

4^{ème} trimestre 2021 | N°179
4th quarter 2021

Bulletin Société de la Herpétologique de France



Bull. Soc. Herp. Fr. (2021) 179
ISSN 0754-9962 • eISSN 2724-9557
DOI : 10.48716/bullshf.179

Editeurs en chef / Editors in chief:

Jean-Marie BALLOUARD
Hugo CAYUELA
Aurélien MIRALLES

Editeurs associés / Associate editors:

Salvador BAILON
Jean-Pierre BARON
Matthieu BERRONEAU
Aurélien BESNARD
Éric BONNAIRE
Xavier BONNET
Abdellah BOUAZZA
Elodie COURTOIS
Pierre-André CROCHET
Jean-Christophe DE MASSARY
Mathieu DENOËL
Antoine FOUQUET
Thierry FRÉTEY
Philippe GENIEZ
Eric GRAITSON
Francis ISSELIN

Jean-François Le GAILLARD
Jean LESCURE
Olivier LOURDAIS
Olivier MARQUIS
Albert MARTINEZ-SILVESTRE
Marc MAZEROLLE
Claude MIAUD
Aurélien MIRALLES
Saïd NOUIRA
Anthony OLIVIER
Julien RENET
Jean SECONDI
Gabriel SEGNIAGBETO
Tahar SLIMANI
Sylvain URSENBACHER

Mise en page : Agnès MERLET pour la SHF / **Conception graphique :** Sébastien RIPOLL

ISSN : 0754-9962 / **eISSN :** 2724-9557

Photo de couverture :

Calotriton asper, Alzen (Ariège, France).
Photo : Claudine Delmas.

Front cover picture:

Calotriton asper, Alzen (Ariège, France)
Picture: Claudine Delmas.



Site internet

www.lashf.org



@SocieteHerpetologiqueDeFrance



@LaSHF_Officiel



Société Herpétologique de France



Société Herpétologique de France
(SHF)

Pour adhérer, remplir le formulaire d'adhésion : documents disponibles sur le site internet <http://lashf.org/j-adhere/>

Société Herpétologique de France

Association fondée en 1971, agréée par le Ministère de l'Environnement depuis le 23 février 1978

Siège social :

SHF – Muséum national d'Histoire naturelle,
CP 41, 57 rue Cuvier - 75005 Paris

Siège administratif :

SHF – c/o Mme Isabelle CHAUVIN
2014 route de Roquefort - 32360 Peyrusse-Massas

Conseil d'administration (2021-2022)

Président : Claude MIAUD,
president@lashf.org

Vice-Présidente : Ludivine QUAY,
quay.ludivine@gmail.com

Secrétaire général : Jean CASSAIGNE,
jean.cassaigne892@wanadoo.fr

Secrétaire adjoint : Alexandre ROUX

Trésorier : Stéphane BELLENOUE,

Trésorier adjoint : Jérémie SOUCHET

Autres membres du Conseil : Jean-Marie BALLOUARD, Frédéric BEAU, Hugo CAYUELA, Éric GRAITSON, Olivier MARQUIS, Aurélien MIRALLES, Cécile PATRELLE-LOMBARD et Sylvain URSENBACHER.

Membres d'honneur : Guy NAULLEAU, Président fondateur, Gilbert MATZ (+), Secrétaire fondateur, et Jean LESCURE

Equipe salariée (2021-2022) - contact@lashf.org

Directeur :

Laurent BARTHE

Responsable administrative et financière :

Isabelle CHAUVIN

Chargée de mission PNA :

Stéphanie THIENPONT

Coordinatrice technique du LIFE CROAA :

Myriam LABADESSE

Chargée de mission suivi de populations :

Audrey TROCHET

Chargée de mission Espèces Exotiques Envahissantes :

Agnès MERLET

COTISATIONS / MEMBERSHIPS 2021	Tarif adhésion / Membership cost
Adhésion individuelle – tarif réduit* / Individual membership – reduced rate*	11 €
Adhésion individuelle / Individual membership	22 €
Adhésion familiale (min. 2 membres) / Family membership (min. 2 members)	25 €
Adhésion personne morale (entreprises, associations, institutions et collectivités) / Legal entities membership (companies, associations, institutions and local authorities)	30 €
Adhésion de bienfaisance / Charitable membership	≥ 70 €

*Étudiants, moins de 25 ans et demandeurs d'emploi / Students, under 25 and unemployed persons.

MODALITÉS DE PAIEMENT :

☛ en ligne avec "HelloAsso" ou ☛ par chèque à l'ordre de la SHF (toutes les infos sur notre site Internet)

ARTICLES

Deux espèces nouvelles pour la faune des serpents du Laos./ Two new species for the Laos snakes fauna.
Anne LOTTIER et Patrick DAVID 5-10

Nouvelles données sur les serpents du sud-est du Katanga (République démocratique du Congo)./
New data on the snakes from the South-East Katanga (Democratic Republic of the Congo).
Jean-François TRAPE et Marcel COLLET 11-26

Phylogénie moléculaire des serpents du groupe *Philothamnus heterodermus* (Hallowell, 1857) (Squamata : Colubridae : Colubrinae) avec la description de deux espèces nouvelles./
A molecular phylogeny of the snakes of the *Philothamnus heterodermus* (Hallowell, 1857) (Squamata: Colubridae: Colubrinae) species group with the description of two new species.
Jean-François TRAPE, Barry HUGHES, Marcel COLLET et Oleg MEDIANNIKOV 27-42

NOTES

Validation du nomen *Hemitriton asper* Dugès, 1852 (Amphibia, Urodela, Salamandridae)./ Validation of the nomen *Hemitriton asper* Dugès, 1852 (Amphibia, Urodela, Salamandridae).
Thierry FRÉTEY et Gilles POTTIER 43-46

Observations de fuites arboricoles chez la Vipère aspic *Vipera a. aspis* (Linnaeus, 1758)./ Observation of arboreal escape in asp vipers *Vipera a. aspis* (Linnaeus, 1758).
Thomas MARX 47-49

Un nouveau record mondial de longévité pour un anoure en conditions naturelles./ A new world record of longevity in an anuran under natural conditions..
Dominique LANGLOIS et Hugo CAYUELA 50-53

Découverte du Lézard sicilien *Podarcis siculus* (Rafinesque-Schmaltz, 1810) dans le sud-ouest de la France./ Discovery of the Italian lizard *Podarcis siculus* (Rafinesque-Schmaltz, 1810) in southwest France.
Matthieu BERRONEAU, Nicolas MOKUENKO et Johan PETIT 54-56

Une Vipère aspic aux yeux rouges : Première suspicion d'hyphéma bilatéral chez *Vipera aspis aspis*./ A red-eyed asp viper: First suspicion of bilateral hyphaema in *Vipera aspis aspis*.
Grégory DESO, Aloys CROUZET, Gonzalo DEL BARRIO et Xavier BONNET 57-59

ANALYSES D'OUVRAGES

Lizards of the World. Natural History and Taxon Accounts (Gordon H. Rodda), 2020.
Ivan INEICH 60-66

Deux espèces nouvelles pour la faune des serpents du Laos

Two new species for the Laos snakes fauna

Anne LOTTIER⁽¹⁾ et Patrick DAVID⁽²⁾

⁽¹⁾ Naturaliste indépendante, 2 rue Noble, 63450 St Saturnin

⁽²⁾ Institut de Systématique, Évolution et Biodiversité (ISYEB), Muséum National d'Histoire Naturelle, Sorbonne Université, École Pratique des Hautes Études, Université des Antilles, CNRS, CP 30, 57 rue Cuvier, F-75005 Paris, France

Auteur correspondant : Anne LOTTIER - lottieranne5@gmail.com

Article enregistré dans Zoobank sous le numéro : urn:lsid:zoobank.org:pub:0448851D-5AA9-441B-ADD9-1F3F7805EC44

Résumé – Nous mentionnons pour la première fois au Laos la présence de deux espèces de serpents de la famille des Natricidae: *Hebius bitaeniatus* (Wall, 1925) et *Rhabdophis leonardi* (Wall, 1923). Elles ont été observées dans le sud de la province du Xiangkhoang en septembre 2019 lors d'un voyage naturaliste. Nous confirmons aussi la présence de *Ptyas nigromarginata* (Blyth, 1854) pour laquelle nous présentons la seconde localité connue au Laos.

Mots-clés : *Hebius*, *Rhabdophis*, *Ptyas*, nouvelles localités, province du Xiangkhoang, Laos, forêt primaire.

Summary – We record for the first time in Laos two snake species of the family Natricidae: *Hebius bitaeniatus* (Wall, 1925) and *Rhabdophis leonardi* (Wall, 1923). They were observed in the south of Xiangkhoang Province in September 2019 during a naturalist travel. We also confirm the occurrence in Laos of *Ptyas nigromarginata* (Blyth, 1854) for which we here present a second locality in this country

Key-words: *Hebius*, *Rhabdophis*, *Ptyas*, new localities, Xiangkhoang Province, Laos, primary forest.

INTRODUCTION

La faune des reptiles en général, et des serpents en particulier, demeure l'une des moins connues parmi les Etats de la Région Indochinoise. Après la monographie de Deuve (1970) il a fallu attendre les années 1990 pour que la faune des reptiles de la République démocratique populaire lao, ici simplifiée en Laos, connaisse un regain dans son exploration. Ces premiers résultats ont été résumés par Stuart (1999). Entre 2004 et 2018, plusieurs missions herpétologiques et entomologiques dirigées par Alexandre Teynié ont été effectuées au Laos pour le compte de la « Société d'Histoire Naturelle Alcide d'Orbigny » de Clermont-Ferrand. Les résultats herpétologiques de ces missions ont été publiés dans Teynié et David (2007, 2010, 2014) et Teynié *et al.* (2004, 2014a, 2014b, 2015, 2017).

En 2017, 2018 et 2019, nous avons eu comme objectif de mieux connaître les particularités de l'herpétofaune des montagnes du nord du Laos, plus particulièrement dans la province du Xiangkhoang. Cette province est aussi connue sous l'orthographe « Xiengkhouang », selon la transcription adoptée des noms laotiens en caractères latins qui n'est

pas normalisée. La faune herpétologique y a été décrite en premier, quoique très partiellement, par Angel (1929) d'après les missions de Jean Delacour près de la ville de Xiengkhouang. Cette ville, l'ancienne capitale de la province, fut détruite pendant le conflit des années 1970 puis reconstruite et maintenant connue sous le nom de Khoun (ou Khoun). Cette région est particulièrement riche en espèces ophidiennes. En 2017, pas moins de 28 espèces y furent observées.

En 2019, la première auteure de cet article a plus particulièrement parcouru un secteur dans une zone montagneuse de forêt primaire sur les flancs du Phou Samsum (ou Mt. Samsum), la troisième plus haute montagne du Laos, qui culmine à 2 621 mètres au-dessus du niveau de la mer dans le district de Morkmay, située à environ 60 km de la ville historique de Xiengkhouang.

La zone explorée en septembre 2019 était comprise entre 2 000 m et 2 621 m d'altitude. Elle est encore largement recouverte de forêt de montagne subtropicale semi-sempervirente ou mixte. Il est à noter que cette région est très humide et fraîche la nuit.

Faute de permis adéquat, les spécimens n'ont pas été déposés en collection mais simplement capturés, photographiés en détail in situ afin de permettre des comptages d'écailles, mesurés puis immédiatement relâchés. Cette zone, très riche sur le plan herpétologique, n'est pas protégée mis à part le fait qu'elle soit difficile d'accès.

RÉSULTATS

Le voyage d'Anne Lottier de septembre 2019 a permis la découverte dans la province du Xiangkhoang de deux espèces jamais signalées auparavant du Laos. Les deux appartiennent à la famille des Natricidae, ou de la sous-famille des Natricinae de la famille des Colubridae, selon certains auteurs récents. De plus, un exemplaire de *Ptyas nigromarginata* constitue une nouvelle localité de cette superbe espèce au Laos.

***Hebius bitaeniatus* (Wall, 1925)** (Fig. 1.1 & 1.2)

Localité d'observation. Phu Samsum, à 30 km de la ville de Muang Mo, 19°07'18"N-103°47'51"E, à 2 524 m d'altitude sur le flanc ouest de la montagne dans une zone subtropicale de forêt primaire de montagne.

Note taxinomique. Cette espèce, décrite sous le nom de *Natrix bitaeniata* Wall, 1925 (localité-type : « Kutkai, North Shan States (4,500 feet) », maintenant Kutkai, 23°27'N-97°56'E, Etat Shan, Myanmar), a longtemps été placée dans le genre *Amphiesma* Duméril, Bibron & Duméril, 1854. Sa systématique a été discutée par David *et al.* (2015). *H. bitaeniatus* est une espèce indo-himalayenne qui a longtemps été connue du Myanmar (Etat Kachin et Etat Shan) et de Chine (provinces du Guangdong, Guangxi Zhuang, Guizhou, Hunan, et Yunnan). Elle a été signalée du nord du Viêt-Nam par David *et al.* (2005) puis du nord de la Thaïlande par David et Pauwels (2000).

La découverte de cette espèce au Laos dans la province de Xiangkhoang constitue une extension de son aire de répartition d'environ 425 km vers le sud-est depuis la localité la plus proche connue, le district de Sop Cop dans la province de Son La, au Viêt-Nam (Nguyen *et al.* 2009; Pham *et al.* 2020). D'autre part, sa découverte à 2 524 m d'altitude constitue un record d'altitude pour cette espèce.

Note biologique. Cette petite couleuvre semi-aquatique a été observée le 11 septembre 2019 par la première auteure de cet article. Elle était active vers 11h00 sur le bord d'un sentier longeant une clairière



Figure 1.1 – *Hebius bitaeniatus*, Phu Samsum. 1. Vue générale.
Photo : Anne Lottier.

Figure 1.1 – *Hebius bitaeniatus*, Phu Samsum. 1. General view.
Picture: Anne Lottier.



Figure 1.2 – *Hebius bitaeniatus*, Phu Samsum. 2. Vue du biotope.
Photo : Anne Lottier.

Figure 1.2 – *Hebius bitaeniatus*, Phu Samsum. 2. Biotope view.
Picture: Anne Lottier.

laissée au soleil par la chute de quelques arbres dans une zone de forêt primaire d'altitude non dégradée. Le biotope était caractérisé par sa forte pente, la proximité d'un petit ruisseau traversant une forêt primaire, la présence de blocs de grès, un ensoleillement faible et une hygrométrie élevée.

Les conditions climatiques de cet étage montagnard sont caractérisées par une couverture nuageuse très présente dès la fin de matinée, de fréquentes averses, des températures basses, comprises entre 17 et 24°C, des précipitations quasi quotidiennes, laissant probablement des périodes d'activité réduites aux serpents sous ce régime montagnard.

Identification. Avec 19 rangées d'écailles fortement carénées au milieu du corps, 165 ventrales, 65 sous-caudales divisées, 8 labiales supérieures, sa couleur dorsale gris-brun, sa bande dorsolatérale pâle bordée en-dessous par une bande noire, quoiqu'estompée à l'avant du corps, et sa bande postoculaire sombre,

ce spécimen femelle d'environ 58,5 cm correspond parfaitement à la description d'*Hebius bitaeniatus* donnée par Zhao *et al.* (1998) et David *et al.* (2005, 2015).

Rhabdophis leonardi (Wall, 1923) (Fig. 2.1 & 2.2)

Localité d'observation. Phu Samsum, à 64 km du district de Khoune (Muang Khoune), 19°08'35"N-103°46'50"E, à 2 031 m d'altitude sur la route montant vers le sommet à 2 kilomètres du col donnant accès à celui-ci, dans une zone montagneuse couverte de forêt primaire.

Note taxinomique. Décrite sous le nom de *Natrix leonardi* Wall 1923 (localité-type : « Sinlum Kaba, Upper Burma Hills, circ. 6,000 ft (Lat. 25°, Long. 97°) », maintenant Momauk, Etat Kachin, Myanmar, 24°16'0"N-97°31'0"E), cette espèce rare et mal connue, possédant 17 rangées d'écailles au milieu du corps et 6 labiales supérieures, a une histoire taxinomique complexe. Parker (1925) et Wall (1925), suivis par Pope (1935) et Smith (1943), ont placé *Natrix leonardi* en synonymie de *Tropidonotus nuchalis* Boulenger, 1891, maintenant *Rhabdophis nuchalis* (Boulenger, 1891), une espèce plus commune répandue en Chine possédant 15 rangées d'écailles au milieu du corps. Jiang & Zhao (1983) ont finalement montré que les spécimens identifiés comme *Natrix* ou *Rhabdophis nuchalis* mais possédant 17 rangées d'écailles au milieu du corps devaient être séparés au niveau spécifique de ceux n'ayant que 15 rangées. Ces derniers auteurs ont donc revalidé *Natrix leonardi* comme une espèce valide et distincte de *Rhabdophis nuchalis*, et l'ont transférée dans le genre *Rhabdophis*.

R. leonardi n'était auparavant connue avec certitude que du Myanmar (État Kachin) et de la Chine (provinces du Guangxi Zhuang, Sichuan, Xizang et du Yunnan). Cette espèce a été citée du Laos par Uetz *et al.* (2021). Malheureusement, ce dernier nous a confirmé dans une communication personnelle (juillet 2021) que cette mention provient d'une source non identifiée et n'était pas fondée sur un spécimen déposé en collection. Nous n'avons pu identifier une telle source. Toutefois, Nguyen *et al.* (2009) ont inclus le Laos dans l'aire de répartition de *Rhabdophis nuchalis* (Boulenger, 1891), une espèce morphologiquement très proche, également connue de Chine et du Viêt-Nam et longtemps confondue avec *Rhabdophis leonardi*.

Néanmoins, *R. nuchalis* n'est pas non plus connue du Laos avec certitude. L'un des auteurs de cette dernière référence, Truong Quang Nguyen (communication personnelle, mai 2021), n'a pu



Figure 2.1 – *Rhabdophis leonardi*, Phu Samsum. 1. Vue de l'avant du corps (spécimen examiné). Photo : Anne Lottier.

Figure 2.1 – *Rhabdophis leonardi*, Phu Samsum. 1. View of the anterior part of the body (examined specimen). Picture: Anne Lottier.



Figure 2.2 – *Rhabdophis leonardi*, Phu Samsum. 2. Vue de l'avant du corps d'un spécimen en phase de mue. Photo : Anne Lottier.

Figure 2.2 – *Rhabdophis leonardi*, Phu Samsum. 2. View of the anterior part of the body of a specimen ready to shed its skin. Picture: Anne Lottier.

non plus nous citer la source de cette mention du Laos. Elle a peut-être été déduite de la présence de *R. nuchalis* et *R. leonardi* dans la province chinoise du Yunnan qui borde le nord du Laos mais, avant la mention du Laos faite dans le présent article, il n'existait pas de donnée irréfutable prouvant la présence de l'une de ces espèces dans ce pays.

La découverte de *R. leonardi* dans la province laotienne de Xiangkhoang constitue une extension de son aire de répartition d'environ 480 km vers le sud depuis la localité la plus proche connue, le comté de Menglian Daizu Lahuzu Vazu Zizhixian, dans le sud-ouest de la province du Yunnan, en Chine.

Note biologique. Trois juvéniles ont été observés le 12 septembre 2019 vers 11h00 dans un périmètre de 200 m à l'altitude de 2 031 m. Chacun était dissimulé sous une pierre par une journée pluvieuse, la

température de l'air n'excédant pas 20°. Deux de ces juvéniles étaient en période de mue, leur couleur gris cendré laissait paraître un patron dorsal discret dont un collier nuchal parfois interrompu en forme d'oméga. Ces caractères sont à considérer dans un contexte ontogénétique. Les trois spécimens observés étaient de taille et d'apparence très similaires, ce qui suggère qu'ils étaient issus d'une même portée.

Le biotope était composé d'un terrain marécageux herbeux et moussu dans lequel s'écoule un torrent de montagne au sein d'une forêt primaire humide et sempervirente de montagne partiellement dégradée par une piste et quelques coupes de bois. Le sol sableux était bien drainé et parsemé de blocs de grès. Nous avons noté la présence dans ce biotope de l'Amphibien *Zhangixalus feae* (Boulenger, 1893) (Rhacophoridae).

Identification. Un seul des trois spécimens a été examiné en détail. Il possède un sillon nuchal très marqué, 17 rangées d'écailles au milieu du corps, lisses sur les 1e-5e rangées, carénées sur les 6e-8e rangées plus le rang vertébral, 149 ventrales, 39 sous-caudales, 6 labiales supérieures dont les 3e et 4e sont en contact avec l'orbite et la 5e est très longue. Ces caractères ainsi que la couleur dorsale gris cendré, la marque sous-oculaire et son dessin nuchal rouge-orangé correspondent parfaitement à la description de *Rhabdophis leonardi* donnée par Wall (1923) et Zhao *et al.* (1998).

Ptyas nigromarginata (Blyth, 1854) (Fig. 3.1, 3.2 & 3.3)

Localité d'observation. Phu Samsum, à environ 60 km du district de Khoune (Muang Khoune), 19°08'322"N-103°48'24"E, à 2 262 m d'altitude dans une de forêt primaire de montagne.

Note taxinomique. Cette espèce, décrite sous le nom de *Coluber nigromarginatus* Blyth, 1854 (localité-type : « Vicinity of Darjiling », soit les environs de Darjeeling, État du Bengale-occidental (West Bengal), Inde), a longtemps été citée dans la littérature sous la combinaison *Zaocys nigromarginatus* avant que Pinou et Dowling (2000) placent *Zaocys* en synonymie du genre *Ptyas*.

La première mention confirmée de *Ptyas nigromarginata* au Laos a été publiée par Brakels et Nguyen (2020) d'après un spécimen collecté à l'ouest du Phu Samsum, en un point de coordonnées 19.10867°N-103.64411°E, à l'altitude de 1 390 m. Toutefois, auparavant, la première auteure de cet article avait trouvé et photographié un jeune

spécimen de cette superbe espèce dans la même région de la province du Xiangkhoang mais à une altitude bien supérieure.



Figure 3.1 – *Ptyas nigromarginata*, Phu Samsum. 1. Vue générale.
Photo : Anne Lottier.

Figure 3.1 – *Ptyas nigromarginata*, Phu Samsum. 1. General view.
Picture: Anne Lottier.



Figure 3.2 – *Ptyas nigromarginata*, Phu Samsum. 1. Site d'observation, sentier forestier. Photo : Anne Lottier.

Figure 3.2 – *Ptyas nigromarginata*, Phu Samsum. 1. Microhabitat, a forest path. Picture: Anne Lottier.



Figure 3.3 – *Ptyas nigromarginata*, Phu Samsum. 1. Vue générale du biotope en forêt humide de montagne. Photo : Anne Lottier.

Figure 3.3 – *Ptyas nigromarginata*, Phu Samsum. 1. General view of the habitat in a montane humid forest. Picture: Anne Lottier.

Ptyas nigromarginata a une vaste aire de répartition. Selon Vogel et Hauser (2013), cette espèce est connue du Népal (centre et est), du Bhoutan, de l'Inde (est : États d'Arunachal Pradesh, Meghalaya, Nagaland, Sikkim et West Bengal), Bangladesh (Chittagong Division), Chine (provinces du Xizang, Yunnan, Sichuan, Gansu, Guizhou et Hubei), Myanmar (État Kachin), Laos, Viêt-Nam (voir ci-dessous), et de la Thaïlande (province de Nan).

Ces localités au Laos combleraient un vaste espace entre les points de répartition connus au Viêt-Nam, dans les provinces de Ha Giang, Lang Son et Ha Tay dans le nord du pays, et Kon Tum dans le sud (voir Nguyen *et al.* 2009 ; Vogel & Hauser 2013) et la seule localité connue en Thaïlande citée par Vogel et Hauser (2013).

Note biologique. Un spécimen juvénile d'environ 63,5 cm de longueur totale a été trouvé en activité à 09h30 du matin, sur le bord d'un étroit sentier forestier à l'altitude de 2 262 m, proche du maximum connu pour cette espèce qui est de 2 290 mètres. Le serpent s'était exposé au soleil lors d'une éclaircie alors qu'il digérait une proie par une température de l'air de 24°C. Il essaya de mordre mais sans conviction et se calma rapidement.

Le sentier grimpait vers le sommet du Phu Samsum. Bordé d'herbes et de buissons bas, il traversait une forêt primaire sempervirente de montagne très humide. Certains arbres de ce biotope étaient couverts de mousses et de lichens, ce qui illustre la forte hygrométrie de ce milieu très souvent noyé dans les nuages. Nous y avons observé de nombreuses petites grenouilles mais il n'y avait ni torrent ni une quelconque autre pièce d'eau dans les environs immédiats.

Identification. Ce jeune spécimen présente la coloration et le patron typiques de *Ptyas nigromarginata*, c'est-à-dire deux bandes noires longitudinales uniformes en intensité sur chaque flanc, une bande dorsolatérale large et une bande ventrolatérale plus étroite s'étendant sur toute la longueur du corps sur une couleur de fond d'un vert velouté brillant devenant plus jaune sur l'arrière du corps. Avec 16 rangées d'écailles dorsales au milieu du corps dont seules les 7e et 8e rangées sont carénées, 198 écailles ventrales, 132 sous-caudales divisées et 8 labiales supérieures, ce spécimen présente les caractères morphologiques typiques de *Ptyas nigromarginata*.

CONCLUSION

Teynié *et al.* (2017) avaient déjà souligné la richesse des montagnes des provinces de Xiangkhoang, notamment dans le massif du Phu Samsum, et de Houaphan en espèces de serpents auparavant connues du Myanmar, de la province du Yunnan (Chine) et du nord du Viêt-Nam. La découverte de deux espèces nouvelles pour le Laos dans cette région et la confirmation d'une troisième renforce les liens biogéographiques de cette province avec la région Indo-himalayenne. D'autres espèces actuellement connues seulement de Chine et du nord du Myanmar sont à rechercher dans le Phu Samsum et les massifs voisins.

