle celui d'un squalé («shark-like»: Poynton & Broadley, 1987). Le tableau II donne un synopsis des descriptions originales mentionnant cette particularité, qui apparaît dans l'étymologie de plusieurs noms spécifiques (*nasutus*, *oxyrhynchus*, *acuticeps*, *nasicus*).

Chez certains représentants du groupe, l'extrémité du museau peut être légèrement retroussée. Ce caractère, sans équivalent chez les autres rainettes africaines, a été relevé par Monard (1937: redescriptions d'*H. benguellensis* et *H. nasutus*) et par Laurent (1943: description d'*H. nasicus*).

Le profil squaliforme et le retroussement du museau sont illustrés par les dessins de têtes d'*H. benguellensis* de la Fig. 10. Ces dessins montrent une autre particularité qui, curieusement, a été passée sous silence par tous les auteurs (sauf Wilson, dans un travail non publié): les narines sont, chez cette espèce, portées par des

saillies latérales du museau, ce qui, en vue dorsale, accentue l'impression de rétrécissement de son extrémité. Ce caractère est bien visible aussi sur les dessins qui accompagnent la description d'*H. nasutus* par Günther (1864: pl. XXXIII, fig. 3); de même, il est perceptible sur le dessin de *Rappia oxyrhynchus* (Boulenger, 1901: pl. II, fig. 4). Le fait que ces auteurs n'y fassent pourtant pas allusion dans leurs descriptions conduit à s'interroger sur la réalité de son absence chez d'autres espèces, car il peut simplement avoir été omis.

A l'opposé des précédents, d'autres taxons rapportés au groupe d'*H. nasutus* se distinguent par la brièveté de leur museau, qui peut, de profil et/ou de dessus, avoir un aspect arrondi ou même tronqué. Le tab. II répertorie les espèces où ce caractère a été explicitement signalé dans les descriptions originales.

Malgré ce que pourrait laisser espérer l'aperçu précédent, le critère «forme du museau» est d'une utilisation délicate pour la définition des taxons à l'intérieur du groupe: 1°) plusieurs espèces (ou sous-espèces), nommées ou non, ont un museau d'aspect plus ou moins intermédiaire; 2°) dans une même espèce, comme le montrent les Fig. 2, 7, 10 et 11, il y a une variabilité individuelle importante, difficile à exprimer objectivement dans les descriptions; 3°) les auteurs ne sont pas toujours suffisamment explicites (dans quelques cas, l'auteur ne précise pas si le caractère est vu dorsalement ou latéralement!).

La forme du museau permet cependant de séparer au moins des cas extrêmes, comme ceux d'*H. adpersus* et d'*H. benguellensis*, illustrés par les Fig. 7 et 10. Elle permet aussi, éventuellement, d'apprécier la pertinence de certaines attributions spécifiques par rapport aux descriptions originales: par exemple, des *Hyperolius* à museau pointu ont souvent été rapportés à *H. granulatus*, et ce dernier mis en synonymie d'*H. nasutus* ou *H. benguellensis*, alors que la description de *Rappia granulata*, et le dessin qui l'accompagne, montrent clairement qu'il s'agit d'une espèce à museau court!

Remarque: d'après Laurent (1957) «Il semble bien que la forme du museau puisse varier chez un même individu [d'*H. granulatus*], selon la position des pré-maxillaires», la forme pointue ou arrondie du museau étant due à la position des processus ascendants. Il en conclut que *H. oxyrhynchus*, à museau pointu, et *H. granulatus*, à museau arrondi, sont synonymes, comme l'avait soutenu Loveridge (1953). Si cette explication était valable, tous les *Hyperolius* devraient montrer des individus à museau pointu et d'autres à museau arrondi, car on ne voit pas pourquoi cette capacité de déformation du museau serait limitée à une seule espèce. Cette hypothèse ne sera donc pas retenue ici.

RELIEF TÉGUMENTAIRE DORSAL

Dans la plupart des descriptions ou redescriptions où ce caractère est évoqué, le tégument est qualifié de lisse.

Deux descriptions font exception, celles de *Rappia benguellensis* par Barboza du Bocage (1893) et de *Rappia granulata* par Boulenger (1901). En ce qui concerne la première de ces espèces, Monard (1937), qui en a récolté des spécimens en Angola, et Perret (1976), qui en a révisé des syntypes, confirment que le tégument dorsal est granuleux (même si Monard estime que «la granulation ... est moins accusée que ne le laisse penser la description originale»). Ce caractère ne paraît pas, en général, avoir

retenu l'attention des auteurs ultérieurs. Quant à la seconde espèce, elle a été assez rapidement mise en synonymie de la première (sûrement à tort: cf. ci-dessus), ce qui fait que l'on ne dispose pas de données relatives à son relief tégumentaire autres que celles fournies par Boulenger.

Les photos publiées par Schiøtz (1999) et Schiøtz & Van Daele (2003) montrent l'existence d'une très fine granulation chez *H. benguellensis* et *H. viridis*. Sur les exemplaires de ces espèces qui m'ont été communiqués, des traces de granulation sont perceptibles chez certains, bien qu'ils paraissent lisses à l'œil nu.

La texture du tégument dorsal peut varier beaucoup suivant les conditions de préservation des spécimens. Elle varie aussi, comme le faisait déjà remarquer Monard dans l'article cité, en fonction de l'état physiologique de l'animal: on sait que chez tous les *Hyperolius* le relief tégumentaire, lorsqu'il existe, est accentué en atmosphère sèche. Ceci diminue l'intérêt du caractère dans la pratique systématique. Il reste que, dans le groupe d'*H. nasutus*, certaines espèces sont toujours lisses, alors que d'autres *peuvent* présenter un aspect finement granuleux, différence qui ne doit pas être négligée.

Parmi la trentaine de descriptions et redescriptions de taxons du groupe de *nasutus*, une seule, celle de Inger (1968), mentionne que chez les mâles d'*H. nasutus* du Parc de la Garamba «The dorsal surfaces of body and legs are covered with minute whitish asperities». Ces aspérités existent aussi chez les mâles des deux espèces représentées au Cameroun. Il s'agit de minuscules excroissances coniques à sommet émoussé, incolores, présentes sur toutes les parties supérieures du corps et des membres, mais aussi sur les côtés de la tête, les flancs, la tranche interne et externe des jambes, et même sous les tarsi. Leur observation nécessite un grossissement d'environ x 25 et un éclairage rasant. Elles peuvent être difficiles à voir sur les spécimens mal fixés, dont l'épiderme a tendance à s'exfolier.

Chez les trois espèces dont des spécimens, récoltés par Schiøtz, m'ont été communiqués, trois degrés de développement sont observables. (1) Les *H. cf. nasutus* du NW de la Zambie ne montrent pas de différence notable par rapport aux deux espèces camerounaises. (2) Chez les deux spécimens d'*H. viridis*, les aspérités sont encore plus petites et très dispersées, et de ce fait difficilement décelables. (3) Chez les spécimens d'*H. benguellensis*, elles sont très nombreuses, bien visibles, et présentes à la fois chez les 6 mâles et les 2 femelles examinés, bien qu'elles paraissent un peu plus développées chez les premiers.

Ce dernier cas est doublement intéressant. Il montre d'abord que ces aspérités, contrairement à ce qu'on aurait pu penser, ne représentent pas un caractère sexuel secondaire au sens strict du terme. Ensuite, il suggère un moyen supplémentaire, par l'examen des femelles, de séparer *H. benguellensis* d'autres taxons voisins.

D'autres *Hyperolius* que ceux du groupe de *nasutus* montrent une spinosité tégumentaire plus ou moins apparente et, semble-t-il, propre aux mâles. La répartition de ce caractère à travers le genre, ainsi que ses différentes modalités, restent toutefois à préciser.

APPAREIL TYMPANIQUE

Comme chez la plupart des *Hyperolius*, le tympan n'est pas visible chez les espèces du groupe de *nasutus*. Dans un intéressant travail non publié (cité par Schiøtz

& Van Daele, 2003), Wilson a montré que, parmi plusieurs espèces du groupe qu'elle a étudiées, *H. benguellensis* se distingue par la régression de l'appareil tympanique, complètement recouvert par le muscle *depressor mandibulae*. Ce caractère, facile à mettre en évidence, mériterait d'être recherché dans un large échantillon de populations se rapportant au groupe. Chez les deux espèces camerounaises, comme chez *H. viridis* et *H. cf. nasutus* de Zambie, le tympan n'est qu'en partie recouvert par le muscle *depressor mandibulae*.

CARACTÈRES SEXUELS SECONDAIRES

Les faibles différences de taille et de chromatisme entre les mâles et les femelles ont été soulignées plus haut. Deux particularités des mâles doivent aussi être relevées.

Disque (ou glande) gulaire et sac vocal. Plus étendue que chez la plupart des *Hyperolius*, la glande gulaire occupe presque tout l'arc mandibulaire. Sa taille présente aussi beaucoup moins de variation individuelle que chez les autres représentants du genre. Epaisse, généralement de teinte jaune, sa surface est chagrinée-ridulée. A en juger par les deux individus examinés, *H. viridis* se distingue par son disque gulaire plus lisse, légèrement convexe et de contour plus arqué postérieurement.

Au moins chez les deux espèces camerounaises, la partie dilatable du sac vocal porte une macule d'un blanc pur située près du bord postérieur du disque gulaire. Quand le sac est enflé, cette tache blanche, de taille très variable suivant les individus, est bien visible (*cf.* photos p. 25 et p. 95 in Schiøtz, 1999, et fig. c, pl. I et pl. II). Au repos, quand la partie membraneuse est repliée sous le disque, une bande blanche longeant le bord postérieur de ce dernier peut en indiquer la présence (fig. b, pl. III), mais chez les spécimens fixés depuis longtemps elle devient difficile à voir. Comme l'iconographie disponible dans la littérature ne fournit pas d'autres images de ce caractère, il n'est pas possible de dire s'il existe chez toutes les espèces du groupe. Il se retrouve, sporadiquement, chez quelques autres espèces d'*Hyperolius* (*cf.* photo d'*H. marmoratus* Rapp, in Wager, 1965, p. 7).

Absence de glandes pectorales et brachiales. Seule Wilson, dans le travail non publié mentionné plus haut, a relevé que les mâles des espèces du groupe d'*H. nasutus* n'ont pas de pores pectoraux. Effectivement, l'examen des mâles des cinq espèces à ma disposition n'a pas permis de déceler la présence de glandes tégumentaires dans la région pectorale, pas plus que sur les avant-bras. Ces formations sont présentes chez de nombreuses espèces d'*Hyperolius* mais, faute d'une investigation portant sur l'ensemble du genre, il n'est pas possible, comme dans le cas précédent, de savoir si leur absence est un caractère propre au groupe.

VOCALISATIONS

Channing *et al.* (2002) ont analysé 237 appels de 69 mâles provenant de 19 localités allant de l'Afrique occidentale à l'Afrique australe. Cette analyse les a amenés à distinguer trois types d'appels, qu'ils définissent de la façon suivante. (1) Type A: «The relatively long call consists of a series of pulses that usually slows down during the last half of the call, although in some cases showing a clear division between the initial fast phase and the slower second phase». (2) Type B: «The call is made up of a

TAB. III. Données morphométriques relatives au matériel camerounais d'*Hyperolius igbettensis* et *H. adspersus* et, pour comparaison, à quelques spécimens d'*H. cf. nasutus*, *H. benguellensis* et *H. viridis*. Abréviations: voir «Matériel et méthodes».

	<i>H. igbettensis</i>	<i>H. adspersus</i>	<i>H. cf. nasutus</i>	<i>H. benguellensis</i>	<i>H. viridis</i>
N	32	47	6	8	2
L	mini.	190	185	175	189
	maxi.	245	218	193	220
	moy.	223	201,7	185,8	181,5
T/L	mini.	23,18	28,29	28,94	26,26
	maxi.	26,52	32,63	32	28,49
	moy.	25,06	30,24	30,34	27,72
J/L	mini.	48,08	49,75	52,15	48,63
	maxi.	55,71	56,92	55,95	52,87
	moy.	50,58	52,35	54,25	50,92

TAB. IV. Taille (L) des mâles et des femelles chez *Hyperolius igbettensis* et *H. adspersus* du Cameroun.

	<i>H. igbettensis</i>	<i>H. adspersus</i>
Mâles		
N	26	42
minima	190	185
maxima	245	218
moyennes	220,1	201,1
écarts-types	11,89	8,33
Femelles		
N	6	5
minima	225	195
maxima	245	215
moyennes	235,7	206,6
écarts-types	7,15	8,5

TAB. V. Quelques rapports morphométriques céphaliques chez cinq espèces du groupe d'*Hyperolius nasutus*. Abréviations: voir «Matériel et méthodes».

	<i>H. benguellensis</i>	<i>H. igbettensis</i>	<i>H. adspersus</i>	<i>H. cf. nasutus</i>	<i>H. viridis</i>
N	5	10	8	6	2
LT/T	68,19	69,84	61,88	68,32	65,62
M/T	34,62	33,15	27,33	31,75	29,56
M/IN	39,52	31,7	26,32	29,22	27,95
n/IN	93,4	89,13	74,77	88,32	79,86

very brief, rapidly pulsed initial phase, followed by a series of slower pulses. The two sections are clearly separated...». (3) Type C: «The call consists of a very brief, high-pitched buzz, sometimes followed by one or three slower pulses». La distinction entre ces trois types est étayée par des précisions sur les divers paramètres physiques caractérisant les appels analysés.

Le travail de Channing *et al.* (2002) présente un double intérêt: – il confirme, sur des bases biologiques, que *H. nasutus* est bien un complexe d'espèces, question plusieurs fois évoquée auparavant (voir par exemple Schiøtz, 1999), – il fournit un cadre pour la description des appels des espèces de ce complexe. On verra ainsi que les vocalisations de l'une des espèces représentées au Cameroun sont de type A, alors que celles de l'autre espèce sont de type C.

Malheureusement, Channing *et al.* (2002) n'ont pas utilisé les caractéristiques bio-acoustiques comme un guide leur permettant de mettre en évidence des différences morphologiques. De plus, ils ont ignoré les descriptions originales (pourtant toutes citées) et attribué de façon arbitraire des noms spécifiques aux entités distinguées à partir de leurs vocalisations. Enfin, ils ne discutent pas l'éventualité que des espèces différentes aient des appels semblables (c'est le cas, dans la faune camerounaise, pour *Afrixalus dorsalis* et *A. fulvovittatus*, *Hyperolius acutirostris*, *mosaicus* et *endjami*, *Leptopelis notatus* et *L. millsoni*), ou que, inversement, il puisse y avoir, surtout chez des espèces à vaste répartition, une variation géographique, de type clinal, des vocalisations (exemples dans Amiet, 2004). Cela les conduit à des résultats taxonomiquement discutables. Par exemple, ils réunissent, sous le nom de «*H. nasutus*», *H. dartevellei* et *H. lamottei*. Or, le premier a été défini (et nommé) par Günther sur la base de son museau long et pointu, le second a été isolé par Laurent en raison de la brièveté de son museau, et le troisième est, morphologiquement et vocalement (à en juger par le sonagramme publié par Schiøtz, 1975), très différent des deux autres!

Hyperolius igbettensis Schiøtz, 1963

MATÉRIEL ÉTUDIÉ

Il comprend 26 mâles et 6 femelles se répartissant comme suit. Djaye [10°30-40' x 6°00-10'], 23.VI.79, 3 M, 6 F (79.059-067); Elomzok [11°30-40' x 4°10-20'], 29.IX.76, 1 M (76.184); -id-, 28.IX.77, 1 M (77.090); -id-, 07.X.77, 1 M (77.092); Fouban [10°40-50' x 5°40-50'], 25.V.70, 2 M (70.866-867); Lac Paponoun [10°30-40' x 5°30-40'], 21.VI.79, 5 M (79.032-036); Mbé [13°30-40' x 7°40-50'], 13.VII.73, 1 M (73.423); Ngaoundéré [13°30-40' x 7°10-20'], 30.VI.71, 5 M (71.971-975); Ngaoundéré, lac Bini [13°30-40' x 7°20-30'], 18.VII.75, 3 M (75.404-406); Sadolkoulaye [13°50'-14° x 7°10-20'], 06.VI.69, 1 M (69.258); -id-, 29.VI.71, 1 M (71.996); Tignère [12°30-40' x 7°20-30'], 19.V.81, 2 M (81.073-074).