La riche biodiversité de cette zone magnifique confirme la valeur patrimoniale forte pour le Laos de ces régions forestières d'altitude. Nous ne pouvons qu'espérer la mise en place d'un statut de protection adapté face aux menaces que subissent les forêts humides de montagne à l'écologie si particulière. Il permettra aux biologistes d'étudier ce milieu soumis à une forte pression humaine et, peut-être, climatique.

Remerciements – Nous remercions particulièrement Houmphanh Phahongchanh (Lao Cultur Media, <https://www.laoculturemedia.com>) d'avoir accepté de nous accompagner sur le terrain. Ses compétences et sa présence amicale nous ont été précieuses.

Nous remercions également Alexandre Teynié (Société d'Histoire Naturelle Alcide d'Orbigny, Clermont-Ferrand, France) pour son soutien sans faille lors des précédents voyages de la première auteure de cet article et la relecture de cet article, ainsi qu'Olivier Pauwels (Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Bruxelles) également pour la relecture critique de ce manuscrit. Enfin, nous n'oublions pas Nguyen Quang Truong (Hanoi) et Peter Uetz (The Reptile Database) pour ses remarques à propos de la répartition de *Rhabdophis leonardi*.

BIBLIOGRAPHIE

Angel, F. (1929) Liste des Reptiles et Batraciens du Haut-Laos recueillis par M. Delacour. Description d'un genre, de deux espèces et d'une variété d'Ophidiens. *Bulletin du Muséum national d'histoire naturelle*, **1**(1): 75–81.

Brakels, P. & Nguyen T.V. (2020) Geographic Distribution. *Ptyas nigromarginata* (Green Rat Snake). *Herpetological Review*, **51**(4): 783.

David, P., Agarwal, I., Athreya, R., Mathew, R., Vogel, G. & Mistry, V. (2015) Revalidation of *Natrix clerki* Wall, 1925, an overlooked species in the genus *Amphiesma* Duméril, Bibron & Duméril, 1854 (Squamata: Natricidae). *Zootaxa*, **3919**(2): 375–395.

David, P. & Pauwels, O.S.G. (2000) Book Review. Chantard T., Grossmann W., Gumprecht A., and Schulz K.-D. (1999), *Amphibians and Reptiles of Peninsular Malaysia and Thailand. An Illustrated Checklist*. – Amphibien und

Reptilien der Halbinsel Malaysia und Thailands. Eine illustrierte Checkliste. Bushmaster Publications, Würselen (Germany). *Russian Journal of Herpetology*, 7(1): 87–90.

David, P., Vogel, G. & Pauwels, O.S.G. (2005) On the occurrence of *Amphiesma bitaeniatum* (Wall, 1925) in Vietnam, with preliminary remarks on the group of *Amphiesma parallelum* (Boulenger, 1890) (Serpentes, Colubridae, Natricinae). *Salamandra*, 41(4): 725–735.

Deuve, J. (1970) Serpents du Laos. *Mémoires. O.R.S.T.O.M.*, Paris, 39: 1–251.

Jiang, Y. & Zhao, E. (1983) Studies on Amphibians and Reptiles of Mt. Gongga Region, Sichuan, China. 3. A study of species-group *nuchalis*, genus *Rhabdophis*. *Acta Herpetologica Sinica*, (n. s.), 2(1): 59–61.

Nguyen, S.V., Hô, C.T. & Nguyen, T.Q. (2009) *Herpetofauna of Vietnam*. Edition Chimaira, Frankfurt am Main. 768 p.

Parker, H.W. (1925) Variation of the lepidosis of a snake from S. E. Asia. *The Annals and Magazine of Natural History*. (9th series), 15(86): 296–298.

Pham, A. V., Ziegler, T. & Nguyen, T.Q. (2020) New records and an updated checklist of snakes from Son La Province, Vietnam. *Biodiversity Data Journal*, 8, e52779: –16.

Pinou, T. & Dowling, H.G. (2000) “*Coluber*” versus “*Ptyas*”: a regrettable tangle of names. *Herpetological Review*, 31(3): 136–138.

Pope, C.H. (1935) *The reptiles of China. Turtles, crocodilians, snakes, lizards*. American Museum of Natural History, New York, *Natural History of Central Asia*, X: i – xlii + 1 – 604, Pl. 1 – 27.

Smith, M.A. (1943) *The fauna of British India, Ceylon and Burma, including the whole of the Indo-chinese subregion. Reptilia and Amphibia. Vol. III, Serpentes*. Taylor & Francis, London. xii + 583 p., folded map.

Stuart, B.L. (1999) Amphibians and Reptiles. In Duckworth J. W., Salter R. E. & Khounboline K. (Eds). *Wildlife in Lao PRD: 1999 Status Report*. IUCN – The World Conservation Union – Wildlife Conservation Society & Centre for Protected Areas and Watershed Management, Vientiane: 43 – 67, Pl. 8– 10.

Teynié, A. & David, P. (2007) Additions to the snake fauna of Southern Laos, with the second Laotian specimen of *Naja siamensis* (Laurenti, 1768) and the first country record of *Oligodon taeniatum* (Günther, 1861) (Squamata, Serpentes). *Russian Journal of Herpetology*, 14(1): 39–44.

Teynié, A. & David, P. (2010) *Voyages naturalistes au Laos. Les Reptiles*. Éditions Revoir, Nohanent (France). 315 p.

Teynié, A. & David, P. (2014) Amphibiens et reptiles des formations karstiques du Laos. *Bulletin de la Société Herpétologique de France*, 148: 451 – 489.

Teynié, A., Lottier, A., David, P., Nguyen, T.Q. & Vogel, G. (2014a) A new species of the genus *Opisthotropis* Günther, 1872 from northern Laos (Squamata: Natricidae). *Zootaxa*, 3774(2): 165–182.

Teynié, A., Nguyen, T.Q., Lorvelec, O., Piquet, A., Lottier, A. & David, P. (2014b) Amphibiens et Reptiles du Laos : nouvelles données nationales et provinciales. *Bulletin de la Société Herpétologique de France*, 151(1): 21– 52.

Teynié, A., David, P., Lottier, A., Le, M.D., Vidal, N. & Nguyen, T.Q. (2015) A new genus and species of xenodermatid snake (Squamata: Caenophidia: Xenodermatidae) from northern Lao People’s Democratic Republic. *Zootaxa*, 3926(4): 523–540.

Teynié, A., Lottier, A. & David, P. (2017) *Azemioops feae* Boulenger, 1888 (Squamata : Viperidae) et cinq autres additions notables pour la faune des serpents du Laos. *Bulletin de la Société Herpétologique de France*, 162: 39–54.

Teynié, A., David, P., Ohler, A. & Luanglath, K. (2004) Note on a collection of Amphibians and Reptiles from South Laos, with a discussion of the occurrence of Indo-Malayan species. *Hamadryad*, 29(1): 33–62.

Uetz, P., Freed, P., Aguilar, R. & Hošek, J. (Eds) (2021) *The Reptile Database*. <http://www.reptile-database.org> (Dernière visite le 23 août 2021).

Vogel, G. & Hauser, S. (2013) Addition of *Ptyas nigromarginata* (Blyth, 1854) (Squamata: Colubridae) to the snake fauna of Thailand with preliminary remarks on its distribution. *Asian Herpetological Research*, 4(3): 166–181.

Wall, F. (1923) Notes on a collection of snakes from Sinlum Kaba. *The journal of the Bombay Natural History Society*, 29(2): 466–468.

Wall, F. (1925) Notes on snakes collected in Burma in 1924. *The journal of the Bombay Natural History Society*, 30(4): 805–821.

Zhao, E., Huang, M., Zong, Y., Zheng, J., Huang, Z., Yang, D. & Li, D. (Eds) (1998) *Fauna Sinica. Reptilia Vol. 3. Squamata Serpentes*. Science Press, Beijing: xvii + 522 p., Pl. 1–8, Col. Pl. 1–4. (En chinois).

Date de soumission : samedi 10 avril 2021

Date d'acceptation : mardi 5 octobre 2021

Date de publication : lundi 31 janvier 2022

Nouvelles données sur les serpents du sud-est du Katanga (République démocratique du Congo)

New data on the snakes of south-east Katanga (Democratic Republic of the Congo)

Jean-François TRAPE⁽¹⁾ et Marcel COLLET⁽²⁾

⁽¹⁾ Institut de Recherche pour le Développement (IRD), Laboratoire de Paludologie et Zoologie Médicale, UMR MIVEGEC, B.P. 1386, Dakar - Sénégal - jean-francois.trape@ird.fr

⁽²⁾ Centre antivenimeux, Muanda, République Démocratique du Congo - sdc@serpentsducongo.org

Auteur correspondant : Jean-françois TRAPE - jean-francois.trape@ird.fr

Résumé – Une enquête de terrain effectuée en mai 2021 dans deux régions du sud-est du Katanga (Kashobwé, 09°40'S / 28°37'E, et environs de Bwalia, 10°58'S / 28°09'E) a permis la collecte de 125 serpents appartenant à 32 espèces. *Philothamnus bocagii* Günther, 1888, est rétabli de la synonymie de *Philothamnus semivariegatus* (Smith, 1847) et *Atractaspis katangae* Boulenger, 1901 de celle d'*Atractaspis bibronii* Smith, 1849. *Afrotyphlops dinga* (Peters, 1854), qui a priorité sur *Afrotyphlops mucruso* (Peters, 1854), est rétabli. *Dispholidus punctatus* Laurent, 1955 est traité comme espèce à part entière et non plus comme une sous-espèce de *Dispholidus typus* (Smith, 1828). *Dasypeltis congolensis* Trape, Mediannikov, Chirio et Chirio, 2021 et *Boaedon fradei* Hallermann et al., 2020 sont mentionnés pour la première fois du Katanga.

Mots-clés : Afrique, République démocratique du Congo, Serpentes, taxinomie, biogéographie.

Summary – A total of 125 snakes belonging to 32 species were collected in May 2021 during a field survey in two areas of south-eastern Katanga (Kashobwe, 09°40'S / 28°37'E, and vicinity of Bwalia, 10°58'S / 28°09'E). *Philothamnus bocagii* Günther, 1888 is revived from the synonymy of *Philothamnus semivariegatus* (Smith, 1847) and *Atractaspis katangae* Boulenger, 1901 from the synonymy of *Atractaspis bibronii* Smith, 1849. *Afrotyphlops dinga* (Peters, 1854), which has priority on *Afrotyphlops mucruso* (Peters, 1854), is revived. *Dispholidus punctatus* Laurent, 1955 is treated as a full species and no longer as a subspecies of *Dispholidus typus* (Smith, 1828). *Dasypeltis congolensis* Trape, Mediannikov, Chirio and Chirio, 2021 and *Boaedon fradei* Hallermann et al., 2020 are mentioned for the first time from Katanga.

Key-words: Africa, Democratic Republic of the Congo, Serpentes, taxonomy, biogeography.

INTRODUCTION

Les serpents du Katanga, province du sud de la République démocratique du Congo, sont surtout connus par les importantes collectes effectuées par Gaston-François de Witte (1897-1980) dans le parc national de l'Upemba entre 1946 et 1949. Plus de 8 000 reptiles ont alors été capturés, dont 1 059 serpents (de Witte 1953). Leur étude a été publiée conjointement avec celle des autres spécimens du Katanga conservées dans les collections de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique (IRSNB) à Bruxelles et du Musée Royal de l'Afrique Centrale (MRAC) à Tervuren, respectivement 688 et 1 405 exemplaires, dont une partie provenait des anciennes collectes d'Henri Schouteden (1881-1972) et de de Witte dans les années 1924-1926 et 1930-1931 (de Witte 1933a, 1933b, 1951, 1953). Un total de

85 espèces et sous-espèces a ainsi été recensé par de Witte (1953) pour l'ensemble du Katanga. Laurent (1950a, 1950b, 1955) a étudié plus spécifiquement les reptiles du parc national du Kundelungu, dans le sud-est du Katanga, et publié plusieurs taxons nouveaux. De nombreux changements taxinomiques sont survenus depuis les années 1950, ce qui a conduit Broadley et Cotterill (2004) à publier une revue des serpents et des autres reptiles du sud-est du Katanga en se basant sur les données précédemment publiées par de Witte (1933a, 1933b, 1953) et Laurent (1950a, 1950b, 1955), ainsi que sur celles disponibles pour les régions de la Zambie limitrophes du sud-est du Katanga déjà étudiées par Broadley *et al.* (2003). Dans ce travail, 69 espèces de serpents sont reconnues pour le sud-est du Katanga (Broadley & Cotterill 2004). Il n'y a pas eu de travaux nouveaux sur le Katanga depuis la

revue de Broadley et Cotterill (2004), mais quelques spécimens du Katanga collectés principalement par Eli Greenbaum et son équipe (non publié) ont été inclus dans des études récentes de phylogénie moléculaire, notamment celles de Portillo *et al.* (2018) sur les Aparallactinae, de Portillo *et al.* (2019a) sur les Aparallactinae du genre *Polemon*, de Portillo *et al.* (2019b) sur les Atractaspidinae et d'Engelbrecht *et al.* (2019) sur les Colubridae du genre *Philothamnus*.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Deux sites d'études ont été choisis, le premier (site sud) centré sur le carrefour de la route nationale n°5 avec une piste forestière (10°52'S / 28°13'E, altitude 1 110 m), le second (site nord) centré sur le village de Kashobwé (09°40'S / 28°37'E, altitude 930 m) situé en bordure de la rivière Luapula près du lac Moero (Fig. 1). Ces deux sites ont été choisis à la fois sur des critères bio-géographiques et logistiques.



Figure 1 – Carte de la République démocratique du Congo montrant l'emplacement des sites d'études dans le sud-est du Katanga. Fond de carte : Université catholique de Louvain.

Figure 1 – Map of the Democratic Republic of the Congo showing the location of the study sites in south-eastern Katanga. Map background: Catholic university of Louvain.

Pour le site sud, les collectes ont été effectuées du 3 au 8 mai 2021 avec l'aide des habitants des villages, hameaux et campements situés d'une part le long de la route nationale entre Bwalia ($10^{\circ}58'S / 28^{\circ}09'E$, altitude 1 100 m) et Kasomeno ($10^{\circ}45'S / 28^{\circ}17'E$, altitude 1 075 m), soit un transect SW-NNE de 27 km (transect « savane »), d'autre part le long d'une piste forestière entre son carrefour avec la route nationale et la rivière Luapula au niveau du hameau de Lubemba ($10^{\circ}55'S / 28^{\circ}32'E$, altitude 1 020 m), soit un transect W-E de 35 km (transect « forêt »). Il s'agit d'une région de forêt claire zambézienne, de type 'Miombo' (terme swahili utilisé par les botanistes pour désigner certaines savanes boisées du centre-sud de l'Afrique) relativement humide (White 1986), qui est encore remarquablement intacte le long de la piste forestière (Fig. 2A), ceci à l'exception d'une quinzaine de poches de quelques hectares ou dizaines d'hectares en cours de déforestation complète pour la production de charbon de bois. Cette déforestation est réalisée à la machette par des familles installées dans des campements précaires constitués de quelques huttes abritant

une seule ou un tout petit nombre de familles (Fig. 2B). La déforestation est en revanche complète depuis longtemps le long de la route nationale densément peuplée où la forêt claire originelle a été remplacée par des cultures et des jachères plus ou moins reconquises par la savane.

Pour le site nord, dit de Kashobwé, les collectes ont été effectuées du 9 au 14 mai 2021 avec l'aide des habitants de Kashobwé et des hameaux voisins, ceci sur une dizaine de kilomètres le long de la seule piste qui dessert le village. Il s'agit d'une zone de végétation marécageuse herbacée (White 1986) partiellement aménagée en rizières, parcelles de maraîchage et petites plantations familiales (Fig. 2C), où les seuls arbres présents sont ceux qui ont été plantés dans les villages ou à proximité (Fig. 2D). Les serpents collectés ont été identifiés à partir des clés de détermination non publiées réalisées par le premier auteur pour l'Afrique centrale. La plupart des serpents capturés vivants ont été transférés au vivarium du Centre Antivenimeux de Muanda tandis que ceux tués par les villageois ont été préservés dans l'alcool et entrés en collection



Figure 2 – A : Vue de la forêt claire zambézienne le long du transect de forêt dans le site sud. B : Vue d'un campement de production de charbon de bois le long du transect de forêt dans le site sud. C : Vue de la végétation marécageuse herbacée du site nord autour de Kashobwé. D : Aspect typique des cases d'habitation et des arbres plantés du site nord autour des concessions à Kashobwé et dans les hameaux voisins. Photos : J.-F. Trape.

Figure 2 – View of the wetter Zambezian miombo woodland along the « forest » transect of the southern study site. B: View of a camp site for charcoal production along the « forest » transect in the southern study site. C: View of the herbaceous swamp vegetation of the northern study site around Kashobwe village. D : Typical view of the housing huts and trees planted on the northern study site in Kashobwe and neighboring hamlets. Pictures: J.-F. Trape.

au Musée des serpents du Congo (collection MSDC) à Muanda. Certains sont provisoirement conservés à l'IRD pour des analyses génétiques et morphologiques complémentaires avant leur retour au MSDC. Cette étude a été effectuée sous l'égide de l'Institut Congolais pour la Conservation de la Nature (ICCN).

RÉSULTATS ET DISCUSSION

Un total de 125 spécimens appartenant à 32 espèces a été collecté, dont 51 spécimens appartenant à 23 espèces dans le site sud et 74 spécimens appartenant à 19 espèces dans le site nord (tableau 1).

Tableau 1 - Liste des espèces collectées et nombre de spécimens en fonction du site d'étude.

Table 1 - Checklist of collected species and number of specimens according to study site.

Espèce	Site sud	Site nord	Total
<i>Crotaphopeltis hotamboeia</i>	1	15	16
<i>Psammophis mossambicus</i>	4	11	15
<i>Bitis arietans</i>	8	6	14
<i>Boaedon fradei</i>	3	11	14
<i>Scaphiophis albopunctatus</i>	0	7	7
<i>Bitis gabonica</i>	4	1	5
<i>Causus rhombeatus</i>	3	0	3
<i>Philothamnus bocagii</i>	3	0	3
<i>Dispholidus punctatus</i>	3	0	3
<i>Thelotornis capensis</i>	3	0	3
<i>Atractaspis katangae</i>	2	1	3
<i>Lycophidion multimaculatum</i>	2	1	3
<i>Psammophis lineatus</i>	1	2	3
<i>Naja nigricollis crawshayi</i>	1	2	3
<i>Naja subfulva</i>	0	3	3
<i>Grayia tholloni</i>	0	3	3
<i>Philothamnus angolensis</i>	0	3	3
<i>Limaformosa capensis</i>	2	0	2
<i>Psammophis angolensis</i>	2	0	2
<i>Psammophylax tritaeniatus</i>	2	0	2
<i>Dasypeltis aff. scabra</i>	1	1	2
<i>Natriciteres olivacea</i>	0	2	2
<i>Amblyodipsas polylepis</i>	0	2	2
<i>Afrotyphlops dinga</i>	1	0	1
<i>Leptotyphlops kafubi</i>	1	0	1
<i>Polemon ater</i>	1	0	1
<i>Hemirhagerrhis nototaenia</i>	1	0	1
<i>Telescopus semiannulatus</i>	1	0	1
<i>Philothamnus hoplogaster</i>	1	0	1
<i>Python natalensis</i>	0	1	1
<i>Dasypeltis congolensis</i>	0	1	1
<i>Philothamnus heterolepidotus</i>	0	1	1
Total	51	74	125

Famille Typhlopidae Merrem, 1820

Genre *Afrotyphlops* Broadley et Wallach, 2009

Afrotyphlops dinga (Peters, 1854)

Matériel. Un spécimen juvénile (site sud, transect forêt) (Fig. 3A).

Remarques. *Onychocephalus dinga*, décrit par Peters (1854 : 620), a été l'objet d'une redescription très détaillée de 11 pages par Roux-Estève (1974) dans sa révision des Typhlopidae d'Afrique. Dans ce travail, *Rhinotyphlops schlegelii dinga* était considéré comme une sous-espèce de *Rhinotyphlops schlegelii* (Bianconi, 1847) (maintenant *Afrotyphlops schlegelii*), avec *Onychocephalus mucruso*, Peters, 1854, comme synonyme junior puisque ce taxon était décrit à la page suivante dans Peters (1854 : 621). Par erreur le taxon *dinga* a été traité comme *nomen oblitum* par Hahn (1980). Les auteurs suivants, dont notamment Broadley et Cotterill (2004) et Wallach et al. (2014), ont perpétué cette erreur en conservant *dinga* dans la synonymie de *mucruso*. Comme *dinga* ne saurait être considéré comme *nomen oblitum* car utilisé par Roux-Estève (1974) et a clairement priorité sur *mucruso*, *Afrotyphlops dinga* est ici rétabli.

Famille Leptotyphlopidae Stejneger, 1892

Genre *Leptotyphlops* Fitzinger, 1843

Leptotyphlops kafubi (Boulenger, 1919)

Matériel. Un spécimen (site sud, transect forêt) (Fig. 3B).

Remarques. Ce spécimen de coloration brunâtre typique de *Leptotyphlops kafubi*, dont la localité-type est Lubumbashi au Katanga, s'est malheureusement évadé après quelques jours de captivité, ce qui ne nous a pas permis d'en faire un examen approfondi. Broadley et Cotterill (2004) ne retiennent que la présence de *L. kafubi* dans le sud-est du Katanga, mais il semble bien qu'au moins deux espèces y soient présentes car de Witte (1953), qui ne reconnaissait pas la validité de *L. kafubi*, indiquait la présence d'une part de *Leptotyphlops emini* (Boulenger, 1890), d'autre part de *Leptotyphlops nigricans* (Schlegel, 1844). La présence de *L. emini* (Boulenger, 1890) nous semble possible, bien que cette espèce ait été restreinte à l'Afrique de l'Est par Wallach et al. (2014), des spécimens entièrement noirs étant connus du Katanga (C. Tilbury, com. pers.) et aucune étude n'ayant été consacrée aux Leptotyphlopidae de la République démocratique du Congo depuis celles de de Witte (1953) et de

Laurent (1956). Un réexamen des collections de l'IRSNB et du MRAC apparaît nécessaire pour clarifier la situation au Katanga au sein de ce genre délicat.

Famille Pythonidae Fitzinger, 1826

Genre *Python* Daudin, 1803

Python natalensis Smith, 1840

Matériel. Un spécimen de Kashobwé (Fig. 3C).

Remarque. Ce spécimen a été capturé en bordure de la Luapula. Il mesurait 396 cm de longueur totale.

Famille Viperidae Oppel, 1811

Genre *Bitis* Gray, 1842

Bitis arietans (Merrem, 1820)

Matériel. Quatorze spécimens, dont huit du site sud (transects forêt et savane) et six de Kashobwé (Fig. 3D).

Remarques. C'est le serpent la plus fréquemment capturé dans le premier site, tant en forêt claire qu'en zone anthropisée, et il est également commun à Kashobwé en zone de végétation herbacée marécageuse.

Bitis gabonica (Duméril, Bibron et Duméril, 1854)

Matériel. Cinq spécimens, dont quatre du site sud (transect forêt) et un de Kashobwé (Fig. 3E).

Remarques. Cette espèce de forêt dense pénètre très peu en savane au nord de son aire de répartition, du Nigeria au Soudan du sud, alors qu'elle présente une répartition considérable hors forêt dense en savane et forêt claire zambézienne au sud de son aire de répartition (Spawls & Branch 2020). Ceci pourrait être en rapport avec les températures nettement plus fraîches dans ces dernières régions, surtout en saison sèche, du fait de l'altitude comprise le plus souvent entre 900 m et 1 800 m.

Genre *Causus* Wagler, 1830

Causus rhombeatus (Lichtenstein, 1823)

Matériel. Trois spécimens, tous du site sud (transects forêt et savane) (Fig. 3F).

Remarques. Cette vipère n'a pas été collectée dans le site nord qui a priori lui conviendrait au moins tout autant que le site sud. Un spécimen en forêt traversait la piste à 8h30 du matin.



Figure 3 – **A** : Juvénile d'*Afrotrophlops dinga* (circa 10°53'S, 28°21'E). **B** : *Leptotyphlops kafubi* (circa 10°54'S, 28°36'E). **C** : *Python natalensis* (09°41'S, 28°37'E). **D** : *Bitis arietans* (circa 10°53'S, 28°21'E). **E** : *Bitis gabonica* (circa 10°54'S, 28°30'E). **F** : *Causus rhombeatus* (10°54'S, 28°19'E). **G** : Juvénile de *Naja nigricollis crawshayi* (09°40'S, 28°36'E). **H** : *Naja subfulva* (09°40'S, 28°37'E). Photos : J.-F. Trape.

Figure 3 – **A** : Juvenile of *Afrotrophlops dinga* (circa 10°53'S, 28°21'E). **B** : *Leptotyphlops kafubi* (circa 10°54'S, 28°36'E). **C** : *Python natalensis* (09°41'S, 28°37'E). **D** : *Bitis arietans* (circa 10°53'S, 28°21'E). **E** : *Bitis gabonica* (circa 10°54'S, 28°30'E). **F** : *Causus rhombeatus* (10°54'S, 28°19'E). **G** : Juvenile of *Naja nigricollis crawshayi* (09°40'S, 28°36'E). **H** : *Naja subfulva* (09°40'S, 28°37'E). Pictures: J.-F. Trape.

Famille Elapidae Boie, 1827

Genre *Naja* Laurenti, 1768

Naja nigricollis crawshayi Günther, 1893

Matériel. Trois spécimens, dont un du site sud (transect savane) et deux de Kashobwé (Fig. 3G).

Remarques. Broadley et Cotterill (2004) ont traité *crawshayi* - dont la localité-type est la région du lac Moero - comme une espèce à part entière dont la répartition géographique intéresserait les savanes au sud du bloc forestier congolais (Gabon, Congo-Brazzaville, Angola, sud du Congo-Kinshasa, nord et ouest de la Zambie, nord du Malawi et Tanzanie). Toutefois, des études génétiques préliminaires ne semblent pas en faveur d'un statut spécifique pour *crawshayi* (Wüster, communication personnelle ; Greenbaum, non publié) malgré la coloration brunâtre des juvéniles et un nombre de rangs d'écailles dorsaux inférieur à celui des populations d'Afrique de l'Ouest d'où provient le type de *nigricollis* (Trape & Roux-Estève 1995).

Naja subfulva Laurent, 1955

Matériel. Trois spécimens de Kashobwé (Fig. 3H).

Remarques. Le complexe *Naja melanoleuca* Hallowell, 1857, a été scindé en cinq espèces par Wüster *et al.* (2018). *Naja subfulva* occupe les savanes autour du bloc forestier congolais. Un de nos spécimens a été capturé à la ligne par un pêcheur qui avait appâté son hameçon avec un poisson vivant.

Famille Colubridae Oppel, 1811

Genre *Crotaphopeltis* Fitzinger, 1843

Crotaphopeltis hotamboeia (Laurenti, 1768)

Matériel. Seize spécimens, dont un du site sud (transect savane, écrasé sur la route) et quinze de Kashobwé (Fig. 4A).

Remarques. Il s'agit de l'espèce la plus commune à Kashobwé où l'un des spécimens capturés présentait une remarquable coloration jaune-olivâtre illustrée dans la figure 4A, les autres spécimens présentant la coloration classique, gris-foncé avec ou sans points blancs.

Genre *Dasypeltis* Wagler, 1830

Dasypeltis congolensis Trape, Mediannikov, Chirio et Chirio, 2021

Matériel. Un spécimen de Kashobwé (Fig. 4B).

Remarques. Cette espèce récemment décrite du Congo-Brazzaville était auparavant confondue avec *Dasypeltis scabra* (Linnaeus, 1758) puis avec *Dasypeltis confusa* Trape et Mané, 2006. Elle partage avec *D. confusa* la présence de taches sombres latérales le plus souvent alignées avec les taches sombres médianes mais s'en distingue par un nombre de ventrales inférieur.

Dasypeltis aff. *scabra* (Linnaeus, 1758)

Matériel. Deux spécimens, dont un du site sud (transect savane, écrasé sur la route) et un spécimen de Kashobwé (Fig. 4C).

Remarques. Malgré plusieurs démembrements de *Dasypeltis scabra* ces quinze dernières années (Trape & Mané 2006a, Trape *et al.* 2012, Saleh & Sarhan 2016, Bates & Broadley 2018, Trape *et al.* 2021), les populations qui restent encore actuellement attribuées à *D. scabra* constituent un complexe d'espèces (Trape *et al.* 2021).

Genre *Dispholidus* Duvernoy, 1832

Dispholidus punctatus Laurent, 1955

Matériel. Trois spécimens, tous du site sud (transect savane) (Figs. 4D et 4E).

Remarques. Les travaux d'Eimermacher (2012) ont montré que les populations de *Dispholidus typus* (Smith, 1828) du sud de l'Équateur était polyphylétiques avec *D. typus* restreint à l'Afrique du Sud. Les populations du Congo-Brazzaville, du nord-est de l'Angola et de l'ouest et du sud de la République démocratique du Congo ont un patron de coloration spécifique chez les mâles (tête noire avec des points jaunes, écailles dorsales noires et jaunes), ce qui avait conduit Laurent (1955) à décrire la sous-espèce *Dispholidus typus punctatus* pour ces spécimens. Notre exemplaire mâle présente bien ce patron de coloration (Fig. 4D) tandis que les deux femelles sont uniformément brunâtres (Fig. 4E). Nous considérons que ce taxon génétiquement éloigné de *Dispholidus typus* d'Afrique du Sud constitue une espèce à part entière comme l'avait suggéré Eimermacher (2012).

Grayia tholloni Mocquard, 1897

Matériel. Trois spécimens, tous de Kashobwé (Fig. 4F).

Remarques. Cette espèce n'était pas signalée du sud-est du Katanga par de Witte (1953) ni par Broadley et Cotterill (2004). Nos trois spécimens présentent la particularité de posséder deux supralabiales en contact avec l'œil, la quatrième et la cinquième, au lieu de classiquement seulement la quatrième chez



Figure 4 – **A** : *Crotaphopeltis hotamboeia* (09°40'S, 28°37'E). **B** : *Dasypeltis congolensis* (circa 10°51'S, 28°13'E). **C** : *Dasypeltis scabra* (09°40'S, 28°37'E). **D** : Mâle de *Dispholidus punctatus* (10°54'S, 28°12'E). **E** : Femelle de *Dispholidus punctatus* (circa 10°56'S, 28°10'E). **F** : *Grayia tholloni* (09°40'N, 28°37'E). **G** : *Natriciteres olivacea* (09°40'S, 28°36'E). **H** : *Philothamnus angolensis* (09°40'S, 28°36'E). Photos : J.-F. Trape.

Figure 4 – **A** : *Crotaphopeltis hotamboeia* (09°40'S, 28°37'E). **B** : *Dasypeltis congolensis* (circa 10°51'S, 28°13'E). **C** : *Dasypeltis scabra* (09°40'S, 28°37'E). **D** : Male of *Dispholidus punctatus* (10°54'S, 28°12'E). **E** : Female of *Dispholidus punctatus* (circa 10°56'S, 28°10'E). **F** : *Grayia tholloni* (09°40'N, 28°37'E). **G** : *Natriciteres olivacea* (09°40'S, 28°36'E). **H** : *Philothamnus angolensis* (09°40'S, 28°36'E). Pictures: J.-F. Trape.

G. tholloni. La présence d'une seule supralabiale en contact avec l'œil est un caractère apparemment si constant chez *G. tholloni* qu'il est utilisé dans les clés de détermination du genre *Grayia* (Meirte 1992, Chippaux & Jackson 2019). La seule exception que nous ayons trouvée dans la littérature est celle d'un spécimen de l'Uélé présentant un contact ponctuel d'une deuxième supralabiale d'un seul côté de la tête (Schmidt 1923). En fait, après vérification de spécimens que nous avons précédemment collectés en Guinée (Trape & Baldé 2014), le contact avec l'œil de la quatrième supralabiale et d'une portion de la cinquième est une anomalie fréquente, puisque présente chez 5 sur 12 (42%) des spécimens de Guinée examinés. Le nombre de ventrales, qui est de 140 chez le mâle et de 151 chez les deux femelles de Kashobwé, est légèrement supérieur à ce qui est habituellement observé dans les autres régions d'Afrique, de 130 à 140 chez les mâles et de 138 à 150 chez les femelles (Trape & Mané 2006b, Broadley *et al.* 2003, Chippaux & Jackson 2019). Le nombre de sous-caudales de notre seul spécimen à queue intacte – une femelle à 101 sous-caudales – est bien inférieur à la variabilité habituelle connue chez *G. tholloni* (de 110 à 135 sous-caudales), mais il existe seulement 100 sous-caudales chez le type de *Grayia fasciata* Boulenger, 1901, qui a été décrit à partir d'un unique spécimen juvénile de la rive ouest du sud du lac Tanganyika puis mis en synonymie avec *G. tholloni* par Laurent (1956).

Genre *Natriciteres* Loveridge, 1953

Natriciteres olivacea (Peters, 1854)

Matériel. Deux spécimens de Kashobwé (Fig. 4G).

Genre *Philothamnus* Smith, 1840

Philothamnus angolensis Bocage, 1882

Matériel. Trois spécimens, tous de Kashobwé (Fig. 4H).

Philothamnus hoplogaster (Günther, 1863)

Matériel. Un spécimen du site sud (transect forêt) (Fig. 5).

Remarques. Il s'agit d'un juvénile à 8 supralabiales dont la quatrième et la cinquième sont en contact avec l'œil, 150 ventrales lisses, la cloacale divisée et 88 paires de sous-caudales lisses.

Philothamnus bocagii Günther, 1888

Matériel. Trois spécimens, tous du site sud (transects forêt et savane) (Fig. 6A).

Remarques. Ces trois spécimens, à sous-caudales



Figure 5 - *Philothamnus hoplogaster* (circa 10°53'N, 28°19'E).
Photo : J.-F. Trape.

Figure 5 - *Philothamnus hoplogaster* (circa 10°53'N, 28°19'E).
Photo : J.-F. Trape.

fortement carénées et 185, 192 et 200 ventrales, appartiennent au complexe *Philothamnus semivariiegatus* (Smith, 1847) qui présente une vaste répartition en zone de savane d'Afrique tropicale, depuis le Sénégal jusqu'à l'Afrique de l'Est et l'Afrique du Sud. Sur la base de données moléculaires et de patron de coloration, nous avons précédemment rétabli *Philothamnus smithii* Bocage, 1882, de la synonymie de *P. semivariiegatus* pour les populations d'Afrique de l'Ouest (Trape & Baldé 2014). Par ailleurs Engelbrecht *et al.* (2019) ont montré que *P. semivariiegatus* au sud de l'Équateur est polyphylétique et comprend au moins trois espèces bien distinctes génétiquement, dont une en Afrique centrale de l'Angola à la Zambie et au Katanga, *P. semivariiegatus* étant restreint à l'Afrique du Sud. *Philothamnus bocagii* Günther, 1888, a été décrit à partir d'un spécimen d'Angola à 196 ventrales avant d'être placé dans la synonymie de *P. semivariiegatus*. Ce nom est disponible pour nos spécimens du Katanga pour lesquels nous rétablissons *P. bocagii* de la synonymie de *P. semivariiegatus*.

Philothamnus heterolepidotus (Günther, 1863)

Matériel. Un spécimen de Kashobwé (Fig. 6B).

Genre *Scaphiophis* Peters, 1870

Scaphiophis albopunctatus Peters, 1870

Matériel. Sept spécimens, tous de Kashobwé (Fig. 6C).

Remarques. Un spécimen dont le tube digestif, qui semblait bien rempli, a été ouvert avait consommé une portée de treize jeunes rongeurs.



Figure 6 – A : *Philothamnus bocagii* (circa 10°52'S, 28°13'E). **B :** *Philothamnus heterolepidotus* (09°40'S, 28°36'E). **C :** *Scaphiophis albopunctatus* (09°40'S, 28°36'E). **D :** *Telescopus semiannulatus* (10°55'S, 28°32'E). **E :** *Thelothornis capensis oatesi* (circa 10°58'S, 28°10'E). **F :** *Amblyodipsas polylepis* (09°40'N, 28°36'E). **G :** *Atractaspis katangae* (circa 10°47'S, 28°14'E). **H :** *Boaedon fradei* (09°40'S, 28°36'E). Photos : J.-F. Trape.

Figure 6 – A : *Philothamnus bocagii* (circa 10°52'S, 28°13'E). **B :** *Philothamnus heterolepidotus* (09°40'S, 28°36'E). **C :** *Scaphiophis albopunctatus* (09°40'S, 28°36'E). **D :** *Telescopus semiannulatus* (10°55'S, 28°32'E). **E :** *Thelothornis capensis oatesi* (circa 10°58'S, 28°10'E). **F :** *Amblyodipsas polylepis* (09°40'N, 28°36'E). **G :** *Atractaspis katangae* (circa 10°47'S, 28°14'E). **H :** *Boaedon fradei* (09°40'S, 28°36'E). Pictures: J.-F. Trape.

Genre *Telescopus* Wagler, 1830

Telescopus semiannulatus Smith, 1849

Matériel. Un spécimen du site sud (transect forêt) (Fig. 6D).

Genre *Thelotornis* Smith, 1849

Thelotornis capensis oatesi (Günther, 1881)

Matériel. Trois spécimens du site sud (transects forêt et savane) (Fig. 6E).

Famille *Lamprophiidae* Fitzinger, 1843

Genre *Amblyodipsas* Peters, 1857

Amblyodipsas polylepis (Bocage, 1873)

Matériel. Deux spécimens de Kashobwé (Fig. 6F).

Remarques. Un spécimen du Katanga (Kiubo) a été séquencé par Portillo *et al.* (2018) sans montrer de divergence génétique marquée avec les autres populations connues de cette espèce à vaste répartition géographique mais à populations morcelées au sud de l'équateur.

Genre *Atractaspis* Smith, 1849

Atractaspis katangae Boulenger, 1901

Matériel. Trois spécimens, dont deux du site sud (transects savane et forêt) et un de Kashobwé (Fig. 6G).

Remarques. Boulenger (1901) a décrit *Atractaspis katangae* à partir d'un spécimen à 25 rangs de dorsales à mi-corps, 242 ventrales et 23 sous-caudales simples collecté à Lofoi dans le Kundelungu (circa 10°15'S / 27°36'E). Cette espèce a par la suite été traitée par Laurent (1945) comme une sous-espèce d'*Atractaspis bibronii* Smith, 1849, dont la localité-type est la région du Cap en Afrique du Sud, puis par Laurent (1950b) comme synonyme d'*Atractaspis rostrata* Günther, 1868, de Zanzibar, également traité comme sous-espèce d'*A. bibronii* par cet auteur ainsi que par de Witte (1953) et les auteurs suivants. Récemment Portillo *et al.* (2019b) ont montré qu'il existe d'importantes différences génétiques entre les spécimens d'Afrique du Sud, ceux d'Afrique de l'Est et les deux spécimens du Katanga (Pweto et Kabongo) séquencés par ces auteurs. Nos trois spécimens, un mâle à 25 rangs de dorsales, 228 ventrales et 23 sous-caudales et deux femelles à 25 rangs de dorsales, 243 et 254 ventrales et 21 sous-caudales entrent bien dans la variabilité connue des spécimens du Katanga et diffèrent d'*A. rostrata* et d'*A. bibronii* par un nombre

de rang dorsaux supérieur (habituellement 21 chez *A. bibronii* et 23 chez *A. rostrata*). Ceci nous conduit à rétablir *A. katangae* comme espèce à part entière.

Genre *Boaedon* Duméril, Bibron et Duméril, 1854

Boaedon fradei Hallermann, Ceriaco, Schmitz, Ernst, Conradie, Verbugt, Marques et Bauer, 2020

Matériel. Quatorze spécimens, dont trois du site sud (transect savane) et onze de Kashobwé (Fig. 6H).

Remarques. Cette espèce récemment décrite d'Angola provient du démembrement du complexe *B. fuliginosus* / *B. lineatus* débuté par Trape et Mediannikov (2016) pour l'Afrique centrale et poursuivi par Hallermann *et al.* (2020) pour l'Angola. L'analyse génétique de trois spécimens des deux sites confirme leur appartenance à *B. fradei* (O. Mediannikov, communication personnelle).

Genre *Hemirhagerrhis* Boettger, 1896

Hemirhagerrhis nototaenia (Günther, 1864)

Matériel. Un spécimen (site sud, transect forêt) (Fig. 7A).

Remarques. Bien connue du Katanga, cette petite espèce de savane présente une vaste répartition géographique depuis l'Afrique du Sud jusqu'à l'Afrique de l'Ouest où elle est néanmoins très rare et connue seulement à l'est du méridien de Greenwich.

Genre *Limaformosa* Broadley, Tolley, Conradie, Wishart, Trape, Burger, Kusamba, Zassi-Boulou et Greenbaum, 2018

Limaformosa capensis (Smith, 1847)

Matériel. Deux spécimens (site sud, transects forêt et savane) (Fig. 7B).

Remarques. Le genre *Limaformosa* est issu du démembrement récent du genre *Mehelya* par Broadley *et al.* (2018).

Genre *Lycophidion* Fitzinger, 1843

Lycophidion multumaculatum Boettger, 1888

Matériel. Trois spécimens, dont deux du site sud (transect forêt) et un de Kashobwé (Fig. 7C).

Remarques. Un spécimen de forêt s'exposait au soleil sur un tas de bois à 7 h du matin. Le spécimen de Kashobwé ne possédait pas les taches noires habituellement caractéristiques de *L. multumaculatum* mais il n'est pas distinct génétiquement des deux autres spécimens collectés (O. Mediannikov, communication personnelle).



Figure 7 – **A** : *Hemirhagerrhis nototaenia* (circa 10°54'S, 28°24'E). **B** : *Limaformosa capensis* (circa 10°53'N, 28°19'E). Aspect du dos. **C** : *Lycophidion multimaculatum* (circa 10°55'S, 28°24'E). **D** : *Polemon ater* (circa 10°53'S, 28°20'E). **E** : *Psammophis angolensis* (circa 10°55'S, 28°24'E). **F** : *Psammophis lineatus* (09°40'N, 28°36'E). **G** : *Psammophis mossambicus* (09°40'S, 28°37'E). **H** : *Psammophylax tritaeniatus* (circa 10°57'S, 28°10'E). Photos : J.-F. Trape.

Figure 7 – **A** : *Hemirhagerrhis nototaenia* (circa 10°54'S, 28°24'E). **B** : *Limaformosa capensis* (circa 10°53'N, 28°19'E). Aspect of the dorsum. **C** : *Lycophidion multimaculatum* (circa 10°55'S, 28°24'E). **D** : *Polemon ater* (circa 10°53'S, 28°20'E). **E** : *Psammophis angolensis* (circa 10°55'S, 28°24'E). **F** : *Psammophis lineatus* (09°40'N, 28°36'E). **G** : *Psammophis mossambicus* (09°40'S, 28°37'E). **H** : *Psammophylax tritaeniatus* (circa 10°57'S, 28°10'E). Pictures: J.-F. Trape.

Genre *Polemon* Jan, 1858

***Polemon ater* Portillo, Branch, Tilbury, Nagy, Hughes, Kusamba, Muninga, Aristote, Behangana et Greenbaum, 2019**

Matériel. Un spécimen du site sud (transect forêt) (Fig. 7D).

Remarques. Le séquençage de deux spécimens du sud-est du Katanga (Fungurume, 10°32'S / 26°20'E, et Kalakundi, 10°39'S / 25°56'E) par Portillo *et al.* (2019a) a montré qu'ils étaient génétiquement très distincts de *Polemon christyi* (Boulenger, 1903) dont la localité-type est l'Ouganda et auquel étaient jusqu'à présent rapportés tous les spécimens à coloration entièrement noire ou gris-noir d'Afrique de l'Est, du Congo (Katanga, Kivu et Ituri) et de Zambie. Notre spécimen est un mâle qui présente 207 ventrales et 21 sous-caudales, ce qui est très proche de l'holotype de Fungurume (211 ventrales et 20 sous-caudales). Toutefois, les données disponibles suggèrent qu'il n'est pas possible de distinguer morphologiquement *P. ater* de *P. christyi*. Les aires de répartition respectives de ces deux espèces restent à établir même s'il est probable, sur des arguments biogéographiques, que c'est à *P. ater* que doivent être rapportés tous les spécimens du Katanga, de Zambie et peut-être aussi de Tanzanie.

Genre *Psammophis* Boie, 1825

***Psammophis angolensis* (Bocage, 1872)**

Matériel. Deux spécimens du site sud (transects forêt et savane) (Fig. 7E).

Remarques. Cette petite espèce est bien connue du Katanga mais elle n'est jamais commune malgré sa vaste répartition géographique de l'Angola à l'Éthiopie et jusqu'à la Namibie et l'Afrique du Sud.

***Psammophis lineatus* Duméril, Bibron et Duméril, 1854**

Matériel. Trois spécimens, dont un du site sud (transect savane) et deux de Kashobwé (Fig. 7F).

***Psammophis mossambicus* Peters, 1882**

Matériel. Quinze spécimens, dont quatre du site sud (transect savane) et onze de Kashobwé (Fig. 7G).

Remarques. Dans les publications anciennes sur le Katanga, dont notamment celles de de Witte (1953), cette espèce était confondue avec *Psammophis sibilans* (Linnaeus, 1758) dont il est maintenant établi que la répartition géographique est limitée à l'Égypte, au Soudan et à l'ouest de l'Éthiopie (Trape *et al.* 2019). La plupart des spécimens que nous avons collectés présentent une discrète ligne

vertébrale noire et jaunâtre, contrairement à ce qui est le plus souvent observé chez *P. mossambicus* chez qui la coloration des écailles de la ligne vertébrale est habituellement uniforme et similaire à celle des autres écailles dorsales, mais possèdent bien quatre supralabiales en contact avec les mentonnières antérieures, ce qui permet de les distinguer de *Psammophis sibilans*, de *Psammophis rukwae* Broadley, 1966, des savanes d'Afrique de l'Est et du nord de l'Afrique centrale, et de *Psammophis afroccidentalis* Trape, Böhme et Mediannikov, 2019, des savanes d'Afrique de l'Ouest jusqu'au nord du Lac Tchad, qui tous présentent cinq supralabiales en contact avec les mentonnières antérieures (Trape *et al.* 2019).

Genre *Psammophylax* Fitzinger, 1843

***Psammophylax tritaeniatus* (Günther, 1868)**

Matériel. Deux spécimens du site sud (transect savane) (Fig. 7H).

Remarques. Un des spécimens était écrasé sur la route.

CONCLUSION

Notre courte enquête dans deux régions du sud-est du Katanga a permis de collecter, avec l'aide de villageois, 125 serpents appartenant à 32 espèces. Les études antérieures avaient permis de recenser la présence de 39 autres espèces dans le sud-est du Katanga (tableau 2). Notre enquête, bien que n'ayant duré que deux semaines, a donc permis de collecter 45% des espèces désormais connues du sud-est du Katanga. Trois espèces – *Grayia tholloni*, *Dasypeltis congolensis* et *Boaedon fradei* – n'avaient pas encore été signalées, cette dernière étant confondue avec *Boaedon fuliginosus* qui est restreint à l'Afrique de l'Ouest. Parmi les autres espèces collectées, plusieurs sont l'objet de changements taxinomiques : *Philothamnus bocagii* est rétabli de la synonymie de *Philothamnus semivariegatus* et *Atractaspis katangae* de celle d'*Atractaspis bibronii*. Par ailleurs *Afrotyphlops dinga*, qui a priorité sur *Afrotyphlops mucruso* est rétabli et *Dispholidus punctatus* est traité comme espèce à part entière et non plus comme une sous-espèce de *Dispholidus typus*.

Les deux sites étudiés, bien distincts biogéographiquement, présentent de nettes différences dans leur peuplement ophidien,

avec une diversité spécifique plus grande dans le site sud de forêt claire et jachères (23 espèces pour 51 spécimens collectés) que dans le site nord marécageux (19 espèces pour 74 spécimens collectés), tandis que seulement 10 espèces ont été collectées à la fois dans le site nord et le site sud (tableau 1). Il est néanmoins probable que des collectes plus importantes augmenteraient sensiblement le nombre d'espèces communes aux deux sites et permettraient aussi de retrouver la plupart des autres espèces connues du sud-est du Katanga non observées lors de notre enquête.

Tableau 2 - Autres espèces présentes dans le sud-est du Katanga d'après Broadley et Cotterill (2004). Les changements taxinomiques sont pris en compte.

Table 2 - Additional species occurring in southeast Katanga according to Broadley et Cotterill (2004). Taxinomic changes are taken into account.

<i>Afrotyphlops angolensis</i>	<i>Psammophis zambiensis</i>
<i>Afrotyphlops lineolatus</i>	<i>Natriciteres bipostocularis</i>
<i>Afrotyphlops schmidtii</i>	<i>Natriciteres fuliginoides</i>
<i>Letheobia gracilis</i>	<i>Limnophis bangweolicus</i>
<i>Letheobia kibarae</i>	<i>Toxycodryas vexator</i>
<i>Causus lichtensteini</i>	<i>Dipsadoboa shrevei</i>
<i>Causus bilineatus</i>	<i>Prosymna ambigua</i>
<i>Atheris katangensis</i>	<i>Philothamnus carinatus</i>
<i>Atractaspis leleupi</i>	<i>Thelotornis kirtandi</i>
<i>Amblyodipsas rodhaini</i>	
<i>Amblyodipsas katangensis</i>	
<i>Xenocalamus michelli</i>	
<i>Chilorhinophis gerardi</i>	
<i>Hypoptophis wilsoni</i>	
<i>Aparallactus moeruensis</i>	
<i>Aparallactus capensis</i>	
<i>Elapsoidea guentheri</i>	
<i>Boulengerina annulata stormsi</i>	
<i>Naja anchietae</i>	
<i>Naja mossambica</i>	
<i>Dendroaspis polylepis</i>	
<i>Boaedon upembae</i>	
<i>Lycodonomorphus leleupi</i>	
<i>Mehelya poensis</i>	
<i>Gracililima nyassae</i>	
<i>Pseudaspis cana</i>	
<i>Grayia ornata</i>	
<i>Psammophylax variabilis</i>	
<i>Kladirostratus acutus</i>	

Remerciements : Ce travail n'aurait pu avoir lieu sans les encouragements et l'important soutien logistique et financier apporté par M. Pieter Deboutte qui a organisé personnellement l'ensemble de notre mission. Nous le remercions ici très vivement. Nous exprimons aussi toute notre gratitude à M. Moïse Katumbi pour son hospitalité et son appui logistique très appréciés à Kashobwé, ainsi qu'à l'intérêt qu'il portait déjà depuis plusieurs années à nos recherches sur les serpents du Congo. Nous sommes aussi hautement redevables à M. Taki pour son excellente hospitalité et la mise à disposition des personnels de son domaine de Lubemba durant la première partie de la mission. Nos remerciements s'adressent également à Nicolas Vidal et Ivan Ineich pour de très utiles suggestions sur une version préliminaire du manuscrit.