Dix spécimens de référence (8 mâles et 2 femelles) sont déposés au Musée d'Histoire naturelle de Genève sous les numéros M.H.N.G. – 2644.89 à 2644.98.

DESCRIPTION

Par sa taille, cette espèce se situe parmi les plus grandes du groupe, juste après *H. lamottei*: dans sa description, Schiøtz (1963) indique 22 à 22,5 mm pour les mâles et 22,5 à 23 mm pour les femelles. Les spécimens camerounais, comme le montre le tab. III, varient de 19 à 24,5 mm, avec une moyenne de 22,3 mm.

Les 6 femelles disponibles ont toutes été prises le même jour et dans la même localité, ce qui peut biaiser la comparaison entre les deux sexes car les mâles sont

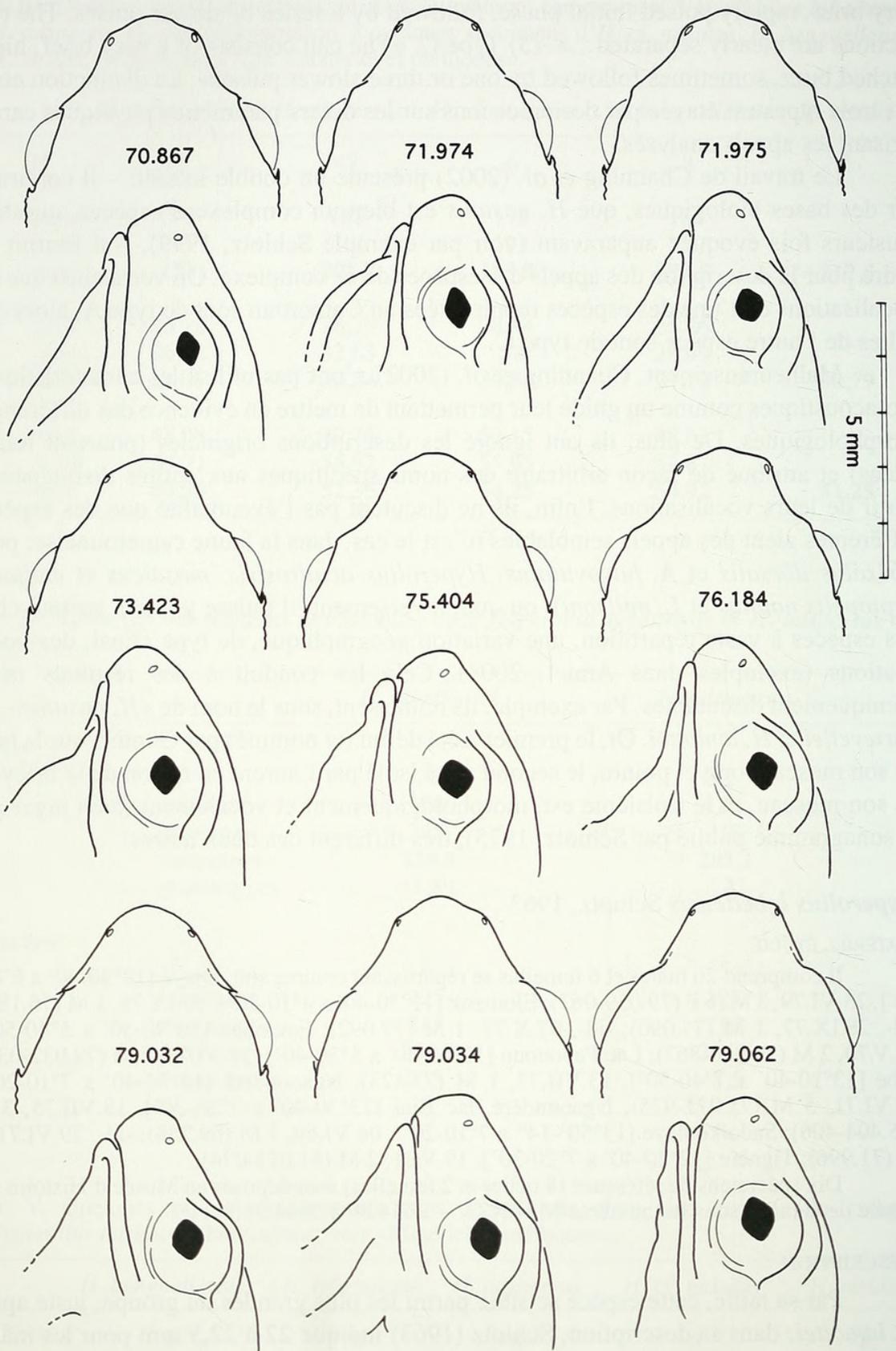


FIG. 2

Forme du museau chez neuf spécimens d'*Hyperolius igbettensis*. Les numéros sont les numéros de collection de l'auteur. Voir «Matériel étudié» pour l'origine des spécimens.

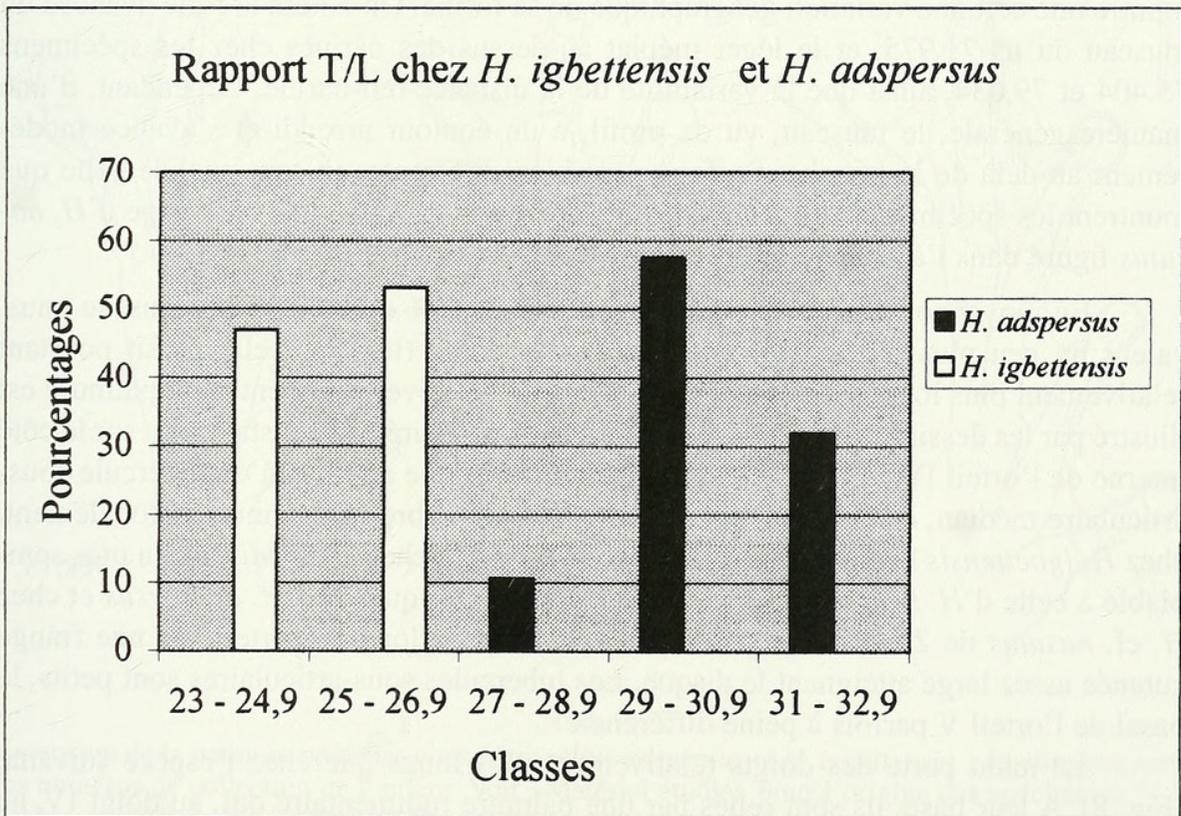
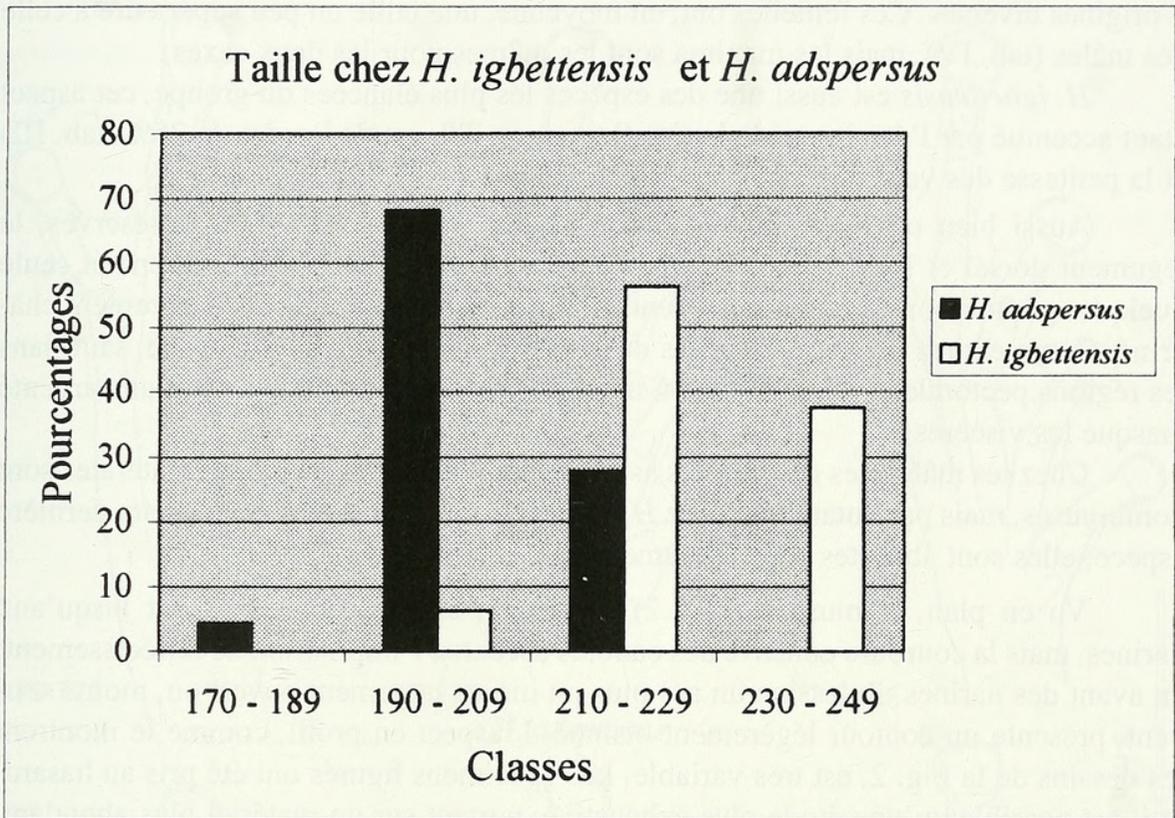


FIG. 3

Histogrammes montrant la variation de la taille et du rapport T/L chez *Hyperolius igbettensis* et *H. adpersus*.

d'origines diverses. Ces femelles ont, en moyenne, une taille un peu supérieure à celle des mâles (tab. IV), mais les maxima sont les mêmes pour les deux sexes.

H. igbettensis est aussi une des espèces les plus élancées du groupe, cet aspect étant accentué par l'étroitesse de la tête (le rapport T/L est de l'ordre de 25%: tab. III) et la petitesse des yeux.

Aussi bien chez les individus vivants que chez les spécimens préservés, le tégument dorsal et latéral est lisse, d'aspect satiné, la région rictale présentant seule quelques granulations. Le tégument ventral paraît lisse mais est en fait légèrement chagriné. Comme chez les autres espèces du groupe, le tégument est diaphane, sauf dans les régions pectorale et abdominale où une lame sous-épidermique d'un blanc argenté masque les viscères.

Chez les mâles, les minuscules aspérités tégumentaires dorsales et latérales sont nombreuses, mais pas autant que chez *H. benguellensis*. Contrairement à cette dernière espèce, elles sont absentes chez les femelles.

Vu en plan, le museau (Fig. 2) se rétrécit assez progressivement jusqu'aux narines, mais la courbure concave des canthus accentue l'impression de rétrécissement; en avant des narines, il dessine un arc plus ou moins largement ouvert ou, moins souvent, présente un contour légèrement bisinué. L'aspect en profil, comme le montrent les dessins de la Fig. 2, est très variable. Les spécimens figurés ont été pris au hasard, et il est possible qu'une étude plus exhaustive, portant sur un matériel plus abondant, montre une certaine variation géographique de sa forme. On notera la forte avancée du museau du n° 71.975, et le léger méplat au-dessus des narines chez les spécimens 75.404 et 79.034, ainsi que la variabilité de la distance œil-narine. Cependant, d'une manière générale, le museau, vu de profil, a un contour arrondi et s'avance modérément au-delà de la bouche. Sa forme est bien différente, en tout cas, de celle que montrent les spécimens d'*H. benguellensis* illustrés par la Fig. 10, ou le type d'*H. nasutus* figuré dans l'article de Günther (1864).

En moyenne, la jambe représente environ 50,6 % de la longueur museau-anus, valeur un peu plus faible que chez l'espèce suivante (tab. III); elle paraît pourtant relativement plus longue en raison de sa minceur. Le développement de la palmure est illustré par les dessins de la Fig. 4. Dans les trois cas figurés on constate que, sur le côté interne de l'orteil IV, le bord libre de la palmure se situe au niveau du tubercule sous-articulaire médian, ce qui équivaut à deux phalanges libres de palmure. Globalement, chez *H. igbettensis* la palmure est plus développée que chez *H. viridis*, à peu près semblable à celle d'*H. benguellensis*, et moins développée que chez *H. adpersus* et chez *H. cf. nasutus* de Zambie. La palmure se prolonge le long des orteils en une frange cutanée assez large atteignant le disque. Les tubercules sous-articulaires sont petits, le basal de l'orteil V parfois à peine différencié.

La main porte des doigts relativement plus longs que chez l'espèce suivante (Fig. 8). A leur base, ils sont reliés par une palmure rudimentaire qui, au doigt IV, ne dépasse pas le premier tubercule sous-articulaire. Elle se prolonge en un étroit repli cutané le long des doigts, surtout le troisième et le quatrième.