BIBLIOGRAPHIE

- Bates, M. F. & Broadley, D. G. (2018) A revision of the egg-eating snakes of the genus *Dasypeltis* Wagler (Squamata: Colubridae: Colubrinae) in north-eastern Africa and south-western Arabia, with description of three new species. *Indago*, **34** : 1-95.
- Boulenger, G. A. (1901) Matériaux pour la faune du Congo. Batraciens et reptiles nouveaux. *Annales du Musée du Congo, Zoologie, série I*, 1 : 7-14.
- Broadley, D. G. & Cotterill, F. P. D. (2004) The reptiles of south-east Katanga, an overlooked 'hotspot'. *African Journal of Herpetology*, **53** : 35-61.
- Broadley, D. G., Doria, C. T. & Wigge, J. (2003) *Snakes of Zambia. An atlas and field Guide*. Frankfurt-am-Main, Ed. Chimaira, 280 p.
- Broadley, D. G., Tolley, K. A., Conradie, W., Wishart, S., Trape, J.-F., Burger, M., Kusamba, C., Zassi-Boulou, A. G., & Greenbaum, E. (2018) A phylogeny and genus-level revision of the African fine snakes *Gonionotophis* Boulenger (Squamata: Lamprophiidae). *African Journal of Herpetology*, **67** : 43-60.
- Chippaux, J.-P. & Jackson, K. (2019) *Snakes of Central and Western Africa*. Baltimore, John Hopkins University Press, 429 p.
- Eimermacher, T. G. (2012) Phylogenetic systematics of Dispholidine colubrids (Serpentes: Colubridae). PhD Thesis, University of Texas, Arlington, 109 p.
- Engelbrecht, H. M., Branch, W. R., Greenbaum, E., Alexander, G., Jackson, K., Burger, M., Conradie, W., Kusamba, C., Zassi-Boulou, A. G. & Tolley, K. A. (2019) Diversifying into branches: species boundaries in African green and bush snakes, *Philothamnus* (Serpentes: Colubridae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 130 : 357-365.
- Hahn, D. E. (1980) List der rezenten Amphibien und Reptilien: Anomalepididae, Leptotyphlopidae, Typhlopidae. *Das Tierreich*, **101** : 1-93.
- Hallermann, J., Ceriaco, L. M. P., Schmitz, A., Ernst, R., Conradie, W., Verburgt, L., Marques, M. P. & Bauer, A. M. (2020) A review of the Angolan House snakes, genus *Boaedon* Duméril, Bibron and Duméril (1854) (Serpentes: Lamprophiidae), with description of three new species

in the *Boaedon fuliginosus* (Boie, 1827) species complex. *African Journal of Herpetology*, **69** : 1-50.

Laurent, R. F. (1945) Contribution à la connaissance du genre *Atractaspis* A. Smith. *Revue de Zoologie et Botanique Africaines*, **38** : 312-343.

Laurent, R. F. (1950a) Reptiles nouveaux du Kundelungu. *Revue de Zoologie et Botanique Africaines*, **43** : 349-352.

Laurent, R. F. (1950b) Révision du genre *Atractaspis* Smith. *Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Mémoires (série 2)*, **38** : 1-49.

Laurent, R. F. (1955) Diagnoses préliminaires de quelques serpents venimeux. *Revue de Zoologie et Botanique Africaines*, **51** : 127-139.

Laurent, R. F. (1956) Contribution à l'herpétologie des Grands Lacs de l'Afrique centrale. I. Généralités – II. Chéloniens – III. Ophidiens. *Annales du Musée Royal du Congo Belge, Sciences Zoologiques*, **48** : 1-390.

Meirte, D. (1992) Clé de détermination des serpents d'Afrique. *Annales du Musée Royal de l'Afrique Centrale, Sciences Zoologiques*, **247** : 1-152.

Peters, W. (1854) Diagnosen neuer Batrachier, welche zusammen mit der früher (24 Juli und 17 August) gegebenen Übersicht der Schlangen und Eidechsen mitgeteilt werden. *Bericht Über Die Zur Bekanntmachung Geeigneten Verhandlungen Der Königl Preuss. Akademie Wiss Berlin*, **1854** : 614-628.

Portillo, F., Branch, W. R., Conradie, W., Rödel, M.-O., Penner, J., Barej, M. F., Kusamba, C., Muninga, W. M., Aristote, M. M., Bauer, A. M., Trape, J.-F., Nagy, Z. T., Carlino, P., Pauwels, O. S. G., Menegon, M., Burger, M., Mazuch, T., Jackson, K., Hughes, D. F., Behangana, M., Zassi-Boulou, A.-G. & Greenbaum, E. (2018) Phylogeny and zoogeography of the African burrowing snake subfamily Aparallactinae (Squamata: Lamprophiidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **127** : 288-303.

Portillo, F., Branch, W. R., Tilbury, C., Nagy, Z., Hughes, D. F., Kusamba, C., Muninga, W. M., Aristote, M. M., Mwenebatu, M., Behangana, M. & Greenbaum, E. (2019a) A cryptic new species of *Polemon* (Squamata: Lamprophiidae, Aparallactinae) from the miombo highlands of Central and East Africa. *Copeia*, **107** : 22-35.

Portillo, F., Stanley, E. L., Branch, W. R., Conradie, W., Rödel, M.-O., Penner, J., Barej, M. F., Kusamba, C., Muninga, W. M., Aristote, M. M., Bauer, A. M., Trape, J.-F., Nagy, Z. T., Carlino, P., Pauwels, O. S. G., Menegon, M., Ineich, I., Burger, M., Mazuch, T., Jackson, K., Hughes, D. F., Behangana, M. & Greenbaum E. (2019b) Evolutionary history of burrowing asps (Lamprophiidae: Atractaspidinae) with emphasis on fang evolution and prey selection. *PLoS One*, **14** : e0214889.

Roux-Estève, R. (1974) Révision systématique des Typhlopides d'Afrique. Reptilia Serpentes. *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle, nouvelle série, A, Zoologie*, **87** : 1-315.

Saleh, M. & Sarhan, M. (2016) The egg-eating snake (Colubridae: *Dasypeltis*) of Faiyum, Egypt, with the description of a new species. *Bulletin de la Société*

Herpétologique de France, **160** : 25-48.

Schmidt, K. P. (1923) Contribution to the herpetology of the Belgian Congo based on the collection of the American Museum Congo Expedition, 1909-1915. II. Snakes, with field notes by Herbert Lang & James P. Chapin. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **49** : 1-146.

Spawls, S. & Branch, B. (2020) *The dangerous snakes of Africa*. London, Bloomsbury, 336 p.

Trape, J.-F. & Baldé, C. (2014) A checklist of the snake fauna of Guinea, with taxonomic changes in the genera *Philothamnus* and *Dipsadoboa* (Colubridae) and a comparison with the snake fauna of some other West African countries. *Zootaxa*, **3900** : 301-338.

Trape, J.-F. & Mané, Y. (2006a) Le genre *Dasypeltis* Wagler (Serpentes ; Colubridae) en Afrique de l'Ouest : description de trois espèces et d'une sous-espèce nouvelles. *Bulletin de la Société Herpétologique de France*, **119** : 27-56.

Trape, J.-F. & Mané, Y. (2006b) *Guide des serpents d'Afrique occidentale. Savane et désert*. Paris, IRD éditions, 226 p.

Trape, J.-F. & Mediannikov, O. (2016) Cinq serpents nouveaux du genre *Boaedon* Duméril, Bibron & Duméril, 1854 (Serpentes, Lamprophiidae) en Afrique Centrale. *Bulletin de la Société Herpétologique de France*, **159** : 61-111.

Trape, J.-F. & Roux-Estève, R. (1995) Les serpents du Congo. Liste commentée et clé de détermination. *Journal of African Zoology*, **109** : 31-50.

Trape, J.-F., Crochet, P. A., Broadley, D. G., Sourouille, P., Mané, Y., Burger, M., Böhme, W., Saleh, M., Karan, A., Lanza, B. & Mediannikov, O. (2019) On the *Psammophis sibilans* group (Serpentes, Lamprophiidae, Psammophiinae) north of 12°S, with the description of a new species from West Africa. *Bonn Zoological Journal*, **68** : 61-91.

Trape J.-F., Mediannikov, O., Chirio, A. & Chirio, C. (2021) Une nouvelle espèce de serpent mangeur d'œufs du genre *Dasypeltis* Wagler (Squamata : Colubridae : Colubrinae) en Afrique centrale. *Bulletin de la Société Herpétologique de France*, **177** : 65-80.

Trape, S., Mediannikov, O. & Trape, J.-F. (2012) When colour patterns reflect phylogeography: New species of *Dasypeltis* (Serpentes: Colubridae: Boigini) from West Africa. *Comptes-Rendus Biologies*, **335** : 488-501.

Wallach, V., Williams, K. L. & Boundy, J. (2014) *Snakes of the world: a catalogue of living and extinct species*. Boca Raton, London, New York, CRC Press, 1227 p.

White, F. (1986) *La végétation de l'Afrique*. Paris, Orstom-Unesco, 384 p., 4 cartes.

Witte, G. F. de (1933a) Description de reptiles nouveaux provenant du Katanga (1930-31). *Revue de Zoologie et Botanique Africaines*, **23** : 185-191.

Witte, G. F. de (1933b) Reptiles récoltés au Congo Belge par le Dr H. Schoutenden et par M. G.-F. de Witte. *Annales du Musée du Congo, Zoologie*, **3** : 55-100.

Witte, G. F. de (1951) Description d'un Serpent nouveau du Katanga, *Calamelaps ventrimaculatus katangensis*. *Revue de Zoologie et Botanique Africaines*, **45** : 17-18.

Witte, G. F. de (1953) Exploration du Parc national de l'Upemba, mission G. F. de Witte. Reptiles. *Institut des Parcs Nationaux du Congo Belge*, **1953** : 1-322.

Wüster, W., Chirio, L., Trape, J.-F., Ineich, I., Jackson, K., Greenbaum, E., Barron, C., Kusamba, C., Nagy, Z.T., Storey, R., Hall, C., Wüster, C. A., Barlow, A. & Broadley, D. G. (2018) Integration of nuclear and mitochondrial gene sequences and morphology reveals unexpected diversity in the forest cobra (*Naja melanoleuca*) species complex in Central and West Africa (Serpentes: Elapidae). *Zootaxa*, **4455** : 68-98

Date de soumission : mercredi 22 septembre 2021

Date d'acceptation : lundi 15 novembre 2021

Date de publication : lundi 31 janvier 2022

Phylogénie moléculaire des serpents du groupe *Philothamnus heterodermus* (Hallowell, 1857) (Squamata : Colubridae : Colubrinae) avec la description de deux espèces nouvelles

A molecular phylogeny of the snakes of the *Philothamnus heterodermus* (Hallowell, 1857) (Squamata: Colubridae: Colubrinae) species group with the description of two new species.

Jean-François TRAPE⁽¹⁾, Barry HUGHES⁽²⁾, Marcel COLLET⁽³⁾ et Oleg MEDIANNIKOV⁽⁴⁾

⁽¹⁾ Institut de Recherche pour le Développement (IRD), Laboratoire de Paludologie et Zoologie Médicale, UMR MIVEGEC, B.P. 1386, Dakar, Sénégal - jean-francois.trape@ird.fr

⁽²⁾ 57 Snaresbrook Rd, London E11 1PQ, Royaume-Uni - barry.hughes0007@gmail.com

⁽³⁾ Centre antivenimeux, Muanda, République démocratique du Congo - sdc@serpentsducongo.org

⁽⁴⁾ IHU Méditerranée Infection, UMR MEPHI, IRD, Aix Marseille Univ., AP-HM, F-13005 Marseille, France - olegusss1@gmail.com

Auteur correspondant : Jean-François TRAPE - jean-francois.trape@ird.fr

Article enregistré dans Zoobank sous le numéro : urn:lsid:zoobank.org:pub:AF66C47F-EC20-4074-AE59-508BE8C746F4

Résumé – Une phylogénie moléculaire de spécimens du groupe *Philothamnus heterodermus* en Afrique occidentale et centrale permet de mettre en évidence une importante diversité spécifique méconnue. En Afrique occidentale, quatre espèces sont présentes : *P. heterodermus*, *P. bellii*, *P. pobeguini* et une espèce cryptique précédemment confondue avec *P. carinatus*. En Afrique centrale, cinq espèces sont présentes : *P. heterodermus*, *P. carinatus*, *P. ruandae* et deux espèces cryptiques, l'une précédemment confondue avec *P. heterodermus* et l'autre avec *P. carinatus*. Deux de ces trois espèces cryptiques sont ici décrites : *Philothamnus brunneus* sp. nov. de forêt guinéenne d'Afrique occidentale et *Philothamnus mayombensis* sp. nov. du massif du Mayombe au Congo-Brazzaville et au Congo-Kinshasa.

Mots-clés : Afrique, ophidiens, taxinomie, biogéographie, phylogénie, espèces cryptiques, *Philothamnus heterodermus*, *Philothamnus carinatus*, *Philothamnus ruandae*, *Philothamnus bellii*, *Philothamnus pobeguini*, *Philothamnus brunneus* sp. nov., *Philothamnus mayombensis* sp. nov.

Summary – The molecular phylogeny of specimens from the *Philothamnus heterodermus* species group in West and Central Africa reveals important unrecognized specific diversity. In West Africa, four species are present: *P. heterodermus*, *P. bellii*, *P. pobeguini* and one cryptic species previously confused with *P. carinatus*. In Central Africa, five species are present: *P. heterodermus*, *P. carinatus*, *P. ruandae* and two cryptic species, one previously confused with *P. carinatus*, the second one with *P. heterodermus*. Here we describe two of these three cryptic species: *Philothamnus brunneus* sp. nov. from the Guinean rainforest of West Africa and *Philothamnus mayombensis* sp. nov. from the rainforest of the Mayombe mountains in Congo-Brazzaville and Congo-Kinshasa.

Key-words: Africa, ophidians, taxonomy, biogeography, phylogeny, cryptic species, *Philothamnus heterodermus*, *Philothamnus carinatus*, *Philothamnus ruandae*, *Philothamnus bellii*, *Philothamnus pobeguini*, *Philothamnus brunneus* sp. nov., *Philothamnus mayombensis* sp. nov.

INTRODUCTION

Selon Boundy (2021) et Uetz et al. (2021), le genre *Philothamnus* Smith, 1847 (Squamata : Colubridae : Colubrinae), comprend 22 espèces, toutes afrotropicales. Arboricoles, ces couleuvres ont le corps élancé et sont habituellement de couleur verte, parfois brunâtre ou même noirâtre. C'est un genre dont l'étude s'est révélée difficile, avec de nombreuses synonymies d'espèces et souvent peu

de différences morphologiques entre les espèces. Il a été l'objet de plusieurs révisions dès la seconde moitié du XIX^{ème} siècle, notamment à l'occasion de la description d'espèces nouvelles, en particulier par Günther (1863, 1895), Bocage (1882), Boulenger (1894), Schmidt (1923), Hecht (1929) et Loveridge (1951, 1958). La révision la plus récente, qui fait toujours largement autorité, est celle de Hughes (1985) qui avait reconnu 18 espèces dont plusieurs étaient précédemment confondues ou traitées

comme des sous-espèces. Il s'agit de *Philothamnus angolensis* Bocage, 1882, *Philothamnus battersbyi* Loveridge, 1951, *Philothamnus bequaerti* (Schmidt, 1923), *Philothamnus carinatus* (Andersson, 1901), *Philothamnus dorsalis* (Bocage, 1866), *Philothamnus girardi* Bocage, 1893, *Philothamnus heterodermus* (Hallowell, 1857), *Philothamnus heterolepidotus* Günther, 1863, *Philothamnus hoplogaster* (Günther, 1863), *Philothamnus irregularis* (Leach, 1819), *Philothamnus macrops* (Boulenger, 1895), *Philothamnus natalensis* (Smith, 1848), *Philothamnus nitidus* (Günther, 1863), *Philothamnus ornatus* Bocage, 1872, *Philothamnus punctatus* Peters, 1867, *Philothamnus ruandae* Loveridge, 1951, *Philothamnus semivariiegatus* (Smith, 1847) et *Philothamnus thomensis* Bocage, 1882. Deux sous-espèces ont également été reconnues par Hughes (1985) : *P. nitidus loveridgei* Laurent, 1960, et *P. natalensis occidentalis* Broadley, 1966. Par la suite *Philothamnus hughesi* Trape & Roux-Estève, 1990, a été décrit d'Afrique centrale. Trape et Baldé (2014) ont rétabli *Philothamnus bellii* (Günther, 1866) et *Philothamnus pobeguini* Chabanaud, 1917 de la synonymie de *P. heterodermus*. Récemment, Engelbrecht et al. (2019) ont érigé *P. occidentalis* en espèce à part entière. Les études moléculaires du genre *Philothamnus* ont été peu nombreuses et ont porté principalement sur les espèces du golfe de Guinée (Jesus et al. 2009), et des savanes au sud de l'équateur (Engelbrecht et al. 2019). Ce dernier travail a notamment montré que *P. semivariiegatus* était un complexe d'espèces cryptiques.

Le groupe *P. heterodermus* est constitué d'espèces essentiellement forestières qui présentent la particularité de posséder une écaille cloacale simple, ce qui les distingue des autres espèces du genre *Philothamnus* qui sont le plus souvent savanicoles et surtout possèdent une écaille cloacale divisée. Le caractère de la cloacale, simple ou divisée, est si constant qu'il est utilisé comme première entrée dans les clés de détermination du genre *Philothamnus* (Meirte 1992, Villiers & Condamin 2005, Spawls et al. 2018, Chippaux & Jackson 2019). Cinq espèces sont actuellement reconnues dans le groupe *P. heterodermus*. Il s'agit d'une part de *P. heterodermus*, *P. carinatus* et *P. ruandae*, jusqu'à récemment les seules reconnues dans ce groupe (Hughes 1985, Chippaux & Jackson 2019) et dont les localités-types sont situées en Afrique centrale, d'autre part de *P. bellii* et de *P. pobeguini* (Trape & Baldé 2014, Boundy 2021), dont les localités-types sont situées en Afrique de l'Ouest. Par ailleurs Engelbrecht et al. (2019) ont montré que *P. carinatus* présentait deux lignées génétiques nettement

divergentes en Afrique centrale, les populations du nord-est du Congo-Kinshasa constituant probablement une espèce distincte.

Dans ce travail, nous présentons une étude moléculaire de l'ensemble du genre *Philothamnus* qui révèle la présence de plusieurs espèces cryptiques jusqu'à présent confondues avec *P. heterodermus* ou *P. carinatus*. Un ensemble de données morphologiques et biogéographiques sur les espèces de ces deux complexes et des autres espèces du groupe *P. heterodermus* est présenté avec la description de deux espèces nouvelles.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Matériel

Le matériel et les données présentés dans ce travail sont issus de trois sources principales :

(1) L'un des auteurs (BH) a examiné pendant la période 1965 – 1985 plus de 5 000 spécimens du genre *Philothamnus* conservés dans 41 muséums en Europe, en Afrique et aux États-Unis (Hughes 1985). Parmi-eux, 828 spécimens qui appartenaient au groupe *P. heterodermus* ont été l'objet d'une analyse morphologique précédemment publiée (Hughes 1985). Par la suite, environ 200 spécimens supplémentaires ont été étudiés par ce même auteur et leurs caractéristiques également notées.

(2) L'un des auteurs (JFT) a conduit diverses études de terrain en Afrique occidentale et centrale où il a collecté ces vingt dernières années une centaine de spécimens du groupe *P. heterodermus*, ceci principalement en Guinée (Trape & Baldé 2014), mais aussi en Côte d'Ivoire, au Togo, au Cameroun, au Congo-Kinshasa et au Congo-Brazzaville. Ces spécimens, conservés au centre IRD de Dakar, avaient été initialement préservés soit dans du formol, soit dans de l'éthanol. Ils ont fait l'objet d'une étude des caractères morphologiques classiquement utilisés en systématique et certains de ceux toujours conservés dans de l'éthanol ont été sélectionnés pour une analyse moléculaire qui a été effectuée à Marseille par l'un des auteurs (OM). Plusieurs de ces spécimens avaient été auparavant photographiés en vie ou fraîchement tués.

(3) L'un des auteurs (MC) dirige le centre antivenimeux de Muanda en République démocratique du Congo (Congo-Kinshasa) qu'il a créé et qui abrite un important serpentarium. Parmi les serpents apportés par des captureurs travaillant pour ce centre, une série de spécimens du groupe *P. heterodermus* a été sélectionnée pour

l'étude moléculaire. Ces spécimens ont également été photographiés et leurs caractères méristiques étudiés. Par ailleurs, plusieurs tissus et spécimens qui nous ont été adressés par Georges Hédégbètan et Nicolas Fuento du Bénin d'une part, par Laurent Chirio du Gabon et du Congo-Brazzaville d'autre part, ont également été l'objet d'une étude moléculaire.

Étude moléculaire

L'ADN a été extrait à partir de morceaux homogénéisés de muscles conservés dans de l'éthanol (environ 25 mg). La digestion a été réalisée dans 200 µl de tampon de lyse G2 et 10 µl de Proteinase K fournis dans le kit Qiagen DNA Tissue (Qiagen, Courtaboeuf, France) à 45°C pendant une heure après dilacération avec une lame de scalpel. Le volume d'élution était de 200 µl. La quantification de l'ADN a été réalisée en utilisant un NanoDrop ND-1000 (Thermo Fisher Scientific, Waltham, MA, USA) puis l'ADN a été conservé à 4°C jusqu'à amplification par PCR.

Nous avons amplifié une portion du gène mitochondrial 16S avec les amorces universelles 16SA-2290 (5'-CGCCTGTTTACCAAAAACAT-3') et 16SB-2860 (5'-CCGGTCTGAAGTCAGATCACGT-3') (Gatesy *et al.* 1997), ou, pour les spécimens les plus récemment étudiés, avec les amorces F104_16S_Serpents (5'-TATTAAAGGCRACGCCTGC-3') et R502_16S_Serpents (5'-TCTTTTTTGATATGGGCTCT-3'). Le design de ces dernières amorces a été fait par l'un de nous (OM) afin d'éviter l'amplification non-spécifique occasionnelle de l'ADN de mammifères en limitant sa spécificité aux reptiles. Les amorces ont été fabriquées par Eurogentec (Seraing, Belgique). Les PCR ont été effectuées avec les cycleurs GeneAmp PCR System 2720 (Applied Biosystems, Foster City, CA, USA) en utilisant un HotStar Taq DNA Polymerase Kit (Qiagen) avec 1,0 µl de MgCl₂, 0,2 µl de HotStart Taq, 2,5 µl de tampon 10x PCR, 2,5 µl de dNTP (2mM stock), 0,5 µl d'une solution à 10 µM de chaque amorce, 12,8 µl d'eau stérile et 5 µl d'ADN. Les conditions d'amplifications ont été les suivantes : 2 minutes à 94°C, puis 40 cycles de 30 secondes à 94°C, 30 secondes à 52°C (pour les deux coupes), 1 minute à 72°C, puis une élongation finale de 3 minutes à 72°C. L'eau distillée a été utilisée comme témoin négatif. Les produits des PCR ont été visualisés par électrophorèse sur un gel à 1,5% d'agarose, après coloration au SYBR Safe (Life Technologies) et examen avec un transilluminateur à ultraviolets, puis purifiés avec le QIAquick PCR Purification Kit (Qiagen) selon les instructions du fabricant. Le séquençage des amplicons a été

effectué en utilisant le BigDye Terminator Cycle Sequencing Kit (Perkin Elmer Applied Biosystems) avec un séquenceur automatique Applied Biosystems 3130 Genetic Analyzer. Les séquences obtenues ont été assemblées (ChromasPro 1.7.7, Technelysium Pty Ltd, Tewantin, Australia), puis éditées par BioEdit sequence alignment Editor v.7.2.5 (Hall 1999) et comparées avec celles disponibles dans GenBank par NCBI BLAST (<http://blast.ncbi.nlm.nih.gov/blast.cgi>). Les séquences du 16S rDNA des spécimens étudiés ont été alignées avec le programme CLUSTAL W intégré au BioEdit v 7.2.5 software (<http://en.bio-soft.net/format/BioEdit.html>), puis corrigées manuellement pour préserver les motifs conservés. Il y avait un total de 485 positions dans l'ensemble de données final. Les inférences phylogénétiques ont été obtenues à partir d'une analyse phylogénétique ML (Maximum Likelihood) avec le modèle de substitution GTR+I+G et d'une inférence bayésienne (BI) proposés par le logiciel TOPALi 2.5 (Biomathematics and Statistics Scotland). Les modèles de substitution et les arbres phylogénétiques ML ont été obtenus en utilisant le logiciel TOPALi 2.5.

RÉSULTATS ET DISCUSSION

Analyse génétique

Toutes les séquences obtenues ont été déposées dans GenBank ([tableau 1](#)). Notre jeu de données comprend 40 séquences issues de nos spécimens et 37 séquences de GenBank. Une seule espèce (*P. battersbyi*) n'est pas représentée sur les 22 espèces actuellement reconnues dans le genre *Philothamnus*. Les 485 positions de notre jeu de données ont les caractéristiques suivantes : taux d'hétérogénéité 0,348 et proportion de sites invariants 0,431. Tous les sites de la portion utilisée du gène 16S sont considérés comme informatifs. Les deux arbres phylogénétiques ML et BI ont montré une topologie similaire et seul l'arbre ML est présenté ici ([Fig. 1](#)). Plusieurs taxons sont clairement polyphylétiques, avec en premier lieu *P. semivariegatus*, ainsi que précédemment montré par Engelbrecht *et al.* (2019). Outre les quatre lignées présentes en Afrique au sud de l'équateur précédemment mises en évidence par ces auteurs, dont une pour la province du Cap en Afrique du Sud qui est la localité-type, une cinquième lignée est présente en Afrique de l'Ouest. Elle est suffisamment distincte génétiquement des autres lignées du complexe *P. semivariegatus* pour permettre de rétablir *P. smithii* Bocage, 1882, dont la localité-type est la Guinée-Bissau, en tant qu'espèce

Tableau 1 – Liste des spécimens de l'étude moléculaire et numéros GenBank (nouvelles séquences de notre étude).

Table 1 – List of specimens of the molecular study and GenBank numbers (new sequences of our study).

Espèce	N° de collection	Pays	Localité	Genbank
<i>P. angolensis</i>	IRD TR.4587	Cameroun	Ndop	OK327040
<i>P. angolensis</i>	IRD TR.4588	Cameroun	Bamessi	OK327041
<i>P. bellii</i>	IRD 2292.G	Guinée	Païa	OK327033
<i>P. bellii</i>	IRD 2258.G	Guinée	Païa	OK327026
<i>P. bequaerti</i>	IRD 1972.N	Tchad	Moïssala	OK327043
<i>P. bocagii</i>	IRD TR.4662	R.D. Congo	Bwalia	OK327061
<i>P. brunneus sp. nov.</i>	IRD 2176.G	Guinée	Topapa	OK327029
<i>P. brunneus sp. nov.</i>	IRD 2252.G	Guinée	Sérissou	OK327030
<i>P. dorsalis</i>	IRD TR.4723	R.D. Congo	Muanda	OK327060
<i>P. dorsalis</i>	IRD TR.4645	Congo	Dolisie	OK327045
<i>P. heterodermus</i>	IRD 2163.G	Guinée	Païa	OK327028
<i>P. heterodermus</i>	IRD 2285.G	Guinée	Sérissou	OK327027
<i>P. heterodermus</i>	IRD 2141.G	Guinée	Avilissou	OK327032
<i>P. heterodermus</i>	IRD 2120.G	Guinée	Yosso	OK327031
<i>P. heterodermus</i>	IRD CI.205	Côte d'Ivoire	Drékro	OK327049
<i>P. heterodermus</i>	IRD LC.9836X	Gabon	Libreville	OK327050
<i>P. heterodermus</i>	IRD TR.4623	Cameroun	Ekali	OK327044
<i>P. heterodermus</i>	IRD GH.2	Bénin	Zinvié	OK327065
<i>P. heterodermus</i>	IRD 72.T	Togo	Sodo-Zion	OK327034
<i>P. heterolepidotus</i>	IRD 5035.G	Guinée	Nzérékoré	OK327039
<i>P. hughesi</i>	IRD TR.4733	Congo	Dolisie	OK327052
<i>P. hughesi</i>	IRD LC.9819X	Congo	Mindouli	OK327051
<i>P. hughesi</i>	IRD TR.4724	R.D. Congo	Luki	OK327059
<i>P. hughesi</i>	IRD LC.9817X	Gabon	Moanda	OK327042
<i>P. hughesi</i>	IRD SDC.8815	R.D. Congo	Luki	OK327047
<i>P. irregularis</i>	IRD 2003.N	Tchad	Baïbokoum	OK327058
<i>P. irregularis</i>	IRD 2098.N	Tchad	Baïbokoum	OK327055
<i>P. irregularis</i>	IRD 2556.N	Tchad	Zamagouin	OK327056
<i>P. irregularis</i>	IRD 4788.G	Guinée	Sintiou	OK327035
<i>P. irregularis</i>	IRD CI.118	Côte d'Ivoire	Bohoussoukro	OK327048
<i>P. mayombensis sp. nov.</i>	IRD TR.4696	R.D. Congo	Luki	OK327046
<i>P. mayombensis sp. nov.</i>	IRD TR.4698	R.D. Congo	Luki	OK327062
<i>P. mayombensis sp. nov.</i>	IRD LC.9805X	Congo	Dolisie	OK327053
<i>P. mayombensis sp. nov.</i>	IRD TR.4732	Congo	Dimonika	OK327063
<i>P. nitidus</i>	IRD 5036.G	Guinée	Diécké	OK327038
<i>P. smithii</i>	IRD 2298.N	Tchad	Baïbokoum	OK327057
<i>P. smithii</i>	IRD 2707.N	Tchad	Moïssala	OK327054
<i>P. smithii</i>	IRD TR.4169	Sénégal	Médina	OK327037
<i>P. smithii</i>	IRD GH.1	Bénin	Zinvié	OK327064
<i>P. smithii</i>	IRD T.81	Togo	Woumé	OK327036

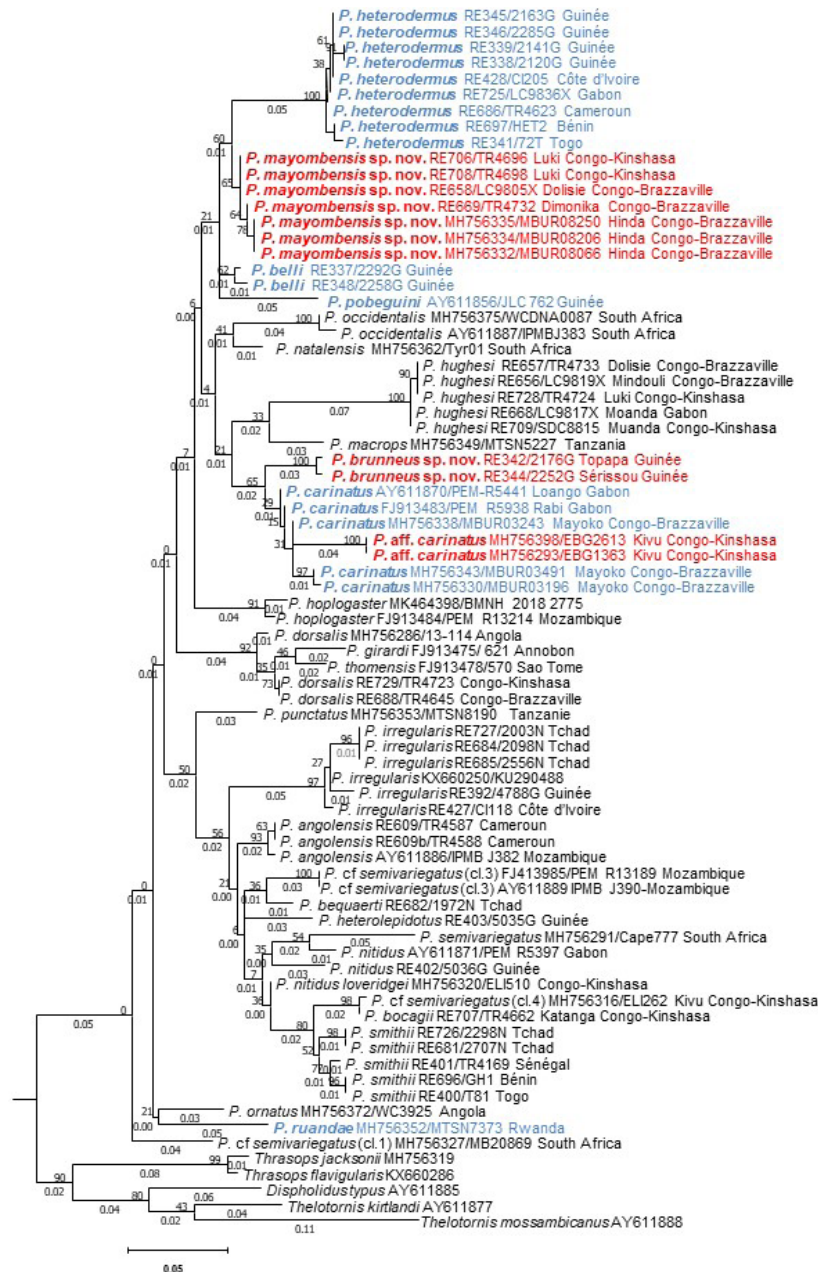


Figure 1 – Arbre phylogénétique mettant en évidence les positions des différentes espèces de *Philothamnus*. Les séquences de la portion du gène 16S mitochondrial de toutes les espèces de *Philothamnus* disponibles dans les bases de données génétiques ouvertes et les séquences obtenues au cours de la présente étude ont été alignées par l'utilisation de CLUSTALW (logiciel Bioedit), et les inférences phylogénétiques ont été obtenues à partir d'une analyse phylogénétique ML (Maximum Likelihood) avec le modèle de substitution GTR+I+G proposé par le logiciel Topali. Il y avait un total de 485 positions dans l'ensemble de données final. Les nombres aux nœuds sont les valeurs de bootstrap obtenues en répétant l'analyse 100 fois pour générer un arbre de consensus majoritaire. La barre d'échelle indique une divergence de séquence de nucléotides de 5 % ; de plus, la longueur des branches est indiquée sur l'arbre. Les numéros d'accès à GenBank sont indiqués pour les séquences utilisées pour l'analyse phylogénétique. Les deux espèces nouvelles et une espèce non décrite du groupe *P. heterodermus* sont en rouge, les autres espèces de ce groupe sont en bleu.

Figure 1 – Phylogenetic tree showing the positions of the different species of *Philothamnus*. The sequences of the partial mitochondrial 16S rRNA gene of all *Philothamnus* species available in open genetic databases and the sequences obtained during the present study were aligned through the use of CLUSTALW (Bioedit software), and phylogenetic inferences were obtained by ML (Maximum Likelihood) phylogenetic analysis with the GTR + I + G substitution model proposed by the Topali software. There were a total of 485 positions in the final data set. The node numbers are the bootstrap values obtained by repeating the analysis 100 times to generate a consensus tree. Scale bar indicates 5% nucleotide sequence divergence; in addition, the length of the branches is indicated on the tree. GenBank accession numbers are shown for sequences used for phylogenetic analysis. The two new species and one undescribed species of the *P. heterodermus* group are in red, the other species of this group are in blue.

à part entière (Fig. 2), ainsi que précédemment proposé (Trape & Baldé 2014). Pour la lignée répartie en Afrique centrale au sud du bloc forestier congolais (Fig. 3), il existe aussi un nom disponible : *P. bocagii* Günther, 1888, dont le type provient d'Angola. Le complexe *P. semivariiegatus* est caractérisé par des sous-caudales fortement carénées, une anale divisée et un nombre élevé de ventrales (187-210 ventrales et tête bleutée pour *P. smithii* et 170-209 ventrales pour l'ensemble des autres populations du complexe) (Hughes 1985, Trape & Mané 2006).

Après le complexe *P. semivariiegatus*, c'est dans le groupe des espèces à cloacale simple (groupe *P. heterodermus*), où seuls *P. heterodermus* (habituellement 15 rangs d'écailles dorsales à mi-corps et ventrales peu nombreuses), *P. ruandae* (15 rangs d'écailles dorsales à mi-corps et ventrales nombreuses) et *P. carinatus* (13 rangs d'écailles dorsales à mi-corps) étaient connus jusqu'au rétablissement de *P. bellii* et de *P. pobeguini*, que la diversité cryptique est la plus grande, avec un total de huit lignées, dont trois cryptiques. Ces trois lignées cryptiques sont indiquées en rouge sur la Fig. 1, tandis que les cinq autres lignées du groupe *P. heterodermus*, qui toutes correspondent à des espèces déjà connues, sont indiquées en bleu sur la Fig. 1.

En Afrique de l'Ouest, quatre lignées sont représentées dans le groupe *P. heterodermus*. Outre *P. bellii* et *P. pobeguini*, qui sont deux espèces bien individualisées morphologiquement (Trape & Baldé 2014), ainsi que génétiquement comme le montre la Fig. 1, on trouve une lignée pour *P. heterodermus* qui est représentée par des spécimens de Guinée, de Côte d'Ivoire, du Togo et du Bénin. Ces spécimens sont génétiquement quasi identiques à ceux du Cameroun et du Gabon en forêt d'Afrique centrale d'où provient le type de *P. heterodermus* (« Gaboon country »). En revanche, nos spécimens de forêt de Guinée à 13 rangs d'écailles dorsales à mi-corps, que nous avons précédemment attribués à *P. carinatus* (Trape & Baldé 2014), constituent une lignée nettement distincte génétiquement des deux lignées de *P. carinatus* des forêts d'Afrique centrale avec seulement 92 % et 96 % de similitude pour le gène 16S. Ils appartiennent à une espèce nouvelle qui est décrite plus loin dans cet article.

En Afrique centrale, cinq lignées sont représentées dans le groupe *P. heterodermus* (Fig. 1). Outre trois lignées correspondant respectivement à *P. heterodermus*, *P. carinatus* et *P. ruandae*, deux autres lignées sont présentes, l'une chez des spécimens à 13 rangs d'écailles à mi-corps de l'est du Congo-Kinshasa jusqu'à présent rattachés à

P. carinatus (spécimens référencés « *P. aff. carinatus* Kivu » dans la Fig. 1), l'autre chez des spécimens du Mayombe (ouest du Congo-Brazzaville et du Congo-Kinshasa) à 15 rangs d'écailles à mi-corps précédemment rattachés à *P. heterodermus*. Ils constituent deux espèces nouvelles, respectivement éloignées génétiquement de *P. carinatus* pour la première (96 % de similitude) et de *P. heterodermus* pour la seconde (94 % de similitude). L'espèce nouvelle du Mayombe est décrite plus loin dans ce travail, tandis que celle du Kivu sera décrite par ailleurs (Greenbaum *et al.*, en préparation).



Figure 2 – *Philothamnus smithii*. Spécimen de Kindia (Guinée). Noter la couleur bleutée de la tête qui permet de distinguer *P. smithii* des autres espèces du complexe *P. semivariiegatus*. Photo : J.-F. Trape.

Figure 2 – *Philothamnus smithii*. Specimen from Kindia (Guinea). Note the bluish colour of the head which allows distinction from *P. smithii* from the other species of the *P. semivariiegatus* species complex. Picture: J.-F. Trape.



Figure 3 – *Philothamnus bocagii*. Spécimen de Bwalia (Katanga, République démocratique du Congo). Photo : J.-F. Trape.

Figure 3 – *Philothamnus smithii*. Specimen from Bwalia (Katanga, Democratic Republic of the Congo). Picture: J.-F. Trape.

Étude systématique

Philothamnus brunneus Trape, Hughes & Mediannikov sp. nov.

Philothamne brun, Brown Bush Snake

Philothamnus heterodermus carinatus (non *Philothamnus carinatus* Andersson) Loveridge 1958 (pro parte), Villiers 1975.

Philothamnus carinatus (non *Philothamnus carinatus* Andersson) Hughes 1995 (pro parte), Villiers & Condamin 2005, Chippaux 2006 (pro parte), Trape & Baldé 2014, Chippaux & Jackson 2019 (pro parte).

ZooBank

urn:lsid:zoobank.org:act:8EA34EAE-3817-4B67-8C6F-44A74E552BB4

GenBank

OK327029; OK327030

Holotype

MNHN 2021.0096 (anciennement IRD 2204.G), collecté le 6 mars 2006 à Sérissou en Guinée (08°02'N, 09°05'W, altitude 473 m) par un villageois qui l'a remis quelques heures plus tard à l'un des auteurs (JFT) (Fig 4).

Paratypes

Onze spécimens de Guinée : MNHN 2021.0097 (anciennement IRD 2605.G), MNHN 2021.0098 (anciennement IRD 4159.G), MNHN 2021.0099 (anciennement IRD 4179.G), MNHN 2021.0100 (anciennement IRD 4212.G), MNHN 2021.0101 (anciennement IRD 4695.G), MNHN 2021.0102 (anciennement IRD 4718.G), IRD 2639.G et IRD 4176.G de Ballassou (08°23'N, 09°18'W, 726 m), MNHN 2021.0103 (anciennement IRD 3707.G) de Oueye (08°02'N, 08°57'W, 462 m), IRD 2176.G de Topapa (07°21'N, 08°54'W, 338 m), IRD 2252.G de Sérissou. Tous ont été collectés par des villageois entre 2006 et 2009 et remis à l'un des auteurs (JFT) quelques heures (IRD 2176.G et 2252.G) ou plusieurs mois après avoir été collectés, ces derniers conservés dans du formol.

Autres spécimens examinés

Liberia : USNM 24196 et 24233 de Mt Coffee, IRD TR. 2716 de Gbolué; **Guinée** : MNHN 1943.94 de Nion, IFAN 53.8.53 de Gouéla; **Sierra Leone** : YPM F4452; **Ghana** : collection personnelle de B. Hughes : BH 17 de Cape Coast et BH 36 de Tafo.



Figure 4 – *Philothamnus brunneus* sp. nov. Vue générale de l'holotype MNHN 2021.0096. Photo : J.-F. Trape.

Figure 4 – *Philothamnus brunneus* sp. nov. General view of the holotype MNHN 2021.0096. Picture: J.-F. Trape.

Diagnose

Une espèce du genre *Philothamnus* caractérisée par une écaille cloacale entière, 13 rangs d'écailles à mi-corps, les ventrales faiblement carénées au nombre de 149 à 158 chez les mâles et de 159 à 166 chez les femelles, les sous-caudales lisses au nombre de 79 à 89 chez les mâles et de 73 à 85 chez les femelles, 9 (4,5,6) supralabiales, 2 temporales antérieures (rarement une seule), deux temporales postérieures et de 37 à 43 dents maxillaires. *Philothamnus brunneus* sp. nov. diffère de toutes les autres espèces du genre *Philothamnus* par la combinaison de 13 rangées de dorsales à mi-corps et d'une cloacale simple, ceci à l'exception de *P. carinatus* d'Afrique centrale et de rares spécimens de *P. heterodermus* à 13 rangs d'écailles à mi-corps (mais ces derniers spécimens, contrairement à *Philothamnus brunneus* sp. nov., ont toujours 15 rangs d'écailles au lieu de 13 à une longueur de tête avant la mi-corps). *Philothamnus brunneus* sp. nov. diffère de *P. carinatus* d'Afrique centrale par une distance génétique de 4% à 8% pour le gène 16S, par une coloration dorsale habituellement brunâtre et sans barres dorsales sombres (dos vert ou olivâtre avec habituellement des barres dorsales sombres à l'avant du corps chez *P. carinatus* et chez *P. aff. carinatus*) et un nombre moyen de ventrales plus grand que chez *P. carinatus*.

Description de l'holotype

L'holotype MNHN 2021.0096 (anciennement IRD 2204.G), est une femelle qui mesure 585 mm de longueur totale dont 155 mm pour la queue. La largeur de la tête est de 7 mm, sa longueur de 15 mm. Le diamètre horizontal de l'œil est de 3,3 mm, celui vertical de 3,0 mm. La distance entre

l'extrémité antérieure du museau et l'œil est de 5,0 mm, celle entre le rebord de la lèvre et l'œil est de 1,0 mm. Elle possède une rostrale qui est apparente en vue dorsale de la tête, deux internasales, deux préfrontales un peu plus grandes que les internasales, une frontale de 4,0 mm de long et de 3,1 mm de large et deux grandes pariétales. La nasale est entièrement divisée avec une large ouverture de la narine, la loréale est deux fois plus longue que large. Il existe une préoculaire, deux postoculaires, neuf supralabiales dont la troisième, la quatrième et la cinquième sont en contact avec l'œil. Il existe des deux côtés de la tête une temporale antérieure, une petite temporale annexe en position supérieure (anomalie de la deuxième temporale antérieure), et deux temporales postérieures partiellement fusionnées du côté gauche. Les infralabiales sont au nombre de 9 dont les cinq premières en contact avec les mentonnières antérieures.

Les écailles dorsales sont lisses, obliques et leur nombre est de 13 au milieu du corps. Les écailles ventrales sont légèrement carénées et leur nombre est de 160, dont une préventrale. La cloacale est entière. Les sous-caudales sont lisses et leur nombre est de 84.

Avant préservation le dessus de la tête, du corps et de la queue est brunâtre. Le rebord des écailles dorsales est souvent blanchâtre (parfois légèrement bleuté) ou noirâtre, en particulier dans la moitié antérieure du corps. Le côté de la tête est brunâtre, à l'exception d'une partie de la préoculaire et des supralabiales qui est claire (Fig. 5). La face ventrale est beige clair uniforme sur la majeure partie du corps et de la queue, et progressivement blanc jaunâtre vers l'avant du corps et surtout sous la tête (Fig. 6).



Figure 5 – *Philothamnus brunneus* sp. nov. Vue de la tête et de la région médio-dorsale de l'holotype MNHN 2021.0096. Photo : J.-F. Trape.

Figure 5 – *Philothamnus brunneus* sp. nov. View of the head and the mid-dorsal area of the holotype MNHN 2021.0096. Picture: J.-F. Trape.



Figure 6 – *Philothamnus brunneus* sp. nov. Vue ventrale de l'holotype MNHN 2021.0096. Photo : J.-F. Trape.

Figure 6 – *Philothamnus brunneus* sp. nov. Ventral view of the holotype MNHN 2021.0096. Picture: J.-F. Trape.

Variation

Il existe constamment une préoculaire, deux postoculaires et 9 (4,5,6) supralabiales. La formule temporale est habituellement 2+2, rarement 1+1 (des deux côtés de la tête chez IRD 4695.G) ou 2+3 (chez IRD 2176.G). Le nombre de ventrales varie de 149 à 158 chez les mâles ($n = 8$, moyenne = 152,4) et de 159 à 166 chez les femelles ($n = 11$, moyenne = 163,1 avec l'holotype). Le nombre de sous-caudales varie de 79 à 89 chez les mâles ($n = 7$, moyenne = 85,4) et de 73 à 85 chez les femelles ($n = 10$, moyenne = 81,1 avec l'holotype). Le nombre de dents maxillaires varie de 37 à 43 ($n = 19$ côtés, moyenne = 40,0), sans différence selon le sexe. La coloration des spécimens observés fraîchement tués (4 spécimens) était similaire à celle de l'holotype (Figs 7 & 8). Après conservation dans l'alcool la face dorsale de ces spécimens est brun foncé, la face ventrale est claire, l'extrémité du museau, la majeure partie des supralabiales et la gorge sont blanchâtres. Les autres spécimens, qui ont été fixés plusieurs mois dans le formol avant d'être conservés dans l'alcool, ont le dos gris foncé et la face ventrale à peine plus claire, tandis que l'extrémité du museau, la majeure partie des supralabiales et la gorge sont blanchâtres.

Dimensions

Le plus grand spécimen est un mâle de 664 mm de long, dont 180 mm pour la queue (BH 17). La plus grande femelle mesure 624 mm de long, dont 150 mm pour la queue (IRD 2176.G).

Étymologie

Le nom est dérivé de la coloration dorsale brunâtre des spécimens que nous avons observés fraîchement tués.



Figure 7 – *Philothamnus brunneus* sp. nov. Vue générale d'un spécimen juvénile du Liberia (IRD TR. 2716 de Gbolué). Photo : J.-F. Trape.

Figure 7 – *Philothamnus brunneus* sp. nov. General view of a juvenile specimen from Liberia (IRD TR. 2716 from Gbolué). Picture: J.-F. Trape.



Figure 8 – *Philothamnus brunneus* sp. nov. Vue latérale de la tête et de l'avant du corps d'un spécimen juvénile du Liberia (IRD TR. 2716 de Gbolué). Photo : J.-F. Trape.

Figure 8 – *Philothamnus brunneus* sp. nov. Lateral view of the head and anterior part of the body of a juvenile specimen from Liberia (IRD TR. 2716 from Gbolué). Picture: J.-F. Trape.

Remarques

L'existence au Ghana de spécimens à 15 rangs d'écaillés à mi-corps attribuables à *P. carinatus* (= *P. brunneus* sp. nov.) a été mentionnée par Hughes (1985). Un réexamen de ces spécimens infirme cette hypothèse, aucun ne possédant le nombre élevé de dents maxillaires (37 à 43) qui est caractéristique du complexe *C. carinatus*. En revanche, certains spécimens de *P. heterodermus* ont bien 13 rangs d'écaillés à mi-corps, la transition de 15 à 13 rangs d'écaillés intervenant parfois juste avant la mi-corps.

Contenus stomacaux

Cinq spécimens dont l'holotype avaient ingurgité

un amphibien anoure.

Répartition et habitat

Philothamnus brunneus sp. nov. est actuellement connu avec certitude de Guinée, du Liberia, de Sierra Leone et du Ghana dans des zones de forêt dense guinéenne. Cette espèce semble absente ou très rare dans les zones où la forêt dense a été remplacée par des plantations, ceci contrairement à *P. heterodermus* et à *P. bellii*, les deux autres espèces forestières du groupe *P. heterodermus* rencontrées en Afrique de l'Ouest, qui restent communes dans les plantations après déforestation. *Philothamnus brunneus* sp. nov. est aussi très probablement présent en Côte d'Ivoire dans les régions où la forêt dense originelle a été préservée, notamment dans le parc national de Taï, mais l'existence dans ce pays ainsi qu'au Togo de spécimens de *P. heterodermus* à 13 rangs d'écaillés à mi-corps rend nécessaire la vérification des rares mentions de la littérature. Au Nigeria, où des spécimens à 13 et à 15 rangs d'écaillés à mi-corps sont connus, Dunger (1973) a décrit trois types de patrons de coloration correspondant respectivement à *P. heterodermus*, *P. bellii* et *P. carinatus*. Les spécimens à 13 rangs concernent une forêt proche de Lagos et les régions de forêt de l'extrême sud-est du pays contigües aux forêts du Cameroun et du Gabon où *P. carinatus* remplace *P. brunneus*.