La pigmentation dorsale *in vivo*, à tonalité dominante vert pâle, peut être nuancée de jaunâtre ou de rosâtre. Sur ce fond, les bandes claires latéro-dorsales, variant du

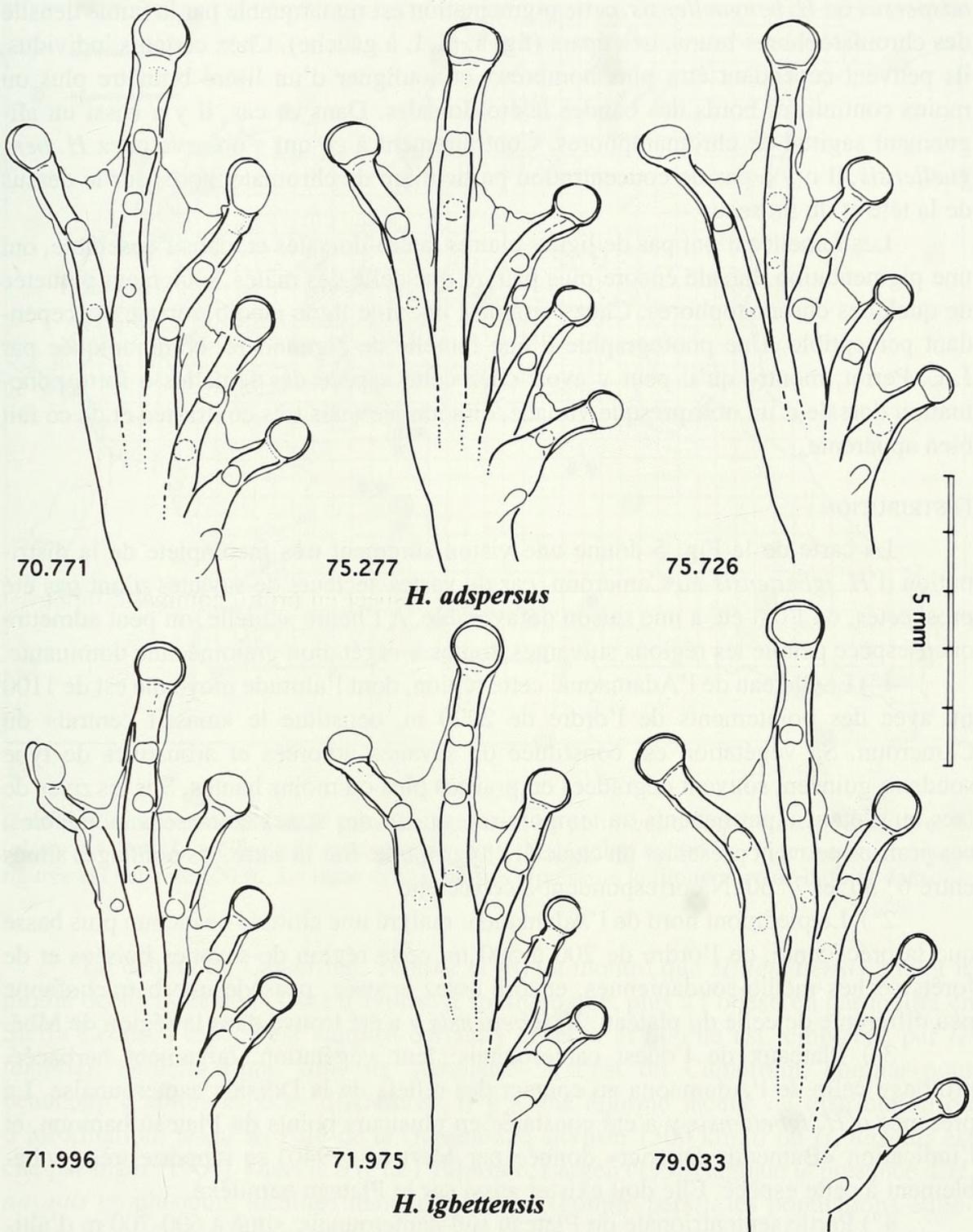


FIG. 4

Extension de la palmure pédieuse chez *Hyperolius adspersus* et *H. igbettensis*. Les numéros sont les numéros de collection de l'auteur. Voir «Matériel étudié» pour l'origine des spécimens.

jaune pâle (livrée nocturne) au blanc argenté (livrée diurne), ressortent assez peu; à peine marquées au niveau des canthus, elles deviennent plus apparentes en arrière de la paupière supérieure et s'étendent jusqu'à la région inguinale. Comparée à celle d'*H.*

adpersus ou *H. benguellensis*, cette pigmentation est remarquable par la faible densité des chromatophores bruns, très épars (fig. a, pl. I, à gauche). Chez certains individus, ils peuvent cependant être plus nombreux et souligner d'un liséré brunâtre plus ou moins continu les bords des bandes latéro-dorsales. Dans ce cas, il y a aussi un alignement sagittal de chromatophores. Contrairement à ce qui s'observe chez *H. benguellensis*, il n'y a pas de concentration particulière de chromatophores sur le dessus de la tête et du museau.

Les femelles n'ont pas de lignes claires latéro-dorsales et, dans l'ensemble, ont une pigmentation dorsale encore plus pauvre que celle des mâles, seulement piquetée de quelques chromatophores. Chez certaines, une fine ligne médio-dorsale est cependant perceptible. Une photographie d'une femelle de Ngoundéré, communiquée par J.-L. Perret, montre qu'il peut y avoir chez cette espèce des femelles à forte ponctuation dorsale d'un noir presque violacé, disséminée mais très contrastée et de ce fait bien apparente.

DISTRIBUTION

La carte de la Fig. 5 donne une vision sûrement très incomplète de la distribution d'*H. igbettensis* au Cameroun, car de vastes secteurs de savanes n'ont pas été prospectés, ou l'ont été à une saison défavorable. A l'heure actuelle, on peut admettre que l'espèce peuple les régions suivantes, toutes à végétation graminéenne dominante.

1°) Le Plateau de l'Adamaoua: cette région, dont l'altitude moyenne est de 1100 m, avec des pointements de l'ordre de 2000 m, constitue le «massif central» du Cameroun. Sa végétation est constituée de savanes arborées et arbustives de type soudano-guinéen, souvent dégradées en prairies plus ou moins hautes. Sur les rives de lacs ou d'étangs, permanents ou temporaires, ou sur des zones cuirassées inondables, ces prairies peuvent présenter un caractère hygrophile. Sur la carte, les pointages situés entre 6° 30' et 7° 30' N correspondent à ce secteur.

2°) Le piedmont nord de l'Adamaoua: malgré une altitude beaucoup plus basse que la précédente, de l'ordre de 200 à 500 m, cette région de savanes boisées et de forêts sèches médio-soudaniennes, encore assez arrosée, possède une batrachofaune peu différente de celle du plateau. *H. igbettensis* y a été trouvé dans la région de Mbé.

3°) Plateaux de l'ouest camerounais: leur végétation, largement herbacée, prolonge celle de l'Adamaoua au contact des reliefs de la Dorsale camerounaise. La présence d'*H. igbettensis* y a été constatée en plusieurs points du Plateau bamoun, et l'indication «Bamenda District» donnée par Mertens (1940) se rapporte très probablement à cette espèce. Elle doit exister aussi sur le Plateau bamiléké.

4°) Partie septentrionale du Plateau sud-camerounais: situé à 600-700 m d'altitude, ce plateau s'étend sur une large partie du sud du Cameroun. Dans ses deux tiers méridionaux, c'est le domaine de la forêt dense tropicale humide. Plus au nord, jusqu'au pied de l'Adamaoua, des massifs de forêt mésophile et des galeries forestières alternent avec des savanes «périforestières» de type guinéen. La présence d'*H. igbettensis* a été constatée dans l'ouest de ce secteur, où il atteint la limite de la forêt dense (voir ci-après, *H. adpersus*), et l'absence de relevés dans sa partie centrale (région de Nanga Eboko) et orientale (régions de Bertoua et Batouri) est sûrement due à une insuffisance des prospections.

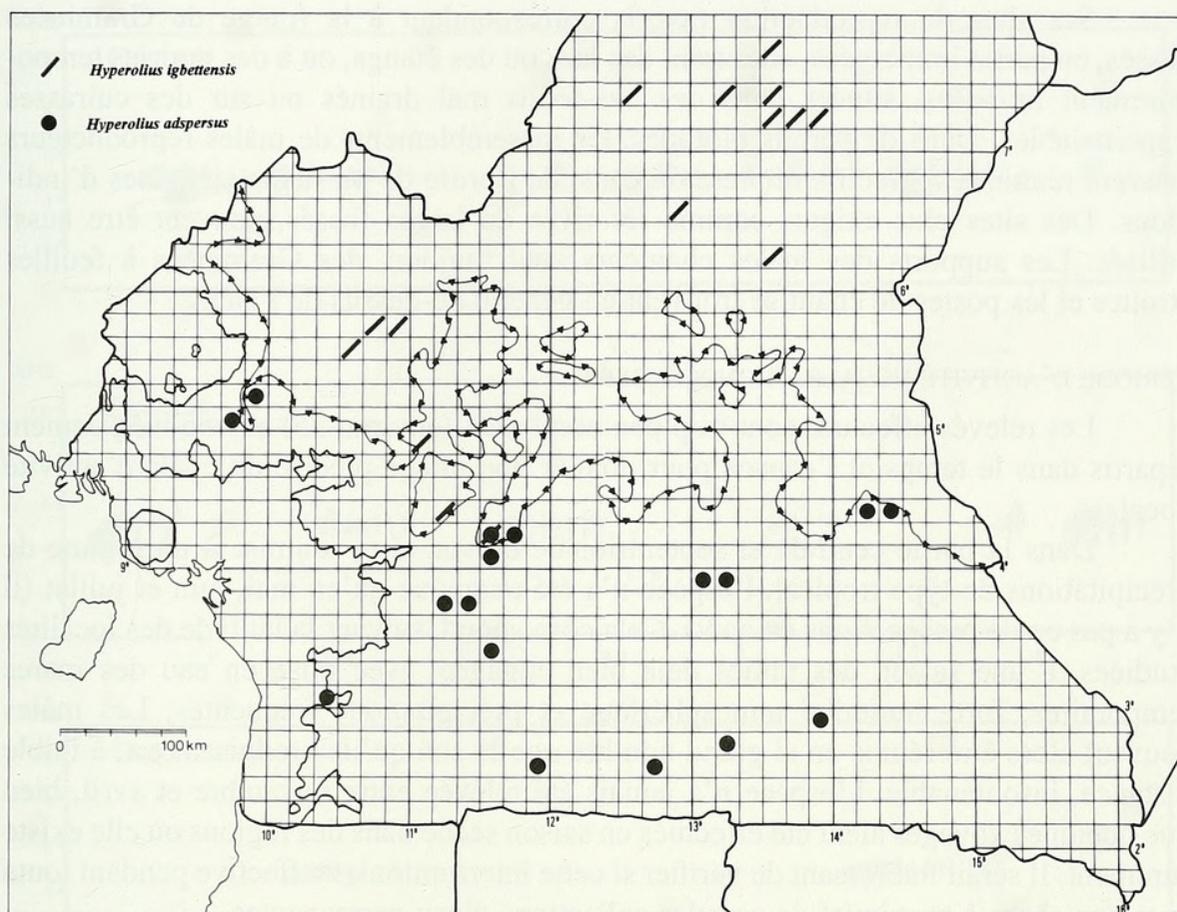


FIG. 5

Carte du Cameroun au sud du 8^e parallèle, montrant les pointages d'*Hyperolius igbettensis* et *H. adspersus*. Pour la méthode de cartographie, voir «Matériel et méthodes». La courbe de niveau figurée est celle de 600 m. La ligne avec triangles représente la limite nord de la forêt dense.

En dehors du Cameroun, Schiøtz (1967) a montré que *H. igbettensis* atteint la moitié occidentale de la Côte d'Ivoire; il souligne que, plus à l'ouest, en particulier en Sierra Leone, l'espèce est «almost certainly absent» et qu'elle est remplacée par *H. lamottei*, au-delà d'une zone de sympatrie. A l'est du Cameroun, comme pour beaucoup d'autres espèces d'Anoures, il y a une énorme lacune de distribution ou d'information, jusqu'au Parc de la Garamba, à environ 1500 km, d'où *H. nasutus* est cité par Inger (1968). Dans le SW de l'Ethiopie, Largen (1998) signale la présence d'*H. nasutus* en plusieurs localités mais, d'après lui (comm. pers.), les populations éthiopiennes se rapprocheraient plus des espèces à museau allongé que d'*H. igbettensis*.

ECOLOGIE

H. igbettensis, strictement lié à des milieux herbacés graminéens, est une espèce savanicole typique, mais qui paraît éviter les formations les plus sèches. En effet, dans le nord du Cameroun, il atteint peut-être la région de Poli, mais aucun indice de sa présence n'a été relevé dans la plaine de la Bénoué ni dans la région de Maroua, à végétation soudano-sahélienne. Or ces régions reçoivent moins de 1200 mm de précipitations annuelles et ont une saison sèche de 7 mois ou plus (Suchel, 1972).

Ses sites de reproduction favoris correspondent à la frange de Graminées basses, en partie immergées, entourant des lacs ou des étangs, ou à des prairies temporairement inondées, situées dans des bas-fonds mal drainés ou sur des cuirasses imperméables. Dans de pareils biotopes, les rassemblements de mâles reproducteurs peuvent réunir des effectifs impressionnants, de l'ordre de plusieurs centaines d'individus. Des sites plus exigus, comme les rives de larges fossés, peuvent être aussi utilisés. Les supports des mâles chanteurs sont toujours des Graminées à feuilles étroites et les postes de chant se trouvent en général au-dessus de l'eau.

PÉRIODE D'ACTIVITÉ VOCALE, PHONOCÉNOSES

Les relevés effectués sont trop peu nombreux (environ 25) et trop inégalement répartis dans le temps et l'espace pour donner une image précise du cycle d'activité vocale.

Dans la partie centrale et septentrionale de son aire, soumise à un régime de précipitations de type tropical, l'espèce n'a été entendue qu'en mai, juin et juillet (il n'y a pas eu de prospections en août). Cela correspond, suivant la latitude des localités étudiées, à une saison des pluies déjà bien engagée, avec mise en eau des mares temporaires, forte humidité atmosphérique et précipitations fréquentes. Les mâles peuvent alors être réunis en si grand nombre que le son qu'ils produisent est, à faible distance, insoutenable. L'espèce n'a jamais été relevée entre novembre et avril, bien que quelques voyages aient été effectués en saison sèche dans des régions où elle existe sûrement. Il serait intéressant de vérifier si cette interruption est effective pendant toute la saison sèche à proximité de grandes collections d'eau permanentes.

Vers le sud de son domaine, *H. igbettensis* est soumis à un régime de précipitations subéquatorial, avec deux saisons pluvieuses séparées par une grande et une petite saison sèche (cette dernière souvent peu marquée, voire absente certaines années). C'est de cette zone climatique que proviennent les relevés des mois de septembre et octobre, mais les données disponibles ne permettent pas de dire s'il y a deux périodes d'activité vocale correspondant aux deux saisons pluvieuses.

Comme le montre le tableau VI, la majorité des espèces participant à la même phonocénose qu'*H. igbettensis* sont des savanicoles (17 espèces dans les groupes 1, 2 et 4), auxquelles s'ajoutent des espèces euryéciques (groupe 5: trois espèces) et des espèces parasylicoles tolérant des milieux fortement déboisés et susceptibles de s'étendre jusqu'à la bordure nord de l'Adamaoua (groupe 6: cinq espèces). Plusieurs espèces n'ont été notées que dans un petit nombre de relevés. Cela ne signifie pas forcément qu'elles soient rares ou utilisent d'autres milieux de reproduction: en fait, beaucoup ont une période d'activité reproductrice, et donc vocale, plus précoce, et seuls quelques mâles attardés se font entendre en même temps qu'*H. igbettensis*. C'est ce qui explique, par exemple, le «score» nul de *Pt. mascareniensis*, ou les scores très faibles de *Pt. oxyrhynchus* et des *Bufo maculatus* et *regularis*, toutes espèces dont l'activité vocale, brève, débute avec les premières pluies.