Comparaison avec les autres espèces du complexe *P. carinatus*

Le [tableau 2](#) compare les nombres de ventrales et de sous-caudales de *Philothamnus brunneus* sp. nov., avec ceux de *P. carinatus* (populations de l'ouest de l'Afrique centrale, toutes présumées conspécifiques de *P. carinatus* dont la localité-type est Mapanja (4°07'N, 09°07'E) dans le sud-est du Cameroun), et de *P. aff. carinatus* du nord-est du Congo-Kinshasa dont l'étude génétique a montré une distance génétique importante avec *P. carinatus* d'une part (4 %), *P. brunneus* sp. nov. d'autre part (8 %) (voir [Fig. 1](#) et Engelbrecht et al. 2019). *P. brunneus* sp. nov. présente en moyenne davantage de ventrales dans les deux sexes que *P. carinatus* (152,8 vs 148,2 chez les mâles, 163,3 vs 157,1 chez les femelles), mais un nombre similaire chez les mâles et proche chez les femelles de *P. aff. carinatus* du nord-est du Congo-Kinshasa (mâles : 152,2, femelles : 160,4) bien que les distances tant génétiques (8 % de différence) que géographiques soient les plus grandes entre ces deux espèces. Il n'y a pas de différences entre ces trois espèces dans le nombre de sous-caudales ([tableau 2](#)), ni dans le nombre de dents maxillaires,

toujours compris entre 37 et 44. Le patron de coloration dorsale le plus fréquent est en revanche distinct entre *P. brunneus* sp. nov. d'une part (pas de bandes transverses dorsales sombres), et *P. carinatus* et *P. aff. carinatus* d'autre part (présence

de bandes transverses sombres, voir Fig. 9 pour *P. carinatus* et illustrations dans Spawls *et al.* 2018 et Chippaux & Jackson 2019 pour *P. aff. carinatus*).

Tableau 2 – Comparaison du nombre de ventrales et de sous-caudales en fonction du sexe chez *Philothamnus brunneus* sp. nov. et les deux autres espèces du complexe *Philothamnus carinatus*.

Table 2 – Comparison of the number of ventrals and subcaudals according to sex in *Philothamnus brunneus* sp. nov. and the two other species of the *Philothamnus carinatus* species complex.

Espèce	Ventrals*		Sous-caudales	
	♂	♀	♂	♀
<i>P. brunneus</i> sp. nov.	149-158 (8) (152,8 ± 2,8)	159-166 (11) (163,3 ± 2,6)	79-89 (7) (85,4,0 ± 3,2)	73-85 (10) (81,1 ± 4,4)
<i>P. carinatus</i> **	139-159 (46) (148,2 ± 4,6)	145-166 (58) (157,1 ± 4,6)	75-96 (34) (85,5 ± 5,3)	70-88 (40) (79,8 ± 4,6)
<i>P. aff. carinatus</i> ***	145-157 (71) (152,2 ± 2,6)	150-168 (59) (160,4 ± 3,9)	77-92 (58) (85,1 ± 2,6)	72-97° (49) (80,2 ± 4,3)

* Les données entre parenthèses correspondent à l'effectif étudié, la moyenne et l'écart-type.

** Cameroun, Gabon, Guinée équatoriale (Rio Muni), Congo-Brazzaville, Cabinda.

*** Congo-Kinshasa au nord de l'équateur et à l'est de 23°E.

° Deuxième maximum : 88.



Figure 9 – *Philothamnus carinatus*. Vue générale d'un spécimen de Bali Ngemba au Cameroun. Photo : M. LeBreton.

Figure 9 – *Philothamnus carinatus*. General view of a specimen from Bali Ngemba, Cameroon. Photo: M. LeBreton.

***Philothamnus mayombensis* Trape, Collet,
Hughes & Mediannikov sp. nov.**

Philothamne du Mayombe, Mayombe Bush Snake
(Fig. 8)

Philothamnus heterodermus heterodermus (non *Philothamnus heterodermus* Hallowell) Loveridge 1951, 1958 (pro parte), de Witte 1962 (pro parte).
Philothamnus heterodermus (non *Philothamnus heterodermus* Hallowell) Hughes 1985 (pro parte), Trape 1985, Trape & Roux-Estève 1995 (pro parte), Chippaux 2006 (pro parte), Chippaux & Jackson 2019 (pro parte).

ZooBank

urn:lsid:zoobank.org:act:CoB1A10F-B396-4708-8445-5D9E38A6DAF2

GenBank

OK327046, OK327062

Holotype

MNHN 2021.0104 (anciennement IRD TR.4696), collecté à Luki dans le Mayombe en République Démocratique du Congo (05°39'S, 10°03'E, altitude 160 m) par un villageois qui l'a remis à l'un des auteurs (MC).

Paratypes

Deux spécimens de Luki (République démocratique du Congo): MNHN 2021.0105 (anciennement IRD TR.4697), et MNHN 2021.0106 (anciennement IRD 4698) collectés par un villageois qui les ont remis à l'un des auteurs (MC).

Autres spécimens examinés

Congo-Brazzaville : Cinq spécimens du Mayombe : MNHN 1966.698 et 1987.1613 de Dimonika (04°13'S, 12°26'E, altitude 365 m), IRD TR.4732 de Dimonika, IRD LC.9819X de Dolisie (04°11'S, 12°39'E, altitude 325 m); **République démocratique du Congo :** Trente spécimens du Mayombe de diverses collections dont trois photographiés en vie en décembre 2019 et mai 2021 (Figs 10 - 12) : SDC PM.1-3 de Luki, MRAC 1910, 1914, 1915 et 2418 de Temvo (05°30'S, 13°00'E, altitude 260 m), MRAC 11424 de Lukula (05°23'S, 12°56'E, altitude 110 m), MRAC 1405, 2427 et 3088 de Gonda Sundi (04°46'S, 12°53'E, altitude 215 m), MRAC 645, 1374, 1375 et 1396 de Congo da Lemba (05°44'S, 13°44'E, altitude 322 m), MRAC 2435, 2442, 2443, 2530, 2563 et 2926 de Makaia N'Tete (05°33'S, 13°02'E, altitude 204 m), MRAC 101, 1408 et 1411 du Mayombe, sans localité précise, IRSNB 474b et 4748

de Banana (05°59'S, 12°23'E, altitude 3 m), IRSNB 474 de Lufu (05°41'S, 13°54'E), MCZ 42913 de Makaia N'Tete, MCZ 42914 de Temvo, Göteborg 3361 de Kibunzi (5°10'S, 15°53'E, altitude 385 m).



Figure 10 – *Philothamnus mayombensis* sp. nov. Vue générale du paratype SDC PM.1 en vie. Photo : J.-F. Trape.

Figure 10 – *Philothamnus mayombensis* sp. nov. General view of the paratype SDC PM.1 alive. Picture: J.-F. Trape.



Figure 11 – *Philothamnus mayombensis* sp. nov. Vue des paratypes SDC PM.1 et PM.2 en vie. Photo : J.-F. Trape.

Figure 11 – *Philothamnus mayombensis* sp. nov. View of the paratypes SDC PM.1 et PM.2 alive. Picture: J.-F. Trape.



Figure 12 – *Philothamnus mayombensis* sp. nov. Vue du paratype SDC PM.3 en vie. Photo : J.-F. Trape.

Figure 12 – *Philothamnus mayombensis* sp. nov. View of the paratype SDC PM.3 alive. Picture: J.-F. Trape.

Diagnose

Une espèce du genre *Philothamnus* caractérisée par une écaille cloacale entière, 15 rangs d'écailles à mi-corps, les ventrales faiblement carénées au nombre de 152 à 157 chez les mâles et de 155 à 162 chez les femelles, les sous-caudales lisses au nombre de 88 à 98 chez les mâles et de 79 à 90 chez les femelles, 9 (4,5,6) supralabiales, habituellement 2 temporales antérieures (rarement une seule) et deux temporales postérieures, de 31 à 36 dents maxillaires et une coloration dorsale brun-olivâtre avec des ponctuations bleutées et des barres transversales noirâtres à l'avant du corps. *Philothamnus mayombensis* sp. nov. diffère de toutes les autres espèces du genre *Philothamnus* par la combinaison de 15 rangées de dorsales à mi-corps et d'une anale simple, ceci à l'exception de (1) *P. bellii* d'Afrique de l'Ouest qui est caractérisé par une coloration dorsale noire jamais observée chez *P. mayombensis* sp. nov. et une distance génétique de 4 % pour le gène 16S, (2) de *P. pobeguini* d'Afrique de l'Ouest qui présente un nombre nettement inférieur de ventrales et de sous-caudales dans les deux sexes et seulement deux supralabiales en contact avec l'œil, (3) de *P. rwandae* du rift albertin qui présente un nombre nettement supérieur de ventrales dans les deux sexes, et (4) de *P. heterodermus* d'Afrique centrale et d'Afrique occidentale par une distance génétique de 7% pour le gène 16S, ainsi que par une coloration distincte, plus ou moins uniformément verte chez *P. heterodermus* et jamais brun-olivâtre avec des ponctuations bleutées et des barres transversales noirâtres à l'avant du corps comme chez *P. mayombensis* sp. nov.

Description de l'holotype

L'holotype MNHN 2021.0104 (anciennement IRD TR.4696), est un mâle qui mesure 563 mm de longueur totale dont 137 mm pour la queue, soit un rapport LT/LQ de 4,1 (Figs 13 et 14). La largeur de la tête est de 8,9 mm, sa longueur de 19 mm. Le diamètre horizontal de l'œil est de 4,0 mm, celui horizontal de 3,5 mm. La distance entre l'extrémité antérieure du museau et l'œil est de 5,2 mm, celle entre le rebord de la lèvre et l'œil est de 1,5 mm. Il possède une rostrale qui est apparente en vue dorsale de la tête, deux internasales, deux préfrontales un peu plus grandes que les internasales, une frontale de 5,1 mm de long et de 3,5 mm de large et deux grandes pariétales. La nasale est entièrement divisée avec une large ouverture de la narine, la loréale est deux fois plus longue que large. Il existe une préoculaire, deux postoculaires, neuf supralabiales dont la troisième, la quatrième et la cinquième sont



Figure 13 – *Philothamnus mayombensis* sp. nov. Vue dorsale de l'holotype MNHN 2021.104. Photo : J.-F. Trape.

Figure 13 – *Philothamnus mayombensis* sp. nov. Dorsal view of the holotype MNHN 2021.104. Picture: J.-F. Trape.



Figure 14 – *Philothamnus mayombensis* sp. nov. Vue ventrale de l'holotype MNHN 2021.104. Photo : J.-F. Trape.

Figure 14 – *Philothamnus mayombensis* sp. nov. Ventral view of the holotype MNHN 2021.104. Picture: J.-F. Trape.

en contact avec l'œil. Il existe deux temporales antérieures, deux temporales postérieures à gauche et une seule à droite, et une petite temporale annexe du côté gauche (division de la temporale antérieure supérieure) (Figs 15 & 16). Les infralabiales sont au nombre de 10 dont les cinq premières en contact avec les mentonnières antérieures.

Les écailles dorsales sont lisses, obliques, et leur nombre est de 15 au milieu du corps. Les écailles ventrales sont légèrement carénées et leur nombre est de 155, dont une préventrale. La cloacale est entière. Les sous-caudales sont lisses et leur nombre est de 79.

Après conservation dans l'alcool le dessus de la tête, du corps et de la queue est brun-bleuté foncé. On distingue des barres brun foncé à noirâtre sur la partie antérieure du dos. Le dessous de la tête est clair, le dessous du corps et de la queue à peine plus foncé.



Figure 15 – *Philothamnus mayombensis* sp. nov. Vue latérale gauche de la tête de l'holotype MNHN 2021.104. Photo : J.-F. Trape.

Figure 15 – *Philothamnus mayombensis* sp. nov. Left lateral view of the head of the holotype MNHN 2021.104. Picture: J.-F. Trape.



Figure 16 – *Philothamnus mayombensis* sp. nov. Vue latérale droite de la tête de l'holotype MNHN 2021.104. Photo : J.-F. Trape.

Figure 16 – *Philothamnus mayombensis* sp. nov. Right lateral view of the head of the holotype MNHN 2021.104. Picture: J.-F. Trape.

Variation

Il existe constamment une préoculaire, deux postoculaires et 9 (4,5,6) supralabiales. La formule temporale habituelle est 2+2, mais les anomalies sont fréquentes, avec des fusions ou des divisions de temporales antérieures ou postérieures. Le nombre de ventrales varie de 152 à 157 chez les mâles ($n = 12$, moyenne = 155,5 avec l'holotype) et de 155 à 162 chez les femelles ($n = 15$, moyenne = 158,3) (en incluant les préventrales, habituellement une seule préventrale) (tableau 3). Le nombre de sous-caudales varie de 88 à 98 chez les mâles ($n = 10$, moyenne = 93,1 avec l'holotype) et de 79 à 90 chez les femelles ($n = 14$, moyenne = 84,6). La queue représente de 36,5 % à 42,8 % de la longueur totale chez les mâles et de 33,8 % à 37,8 % chez les femelles. Le nombre de dents maxillaires varie de 30 à 36 ($n = 29$, moyenne

= 32,6), sans différence selon le sexe. La coloration des spécimens observés en vie ou fraîchement tués (7 spécimens) est remarquablement constante ainsi qu'illustrée par les trois spécimens photographiés en vie (Figs 10-12). Elle est avant tout caractérisée par des barres transverses sombres sur la partie antérieure du dos, une coloration de fond brun-olivâtre, de nombreuses ponctuations bleutées sur les écailles dorsales antérieures, et une coloration particulière de la tête, gris-rose à bronze, bien distincte de celle du cou (Fig. 17).



Figure 17 – *Philothamnus mayombensis* sp. nov. Vue de la tête du paratype SDC PM.1 en vie. Photo : J.-F. Trape.

Figure 17 – *Philothamnus mayombensis* sp. nov. View of the head of paratype SDC PM.1 alive. Picture: J.-F. Trape.

Dimensions

Le plus grand spécimen est une femelle de 762 mm de long, dont 204 mm pour la queue (MRAC 645). Le plus grand mâle mesure 735 mm de long, dont 200 mm pour la queue (IRSNB 4748).

Étymologie

Le nom est dérivé de la région d'origine de la série-type.

Répartition et habitat

Philothamnus mayombensis sp. nov. est actuellement connu avec certitude de la forêt de montagne du Mayombe en République démocratique du Congo et au Congo-Brazzaville. Cette espèce est aussi certainement présente dans la forêt du Mayombe au Cabinda (Angola). Des études complémentaires devront préciser si cette espèce est présente dans d'autres régions d'Afrique centrale.

Comparaison avec les autres espèces du groupe *P. heterodermus*

Le tableau 3 compare les nombres de ventrales et

Tableau 3 – Comparaison du nombre de ventrales et de sous-caudales en fonction du sexe chez *Philothamnus mayombensis* sp. nov. et les quatre autres espèces du groupe *Philothamnus heterodermus* présentant 15 rangs d'écaillés à mi-corps.

Table 3 – Comparison of the number of ventrals and subcaudals according to sex in *Philothamnus mayombensis* sp. nov. and the four other species of the *Philothamnus heterodermus* group with 15 rows of scales at midbody.

Espèce	Ventrals*		Sous-caudales	
	♂	♀	♂	♀
<i>P. mayombensis</i> sp. nov.	152-157 (12) (155,5 ± 1,3)	155-162 (15) (158,3 ± 1,8)	88-98 (10) (93,1 ± 3,2)	79-90 (14) (84,6 ± 3,3)
<i>P. heterodermus</i> **	147-160 (98) (152,4 ± 3,4)	150-167 (126) (156,4) ± 3,7	74-97 (72) (90,2 ± 4,7)	72-96 (95) (84,7 ± 3,8)
<i>P. bellii</i>	146-154 (11) (150,1 ± 2,5)	149-161 (34) (156,0 ± 3,2)	89-95 (8) (91,5 ± 2,1)	74-91 (30) (81,9 ± 4,3)
<i>P. pobeguini</i>	141-149 (13) (145,6 ± 2,8)	144-155 (8) (149,8 ± 2,5)	72-87 (13) (78,3 ± 3,9)	71-79 (7) (74,9 ± 2,5)
<i>P. ruandae</i>	164-172 (6) (168,5 ± 2,7)	170-181 (16) (176,1 ± 3,1)	95-102 (4) (98,8 ± 3,0)	84-93 (15) (87,1 ± 2,3)

* Les données entre parenthèses correspondent à l'effectif étudié, la moyenne et l'écart-type.

** Cameroun et Gabon.

de sous-caudales de *Philothamnus mayombensis* sp. nov., avec ceux de *P. heterodermus* (populations du Cameroun et du Gabon, toutes présumées conspécifiques de *P. heterodermus* dont la localité-type est "Gaboon country"), de *P. bellii* du bloc forestier ouest-africain, de *P. pobeguini* des savanes guinéennes ouest-africaines et de *P. ruandae* de la région du rift albertin. *P. mayombensis* sp. nov. présente beaucoup moins de ventrales dans les deux sexes que *P. ruandae* (152-157 vs 164-172 chez les mâles, 155-162 vs 170-181 chez les femelles, voir aussi Laurent 1956). *P. mayombensis* sp. nov. présente en moyenne davantage de ventrales dans les deux sexes que *P. bellii* (155,5 vs 150,1 chez les mâles, 158,3 vs 156,0 chez les femelles), une coloration bien distincte (le dos est noir chez *P. bellii*, voir Fig. 18) et une distance génétique de 4 % pour le gène 16S. *P. mayombensis* sp. nov. présente en moyenne davantage de ventrales dans les deux sexes que *P. pobeguini* (155,5 vs 145,6 chez les mâles, 158,3 vs 149,8 chez les femelles), davantage de sous-caudales dans les deux sexes (93,1 vs 78,3 chez les mâles, 84,6 vs 74,9 chez les femelles), trois supralabiales en contact avec l'œil au lieu de deux chez *P. pobeguini* et une distance génétique de 7 % pour le gène 16S. C'est de *P. heterodermus* que *P. mayombensis* sp. nov. est le plus proche. Le nombre



Figure 18 – *Philothamnus bellii*. Vue générale d'un spécimen de Koya (Guinée). Photo : J.-F. Trape.

Figure 18 – *Philothamnus bellii*. General view of a specimen from Koya (Guinea). Picture: J.-F. Trape.

moyen de ventrales dans les deux sexes et celui de sous-caudales chez les mâles sont légèrement supérieurs chez *P. mayombensis* sp. nov. mais les différences sont faibles (ventrales: 155,5 vs 152,4 chez les mâles, 158,3 vs 156,4 chez les femelles; sous-caudales: 93,1 vs 90,2 chez les mâles, 84,6 vs 84,7 chez les femelles). Le meilleur critère pour distinguer les deux espèces est le patron de coloration dorsale, brun-olivâtre avec des barres transversales sombres

à l'avant du corps chez *P. mayombensis* sp. nov., habituellement vert et sans bandes transversales sombres à l'avant du corps chez *P. heterodermus* (Fig. 19, voir aussi la description d'Hallowell 1857). La distance génétique entre *P. mayombensis* sp. nov. et *P. heterodermus* est de 7 % pour le gène 16S.



Figure 19 – *Philothamnus heterodermus*. Vue générale d'un spécimen d'Ekali (Cameroun). Photo : J.-F. Trape.

Figure 19 – *Philothamnus heterodermus*. General view of a specimen from Ekali (Cameroon). Picture: J.-F. Trape.

Clé de détermination des espèces du groupe *Philothamnus heterodermus*

Caractères communs : 13 ou 15 rangs d'écailles à mi-corps, cloacale entière, sous-caudales non carénées.

- 1a** 13 rangs d'écailles à mi-corps et à une longueur de tête avant la mi-corps. De 37 à 44 dents maxillaires.....2
1b 15 rangs d'écailles à mi-corps ou à une longueur de tête avant la mi-corps. De 30 à 38 dents maxillaires.....4

2a Dos brunâtre sans barres transversales sombres à l'avant du corps. De 149 à 158 ventrales chez les mâles et de 159 à 166 ventrales chez les femelles. Bloc forestier ouest-africain.....
.....*Philothamnus brunneus* sp. nov.

2b Dos brunâtre, vert ou olivâtre avec habituellement des barres transverses sombre à l'avant du corps. Afrique centrale.....3

3a De 139 à 159 ventrales chez les mâles (moyennes 148,2) et de 145 à 166 ventrales chez les femelles (moyenne 157,1). Ouest du bloc forestier congolais et sud du Nigéria.....
.....*Philothamnus carinatus*

3b De 145 à 157 ventrales chez les mâles

(moyennes 152,2) et de 150 à 168 ventrales chez les femelles (moyenne 160,4). Est du bloc forestier congolais.....*Philothamnus* aff. *carinatus*

4a De 164 à 172 ventrales chez les mâles et de 170 à 181 ventrales chez les femelles. Région du rift albertin.....*Philothamnus ruandae*

4b De 141 à 160 ventrales chez les mâles et de 144 à 167 ventrales chez les femelles.....5

6a Dessus de la tête, du corps et de la queue uniformément ou en majeure partie noir. Bloc forestier ouest-africain, présence dans le bloc forestier congolais à confirmer moléculairement.....*Philothamnus bellii*

6b Coloration différente.....7

7a Dessus de la tête, du corps et de la queue uniformément ou en majeure partie vert. Absence de barres transversales noirâtres ou brun foncé à l'avant du dos. Blocs forestiers et mosaïques forêt-savane d'Afrique occidentale et centrale.....
.....*Philothamnus heterodermus*

7b Dessus du corps et de la queue brun olivâtre. Présence de points bleutés et de barres noires ou brun foncé à l'avant du corps. Forêts du Mayombe, présence possible dans d'autres régions d'Afrique centrale.....*Philothamnus mayombensis* sp. nov.

Remerciements

Nous adressons nos vifs remerciements à Cellou Baldé qui a participé à toutes nos collectes en Guinée, à Georges Hédégbètan et à Nicolas Fuento qui nous ont fourni des tissus de spécimens du Bénin et à Laurent Chirio qui nous a remis plusieurs spécimens du Congo-Brazzaville et du Gabon. Nous sommes redevables à Hacène Medkour et à Meriem Louni pour leur précieuse aide technique concernant la partie moléculaire de ce travail. Nous remercions Nicolas Vidal et Jean-Philippe Chippaux pour leurs excellentes suggestions sur la version préliminaire du manuscrit.

BIBLIOGRAPHIE

- Bocage, J. V. Barboza du (1882) Notice sur les espèces du genre *Philothamnus* qui se trouvent au Muséum de Lisbonne. *Jornal de Ciências Mathemáticas, Physicas e Naturaes*, **9** : 1-19.
- Boulenger, G. A. (1894) *Catalogue of the snakes in the British Museum (Natural History)*. Trustees, British Museum (Natural History), London.
- Boundy, J. (2021) *Snakes of the world: a supplement*. Boca Raton, London, New York, CRC Press, 273 p.

- Chippaux, J.-P. (2006) *Les serpents d'Afrique occidentale et centrale*. Paris, IRD, 311 p.
- Chippaux, J.-P. & Jackson, K. (2019) *Snakes of Central and Western Africa*. Baltimore, John Hopkins University Press, 429 p.
- Dunger, G. T. (1973) The snakes of Nigeria. Part 4. The harmless green snakes of Nigeria. *Nigerian Field*, **38** : 158-180.
- Engelbrecht, H. M., Branch, W. R., Greenbaum, E., Alexander, G., Jackson, K., Burger, M., Conradie, W., Kusamba, C., Zassi-Boulou, A. G. & Tolley K. A. (2019) Diversifying into branches: species boundaries in African green and bush snakes, *Philothamnus* (Serpentes: Colubridae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **130** : 357-365.
- Gatesy, J. G., Amato, E. S., Vrba, G., Schaller, R. & DeSalle, R., 1997 – A cladistic analysis of mitochondrial ribosomal DNA from the Bovidae. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **7** : 303-319.
- Günther, A. (1863) On some species of Tree Snakes (*Ahaetulla*). *Annals and Magazine of Natural History*, **11** : 283-287.
- Günther, A. (1895) Notice on reptiles and batrachians collected in the eastern half of Tropical Africa. *Annals and Magazine of Natural History*, **15** : 523-529.
- Hall, T. A. (1999) BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. *Nucleic Acids Symposium Series*, **41** : 95-98.
- Hallowell, E. (1857) Notice of a collection of reptiles from the Gaboon Country, West Africa, recently presented to the Academy of Natural Sciences of Philadelphia, by Dr. Henry A. Ford. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, **1857** : 48-72.
- Hecht, G. (1929) Zur Kenntnis der Schlangengattung *Chlorophis* Hallow. *Zoologischer Anzeiger, Leipzig*, **81** : 329-335.
- Hughes, B. (1985) Progress on a taxonomic revision of the African green tree snakes (*Philothamnus* spp.). *Proceedings of an International Symposium on African Vertebrates*, Schuchmann K. L. (ed.), *Zoologisches Forschungsmuseum Alexander Koenig Bonn*, **1985** : 511-530.
- Jesus, J., Nagy, Z. T., Branch, W. R., Wink, M., Brehm, A. & Harris, D. J. (2009) Phylogenetic relationships of African Green Snakes (genera *Philothamnus* and *Hapsidophrys*) from São Tomé, Príncipe and Annobon Islands based on mtDNA sequences, and comments on their colonization and taxonomy. *Herpetological Journal*, **19** : 41-48.
- Laurent, R. F. (1956) Contribution à l'herpétologie des Grands Lacs de l'Afrique centrale. I. Généralités – II. Chéloniens – III. Ophidiens. *Annales du Musée Royal du Congo Belge (Sciences Zoologiques)*, **48** : 1-390.
- Loveridge, A. (1951) Synopsis of the African green snakes *Philothamnus* and *Chlorophis* with the description of a new form. *Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique*, **27** : 1-12.
- Loveridge, A. (1958) Revision of five African snake genera. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, **119** : 1-198.
- Meirte, D. (1992) Clés de détermination des serpents d'Afrique. *Annales du Musée Royal de l'Afrique Centrale, Sciences Zoologiques*, **267** : 1-152.
- Schmidt, K. P. (1923) Contribution to the herpetology of the Belgian Congo based on the collection of the American Museum Congo Expedition, 1909-1915. II. Snakes, with field notes by Herbert Lang & James P. Chapin. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **49** : 1-146.
- Spawls, S., Howell, K., Hinkel, H. & Menegon, M. (2018) *A field guide to East African reptiles*. London-New York, Bloomsbury, 624 p.
- Trape, J.-F. (1985) Les serpents de la région de Dimonika (Mayombe, République Populaire du Congo). *Revue de Zoologie Africaine*, **99** : 135-140.
- Trape, J.-F. & Baldé, C. (2014) A checklist of the snake fauna of Guinea, with taxonomic changes in the genera *Philothamnus* and *Dipsadoboa* (Colubridae) and a comparison with the snake fauna of some other West African countries. *Zootaxa*, **3900** : 301-338.
- Trape, J.-F. & Mané, Y. (2006) *Guide des serpents d'Afrique occidentale*. Savane et désert. Paris, IRD éditions, 226 p.
- Trape, J.-F. & Roux-Estève, R. (1995) Les serpents du Congo. Liste commentée et clé de détermination. *Journal of African Zoology*, **109** : 31-50.
- Uetz, P., Freed, P. & Hosek, J. (2021) The reptile database. <http://www.reptile-database.org>. Consulté en ligne le 25/10/2021.
- Villiers, A. & Condamin, M. (2005) *Les serpents de l'Ouest africain*. Dakar, IFAN, 4e éd., 205 p.
- Witte, G. F. de (1962) Genera des serpents du Congo et du Ruanda-Urundi. *Musée Royal de l'Afrique centrale, Tervuren, Sciences zoologiques*, **104** : 1-203.