VOCALISATIONS

Les appels d'*H. igbettensis* sont des trilles brefs, à tonalité grinçante, répétés de façon rapide et insistante (dziii – dziii – dziii ...); ils suggèrent quelque peu les appels

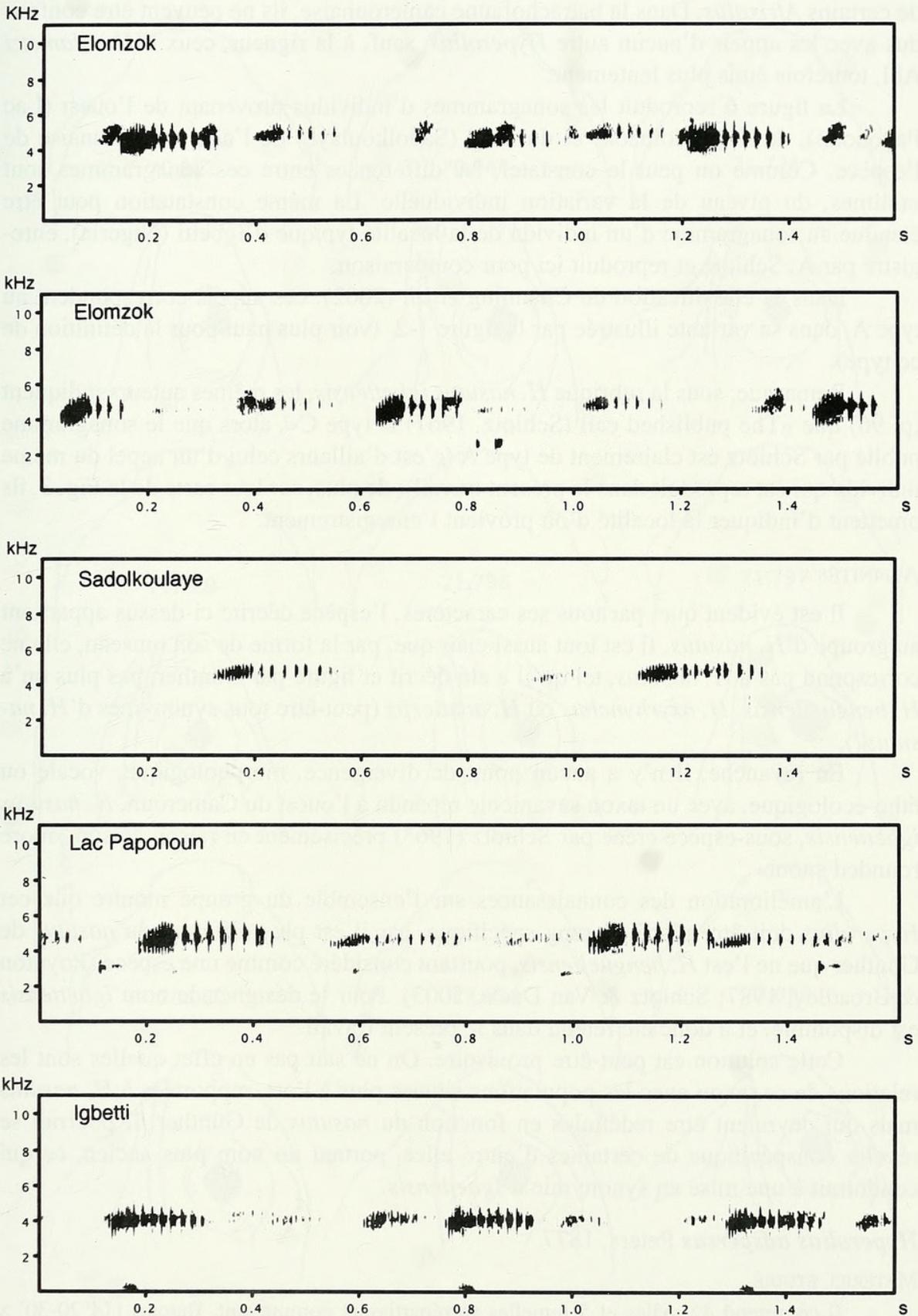


FIG. 6

Sonagrammes d'individus d'*Hyperolius igbettensis* du Cameroun (Elomzok, Sadolkoulaye et Lac Paponoun) et du Nigeria (Igbetti, enregistrement A. Schiøtz). Sonagrammes A. Schiøtz.

de certains *Afrivalus*. Dans la batrachofaune camerounaise, ils ne peuvent être confondus avec les appels d'aucun autre *Hyperolius*, sauf, à la rigueur, ceux d'*H. adametzi* Ahl, toutefois émis plus lentement.

La figure 6 reproduit les sonagrammes d'individus provenant de l'ouest (Lac Paponoun), du sud (Elomzok) et du nord (Sadolkoulaye) de l'aire camerounaise de l'espèce. Comme on peut le constater, les différences entre ces sonagrammes sont minimes, du niveau de la variation individuelle. La même constatation peut être étendue au sonagramme d'un individu de la localité typique d'Igbetti (Nigeria), enregistré par A. Schiøtz et reproduit ici pour comparaison.

Dans la classification de Channing *et al.* (2002), ces appels correspondent au type A, dans sa variante illustrée par la figure 1-2 (voir plus haut pour la définition de ce type).

Remarque: sous la rubrique *H. nasutus igbettensis*, les mêmes auteurs indiquent (p. 96) que «The published call (Schiøtz, 1967) is type C», alors que le sonagramme publié par Schiøtz est clairement de type A (c'est d'ailleurs celui d'un appel du même individu qui est reproduit dans le présent travail); de plus, sur leur carte de la Fig. 3, ils omettent d'indiquer la localité d'où provient l'enregistrement.

AFFINITÉS

Il est évident que, par tous ses caractères, l'espèce décrite ci-dessus appartient au groupe d'*H. nasutus*. Il est tout aussi clair que, par la forme de son museau, elle ne correspond pas à *H. nasutus*, tel qu'il a été décrit et figuré par Günther, pas plus qu'à *H. benguellensis*, *H. oxyrhynchus* ou *H. acuticeps* (peut-être tous synonymes d'*H. nasutus*?).

En revanche, il n'y a aucun point de divergence, morphologique, vocale ou étho-écologique, avec un taxon savanicole répandu à l'ouest du Cameroun, *H. nasutus igbettensis*, sous-espèce créée par Schiøtz (1963) précisément en raison de son «more rounded snout».

L'amélioration des connaissances sur l'ensemble du groupe montre que cet *Hyperolius* doit être placé au rang spécifique, car il est plus différent du *nasutus* de Günther que ne l'est *H. benguellensis*, pourtant considéré comme une espèce (Poynton & Broadley, 1987; Schiøtz & Van Daele, 2003). Pour le désigner, le nom *igbettensis* est disponible, et a donc été retenu dans le présent travail.

Cette solution est peut-être provisoire. On ne sait pas en effet quelles sont les relations de ce taxon avec les populations situées plus à l'est, rapportées à *H. nasutus* mais qui devraient être redéfinies en fonction du *nasutus* de Günther. Il pourrait se révéler conspécifique de certaines d'entre elles, portant un nom plus ancien, ce qui conduirait à une mise en synonymie d'*igbettensis*.

Hyperolius adpersus Peters, 1877

MATÉRIEL ÉTUDIÉ

Il comprend 42 mâles et 5 femelles se répartissant comme suit. Batouri [14°20-30' x 4°20-30'], 27.III.76, 1 M (76.080); Bidjouka [10°20-30' x 3°00-10'], 28.IV.72, 1 M (72.358); Elomzok [11°30-40' x 4°10-20'], 29.IX.76, 5 M (76.181-183 et 185-186); -id-, 28.IX.77, 2 M (77.086-087); Mboassoum [9°50'-10° x 5°00-10'], 30.III.77, 5 M (77.055-059); Mintom [13°10-20' x 2°40-50'], 05.IV.75, 1 M (75.171); Olembé [11°40-50' x 4°10-20'], 17.IX.70, 2M,

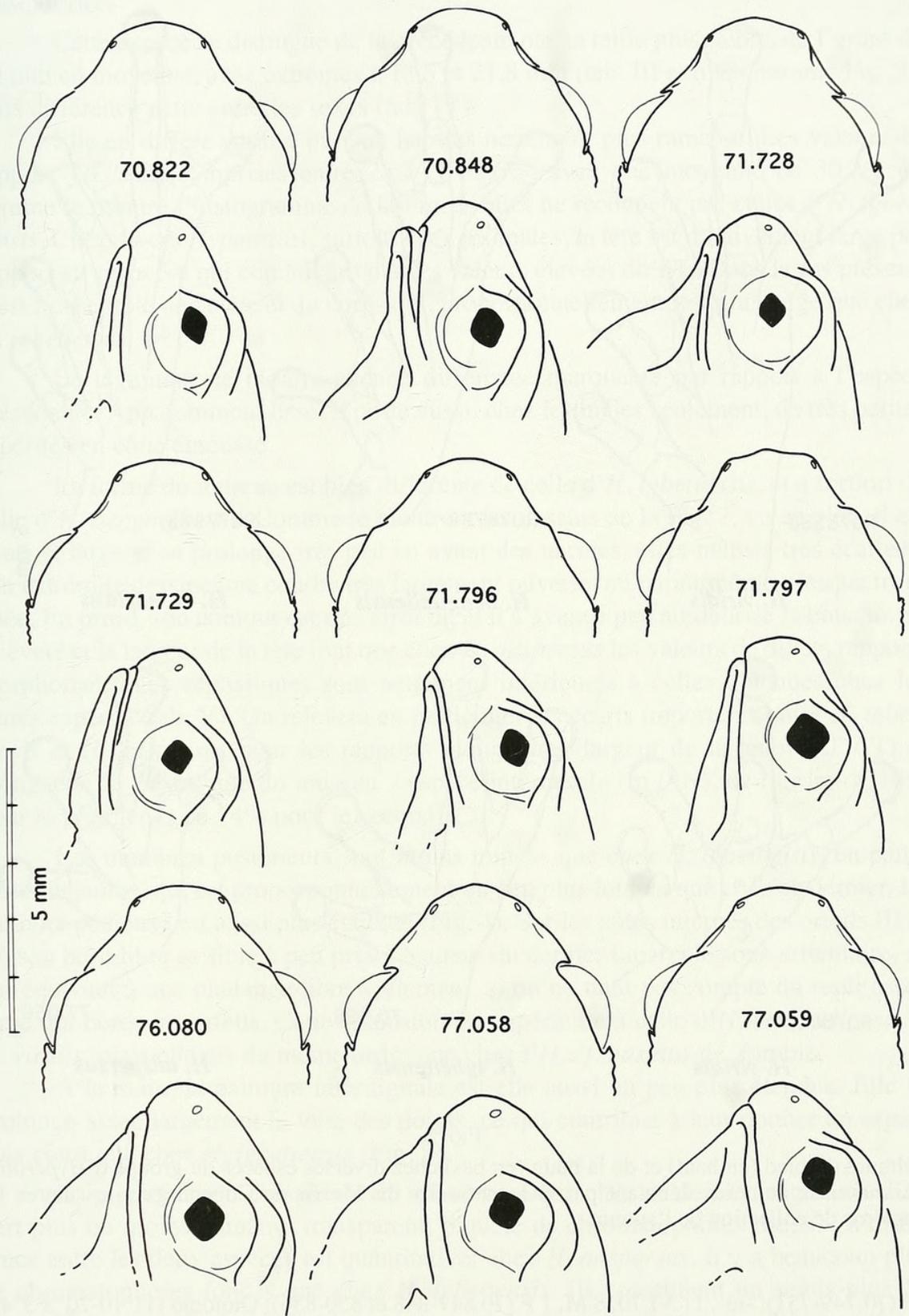


FIG. 7

Forme du museau chez neuf spécimens d'*Hyperolius adspersus*. Les numéros sont les numéros de collection de l'auteur. Voir «Matériel étudié» pour l'origine des spécimens. On comparera cette figure avec la Fig. 2.

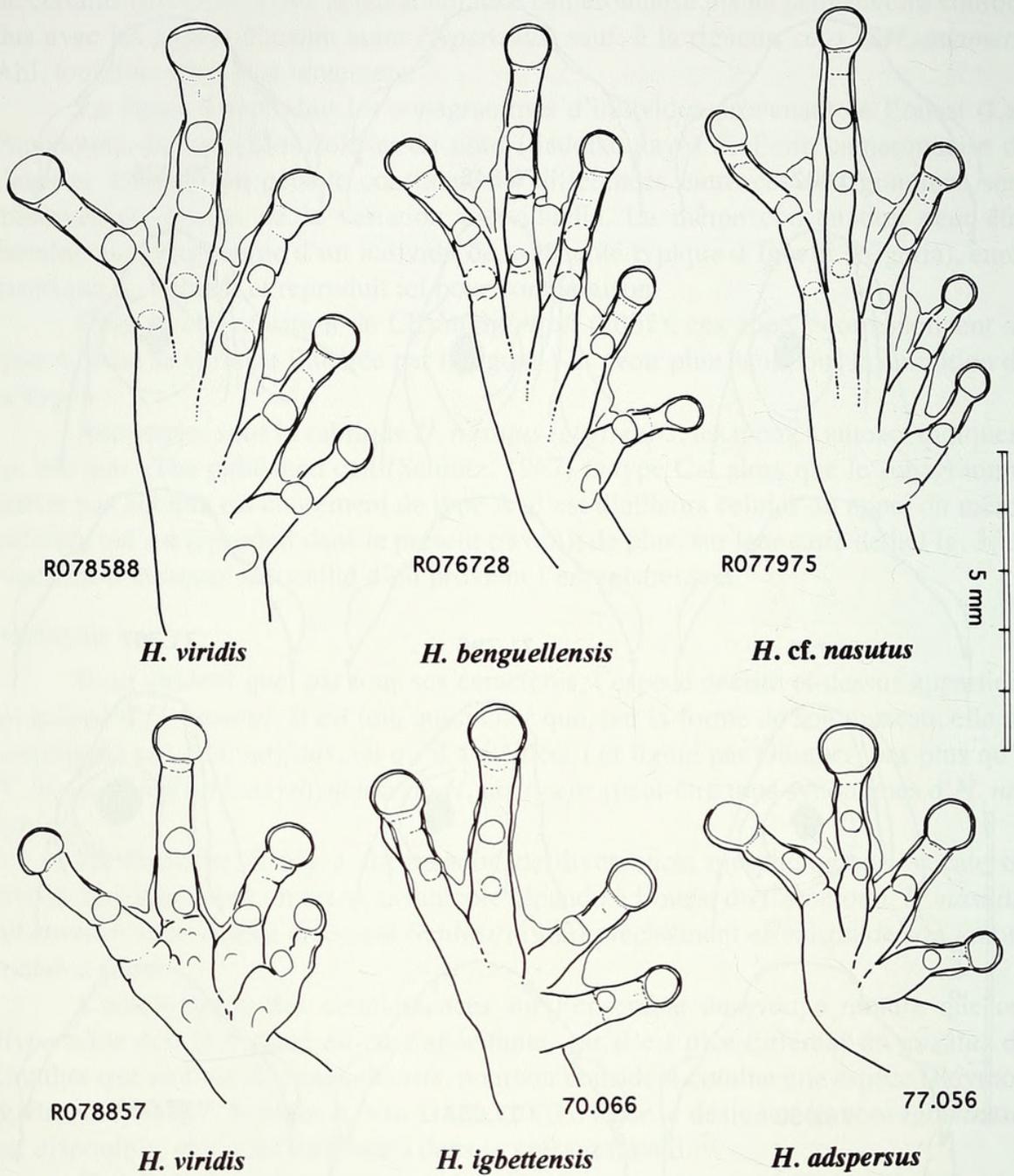


FIG. 8

Palmure du pied (en haut) et de la main (en bas) chez diverses espèces du groupe d'*Hyperolius nasutus*. Les numéros débutant par RO sont ceux du Musée de Copenhague, les autres les numéros de collection de l'auteur.

1F (70.749-751); -id-, 11.VI.70, 8 M, 1 F (70.847-848 et 850-856); Ototomo [11°10'-20' x 3°40'-50'], 07.II.70, 3 M (70.820-822); -id-, 21.II.70, 1 M (70.692); -id-, 30.IV.70, 2 M (70.810-811); -id-, 04.VI.70, 3 M (70.769-771); -id-, 09.VII.70, 1 M, 1 F (70.706-707); -id-, 15.VII.71, 1 M (71.1034); Santchou [9°50'-10° x 5°10'-20'], 24.V.71, 2 M, 2 F (71.728-729 et 796-797); -id-, 25.V.75, 4 M (75.274-276).

Seize spécimens de référence (14 mâles et 2 femelles) sont déposés au Musée d'histoire naturelle de Genève sous les numéros M.H.N.G. - 2644.73 à 2644.88.

DESCRIPTION

Cette espèce se distingue de la précédente par sa taille plus faible, de l'ordre de 20 mm en moyenne, avec extrêmes à 18,5 et 21,8 mm (tab. III et histogramme Fig. 3), sans différence nette entre les sexes (tab. IV).

Elle en diffère surtout par son habitus nettement plus ramassé. Les valeurs du rapport T/L sont comprises entre 28,3 et 32,6%, avec une moyenne de 30,2% et, comme le montre l'histogramme de la Fig. 3, elles ne recourent pas celles d'*H. igbettensis*. Chez divers *Hyperolius*, surtout chez les mâles, la tête est relativement large par rapport au corps, ce qui conduit aussi à des valeurs élevées de T/L. Dans le cas présent, c'est l'ensemble de la tête et du corps qui, proportionnellement, est plus large que chez *H. igbettensis*.

Le tégument ne montre aucune différence marquante par rapport à l'espèce précédente. Apparemment lisse, il porte aussi, chez les mâles seulement, de très petites aspérités en cône émoussé.

La forme du museau est bien différente de celle d'*H. igbettensis*, et a fortiori de celle d'*H. benguellensis*. Comme le montrent les dessins de la Fig. 7, vu en plan, il est court et large et se prolonge très peu en avant des narines, elles-mêmes très écartées; son extrémité dessine une courbe très largement ouverte, ou paraît même presque tronquée. En profil, son contour est très arrondi, et il s'avance peu au-delà de la bouche. Sa brièveté et la largeur de la tête font que chez *H. adpersus* les valeurs de divers rapports morphométriques céphaliques sont nettement inférieures à celles obtenues chez les autres espèces (tab. V). On relèvera en particulier les écarts importants entre *H. igbettensis* et *H. adpersus* pour les rapports «longueur / largeur de la tête» (LT / T) et «longueur de l'extrémité du museau / espace internasal» (m / IN), de l'ordre de 10% pour le premier et de 14% pour le second!

Les membres postérieurs sont moins minces que chez *H. igbettensis*, en particulier la jambe, qui est proportionnellement un peu plus longue que chez ce dernier. La palmure pédieuse est aussi plus étendue (Fig. 4). Sur les côtés internes des orteils III et IV, son bord libre se situe à peu près à hauteur du dernier tubercule sous-articulaire, ce qui équivaut à une phalange libre seulement, si on ne tient pas compte du repli assez large qui borde les orteils. Cette extension est supérieure à celle d'*H. benguellensis* et *H. viridis*, mais elle est du même ordre que chez l'*H. cf. nasutus* de Zambie.

A la main, la palmure interdigitale est elle aussi un peu plus étendue. Elle se prolonge assez largement le long des doigts, ce qui contribue à leur donner un aspect plus court que chez *H. igbettensis* (Fig. 8).

La pigmentation dorsale est du même type que chez ce dernier: tégument d'un vert plus ou moins jaunâtre, transparent, piqué de chromatophores bruns. La différence entre les deux espèces est quantitative: chez *H. adpersus*, il y a beaucoup plus de chromatophores foncés que chez *H. igbettensis*. Ils constituent un semis plus ou moins dense suivant les individus, sans zone de concentration particulière, sauf au-dessus des yeux. En extension, c'est-à-dire en livrée nocturne, ils peuvent supplanter la pigmentation foncière, sans pour autant être coalescents (fig. b, pl. II).

Il y a une autre différence chromatique possible entre les deux espèces, mais elle porte sur un caractère inconstant: aucun des mâles d'*H. adpersus* photographiés

(une douzaine) ne montre la ligne médio-dorsale de chromatophores bruns présente chez certains individus d'*H. igbettensis*.

Chez les quelques femelles observées, la pigmentation obéit au même principe que chez les mâles, sauf que les bandes latéro-dorsales sont absentes et que le dos est parsemé de gros chromatophores, peu nombreux mais très apparents, coexistant avec des chromatophores semblables à ceux des mâles. Ces gros chromatophores présentent en leur centre un petit point bleu clair (couleur peu visible sur la photo de la fig. a, pl. II) leur donnant l'aspect de minuscules ocelles.

Dans le matériel étudié, il n'y a pas de femelles ne différant des mâles que par l'absence des bandes latéro-dorsales. En revanche, il y a au moins un mâle (fig. a, pl. III, individu au centre de la rangée inférieure) sans bandes blanches.

La coloration ventrale est la même que chez *H. igbettensis*: tégument transparent vert turquoise, éventuellement lavé de rose, sauf sur l'abdomen et la poitrine, où il est d'un blanc brillant et opaque. La glande gulaire des mâles est le plus souvent jaune, mais parfois vert pâle. Elle est bordée postérieurement par une bande blanche qui, lorsque le sac vocal est gonflé, forme une macule de taille très variable en avant de la glande gulaire (fig. b, pl. III).

DISTRIBUTION

Par rapport aux autres espèces parasylvicoles, le nombre de localités où la présence d'*H. adpersus* a été constatée est faible: 17 carrés seulement (carte Fig. 5). La répartition des points montre cependant que l'espèce a une large répartition, englobant toute la zone forestière camerounaise, à l'exception du bassin de Mamfé et de la Plaine littorale. Ces deux secteurs ont fait l'objet de recherches suffisantes pour que l'espèce n'ait pu y passer inaperçue (ce n'est pas le cas pour l'extrême sud-est et pour les avancées de la forêt au-delà du 5^e parallèle). Ce domaine s'étend donc sur une grande partie du Plateau sud-camerounais (voir ci-dessus, *H. igbettensis*) et sur le piedmont est de la Dorsale camerounaise (points les plus à l'ouest sur la carte). Sa végétation se rattache soit à la forêt mésophile (= semi-décidue), soit à la forêt sempervirente, de type congolais ou sub-atlantique.

L'amplitude de la distribution verticale d'*H. adpersus* est assez faible, les relevés se situant entre 500 et 800 m environ. L'altitude, ou plutôt les conditions climatiques qui en dépendent, ne doit pas être le facteur qui limite son extension dans la Plaine littorale car, dans le bassin inférieur du Kouilou, *H. adpersus* a été trouvé à très basse altitude (Largen & Dowsett-Lemaire, 1991).

On verra plus loin («Affinités») que la zone forestière camerounaise représente l'extrémité septentrionale d'une aire beaucoup plus étendue, incluant la basse vallée du fleuve Congo.

ECOLOGIE

H. adpersus fait partie de l'important cortège d'espèces qui, de façon apparemment paradoxale, sont inféodées à la zone forestière (ou à ses extensions périphériques) tout en n'étant pas sylvicoles. Ces espèces «parasylvicoles» («farmbush species» *sensu* Schiøtz, 1967 et 1975) peuvent se reproduire dans des milieux très divers, mais partageant la caractéristique commune de ne pas être recouverts par une

canopée continue (Amiet, 1986, 1989). *H. adspersus* est de celles qui choisissent les sites les plus ouverts. Il s'agit le plus souvent de mares ou d'étangs situés dans des endroits largement déboisés et bordés d'une végétation mixte mêlant buissons, arbustes, grandes herbacées (Marantacées en particulier) et Graminées. Beaucoup de ces biotopes sont d'origine anthropique: étangs artificiels destinés à la pisciculture, retenues d'eau dues à des remblais routiers, etc. La dispersion des relevés de cette espèce reflète sûrement en grande partie celle des sites de reproduction. Le fait que certains soient entièrement enclavés dans la forêt (par exemple l'étang artificiel de l'ancienne réserve forestière d'Ototomo) témoigne de la capacité de cette espèce, et plus généralement des espèces parasyylvicoles, à pénétrer le milieu forestier, même si elles sont incapables de s'y reproduire (Amiet, 1989).

Comparés à ceux d'*H. igbettensis*, les sites de reproduction d'*H. adspersus* sont, en général, moins riches en Graminées: l'habitus plus ramassé et les palmures plus étendues sont peut-être en relation avec une utilisation plus fréquente de plantes-supports à limbe large.

Le site d'Elomzok doit faire l'objet d'une mention spéciale puisque c'est le seul où *H. igbettensis* et *H. adspersus* ont été observés et entendus en étroite syntopie (celle-ci est probable dans un autre site, peu éloigné, placé pour cette raison dans la colonne centrale du tab. VI). Située à une quarantaine de km au nord de Yaoundé, cette localité se trouve dans la zone de contact entre la forêt mésophile, ici très largement dégradée, et la savane de type guinéen. Lisières, galeries, boqueteaux, savanes hautes à *Andropogonées* et prairies basses hygrophiles constituent un véritable puzzle, propice à la coexistence d'espèces savanicoles et parasylvicoles. On en trouvera une illustration dans le tab. VI, consacré aux phonocénoses auxquelles participent *H. adspersus* et *H. igbettensis*. D'autres points de syntopie des deux espèces doivent exister le long de la frontière forêt/savane.

PÉRIODE D'ACTIVITÉ VOCALE, PHONOCÉNOSES

Le cycle d'activité vocale d'*H. adspersus* est bien différent de celui d'*H. igbettensis*: les différents relevés effectués à travers le territoire peuplé par l'espèce se répartissent sur *tous les mois* de l'année (sauf en août, mais n'y a pas eu de prospections pendant ce mois).

Cette continuité de l'activité vocale a été confirmée par le suivi pendant deux ans et quatre mois d'une localité proche de Yaoundé (entre les villages de Zamakoé et Nkolngock), au rythme d'une sortie de nuit chaque quinzaine, sauf en juillet et août: – pendant les mois de pleine saison des pluies, soit mai, juin, septembre et octobre, *H. adspersus* a été noté comme très actif dans tous les relevés, sauf en octobre (4 relevés sur 6); – pendant les mois de pleine saison sèche, il a été noté dans la moitié (février), les deux tiers (décembre) ou la totalité (janvier) des relevés, mais souvent avec une activité vocale faible.

Comme cela a déjà été indiqué (Amiet, 1989), le maintien d'un certain niveau d'activité vocale tout au long de l'année est un caractère fréquent chez les espèces parasylvicoles, en particulier celles des milieux les plus ouverts. C'est toutefois après la reprise des pluies que le maximum d'individus peuvent être entendus.

Le tableau VI donne un aperçu de la phonocénose à laquelle participe *H. adspersus* et permet de comparer celle-ci à celle d'*H. igbettensis* (voir ci-dessus). Parmi

TAB. VI. Phonocénoses d'*Hyperolius igbettensis* et *H. adspersus*. Les groupes sont définis dans «Matériel et méthodes». Pour chaque espèce est indiqué le nombre de relevés où elle a été notée; dans les colonnes de droite et de gauche, le second chiffre exprime la présence en pourcentage du nombre total de relevés effectués dans chaque phonocénose (chiffres soulignés: espèces présentes dans 33 à 66% des relevés; chiffres en gras: dans plus de 66%). *A. fulvovittatus* correspond au «type B» dans Schiøtz (1999).

Espèces	14 relevés en savane	2 relevés savane / lisière	16 relevés milieux secondaires en forêt
<i>Hyperolius igbettensis</i> Schiøtz, 1963	14 - 100	1	
<i>Hyperolius adspersus</i> Peters, 1877		2	16 - 100
Groupe 1			
<i>Amnirana galamensis</i> (Dum. & Bib., 1841)	1 - 7,1		
<i>Kassina cassinoides</i> (Boulenger, 1903)	1 - 7,1		
Groupe 2			
<i>Ptychadena bibroni</i> (Hallowell, 1845)	3 - 21,4	2	
<i>Ptychadena stenocephala</i> (Boulenger, 1901)	2 - 14,2	2	
<i>Ptychadena straeleni</i> (Inger, 1968)	2 - 14,2		
<i>Phrynobatrachus natalensis</i> (Smith, 1849)	2 - 14,2	2	
<i>Phrynobatrachus</i> sp. 3	3 - 21,4	1	
<i>Hyperolius viridiflavus</i> (Dum. & Bib., 1841)	8 - <u>57,1</u>		
<i>Afrixalus weidholzi</i> (Mertens, 1938)	3 - 21,4		
<i>Kassina senegalensis</i> Dum. & Bib., 1841	5 - <u>35,7</u>	2	
<i>Leptopelis nordequatorialis</i> Perret, 1966	6 - <u>42,8</u>		
<i>Leptopelis viridis</i> (Günther, 1868)	4 - 28,5		
Groupe 3			
<i>Hyperolius adamezi</i> Ahl, 1931			2 - 12,5
Groupe 4			
<i>Bufo regularis</i> Reuss, 1833	3 - 21,4	2	2 - 12,5
<i>Hoplobatrachus occipitalis</i> (Günther, 1859)	5 - <u>35,7</u>	2	2 - 12,5
<i>Ptychadena pumilio</i> (Boulenger, 1920)	5 - <u>35,7</u>	2	1 - 6,2
<i>Hyperolius balfouri</i> (Werner, 1907)	10 - 71,4	2	5 - 31,2
<i>Kassina maculosa</i> (Sternfeldt, 1917)	7 - <u>50,0</u>	2	5 - 31,2
Groupe 5			
<i>Bufo maculatus</i> Hallowell, 1855	4 - 28,5	2	5 - 31,2
<i>Ptych. mascareniensis</i> (Dum. & Bib., 1841)		1	5 - 31,2
<i>Ptychadena oxyrhynchus</i> (Smith, 1849)	3 - 21,4		3 - 18,7
<i>Afrixalus fulvovittatus</i> (Cope, 1860)	11 - 78,5	2	12 - 75,0
Groupe 6			
<i>Amnirana albolabris</i> (Hallowell, 1856)	1 - 7,1		11 - 68,7
<i>Hyperolius tuberculatus</i> Mocquard, 1897	5 - <u>35,7</u>	2	13 - 81,2
<i>Hyper. cinnamomeoventris</i> Bocage, 1866	3 - 21,4		9 - <u>56,2</u>
<i>Hyperolius kuligae</i> Mertens, 1940	2 - 14,2	1	4 - 25,0
<i>Leptopelis notatus</i> (Buchholz & Peters, 1875)	2 - 14,2		4 - 25,0
Groupe 7			
<i>Ptychadena perreti</i> Guibé & Lamotte, 1958	1 - 7,1	1	6 - <u>37,5</u>
<i>Phrynobatrachus hylaios</i> Perret, 1959			5 - 31,2
<i>Phrynobatrachus auritus</i> Boulenger, 1900			2 - 12,5
<i>Hyperolius platyceps</i> (Boulenger, 1900)			9 - <u>56,2</u>
<i>Hyperolius pardalis</i> Laurent, 1947			6 - <u>37,5</u>
<i>Hyperolius bolifambae</i> Mertens, 1938			1 - 6,2
<i>Hyper. camerunensis</i> Amiet, 2004			1 - 6,2
<i>Afrixalus paradorsalis</i> Perret, 1960			4 - <u>43,7</u>
<i>Afrixalus dorsalis</i> (Peters, 1875)			1 - 6,2
<i>Cryptothylax gresshoffi</i> (Schilthuis, 1889)			1 - 6,2