Date de soumission : mardi 28 septembre 2021
Date d'acceptation : vendredi 24 décembre 2021
Date de publication : lundi 31 janvier 2022

Validation du nomen *Hemitriton asper* Dugès, 1852 (Amphibia, Urodela, Salamandridae)

Validation of the nomen *Hemitriton asper* Dugès, 1852 (Amphibia, Urodela, Salamandridae)

Thierry FRÉTEY⁽¹⁾ et Gilles POTTIER⁽²⁾

⁽¹⁾ Association RACINE, 5 allée des Cygnes, 35750 Saint-Maugan, France - fretey.thierry@wanadoo.fr - <https://orcid.org/0000-0001-5421-4563>

⁽²⁾ Nature en Occitanie (NEO) Comité local des Hautes-Pyrénées, 21 passage des Thermes, 65200 Bagnères-de-Bigorre, France - g.pottier@natureo.org

Auteur correspondant : Thierry FRÉTEY - fretey.thierry@wanadoo.fr

Article enregistré dans Zoobank sous le numéro : urn:lsid:zoobank.org:pub:07940CBF-DDB3-4BF3-Bo63-452947B9717C

Abstract – In 1847, Dufour proposed the nomen *Salamandra tuberculata*, a senior synonym of *Hemitriton asper*, for the taxon currently recognized as *Calotriton asper* (Dugès, 1852). In order to sustain stability, the predominant usage should be maintained. We present here the conditions required by article 23.9 of the International Code of Zoological Nomenclature for the reversal of precedence.

Récemment, en procédant à des recherches bibliographiques dans le cadre de la rédaction d'une monographie consacrée au *Calotriton* des Pyrénées *Calotriton asper* (Dugès, 1852), l'un de nous (G.P.) a découvert qu'il existait une description de l'espèce antérieure à toutes celles répertoriées jusqu'alors (Pottier *et al.* 2021). Cette description, manifestement passée inaperçue auprès de la communauté scientifique, a été publiée en deux étapes (sans proposition de binôme linnéen en 1821, puis avec proposition de binôme linnéen en 1847) par le naturaliste landais Jean-Marie « Léon » Dufour (Saint-Sever 1780–1865), un auteur bien connu des entomologistes et botanistes :

« Je retrouvai dans les ruisseaux d'Aiguallut une salamandre que l'année précédente j'avais observée dans le gave de Broussette en allant au Pic d'Ossau. Tout le corps de cette salamandre, sans en excepter la queue et les pattes, est couvert de tubercules conoïdes que termine une pointe particulière noire. Elle est d'un brun terreux uniforme en-dessus, tandis que le ventre a une couleur orangée obscure. Elle a quatre doigts aux pieds de devant, et cinq à ceux de derrière. Elle diffère de la Salamandre palmipède, dont elle a la grandeur, et, je crois

aussi, de la Salamandre de marais. » (Dufour 1821: 313–314).

Une vingtaine d'années plus tard (1847), il a repris cette description et a attribué un nomen (binôme linnéen) à l'animal en question :

« Dans les eaux du torrent, je découvris pour la première fois une espèce de Salamandre que j'ai retrouvée depuis dans d'autres torrents de la région froide et dont j'ai donné le signalement diagnostique, dans ma relation du voyage aux Maladettes. Cette salamandre qui appartient au genre Triton de Laurenti a la forme générale du corps de la Salamandre palmipède, mais elle en diffère comme espèce et je l'appellerai *Salamandra tuberculata*. Tout le corps, sans en excepter la queue et les pattes est couvert de tubercules conoïdes que termine une pointe particulière noire. Sa couleur est en-dessus d'un brun-olive uniforme et en-dessous d'un fauve orangé. Les bouts des doigts sont obtus et noirs. Les pattes antérieures ont quatre doigts et les postérieures cinq. La longueur du corps des adultes est de cinq pouces. » (Dufour 1847: 118–119, faisant donc référence à Dufour 1821)

Cette description de Dufour (1847), qui expose avec précision plusieurs caractères diagnostiques observables à l'œil nu chez le *Calotriton* des Pyrénées, s'avère donc être un synonyme plus ancien du nomen *Hemitriton asper* Dugès, 1852. Afin de maintenir la stabilité, comme le préconise le Code International de Nomenclature Zoologique dans son préambule (Anonyme 1999 : 128), et comme le nomen *Salamandra tuberculata* n'a jamais été cité depuis 1899, l'usage du nom *Hemitriton asper*

Dugès, 1852 pour ce taxon, actuellement connu sous le nomen de *Calotriton asper* (Dugès, 1852), doit être maintenu (Fig. 1).

L'invalidation d'un synonyme plus ancien ne peut se faire que par une action des "pleins pouvoirs" de la Commission Internationale de Nomenclature Zoologique, ou par des taxonomistes individuels, mais en respectant strictement les conditions et la procédure de l'article 23.9 sur « l'inversion de



Figure 1 – *Calotriton asper*, Vallée de l'Oussouet (Hautes-Pyrénées, France). Photo : Gilles Pottier.

Figure 1 – *Calotriton asper*, Oussouet Valley (Hautes-Pyrénées, France). Picture: Gilles Pottier.

préséance ». Nous avons vérifié que les conditions d'application de cet article étaient respectées :

[1] Le nomen *Salamandra tuberculata* Dufour, 1847 n'a jamais été employé comme valide après 1899 (article 23.9.1.1) et est donc rejeté comme léthakyronyme (Dubois et al. 2021) ou nomen oblitum (Anonyme 1999 : 246). [2] Le nomen *Hemitriton asper* Dugès, 1852 a été employé pour un taxon particulier, comme nom présumé valide [sous *Euproctus asper* (Dugès, 1852) ou *Calotriton asper* (Dugès, 1852)], dans au moins 25 ouvrages, publiés par au moins 10 auteurs au cours des 50 ans immédiatement précédents, et couvrant une période d'au moins 10 ans (article 23.9.1.2), et est donc validé comme mnémokyronyme (Dubois et al. 2021 : 383) ou nomen protectum (Anonyme 1999 :

246–247). Nous fournissons ci-dessous une liste de 25 titres publiés entre 1972 et 2021 mentionnant ce dernier nomen.

- [1] Alcher, M. (1975) L'Urodèle *Euproctus platycephalus* (Gravenhorst, 1829) : répartition géographique et exigences thermiques. *Vie et Milieu*, (C), **25** (1): 169–179.
- [2] Amat, F., Camarasa, S., Bosch, J. & Sanuy, D. (2018) Evidència de la davallada demogràfica en la població de tritó pirinenc (*Calotriton asper*) al llac de Perramó, Parc Natural de Posets - Maladeta (Benasc). *Butlletí de la Societat Catalana d'Herpetologia*, **26**: 13–18.
- [3] Bergerandi, I. & Arzos, M. J. (1991) *Euproctus asper* en Guipúzcoa. Munibe, (Ciencias

Naturales), **43**: 123.

[4] Castanet, J. & Guyétant, R. (1989) *Atlas de répartition des amphibiens et reptiles de France*. Paris (Société Herpétologique de France): 1-191.

[5] Clergue-Gazeau, M. (1987) L'Urodèle *Euproctus asper* (Dugès) dans les Pyrénées-orientales : répartition géographique et cycle sexuel à basse altitude. *Vie et Milieu*, **37** (2): 133-138.

[6] Clergue-Gazeau, M. & Beetschen, J.-C. (1966) Contribution à l'étude de la reproduction de l'Urodèle *Euproctus asper* (Dugès) dans les Pyrénées centrales et ariégeoises. *Annales de Limnologie*, **2** (1): 217-226.

[7] Duguet, R. & Melki, F. (ed.) (2003) *Les amphibiens de France, Belgique et Luxembourg*. Mèze (Biotope): 1-480.

[8] Frétey, J. (1975) *Guide des Reptiles et Batraciens de France*. Paris (Hatier): 1-240.

[9] García-París, M., Montori, A. & Herrero, P. (ed.) (2004) Amphibia Lissamphibia. *Fauna iberica*, **24**: 1-639.

[10] Gasc J.-P., Cabela A., Crnobrnja-Isailovic, J., Dolmen, D., Grossenbacher, K., Haffner, P., Lescure, J., Martens, H., Martínez Rica, J.-P., Maurin, H., Oliveira, M. E., Sofianidou, T. S., Veith, M. & Zuiderwijk, A. (ed.), *Atlas of amphibians and reptiles in Europe*. Paris (Societas Europaea Herpetologica & Muséum national d'Histoire naturelle): 494.

[11] Gasser, F. & Clergue-Gazeau, M. (1981) Les protéines sériques de l'Urodèle *Euproctus asper* Dugès. Éléments de différenciation génétique dans les Prépyrénées espagnoles. *Vie et Milieu*, **31** (3-4): 297-302.

[12] Geniez, P. & Cheylan, M. (2012) *Les amphibiens et les reptiles du Languedoc-Roussillon et régions limitrophes. Atlas biogéographique*. Mèze (Biotope) Paris (Muséum national d'Histoire naturelle): 1-448.

[13] Guillaume, O. (1999) Does the Pyrenean salamander *Euproctus asper* use chemical cues for sex identification and mating behaviour? *Behavioural Processes*, **46**: 57-62.

[14] Le Garff, B. (1991) *Les amphibiens et les reptiles dans leur milieu*. Paris (Bordas): 1-249.

[15] Lescure, J. & Massary, J.-C. de (ed.) (2012) *Atlas des Amphibiens et Reptiles de France*. Mèze (Biotope) & Paris (Muséum national d'Histoire naturelle): 1-272.

[16] Martinez-Silvestre, A., Trochet, A., Calvez, O., Poignet, M., Le Chevalier, H., Souchet, J., Darnet, E., Guillaume, O., Aubret, F., Bertrand, R., Mossol-Torres, M., Lucati, F., Tomàs, J., O'Brien,

D., Miró, A., Ventura, M., Barthe, L., Pottier, G., Marschang, R. E. & Bosch, J. (2020) Presence of the fungus *Batrachochytrium dendrobatidis*, but not *Batrachochytrium salamandrivorans*, in wild Pyrenean brook newts (*Calotriton asper*) in Spain and France. *Herpetological Review*.

41 (4): 738-743.

[17] Massary, J.-C. de, Bour, R., Cheylan, M., Crochet, P.-A., Dewynter, M., Geniez, P., Ineich, I., Ohler, A., Vidal, N. & Lescure, J. (2019) Nouvelle liste taxinomique de l'herpétofaune de la France métropolitaine. *Bulletin de la Société herpétologique de France*, **171**: 37-56.

[18] Miaud, C. & Guillaume, O. (2005) Variation in age, body size and growth among surface and cave-dwelling populations of the pyrenean newt, *Euproctus asper* (Amphibia; Urodela). *Herpetologica*, **61** (3): 241-249.

[19] Milà, B., Carranza, S., Guillaume, O. & Clobert, J. (2010) Marked genetic structuring and extreme dispersal limitation in the Pyrenean brook newt *Calotriton asper* (Amphibia: Salamandridae) revealed by genome-wide AFLP but not mtDNA. *Molecular Ecology*, **19**: 108-120.

[20] Montori, A. (1991) Alimentación de los adultos de *Euproctus asper* (Dugès, 1852) en la montaña media del Prepirineo catalán (España). *Revista española de Herpetología*, **5**: 23-36.

[21] Muratet, J. (2008) *Identifier les amphibiens de France métropolitaine*. Avignonnet- Lauragais (Association ECODIV): 1-291.

[22] Oromi, N., Amat, F., Sanuy, D. & Carranza, S. (2014) Life history trait differences between a lake and a stream-dwelling population of the Pyrenean brook newt (*Calotriton asper*). *Amphibia-Reptilia*, **35**: 53-62.

[23] Pleguezuelos, J. M. (ed.) Distribución y biogeografía de los anfibios y reptiles en España y Portugal. *Monografías de Herpetología*, **3**: 1-542.

[24] Raffaëlli, J. (2013) *Les Urodèles du monde*. Deuxième édition. Plumelec (Penclen Edition): 1-472.

[25] Speybroeck, J., Beukema, W., Bok, B., Van der Voort, J. & Velikov, I. (2016) *Field guide to the Amphibians and Reptiles of Britain and Europe*. London and New York (Bloomsbury Publishing Plc): 1-432.

Remerciements - Nous remercions Philippe Geniez pour ses commentaires et ses corrections.

BIBLIOGRAPHIE

Anonymous [International Commission on Zoological Nomenclature] (1999) *International code of zoological nomenclature*. 'Fourth edition'. London (International Trust for zoological Nomenclature): i-xxix + 1-306.

Dubois, A., Ohler, A. & Pyron, R. A. (2021) New concepts and methods for phylogenetic taxonomy and nomenclature in zoology, exemplified by a new ranked cladonomy of recent amphibians (Lissamphibia). *Megataxa*, **5** (1): 1-738.

Dufour, L. (1821) Lettres à M. Palassou, correspondant de l'Académie des Sciences, sur les excursions tentées vers les Montagnes Maudites des Pyrénées. In: Bory de Saint-Vincent, [J.-B.] & Dufour, L., *Voyage souterrain, ou description du plateau de Saint-Pierre de Maestricht et de ses vastes cryptes, suivi de la relation des nouveaux voyages entrepris dans les montagnes maudites*. Paris (Ponthieu): 284-378.

Dufour, L. (1847) Souvenirs et impressions de voyage sur des excursions pyrénéennes à Gavarnie, Héas, Pic du Midi, Montagnes maudites, Pic d'Ossau, Lac bleu, adressés à M. Massey. *Actes de la Société Linnéenne de Bordeaux*, **15**: 69-151.

Dugès, A. (1852) Recherches zoologiques sur les Urodèles de France. *Annales des Sciences naturelles*, (3, Zoologie), **17**: 253-272.

Pottier, G., Trochet, A., Dalibard, M., Laffaille, P., Guillaume, O., Baillat, B., Barbe, F., Berroneau, M., Bertrand, R., Calvez, O., Campredon, F., Delmas, C., Massary, J.-C de, Goudédranche, K., Lacaze, V., Lapierre, D., Le Roux, B., Martin, M., Muratet, J., Rollet, S. & Barthe, L. (2021) Systématique, biologie, écologie, répartition et statut de conservation du Calotriton des Pyrénées *Calotriton asper* (Dugès, 1852) (Amphibia, Urodela, Salamandridae) en France : vers un Plan National d'Actions. *Herp me !*, **3**: 1-124.

Date de soumission : vendredi 13 août 2021

Date d'acceptation : lundi 15 novembre 2021

Date de publication : lundi 31 janvier 2022

Observations de fuites arboricoles chez la Vipère aspic *Vipera a. aspis* (Linnaeus, 1758)

Observation of arboreal escape in asp vipers *Vipera a. aspis* (Linnaeus, 1758)

Thomas MARX⁽¹⁾

⁽¹⁾ 29 rue des jardins, 94550 Chevilly-Larue. apdlv94@gmx.fr

Abstract – Near the city of Arbonne-la-Forêt (France, Seine-et-Marne), among a total of 12 different vipers (*Vipera aspis*) observed, five escaped when I approach in trees at height between 70 and 190 cm. This behaviour was observed twice in two individuals. This unusual behaviour testifies to the behavioral adaptation capacity of the species. Such observations could be explained by the pressure exerted in this area by wild boars (*Sus scrofa*).

En thermorégulation sur son domaine, une vipère aspic se situe en général à proximité immédiate d'un refuge situé au sol. Elle s'y réfugiera instantanément si elle se sent observée par un prédateur potentiel (Saint Girons 1971, Kreimer 2007, obs. pers.).

Ce comportement sera observé même si le serpent est parfois situé dans des branches à quelques dizaines de centimètres du sol, afin d'éviter un sol humide ou froid (Saint Girons 1975, obs. pers.). Entre le 12 mai et le 11 octobre 2020, j'ai pu observer sept comportements de fuite arboricole adoptés par cinq vipères différentes se réfugiant à des hauteurs comprises entre 70 et 190 cm (Fig.1).

La zone prospectée (36 ha), près de la commune d'Arbonne-la-Forêt (77630), est constituée de pelouses calcicoles colonisées par l'aubépine (*Crataegus monogyna*) formant des bosquets en alliance avec le prunellier (*Prunus spinosa*), le troène (*Ligustrum vulgaris*) ou le chêne (*Quercus sp.*). Dans la première partie de la zone (partie A), les bosquets sont grands (300-1000 m²) et la végétation au sol est dense ; dans la seconde (partie B), les bosquets sont beaucoup plus petits (13-250 m²) et la végétation au sol est clairsemée. La zone est fortement soumise à la prédation du sanglier sur environ 80 % de sa surface (sol labouré sur 5 à 20 cm). Douze vipères aspic (cinq dans la partie A et sept dans la partie B), différenciées les unes des autres à l'aide de photographies et se trouvant en thermorégulation au sol, ont été observées au pied de ces bosquets lors de la fuite causée par mon approche. Les vipères ont été suivies (et filmées) autant que possible afin de voir où elles se réfugiaient. Cinq vipères observées dans la partie A



Figure 1 – *Vipera aspis*, mâle juvénile *Vipera aspis* grim pant sur le tronc d'un chêne. Photo : Thomas Marx.

Figure 1 – *Vipera aspis* juvenile male climbing on the trunk of an oak. Picture: Thomas Marx.

ont toutes fui au sol dans la végétation et sur les sept vipères dérangées dans la partie B, cinq ont adopté la fuite arboricole. Une de ces vipères a adopté les deux types de fuite à des dates différentes (tableau 1). Ce comportement de fuite arboricole n'a jamais été décrit chez cette espèce. Sur ce site, il ne semble pourtant pas anecdotique ; deux observations ont été réalisées pour le même individu (B et D) ; et il a été adopté par des individus de différentes classes d'âge (un individu très jeune, G ; un subadulte, C et trois adultes A,B,D).

Les variations phénotypiques et comportementales

individuelles au sein d'une population ou celles d'une population au sein d'une espèce sont modelées par les contraintes imposées par l'environnement (Irschick *et al.* 2005). Les pressions de prédation influencent largement les mécanismes échappatoires (Brodie et Russell, 1998; O'Steen *et al.* 2002). Ici, l'omniprésence du sanglier peut expliquer l'originalité des comportements observés. La prolifération des sangliers affecte de façon importante les populations de serpents (Graitson *et al.* 2018, Ballouard *et al.* 2021). Ceci à travers un impact direct via la prédation et indirect via l'altération de l'habitat (Filippi et Luiselli

2002), Je pense donc être en face de l'expression d'une plasticité comportementale chez la vipère aspic lui permettant de s'adapter à l'évolution des conditions environnementales (peu de couverture végétale, petite taille des bosquets) et la pression de prédation du sanglier. Ces observations incitent à mener davantage d'investigations sur les interactions comportementales entre les serpents et leurs prédateurs.

Remerciements - Je remercie chaleureusement Jean-Pierre Baron, Philippe Golay, Xavier Bonnet, Eric Graitson, Guy Naulleau et Jean-Marie Ballouard pour leurs relectures, conseils et corrections.

Tableau 1 - Récapitulatif des comportements de fuite adoptés par les vipères (F=femelle ; M= Mâle ; ND= Non déterminé) dans la partie B (petits bosquets, végétation clairsemée).

Table 1 - Summary of escaping behaviors adopted by vipers (F=female ; M= Male ; ND= Not available) in part B (small spinney, scattered vegetation).

Date et heure de l'évènement	Vipère	Sexe	Tranche d'âge	Type de fuite	Distance parcourue au sol	Arbre	Hauteur maxi
12/05/20 16h04	A	F	Adulte	arboricole	2,60m	Aubépine	1,30m
12/05/20 16h04	B	F	Adulte	arboricole	2,30m	Aubépine	1,90m
15/05/20 15h25	B	F	Adulte	arboricole	0,00m	Aubépine	0,70m
20/05/20 19h18	C	M	subadulte	arboricole	2,50m	Aubépine	1,20m
03/07/20 12h53	D	M	Adulte	au sol sous une souche	5m	-	-
03/07/20 13h37	D	M	Adulte	au sol sous une souche	5m	-	-
10/07/20 11h48	E	F	Adulte	au sol	ND	-	-
10/07/20 11h48	F	F	Adulte	au sol sous une souche	5m	-	-
15/07/20 17h44	D	M	Adulte	au sol sous une souche	20cm	-	-
15/07/20 17h49	E	F	Adulte	au sol dans un terrier	20cm	-	-
29/07/20 08h05	D	M	Adulte	au sol	ND	-	-
14/08/20 11h42	D	M	Adulte	arboricole	15m	Troène et aubépine	1,60m
17/08/20 13h00	D	M	Adulte	arboricole	3,50m	Troène et aubépine	1,30m
24/08/20 16h57	G	M	Juvenile	arboricole	0,00m	Chêne	1,40m

BIBLIOGRAPHIE

Ballouard, J.-M., Kauffman, C., Besnard, A., Ausanneau, M., Amiguet, M., Billy, G., Caron, S., Fosseries, G., Ferrari, T., Mariani, V., et al. (2021) Recent Invaders in Small Mediterranean Islands: Wild Boars Impact Snakes in Port-Cros National Park. *Diversity*, **13** : 498.

Brodie, E.D., & Russell H.N. (1999) The consistency of individual differences in behaviour: temperature effects on antipredator behaviour in garter snakes. *Animal Behavior*, **57** : 445-451.

Filippi, E. & Luiselli, L. (2002) Negative effect of the wild boar (*Sus scrofa*) on the populations of snakes at a protected mountainous forest in central Italy. *Ecologia mediterranea*, **28**(1) : 93-98.

Graitson, E., Barbraud, C., & Bonnet, X. (2018) Catastrophic impact of wild boar: insufficient hunting pressure pushes snakes to the brinks. *Animal Conservation*, **22** : 165-176.

Irschick, D.J., Carlise, E., Elstrott, J., Ramos, M., Buckley, C., Vanhooydonck, B., Meyers, J. & Herrel, A. (2005) A comparison of habitat use, morphology, clinging performance and escape behaviour among two divergent green anole lizard (*Anolis carolinensis*) populations, *Biological Journal of the Linnean Society*. **85** : 223-234.

Kreimer, G. (2007) *The snakes of Europe*. Edition Chimaira, Frankfurt. 317p.

O'Steen, S., Cullum, A.J. & Bennett, A.F. (2002) Rapid evolution of escape ability in trinidadian guppies (*Poecilia reticulata*). *Evolution*. **56**(4) : 776-784.

Saint Girons, H. (1971) *Les vipères d'Europe occidentale*. In: Bellairs A. Les reptiles. Editions Rencontres Paris 767p.

Saint Girons, H. (1975) Observations préliminaires sur la thermorégulation des vipères d'Europe. *Vie et Milieu*, **15**(1) : 137-168.

Date de soumission : dimanche 25 avril 2021

Date d'acceptation : jeudi 9 septembre 2021

Date de publication : lundi 31 janvier 2022

Un nouveau record mondial de longévité pour un anoure en conditions naturelles

A new world record of longevity in an anuran under natural conditions

Dominique LANGLOIS⁽¹⁾, Hugo CAYUELA⁽²⁾

⁽¹⁾ Conservatoire d'espaces naturels de Franche-Comté, Réserve naturelle nationale du ravin de Valbois, 24 grande rue, 25330 Cléron, France

⁽²⁾ Department of Ecology and Evolution, University of Lausanne, 1015 Lausanne, Switzerland

Auteur correspondant : Hugo Cayuela - hugo.cayuela51@gmail.com

Abstract – Longevity is one of the most variable life history traits in the animal kingdom. Here, we report a new world record of longevity for anurans under natural conditions. In a free-ranging population of Yellow-bellied toads (*Bombina variegata*), using capture-recapture method over a 26-years period, we detected an individual with a minimum age of 28 years. We briefly discuss the implication of our findings for the study of aging in the wild.

La longévité constitue l'un des traits d'histoire de vie les plus variables du règne animal (voir la base de données AnAge, <https://genomics.senescence.info/species/index.html>). Chez les vertébrés, elle varie de 6 mois chez certains poissons cyprinodontes (Genade *et al.* 2005) à plus de 400 ans chez le requin du Groenland (*Somniosus microcephalus* ; Nielsen *et al.* 2016). La masse corporelle constitue un important déterminant de ces variations, les espèces les plus massives présentant les plus grandes longévités (Western & Ssemakula 1982, Gaillard *et al.* 1989). Une étude (Stark & Meiri 2018) a révélé que la relation positive entre la longévité et la masse corporelle est moins forte chez les amphibiens qu'elle ne l'est chez les oiseaux et les mammifères (Western & Ssemakula 1982, Gaillard *et al.* 1989). Bien que des biais techniques inhérents aux méthodes d'estimation de l'âge et de la survie puissent être en cause (Schmidt *et al.* 2007, Sinsch 2015), certaines espèces présentant simultanément une forte longévité et une petite masse corporelle contribuent manifestement à l'affaiblissement de la relation masse-longévité au sein du clade des amphibiens (Stark & Meiri 2018).