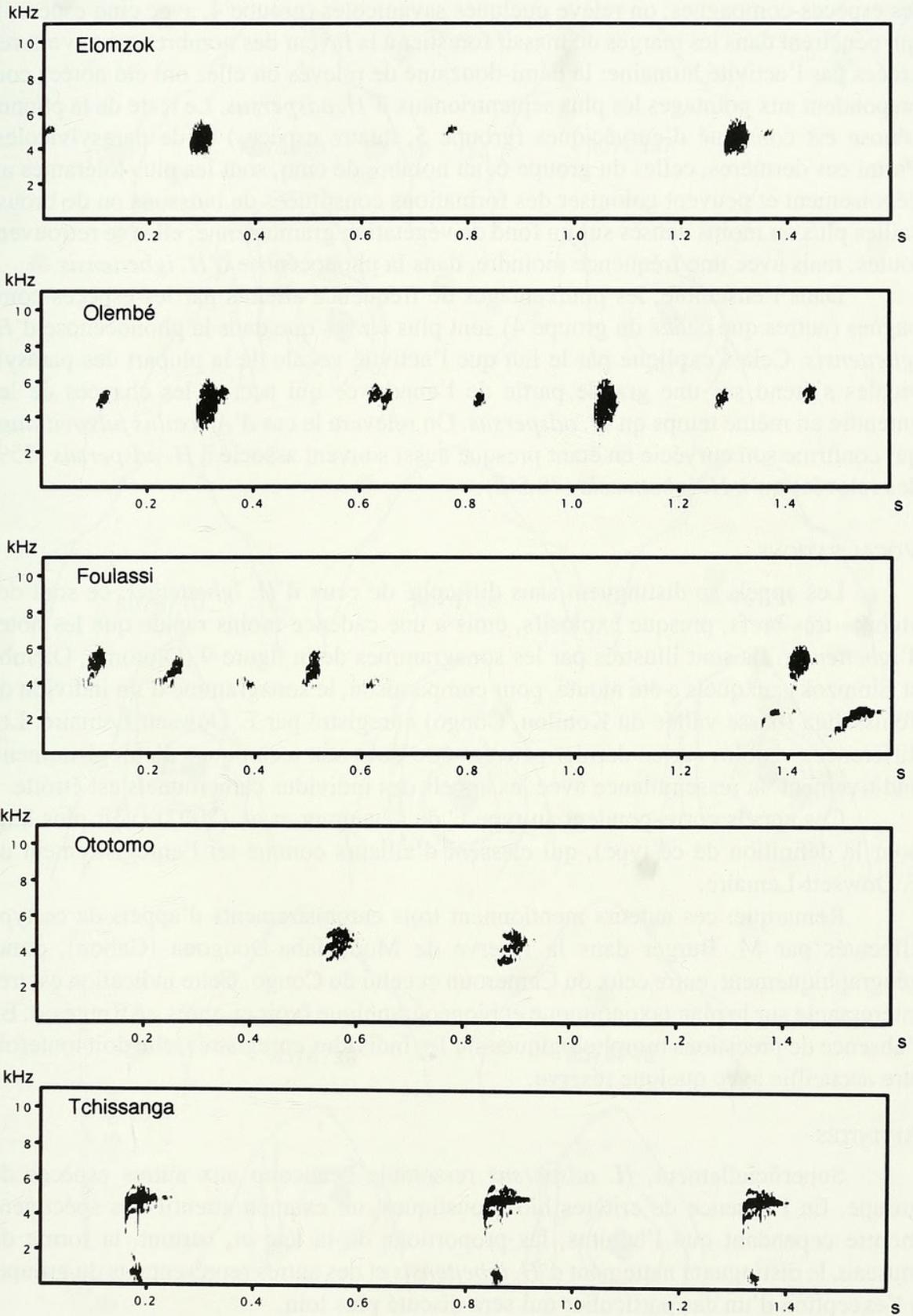


FIG. 9

Sonagrammes d'individus d'*Hyperolius adspersus* du Cameroun (Elomzok, Olembé, Foulassi, Ototomo) et du Congo (Tchissanga, enregistrement F. Dowsett-Lemaire). Sonagrammes A. Schiøtz.

les espèces-compagnes, on relève quelques savanicoles (groupe 4, avec cinq espèces), qui pénètrent dans les marges du massif forestier à la faveur des nombreuses ouvertures créées par l'activité humaine: la demi-douzaine de relevés où elles ont été notées correspondent aux pointages les plus septentrionaux d'*H. adpersus*. Le reste de la phonocénose est constitué d'euryéciques (groupe 5, quatre espèces) et de parasyylvicoles. Parmi ces dernières, celles du groupe 6, au nombre de cinq, sont les plus tolérantes au déboisement et peuvent coloniser des formations constituées de buissons ou de broussailles plus ou moins denses sur un fond de végétation graminéenne; elles se retrouvent toutes, mais avec une fréquence moindre, dans la phonocénose d'*H. igbettensis*.

Dans l'ensemble, les pourcentages de fréquence atteints par les espèces-compagnes (autres que celles du groupe 4) sont plus élevés que dans la phonocénose d'*H. igbettensis*. Cela s'explique par le fait que l'activité vocale de la plupart des parasyylvicoles s'étend sur une grande partie de l'année, ce qui accroît les chances de les entendre en même temps qu'*H. adpersus*. On relèvera le cas d'*Afrixalus fulvovittatus*, qui confirme son euryécie en étant presque aussi souvent associé à *H. adpersus* (75% des relevés) qu'à *H. igbettensis* (78,5%).

VOCALISATIONS

Les appels se distinguent sans difficulté de ceux d'*H. igbettensis*: ce sont des «tchik» très brefs, presque explosifs, émis à une cadence moins rapide que les notes d'*igbettensis*. Ils sont illustrés par les sonagrammes de la figure 9 (Ototomo, Olembé et Elomzok) auxquels a été ajouté, pour comparaison, le sonagramme d'un individu de Tchissanga (basse vallée du Kouilou, Congo) enregistré par F. Dowsett-Lemaire. Les différences visibles sur ce dernier peuvent être dues aux techniques d'enregistrement; auditivement, la ressemblance avec les appels des individus camerounais est étroite.

Ces appels correspondent au type C de Channing *et al.* (2002) (voir plus haut pour la définition de ce type), qui classent d'ailleurs comme tel l'enregistrement de F. Dowsett-Lemaire.

Remarque: ces auteurs mentionnent trois enregistrements d'appels de ce type effectués par M. Burger dans la réserve de Moukalaba-Dougoua (Gabon), donc, géographiquement, entre ceux du Cameroun et celui du Congo. Cette indication est très intéressante sur le plan taxonomique et biogéographique (voir ci-après «Affinités»). En l'absence de précisions morphologiques sur les individus enregistrés, elle doit toutefois être accueillie avec quelque réserve.

AFFINITÉS

Superficiellement, *H. adpersus* ressemble beaucoup aux autres espèces du groupe. En l'absence de critères bio-acoustiques, un examen attentif des spécimens montre cependant que l'habitus, les proportions de la tête et, surtout, la forme du museau, le distinguent nettement d'*H. igbettensis* et des autres représentants du groupe, à l'exception d'un cas particulier qui sera discuté plus loin.

Ce sont ces mêmes critères qui avaient conduit Laurent (1943) à séparer une unique femelle de «Zambi, Bas-Congo» de plusieurs centaines de spécimens conservés dans les collections du Musée du Congo. Soulignant «les caractères très particuliers de la tête (museau court et obtus)», qu'il n'avait pas rencontrés «dans les variétés les plus

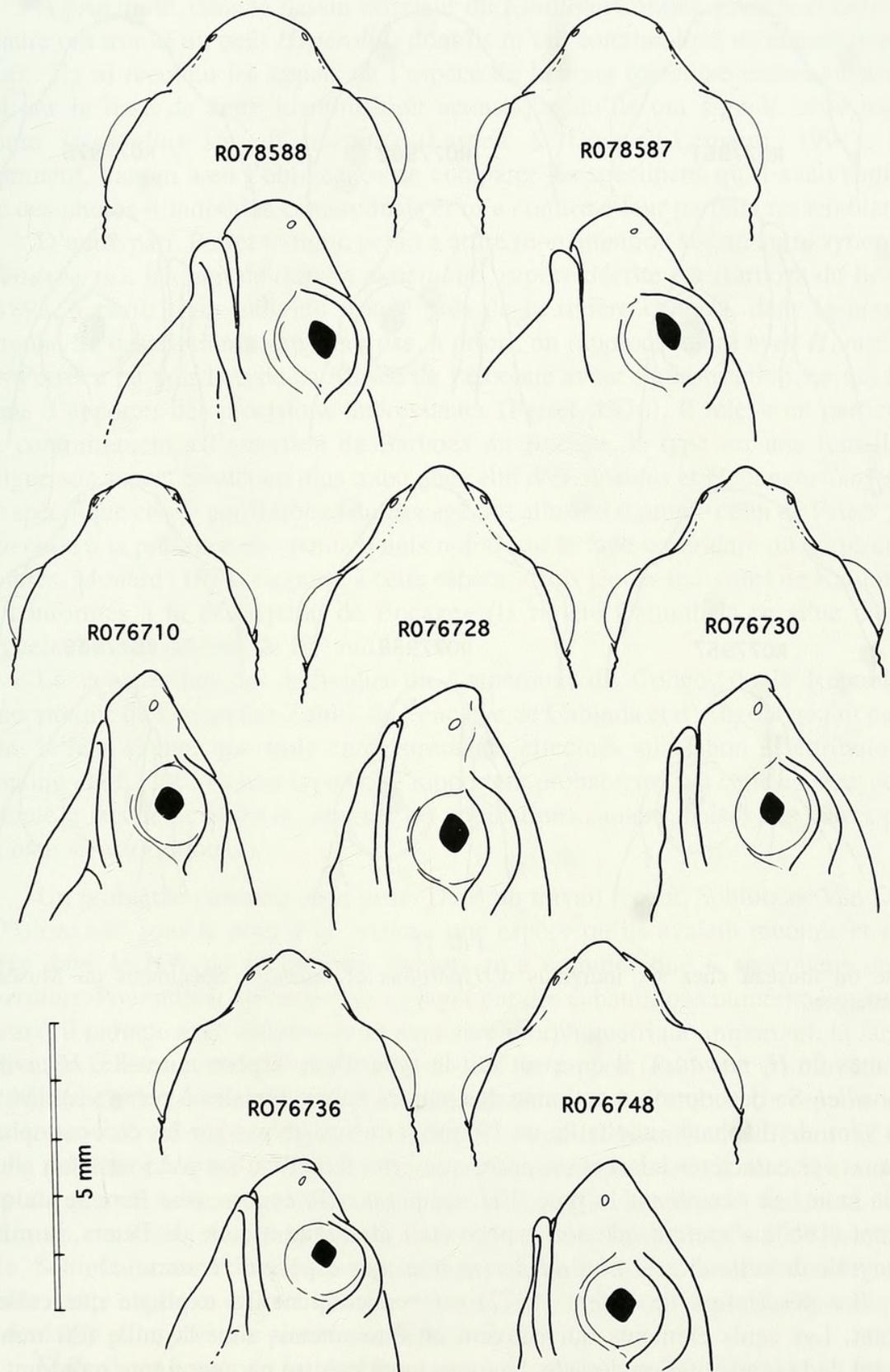


FIG. 10

Forme du museau chez deux individus d'*Hyperolius viridis* (rangée supérieure) et cinq individus d'*H. benguellensis* (rangées moyenne et inférieure). On remarquera, chez ce dernier, la disposition caractéristique des narines. Spécimens du Musée de Copenhague.

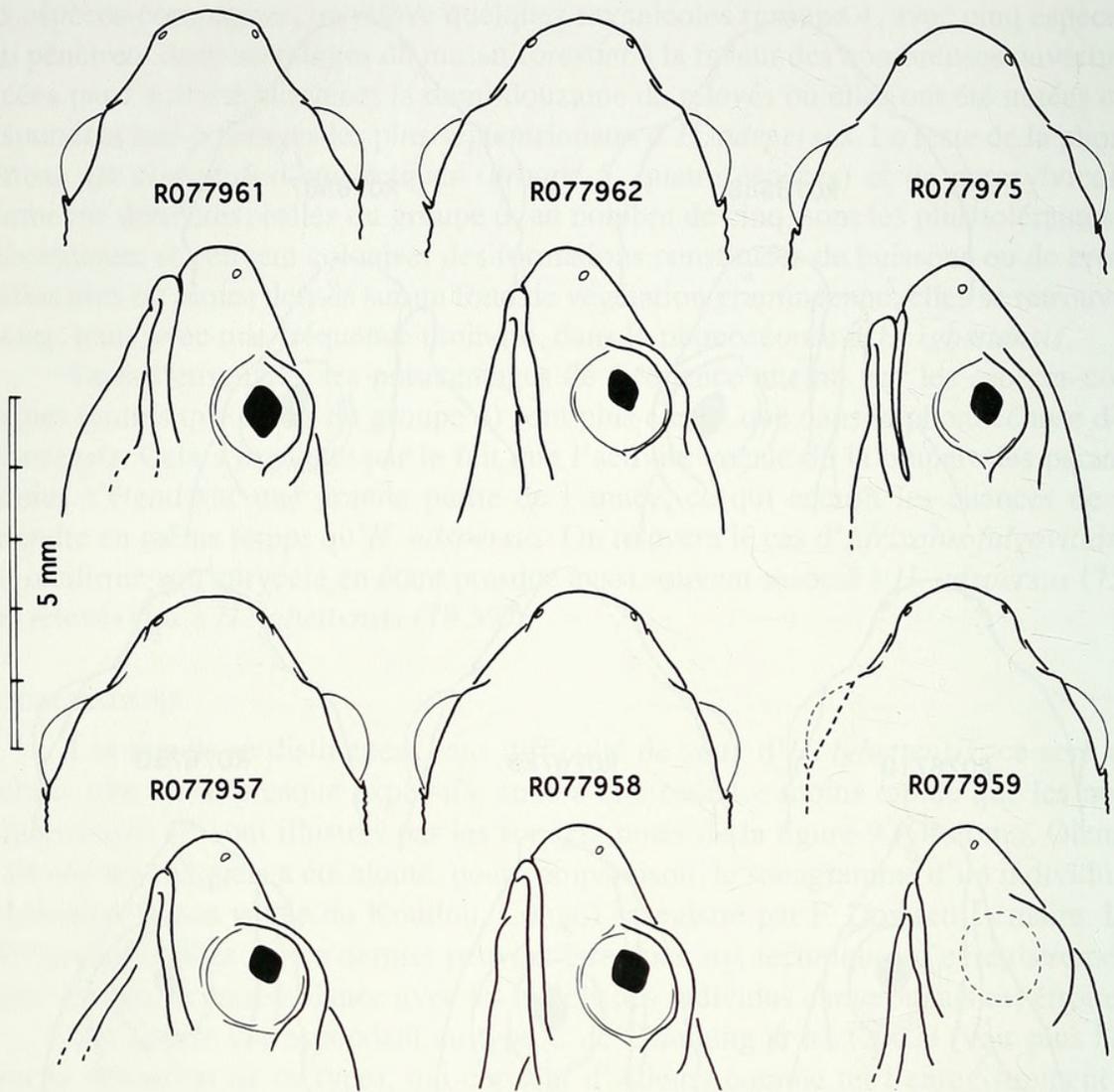


FIG. 11

Forme du museau chez six individus d'*Hyperolius* cf. *nasutus*. Spécimens du Musée de Copenhague.

extrêmes de *H. nasutus*», il en avait fait le type d'une espèce nouvelle, *Hyperolius dartevellei*. Sa description mentionne des bandes latéro-dorsales à peine visibles, une peau ventrale diaphane, une taille de 19 mm, et n'insiste pas sur les chromatophores dorsaux: ces caractères laissent supposer que cette femelle n'est pas tout à fait adulte. Par la suite, en examinant le type d'*H. adpersus* (là encore, une femelle unique), Laurent (1963) s'aperçut que son espèce était identique à celle de Peters, la mit en synonymie de celle-ci... et fit d'*adpersus* une sous-espèce d'*H. nasutus*!

La description de Peters (1877) est beaucoup moins explicite que celle de Laurent. Les seuls éléments qui peuvent en être retenus sont la taille (20 mm) et l'aspect de la pigmentation dorsale, heureusement précisé par une figure montrant une forte ponctuation éparses (à l'origine du nom spécifique); grâce à cette figure, on peut constater aussi que l'habitus est assez trapu, et le museau court. Le type de Peters provient de Chinchoxo, dans l'actuelle enclave angolaise de Cabinda, donc relativement près du Bas-Congo d'où provenait le type d'*H. dartevellei*.

A proximité, dans le bassin inférieur du Kouilou (Congo), Largen et Dowsett-Lemaire ont trouvé un petit *Hyperolius* dont ils m'ont communiqué un enregistrement sonore. J'y ai reconnu les appels de l'espèce de la zone forestière camerounaise, et c'est sur la base de cette identification acoustique qu'ils ont signalé cette espèce comme *Hyperolius* sp. aff. *nasutus* (Largen & Dowsett-Lemaire, 1991). Plus récemment, Largen a eu l'obligeance de comparer les spécimens qu'il avait capturés avec des photos d'individus camerounais et m'a confirmé leur parfaite ressemblance.

D'autre part, Perret (comm. pers.) a attiré mon attention sur un autre synonyme d'*H. adpersus*. Il s'agit de *Rappia punctulata*, espèce décrite par Barboza du Bocage en 1895, à partir d'un individu trouvé près de la rivière Quanza, dans le nord de l'Angola. Sa description ne suggère pas, a priori, un rapprochement avec *H. nasutus*, mais Perret a pu voir le type au Musée de Lisbonne avant sa destruction, ce qui lui a permis d'apporter des précisions intéressantes (Perret, 1976). Il relève en particulier que, contrairement à l'assertion de Barboza du Bocage, le type est une femelle. Il souligne son aspect beaucoup plus trapu que celui d'*H. nasutus* et *H. benguellensis*. Le nom spécifique choisi par Barboza du Bocage fait allusion (comme celui de Peters pour *adpersus*) à la présence de «petits points noirs» sur la face supérieure du corps et des membres. Monard (1937) rapporte à cette espèce «trois jeunes individus de Katumbela très conformes à la description de Bocage» (la rivière Catumbela se situe dans le Benguela, un peu au-delà de 12° sud).

La conspécificité des individus du Cameroun, du Congo, de la République Démocratique du Congo (ex-Zaïre), de l'enclave de Cabinda et d'Angola ne fait pas de doute. Il faut ajouter que trois enregistrements effectués au Gabon et attribués par Channing *et al.* (2002) à leur type C, se rapportent probablement à cette espèce, ce qui réduirait la lacune de 800 km séparant les populations camerounaises des autres (voir plus haut «Vocalisations»).

Un problème connexe reste posé. Dans un travail récent, Schiøtz & Van Daele (2003) ont cité sous le nom d'*H. nasutus* une espèce qu'ils avaient récoltée et enregistrée dans le NW de la Zambie. Schiøtz m'a communiqué 6 spécimens de cet *Hyperolius*. Pour autant qu'on puisse en juger par des échantillons numériquement très inégaux, il partage avec *adpersus* un caractère morphométrique important, la largeur relative de la tête: comme le montre le tab. III, le rapport T / L est en moyenne de 30,24% chez *adpersus* et de 30,34% chez les spécimens de Zambie. Un rapport identique se retrouve chez *H. viridis*, mais celui-ci est par ailleurs bien différent. D'autre part, la palmure pédieuse (Fig. 8) a une extension semblable à celle d'*H. adpersus*. Un point de rapprochement pourrait aussi être fourni par les appels, qui sont sinon identiques, du moins du même type (*cf.* sonagramme *in* Schiøtz & Van Daele, 2003). Enfin, Schiøtz (comm. pers.) m'a signalé que, dans son unique localité du NW de la Zambie, cette espèce a été trouvée dans un site (« overgrown fishpond ») impliquant une écologie parasylvicole plutôt que savanicole.

Malgré ces points de ressemblance avec *H. adpersus*, les individus de Zambie se séparent de ceux du Cameroun par leur taille nettement plus petite (environ 1,6 mm d'écart sur les moyennes) et, surtout, par leur museau beaucoup moins court. Cette différence apparaît bien sur les dessins de la Fig. 11, et dans les rapports morphométriques du tab. V (où la faible disparité numérique entre les échantillons permet une

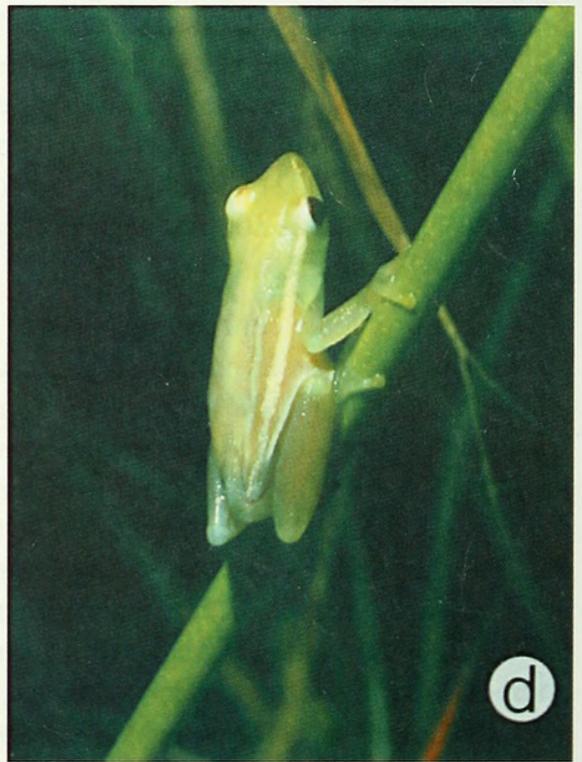
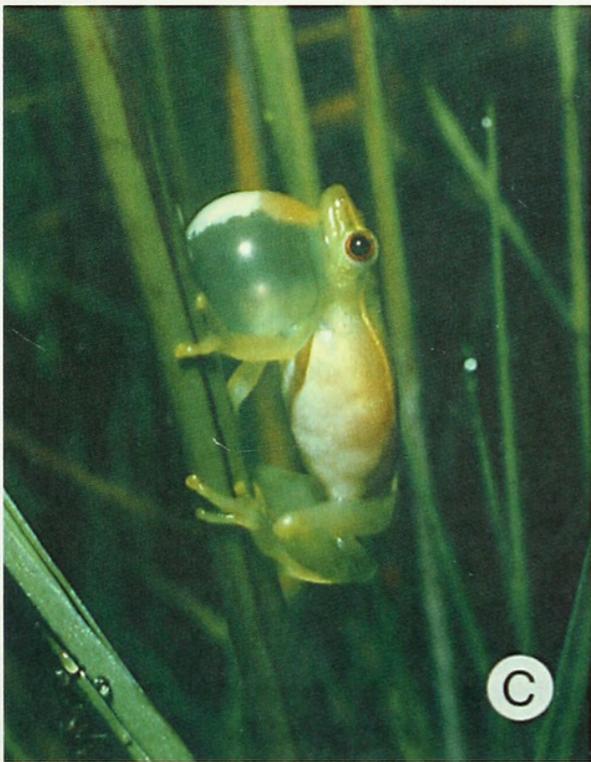
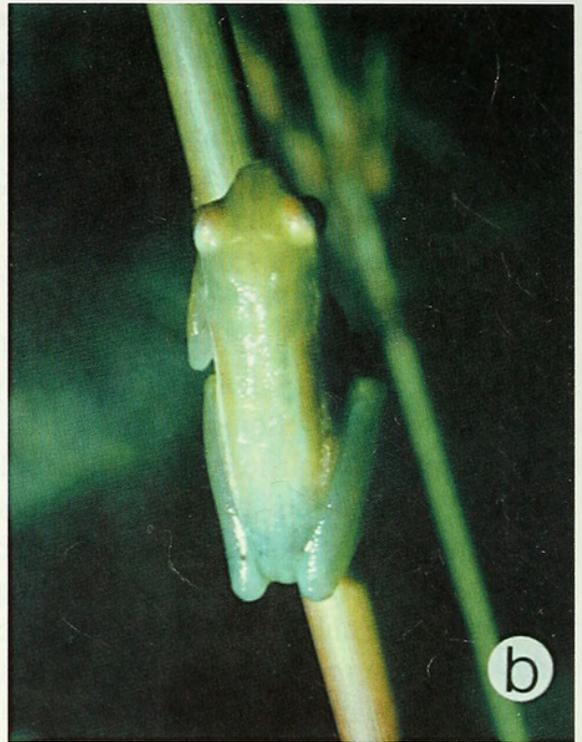


PLANCHE I

Hyperolius igbettensis – a: deux mâles de Minkama, 28.IX.77; b: mâle d'Elomzok, 29.IX.76; c: mâle du Lac Paponoun, 21.VI.78, montrant la macule blanche caractéristique sur le sac vocal gonflé; d: mâle, même localité et même date.

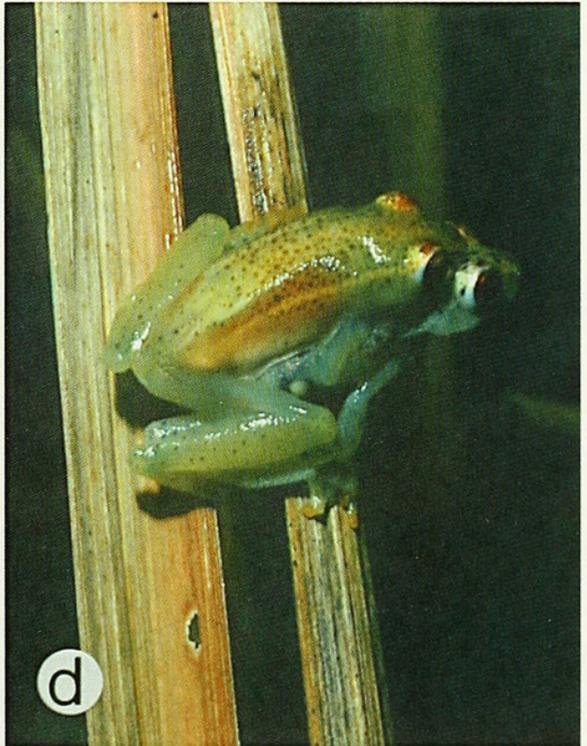
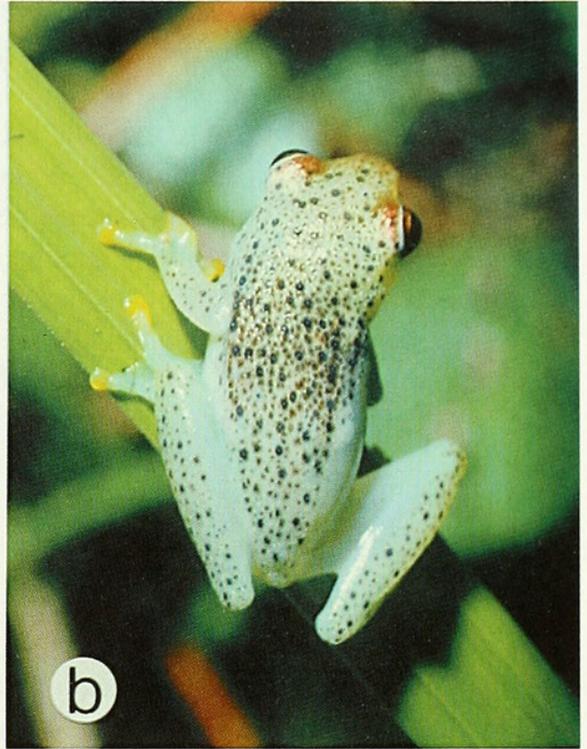
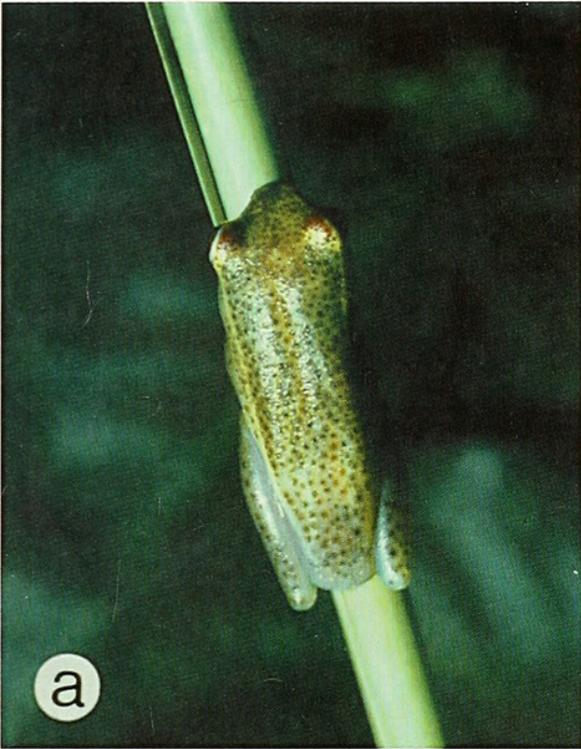


PLANCHE II

Hyperolius adpersus – a: mâle, Elomzok, 29.IX.76; b: femelle, Zamakoé, 10.IV.89; c: mâle en activité vocale, Ototomo, II.70; d: couple en amplexus, Olembé, 12.X.70. Remarquer les petites taches ocellées de la femelle, et la ponctuation dense du mâle d'Elomzok.

meilleure comparaison): les valeurs sont toutes nettement supérieures à celles d'*H. adpersus* et proches de celles d'*H. igbettensis* ou même, pour la longueur relative de la tête, d'*H. benguellensis*.

Comme la forme du museau est le caractère discriminant le plus apparent d'*H. adpersus*, il est justifié de distinguer spécifiquement les populations du NW de la Zambie. Celles-ci, par ailleurs, ne peuvent être rapportées ni à l'*H. nasutus* de Günther, ni à d'autres taxons du groupe, ce qui fait qu'elles restent pour le moment sans nom. Il ne faudrait cependant pas écarter totalement la possibilité qu'elles soient reliées par des populations intermédiaires aux populations d'*H. adpersus*, situées à environ 1500 km plus à l'ouest, et que les unes et les autres représentent les termes extrêmes d'un cline. La rareté des aréotypes similaires chez les Anoures africains rend néanmoins cette hypothèse peu probable.

CONCLUSION

Les problèmes posés par le groupe d'*H. nasutus* ont des causes bien différentes: – le groupe est intrinsèquement difficile, surtout parce que la livrée, très uniforme, n'offre pas de caractères discriminants; – la sympatrie, voire la syntopie, d'espèces très ressemblantes doit être fréquente: c'est une source de difficultés (et d'erreurs) pour qui ne dispose que de matériel fixé où plusieurs espèces sont mélangées; – un certain manque de rigueur à l'égard des descriptions originales a entraîné des «glissements» dans la conception des taxons: des *Hyperolius* d'origines diverses rapportés à *nasutus* ne paraissent pas correspondre au type décrit et figuré par Günther et plusieurs synonymies erronées ont été proposées et admises.

Reconnues *in natura*, et assez souvent repérées au cours d'une vingtaine d'années de batrachologie de terrain, les deux espèces représentant le groupe au Cameroun sont cependant relativement faciles à définir. Il est possible, au terme du présent travail, d'en proposer les diagnostics actualisés suivantes.

H. igbettensis: espèce relativement grande (19-22,3 mm), de forme très élancée, à tête étroite (moy. T/L \approx 25%). Museau long (moy. M/T \approx 33%) mais, vu de profil, à extrémité arrondie et modérément saillante en avant de la bouche (non «squaliforme»). Palmure pédieuse laissant, sur le côté interne de l'orteil 4, environ deux phalanges libres. Chromatophores bruns peu nombreux, n'affectant pas notablement la pigmentation foncière verte. Appels de type A *sensu* Channing *et al.* (2002). Habitat savanicole.

H. adpersus: espèce un peu plus petite que la précédente (18,5 à 21,8 mm), de forme trapue, à tête large (moy. T/L \approx 30%). Museau court (moy. M/T \approx 27,3%), à profil arrondi, son extrémité, vue de dessus, à la fois très courte et large (moy. m/IN ? 75%). Palmure pédieuse laissant environ une phalange libre sur le côté interne de l'orteil 4. Chromatophores bruns assez nombreux et uniformément répartis sur la face dorsale, pouvant donner, en livrée nocturne, un aspect densément ponctué. Appels de type C. Habitat parasylvicole, dans des milieux largement ouverts de la zone forestière.

Si la discrimination des deux espèces précédentes ne pose pas de problème dans les limites de la batrachofaune camerounaise, il est beaucoup plus difficile de les définir par rapport aux autres espèces du groupe (*H. lamottei* excepté) en raison de la

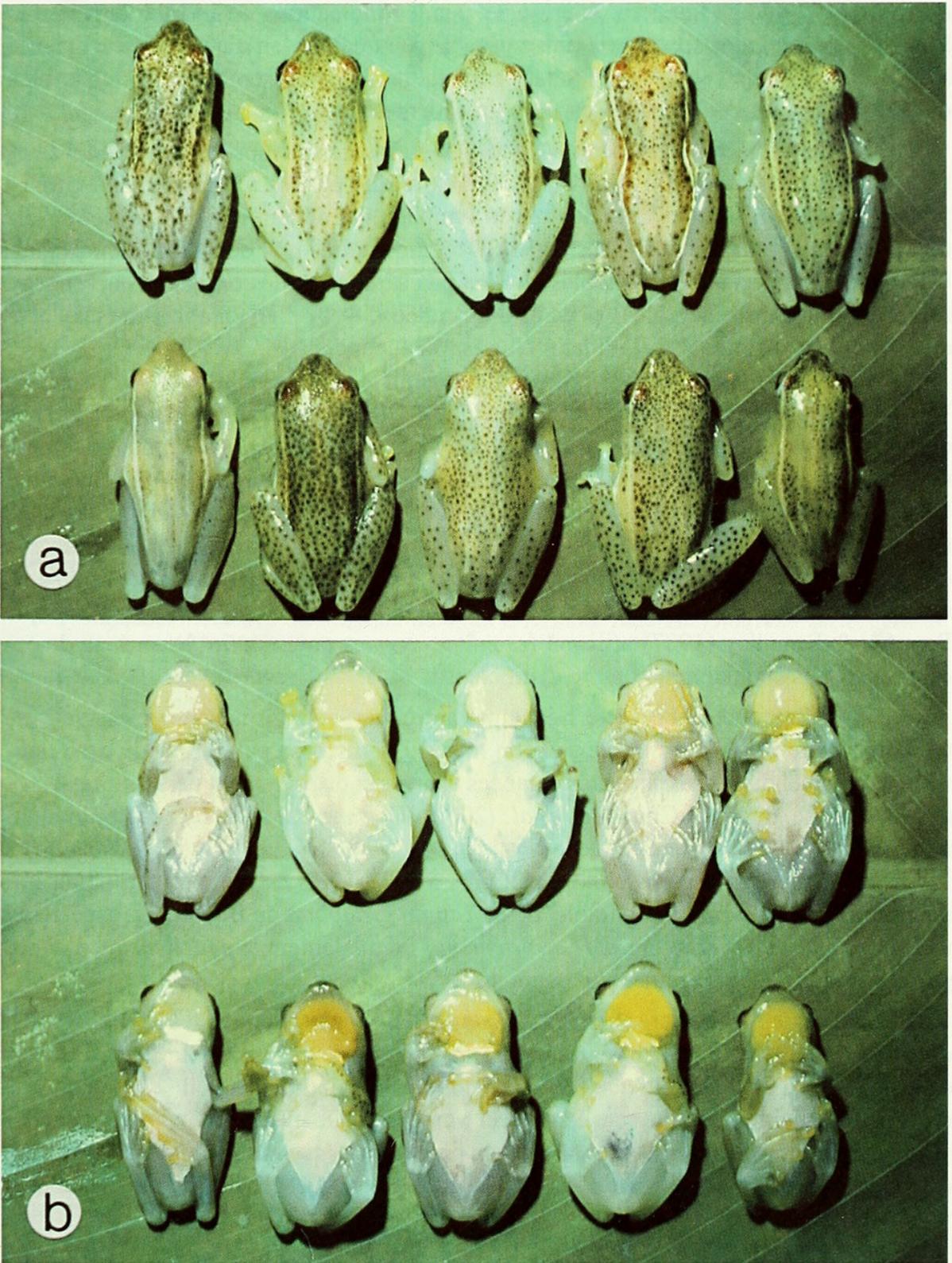


PLANCHE III

Hyperolius adspersus et *H. igbettensis* – a: pigmentation dorsale chez *H. igbettensis* (individu en bas à gauche) et chez *H. adspersus* (les neuf autres individus); b: -id-, pigmentation ventrale, montrant l'aspect de la tache blanche quand le sac vocal est rétracté. Spécimens mâles capturés ensemble à Elomzok, 29.IX.76.

confusion qui y règne encore. A en juger par les indications de la littérature et par l'examen de quelques spécimens préservés, et bien que je n'en aie aucune expérience sur le terrain, deux entités me paraissent émerger de l'ensemble; elles sont bien distinctes l'une de l'autre et des espèces précédentes.

1°) La première est caractérisée par: – la forme de son museau, très pointu aussi bien en profil («squaliforme») qu'en plan, à extrémité parfois retroussée, et à narines portées par des dilatations latérales, – son tympan entièrement masqué par le muscle déprimeur de la mandibule, – ses aspérités tégumentaires très denses, présentes chez la femelle. Deux caractères variables, qui ont pu être sources de confusion, doivent être relevés: – le tégument dorsal peut être granuleux, – la pigmentation dorsale peut montrer 2 ou 4 bandes longitudinales claires, ou aucune.

Cette définition correspond, pour l'essentiel, à *H. benguellensis* au sens de Wilson (travail inédit) et de Schiøtz & Van Daele (2003). Une analyse comparative des descriptions originales suggère comme synonymes *H. oxyrhynchus* (synonymie généralement admise), *H. papyri*, *H. acuticeps* et *H. nasicus* (synonymies non discutées par les auteurs). Il est aussi possible que cette espèce soit, en réalité, le «vrai» *H. nasutus*, tel que l'a décrit et figuré Günther. Toutefois, il ne faut pas écarter l'éventualité que la diagnose précédente s'applique à deux espèces ou plus. Il est en effet remarquable que, dans leurs descriptions d'*H. nasutus* et *H. benguellensis*, Monard (1937) aussi bien que Poynton & Broadley (1987) utilisent *les mêmes termes* pour décrire le museau de ces espèces, qu'ils considèrent comme distinctes.

2°) La seconde est caractérisée, entre autre, par: – sa forme assez massive, – sa tête large (comme chez *adpersus*) et son museau obtus, – sa palmure pédieuse relativement peu étendue, – ses aspérités cutanées éparses et difficilement perceptibles, – ses appels de type B, sensu Channing *et al.* (2002). Comme chez la précédente, le tégument peut avoir un aspect granuleux.

Ce signalement correspond à peu près à l'*H. viridis* de Schiøtz, qui paraît lui-même très proche, voire inséparable, de la *Rappia granulata* de Boulenger, espèce qui a été mise à tort en synonymie d'*H. oxyrhynchus* (actuellement *benguellensis*), d'abord par Loveridge (1953), ensuite par Laurent (1957).

A côté des entités précédentes, il en existe sûrement d'autres, encore plus difficiles à séparer et définir. L'*Hyperolius cf. nasutus* plusieurs fois mentionné ci-dessus en fait partie; il est probable que son extension dépasse largement celle des spécimens du NW de la Zambie récoltés par Schiøtz et Van Daele. De même, on peut se demander si *H. igbettensis* ne s'étend pas beaucoup plus à l'est que ne le laisse supposer sa distribution actuellement connue, ou s'il ne fait pas partie d'un ensemble de taxons vicariants.

REMERCIEMENTS

Quand j'ai commencé à étudier mes spécimens d'*Hyperolius* camerounais proches d'*H. nasutus*, je ne pressentais pas les nombreux problèmes auxquels je serais confronté. Beaucoup ont été résolus grâce à l'aide de plusieurs collègues: – A. Schiøtz a réalisé les sonagrammes au Laboratoire de Zoologie de l'Université de Copenhague, m'a fait parvenir des spécimens provenant de Zambie et, à l'occasion d'un échange

soutenu de correspondance, a activement participé à l'élaboration de cet article; – J.-L. Perret, avec son amabilité coutumière, m'a envoyé de nombreux documents accompagnés de ses commentaires et a attiré mon attention sur *Rappia punctulata*; – M. Largen a comparé des photos de mes spécimens d'*H. adspersus* avec ceux qu'il avait récoltés au Congo et m'a fait d'utiles suggestions sur le manuscrit; – F. Dowsett-Lemaire a mis à ma disposition ses enregistrements de Batraciens de la région du Kouilou; – T. Frétey m'a fait bénéficier de sa riche bibliothèque en me procurant des publications rares. Je les remercie vivement pour leur amicale collaboration. Ma reconnaissance va aussi à V. Mahnert et à C. Lienhard, qui ont beaucoup facilité la publication de ce travail dans la Revue suisse de Zoologie. Enfin, je ne saurais oublier l'aide efficace qui m'a été apportée par le Studio Toton, pour les tirages photographiques, et par le Bureau Van Dam, pour la traduction des textes en allemand.

RÉFÉRENCES

- AHL, E. 1931. Amphibia: Anura III. Polypedatidae. *Das Tierreich* 55: XVI + 477 pp.
- AMIET, J.-L. 1975. Ecologie et distribution des Amphibiens Anoures de la région de Nkongsamba (Cameroun). *Annales de la Faculté des Sciences de Yaoundé* 20: 33-107.
- AMIET, J.-L. 1983. Un essai de cartographie des Anoures du Cameroun. *Alytes* 2 (4): 124-146.
- AMIET, J.-L. 1986. La batrachofaune sylvicole d'un secteur forestier du Cameroun: la région de Yaoundé. *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle, nouvelle série, série A, Zoologie* 132: 29-42.
- AMIET, J.-L. 1989. Quelques aspects de la biologie des Amphibiens Anoures du Cameroun. *Année Biologique* 28 (2): 73-136.
- AMIET, J.-L. 2001. Un nouveau *Leptopelis* de la zone forestière camerounaise (Amphibia, Anura, Hyperoliidae). *Alytes* 19 (1): 29-44.
- AMIET, J.-L. 2004. A propos de deux *Leptopelis* nouveaux pour la faune du Cameroun. *Alytes* 21 (3-4): 111-170.
- BARBOZA DU BOCAGE, J. V. 1893. Diagnoses de quelques nouvelles espèces de Reptiles et de Batraciens d'Angola. *Jornal de Sciencias Mathematicas, Physicas e Naturales* 2 (3):115-121.
- BARBOZA DU BOCAGE, J. V. 1895. Herpétologie d'Angola et du Congo. *Lisbonne*, 203 pp.
- BOULENGER, G. A. 1901. Matériaux pour la faune du Congo. Batraciens et Reptiles. *Annales du Musée Royal de l'Afrique centrale. Zoologie série 1, 2, 1: 1-14, pl. I-V.*
- CHANNING, A. 2001. Amphibians of Central and Southern Africa. *Cornell University Press, Ithaca*, 470 pp., 23 pl.
- CHANNING, A., MOYER, D. & BURGER, M. 2002. Cryptic species of sharp-nosed reed frogs in the *Hyperolius nasutus* complex: advertisement call differences. *African Zoology* 37 (1): 91-99.
- GÜNTHER, A. 1864. Descriptions of new species of Batrachians from West Africa. *Proceedings of the Zoological Society of London* 1864: 479-482, pl. XXXIII.
- GÜNTHER, A. 1894. Second Report on the Reptiles, Batrachians, and Fishes transmitted by Mr. H. H. Johnston, C. B., from British Central Africa. *Proceedings of the Zoological Society of London* 1894: 616-628.
- INGER, R. F. 1968. Amphibia. *Exploration du Parc National de la Garamba* 52: 1-190.
- LARGEN, M. J. 1998. The status of the genus *Hyperolius* Rapp, 1842 (Amphibia Anura Hyperoliidae) in Ethiopia. *Tropical Zoology* 11: 61-82.
- LARGEN, M. J. & DOWSETT-LEMAIRE, F. 1991. Amphibians (Anura) from the Kouilou River basin, République du Congo. *Tauraco Research Report* 4: 145-168.
- LAURENT, R. 1943. Les *Hyperolius* (Batraciens) du Musée du Congo. *Annales du Musée Royal du Congo Belge* 4: 61-140.

- LAURENT, R. 1957. Genres *Afrivalus* et *Hyperolius* (Amphibia Salientia). *Exploration du Parc National de l'Upemba* 42: 1-47, pl. I-IV.
- LAURENT, R. 1958. La réserve nationale du Mont Nimba. Les rainettes du genre *Hyperolius*. *Mémoires de l'Institut français d'Afrique noire* 53: 275-299.
- LAURENT, R. 1963. Note sur les *Hyperolius* et quelques *Afrivalus* (Salientia) du Musée de Berlin. *Revue de Zoologie et Botanique Africaines* 64 (1-2): 65-96.
- LOVERIDGE, A. 1938. A new frog (*Hyperolius poweri*) from Natal, South Africa. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 51: 213-214.
- LOVERIDGE, A. 1953. Zoological results of a fifth expedition to East Africa. IV. Amphibians from Nyasaland and Tete. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 110: 323-406, 4 pl.
- MERTENS, R. 1940. Amphibien aus Kamerun gesammelt von M. Köhler und Dr. H. Graf. *Senckenbergiana* 22 (3-4): 103-135.
- MONARD, A. 1937. Contribution à la Batrachologie d'Angola. *Bulletin de la Société neuchâtoise des Sciences naturelles* 62: 5-59.
- PASSMORE, N. I. & CARRUTHERS, V. C. 1995. South African Frogs, Revised Edition. *Southern Book Publishers & Witwatersrand University Press, Johannesburg*, 322 pp.
- PERRET, J.-L. 1976. Révision des Amphibiens africains et principalement des types, conservés au Musée Bocage de Lisbonne. *Publicação do Museu e Laboratorio Zoologico e Antropologico*, 2a Série 6 (2): 15-34.
- PETERS, W. C. H. 1877. Übersicht der Amphibien aus Chinchoxo (Westafrika), welche von der Africanischen Gesellschaft dem Berliner Zoologischen Museum übergeben sind. *Monatsberichte der Königlich Preussischen Akademie der Wissenschaft zu Berlin (October)*: 611-620, 1 pl.
- POYNTON, J. C. & BROADLEY, D. G. 1987. Amphibia Zambesiaca 3. Rhacophoridae and Hyperoliidae. *Annals of the Natal Museum* 28 (1): 161-229.
- SCHIØTZ, A. 1963. The Amphibians of Nigeria. *Videnskabelige Meddelelser fra Dansk naturhistorik Forening* 125: 1-92, pl. I-IV.
- SCHIØTZ, A. 1967. The treefrogs (Rhacophoridae) of West Africa. *Spolia Zoologica Musei Hauniensis* 25: 1-346.
- SCHIØTZ, A. 1975. The Treefrogs of Eastern Africa. *Steenstrupia, Copenhagen*, 232 pp.
- SCHIØTZ, A. 1999. Treefrogs of Africa. *Ed. Chimaira, Frankfurt am Main*, 350 pp.
- SCHIØTZ, A. & VAN DAELE, P. 2003. Notes on the treefrogs (Hyperoliidae) of North-Western province, Zambia. *Alytes* 20 (3-4): 137-149.
- STEVENS, R. A. 1974. An annotated check list of the Amphians and Reptiles known to occur in south-eastern Malawi. *Arnoldia* 30 (6): 1-22.
- STEWART, M. M. 1967. Amphibians of Malawi. *State University of New York Press*, 163 pp.
- SUCHEL, J.-B. 1972. La répartition des pluies et les régimes pluviométriques au Cameroun. *Travaux et documents de géographie tropicale*, 5. *Université fédérale du Cameroun et C.N.R.S.*, 287 pp.
- WAGER, V. A. 1965. The Frogs of South Africa. *Purnell & Sons, Cape Town & Johannesburg*, 242 pp.
- WERNER, F. 1907. Ergebnisse der mit Subvention aus der Erbschaft Treitl unternommenen zoologischen Forschungsreise Dr. Franz Werner's nach dem ägyptischen Sudan und Nord-Uganda. XII. Die Reptilien und Amphibien. *Sitzungsberichte der Akademie der Wissenschaften in Wien, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Klasse* 116 (1): 1823-1926, pl. I-IV.
- WILSON, L. G. (inédit). Discovery of a novel character involving the tympanic apparatus in five species of *Hyperolius* (Anura: Hyperoliidae). (In: SCHIØTZ, A. & VAN DAELE, P. 2003).



Amiet, J-L. 2005. "Les Hyperolius camerounais du groupe d'*H. nasutus* (Amphibia, Anura, Hyperoliidae)." *Revue suisse de zoologie* 112, 271–310.
<https://doi.org/10.5962/bhl.part.80299>.

View This Item Online: <https://www.biodiversitylibrary.org/item/128360>

DOI: <https://doi.org/10.5962/bhl.part.80299>

Permalink: <https://www.biodiversitylibrary.org/partpdf/80299>

Holding Institution

Smithsonian Libraries and Archives

Sponsored by

Biodiversity Heritage Library

Copyright & Reuse

Copyright Status: In Copyright. Digitized with the permission of the rights holder

Rights Holder: Muséum d'histoire naturelle - Ville de Genève

License: <http://creativecommons.org/licenses/by-nc-sa/3.0/>

Rights: <https://www.biodiversitylibrary.org/permissions/>

This document was created from content at the **Biodiversity Heritage Library**, the world's largest open access digital library for biodiversity literature and archives. Visit BHL at <https://www.biodiversitylibrary.org>.