Le Sonneur à ventre jaune (*Bombina variegata*) est l'une des espèces d'anoures constituant une anomalie dans la relation masse-longévité décrite par Stark et Meiri (2018). Cette espèce, mesurant rarement plus de 50 mm et pesant moins de 10

grammes, présente une longévité maximale de 27 ans en captivité (Plytycz & Bigaj 1993). Par ailleurs, des données de capture-recapture collectées dans une population du nord de l'Italie (Di Cerbo *et al.* 2011) ont révélé une longévité de 23 ans, faisant du Sonneur à ventre jaune l'anoure le plus longévif en conditions naturelles (voir [tableau 1](#)). Dans cette note, nous rapportons un nouveau record de longévité obtenu dans une population de Sonneurs à ventre jaune de l'est de la France.

Cette observation a été réalisée au cours d'un suivi démographique par capture-recapture (autorisé par arrêté préfectoral) effectué dans la Réserve naturelle nationale (RNN) du ravin de Valbois (département du Doubs, région Bourgogne Franche-Comté) dont la population a été suivie en continue de 1996 à 2021. Les individus de cette population se reproduisent dans des ornières forestières ([Fig. 1A](#)). La gestion de la forêt de Valbois, qui est essentiellement privée et couvre 90% des 234 ha de la RNN (Langlois *et al.* 2016), repose sur une convention entre le principal propriétaire et le gestionnaire permettant la mise en place de mesures de préservation des habitats naturels et des espèces d'intérêt patrimonial. Dans les secteurs où la présence du Sonneur à ventre jaune est avérée (adret du ravin), une interdiction d'exploitation du bois est appliquée de février à septembre afin d'éviter tout risque de destruction de l'espèce. Notre suivi par capture-recapture repose sur un protocole communément utilisé chez

Tableau 1 – Listes des 12 espèces d'anoures autres que *Bombina variegata* présentant les longévités les plus importantes actuellement connues en conditions naturelles. Les données de longévité et de masse corporelle sont issues de la base de données de Stark et Meiri (2018) compilant des données de longévité en populations naturelles pour 257 espèces d'amphibiens.

Table 1 – List of the 12 anuran species other than *Bombina variegata* having the highest longevity currently known in the wild. Longevity and body mass data are from the database assembled by Stark et Meiri (2018), which includes longevity recorded in natural populations for 257 amphibian species.

Espèce	Famille	Longévité (années)	Masse corporelle (grammes)
<i>Spea intermontana</i>	Scaphiopodidae	20	13.608
<i>Epidalea calamita</i>	Bufonidae	17	20.629
<i>Pelobates fuscus</i>	Pelobatidae	16	9.138
<i>Pelobates syriacus</i>	Pelobatidae	16	37.601
<i>Anaxyrus canorus</i>	Bufonidae	15	18.08
<i>Pelobates cultripes</i>	Pelobatidae	15	33.191
<i>Pelophylax nigromaculatus</i>	Ranidae	15	27.269
<i>Philoria kundagungan</i>	Myobatrachidae	15	1.74
<i>Pseudepidalea viridis</i>	Bufonidae	15	38.514
<i>Rana aurora</i>	Ranidae	15	86.442
<i>Rhinella achalensis</i>	Bufonidae	15	24.577
<i>Philoria frosti</i>	Myobatrachidae	14.5	12.153

cette espèce (e.g., Astruc *et al.* 2014, Cayuela *et al.* 2016) : chaque année, plusieurs sessions de capture sont réalisées au cours desquelles la face ventrale des individus est photographiée afin d'assurer la reconnaissance individuelle. Le stade de vie (juvénile, subadulte et adulte) et le sexe sont aussi documentés.

Le record de longévité rapporté dans cette note concerne l'individu 1996_08 (Fig. 1B), un mâle qui a été capturé 21 fois entre 1996 et 2021. A sa première capture en 1996, l'individu était déjà sexuellement mature (i.e., présence de callosités nuptiales), ce qui indique qu'il avait déjà au moins 3 ans – la maturité sexuelle est généralement acquise après le troisième hivernage chez les mâles de cette espèce (Anholt *et al.* 1997, Cayuela *et al.* 2016). L'individu était donc logiquement âgé d'au moins 28 ans lors de sa dernière recapture en 2021.

Cette observation étend de 5 ans la longévité documentée chez le Sonneur à ventre jaune en conditions naturelles (précédemment 23 ans selon Di Cerbo *et al.* 2011). Cette nouvelle valeur de longévité est aussi légèrement supérieure à celle

observée en captivité (27 ans, Plytycz & Bigaj 1993). De plus, en se référant à la base de données assemblée par Stark & Meiri (2018), notre observation constitue un nouveau record de longévité pour un anoure en conditions naturelles (voir tableau 1).

A ce jour, les mécanismes conférant une telle longévité au Sonneur à ventre jaune malgré sa petite masse corporelle sont encore mal connus. Il est probable que certains peptides tels que la bombinine sécrétés par les glandes granulaires de cette espèce fournissent une protection chimique limitant le risque de prédation et l'activité microbienne (Simmaco *et al.* 1991, Marenah *et al.* 2004), ce qui pourrait réduire la mortalité adulte. De plus, il est possible que cette grande longévité résulte d'un schéma d'allocation énergétique favorisant la maintenance somatique au détriment de la reproduction. Un long temps de vie reproductif permettrait au Sonneur à ventre jaune de maximiser son succès reproducteur en multipliant les occasions de reproduction dans des pièces d'eau où le taux de métamorphose est faible et imprévisible (i.e., stratégie bet-hedging ; Buschmann 2002).

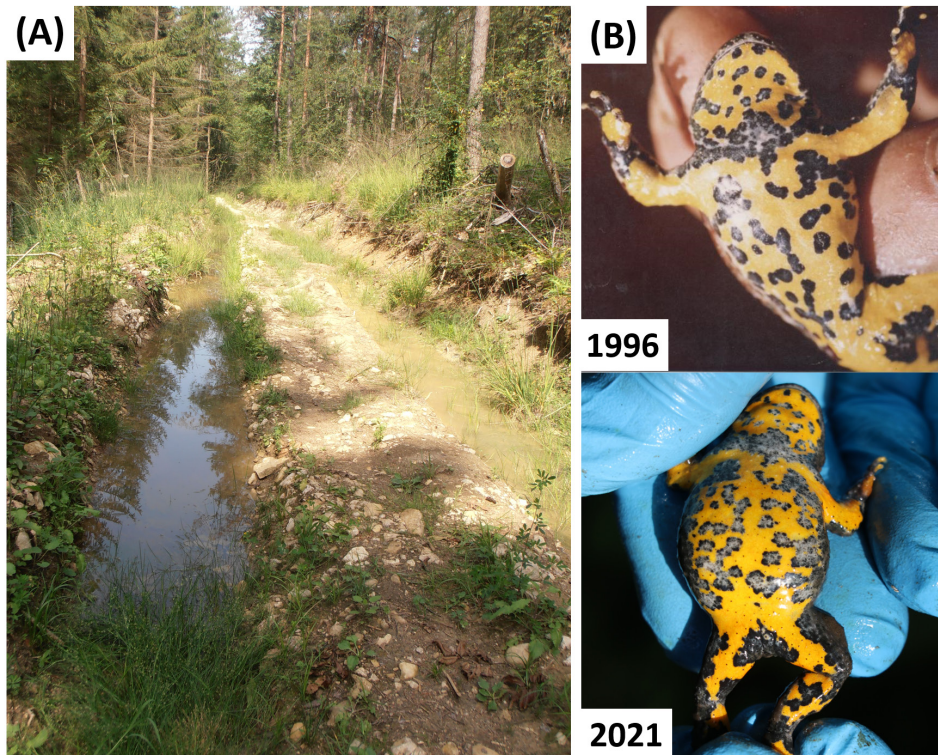


Figure 1 – Habitat de reproduction du Sonneur à ventre jaune (*Bombina variegata*) (A) dans la Réserve naturelle nationale du ravin de Valbois (département du Doubs, région Bourgogne Franche-Comté) et face ventrale de l'individu 1996_8 en 1996 et en 2021 (B).

Figure 1 – Breeding habitat of the yellow-bellied toad (*Bombina variegata*) (A) in the national natural reserve of ravin de Valbois (Doubs department, Bourgogne Franche-Comté region, France) and the belly pattern of the individual 1996_8 recorded in 1996 and 2021 (B).

Les conditions environnementales auxquelles sont exposées les populations de Sonneur à ventre jaune modulent l'expression de ce fort potentiel de longévité (Cayuela *et al.* 2016, 2018, 2020), conduisant à d'importantes variations interpopulationnelles du temps de vie (Hantzschmann *et al.* 2019). Ces variations sont notamment déterminées par les pratiques de gestion qui affectent fortement la mortalité des adultes (Cayuela *et al.* 2018, 2020). De ce point de vue, il est probable que l'étonnante longévité rapportée dans notre étude soit en partie permise par la protection des habitats de reproduction et la gestion favorable à l'espèce au sein de la RNN du ravin de Valbois.

Pour conclure, notre observation fournit un nouveau record mondial de longévité pour un anoure en conditions naturelles. Elle conforte l'idée que, malgré sa petite masse corporelle, le Sonneur à ventre jaune bénéficie d'une étonnante longévité comparable à celle rapportée chez des mammifères de grande taille (e.g., Tigre, *Panthera tigris* ; Bison européen, *Bison bonasus* ; voir la base de données AnAge). Elle soutient aussi l'idée que le Sonneur à ventre jaune pourrait constituer un excellent modèle biologique pour l'étude des mécanismes de

régulation du vieillissement.

BIBLIOGRAPHIE

- Astruc, G., Farny, G., Corail, M., Combrisson, D., Dudouet, C., Brebion, G., Lisambert, H. & Besnard, A. (2014) Dynamique des populations et phénologie des Sonneurs à ventre jaune *Bombina variegata* (Linnaeus, 1758) dans le Parc national des Écrins. *Bulletin de la Société Herpétologique de France*, **149** : 9–23.
- Buschmann, H. (2002) Fecundity of yellow-bellied toads *Bombina variegata* under free-range conditions: an indication of risk-spreading strategy. *Amphibia-Reptilia*, **23** (3) : 362–369.
- Cayuela, H., Arsovski, D., Thirion, J. M., Bonnaire, E., Pichenot, J., Boitard, S., Brison, A.-L., Miaud, C., Joly, P. & Besnard, A. (2016) Contrasting patterns of environmental fluctuation contribute to divergent life histories among amphibian populations. *Ecology*, **97** (4) : 980–991.
- Cayuela, H., Besnard, A., Quay, L., Helder, R., Léna, J. P., Joly, P. & Pichenot, J. (2018) Demographic response to patch destruction in a spatially structured amphibian population. *Journal of Applied Ecology*, **55** (5) : 2204–2215.
- Cayuela, H., Lemaître, J.-F., Bonnaire, E., Pichenot, J. & Schmidt, B. R. (2020) Population position along the fast-slow life-history continuum predicts intraspecific variation

in actuarial senescence. *Journal of Animal Ecology*, **89** (4) : 1069–1079.

Date de soumission : jeudi 12 août 2021

Date d'acceptation : lundi 15 novembre 2021

Date de publication : lundi 31 janvier 2022

Di Cerbo, A. R., Dino, M., Milesi, S. & Biancardi, C. M. (2011) Long term monitoring of yellow-bellied toad populations in Italy. In: Abstracts Book and Programme, 16th European Congress of Herpetology (SEH)(Luxembourg and Trier, 25–29 September 2011) : 34–35.

Gaillard, J.-M., Pontier, D., Allaine, D., Lebreton, J.-D., Trouvilliez, J. & Clobert, J. (1989) An analysis of demographic tactics in birds and mammals. *Oikos*, **56** (1) : 59–76.

Genade, T., Benedetti, M., Terzibasi, E., Roncaglia, P., Valenzano, D. R., Cattaneo, A. & Cellerino, A. (2005) Annual fishes of the genus *Nothobranchius* as a model system for aging research. *Aging Cell*, **4** (5) : 223–233.

Hantzschmann, A. M., Gollmann, B., Gollmann, G. & Sinsch, U. (2019) The fast-slow continuum of longevity among yellow-bellied toad populations (*Bombina variegata*): intrinsic and extrinsic drivers of variation. *PeerJ*, **7** : e8233.

Langlois, D., Ravenot, F. & Paris, M. (2016) Plan de gestion de la Réserve naturelle nationale du ravin de Valbois, Conservatoire d'espaces naturels de Franche-Comté (Cléron) : 1–170.

Marenah, L., Flatt, P. R., Orr, D. F., McClean, S., Shaw, C. & Abdel-Wahab, Y. H. (2004) Skin secretion of the toad *Bombina variegata* contains multiple insulin-releasing peptides including bombesin and entirely novel insulinotropic structures. *Biological Chemistry*, **385** (3–4) : 315–321.

Nielsen, J., Hedeholm, R. B., Heinemeier, J., Bushnell, P. G., Christiansen, J. S., Olsen, J., Ramsey, C. B., Brill, R. W., Simon, M., Steffensen, K. F. & Steffensen, J. F. (2016) Eye lens radiocarbon reveals centuries of longevity in the Greenland shark (*Somniosus microcephalus*). *Science*, **353** (6300) : 702–704.

Plytycz, B. & Bigaj, J. (1993) Studies on the growth and longevity of the yellow-bellied toad, *Bombina variegata*, in natural environments. *Amphibia-Reptilia*, **14** (1) : 35–44.

Schmidt, B. R., Schaub, M. & Steinfartz, S. (2007) Apparent survival of the salamander *Salamandra salamandra* is low because of high migratory activity. *Frontiers in Zoology*, **4** (1) : 1–7.

Simmaco, M., Barra, D., Chiarini, F., Noviello, L., Melchiorri, P., Kreil, G. & Richter, K. (1991) A family of bombinin-related peptides from the skin of *Bombina variegata*. *European Journal of Biochemistry*, **199** (1) : 217–222.

Sinsch, U. (2015) Skeletochronological assessment of demographic life-history traits in amphibians. *Herpetological Journal*, **25** (1) : 5–13.

Stark, G. & Meiri, S. (2018) Cold and dark captivity: drivers of amphibian longevity. *Global Ecology and Biogeography*, **27** (11) : 1384–1397.

Western, D. & Ssemakula, J. (1982) Life history patterns in birds and mammals and their evolutionary interpretation. *Oecologia*, **54** (3) : 281–290.

Découverte du Lézard sicilien *Podarcis siculus* (Rafinesque-Schmaltz, 1810) dans le sud-ouest de la France

Discovery of the Italian lizard *Podarcis siculus* (Rafinesque-Schmaltz, 1810) in southwest France

Matthieu BERRONEAU⁽¹⁾, Nicolas MOKUENKO⁽²⁾ et Johan PETIT⁽³⁾

⁽¹⁾ Cistude Nature, Chemin du Moulinat, 33185 Le Haillan - matthieu.berroneau@cistude.org

⁽²⁾ LPO, 433 Chemin de Leysotte 33140 Villenave-d'Ornon - nicolas.mokuenko@lpo.fr

⁽³⁾ johan.petit188@gmail.com

Auteur correspondant : Matthieu Berroneau - matthieu.berroneau@cistude.org

Abstract – Several individuals of the Italian lizard *Podarcis siculus* have been discovered in the southwest of France, in Gradignan, south of Bordeaux. The animals are installed in the heart of a large plant store, and have been probably introduced via the importation of olive trees. The presence of males and females, with reproduction behavior, suggests the possible establishment of a small population in the short to medium term if no measures of control are implemented.

Le 18 juin 2021, l'un d'entre nous (JP) a alerté de la présence de trois Lézards siciliens *Podarcis siculus*, au sein d'une pépinière située sur la commune de Gradignan, en Gironde. Deux passages consécutifs sur site ont permis d'observer à nouveau sept individus distincts le 20 puis six le 30 juin 2021 (obs. pers. NM, MB). Le 30 juin, les individus se décomptaient de la façon suivante : trois mâles adultes, deux femelles adultes, et un individu a priori immature. Différentes scènes d'interaction entre individus ont pu être observées durant nos visites : intimidations, prémices d'accouplements, prédatons (sur limace).

Les animaux occupent des parterres de fleurs et des pots d'oliviers exposés à la vente, a priori originaires d'Italie (com. pers. Pépinière, octobre 2011 - Fig. 1). Un talus enherbé, agrémenté de rochers d'ornements, est également occupé. La surface totale occupée par les lézards représente environ 600 m².

En collaboration avec l'Office National de la Biodiversité et les propriétaires du site, une veille et des premières mesures de captures ponctuelles ont été mis en œuvre sur le site (lézards confiés à un capacitaire).

En France comme ailleurs en Europe, le Lézard sicilien a fait preuve de ses capacités d'adaptation et de son caractère anthropophile en colonisant de nouveaux territoires. Introduite sur une île croate, elle aurait par exemple réussi à survivre dans un



Figure 1 – Olivier colonisé par le Lézard sicilien *Podarcis siculus*, Gradignan, Gironde (33). Photo : Nicolas Mokuenko.

Figure 1 – Olive tree colonised by Italian Wall Lizards *Podarcis siculus* from Gradignan, Gironde (33, France). Picture: Nicolas Mokuenko.

contexte insulaire rude en devenant herbivore en 30 ans (Herrel *et al.* 2008 ; Wehrle *et al.* 2020). Proche de l'homme, l'espèce a montré sa capacité à développer un opportunisme alimentaire d'origine anthropique (Mačát *et al.* 2015 ; Deso 2014, Mo & Mo 2021).

Cette espèce originaire de la péninsule italienne présente des populations installées en Espagne (Îles Baléares, Santander, Almeria, Barcelone), au Portugal (Lisbonne), en Europe de l'Est (Monténégro, Chypre, Grèce), Afrique du Nord (Tunisie, Libye), Turquie (Istanbul) et même Amérique du Nord (Californie, Kansas, etc.) et en Russie (Speybroeck *et al.* 2016 ; Turniyev *et al.*, 2020). En France, l'espèce semble avoir été introduite en Corse à l'époque antique (Vacher & Geniez 2010). Elle est connue sur l'île du Château d'If depuis 1924, sans doute introduite depuis la fin du 16^{ème} siècle lors de l'occupation florentine, au point d'avoir fait disparaître le Lézard des murailles (Mourgue 1924). L'espèce est également connue des îles du Frioul, d'où elle semble avoir disparu très tôt (Mourgue 1930). Elle a été découverte plus récemment sur le continent dans le département du Var (Orsini 1984) et dans les Alpes-Maritimes (CEN PACA, 2016).

Comme la Tarente de Maurétanie avant lui, le Lézard sicilien pourrait profiter des activités

humaines (transport de marchandises, et surtout importation d'oliviers) et du changement climatique pour s'installer dans le sud-ouest de la France. La reproduction - et donc le maintien sur le long terme de cette espèce - n'est pas confirmée, mais nul doute que ces introductions vont à terme se multiplier, et le profil opportuniste de ce lézard (Adamopoulou et Pafilis 2019) en fait une espèce à surveiller en priorité. L'observation d'individus isolés, comme signalés le 8 avril 2021 (obs. pers. V. Lasserre) sur la commune de Biarritz (Département des Pyrénées-Atlantiques), et le 27 mai 2021 sur l'Île de Ré (obs. pers. R. Chazal) en sont les premiers exemples.

Sur certains sites où il est désormais installé, le Lézard sicilien ne supprime pas toujours les espèces locales. C'est le cas par exemple dans le Var et dans les Alpes-Maritimes (Orsini 1984 ; CEN PACA 2016) tout comme en Corse, où l'espèce est très présente sur le littoral mais n'a pas éradiqué les espèces autochtones. Au cas par cas, des études d'occupation de niche écologique et d'interactions avec les espèces autochtones semblent donc utiles avant la mise en œuvre d'une destruction systématique des populations nouvellement introduites.



Figure 2 - Individus de Lézard sicilien *Podarcis siculus*, Gradignan, Gironde (33). Photos Matthieu Berroneau.

Figure 2 - Italian Wall Lizards *Podarcis siculus* from Gradignan, Gironde (33, France). Pictures: Matthieu Berroneau.

BIBLIOGRAPHIE

Adamopoulou, C. & Pafilis, P. (2019) Eaten or beaten? Severe population decline of the invasive lizard *Podarcis siculus* (Rafinesque-Schmaltz, 1810) after an eradication project in Athens, Greece. - *ÖGH Herpetozoa*, **32**: 165-169.

CEN PACA (2016) *Dynamique d'inventaire des amphibiens et reptiles de PACA*. Compte rendu du 2ème atelier, Alpes-Maritimes. Conservatoire d'Espaces naturels Provence-Alpes-Côte d'Azur, 38 p.

Deso, G. (2014) Observation d'un comportement commensal anthropophile chez le Lézard sicilien des champs *Podarcis siculus campestris* (De Betta, 1857) en Toscane (Italie). *Bulletin de la Société Herpétologique de France*. (2014) **153**: 57-60.

Guillaume, C.-P. (2012) *Podarcis siculus* (Rafinesque-Schmaltz, 1810) - Lézard sicilien. - In: Lescure, J. & de Massary, J.-C. (coords) 2012 - *Atlas de répartition des amphibiens et reptiles de France*. Biotope, Mèze ; Muséum national d'Histoire naturelle, Paris (collection inventaires & biodiversité), 272 p.

Herrel, A., Huyghe, K., Vanhooydonck, B., Backeljau, T., Breugelmans, K., Grbac, I., Van Damme, R. & Irschick, D.J. (2008) Rapid large-scale evolutionary divergence in morphology and performance associated with exploitation of a different dietary resource. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **105**: 4792-4795.

Mačát, Z., Veselý, M., Jablonski, D. (2015) New case of fruit eating observation in *Podarcis siculus* (Rafinesque-Schmaltz, 1810) (Lacerti-dae) from Croatia. *Biharean Biologist*, **9**:158-159.

Mo, M. & Mo, E. (2021). Observations of Southern Italian Wall Lizards (*Podarcis siculus siculus*) Scavenging Artificial Foods in the Province of Messina, Sicily, Italy. *Reptiles & Amphibians*, **28**(2): 292-294.

Mourgue, M. (1924) Note succincte sur les espèces de *Lacerta muralis* des îles du Golfe de Marseille. *Bulletin de la Société Linnéenne de Lyon*. **3**:55.

Mourgue, M., (1930) Présence de Reptiles non signalés dans les îles de Pomègue et Ratonneau. *Bulletin de la Société Linnéenne de Lyon*. **9**(11): 76-77.

Orsini, P. (1984) A propos du Lézard sicilien *Podarcis sicula* en Provence. *Bulletin du Centre de Recherches Ornithologiques de Provence*, **6**: 8.

Speybroeck, J., Beukema, W., Bok, B., Van Der Voort, J., & Velikov, I. (2016). *Field Guide to the Amphibians and Reptiles of Britain and Europe*. (British Wildlife Publishing Field Guides), 432 p.

Turniyev, B.S., Shagarov, L.M. & Arribas, O.J. (2020) *Podarcis siculus* (Reptilia: Sauria: Lacertidae), a new alien species for Russian fauna. *Proceedings of the Zoological Institute RAS*, **324**(3), 2020, pp. 364-370. 10.31610/trudyzin/2020.324.3.364

Vacher, J.-P. & Geniez, M. (2010) Le lézard des ruines ou lézard sicilien *Podarcis siculus* (Rafinesque, 1810). - In:

Vacher J.-P. & M. Geniez (coords.) : *Les reptiles de France, Belgique, Luxembourg et Suisse*. Biotope, Mèze (Collection Parthénopée); Muséum national d'Histoire naturelle, Paris. pp. 374-380.

Wehrle, B., Herrel, A., Nguyen-Phuc, B., Maldonado, S. & Dang R. (2020) Rapid dietary shift in *Podarcis siculus* resulted in localized changes in gut function. *Physiol Biochem Zool*, **93**(5). <https://doi.org/10.1086/709848>

Date de soumission : jeudi 28 octobre 2021

Date acceptation : vendredi 10 décembre 2021

Date de publication : lundi 31 janvier 2022

Une Vipère aspic aux yeux rouges : Première suspicion d'hyphéma bilatéral chez *Vipera aspis aspis*

A red-eyed asp viper: First suspicion of bilateral hyphaema in *Vipera aspis aspis*

Grégory DESO⁽¹⁾, Aloys CROUZET⁽¹⁾, Gonzalo DEL BARRIO⁽²⁾ et Xavier BONNET⁽³⁾

⁽¹⁾ Association Herpétologique de Provence Alpes Méditerranée, Maison des associations, 384 route de Caderousse, F-84100 Orange

⁽²⁾ Clinique Vétérinaire Sainte-Anne, Route de Vedène ZAC Ste Anne Ouest 84700 Sorgues

⁽³⁾ Centre d'Étude Biologique de Chizé, UMR-7372, CNRS-Université de La Rochelle, 79360 Villiers en Bois, France

Auteur correspondant : Grégory Deso - ahpam.contact@gmail.com

Abstract – Haemorrhage into the anterior chamber of the eye can be caused by several factors: notably physical trauma, metabolic disease or pathogens. We report the first suspected case of bilateral hyphaema in free ranging *Vipera aspis aspis*. In reptiles, emerging diseases are rapidly spreading worldwide. It is thus important to report new pathologies.

Un hyphéma est une accumulation de sang dans la chambre antérieure du globe oculaire ; lorsqu'il est sévère, ce trouble peut occulter la vision (Walton et al. 2002). Le plus souvent, ce trouble est la conséquence hémorragique d'un impact violent sur l'œil (Walton et al. 2002). Il peut aussi être causé par un dysfonctionnement physiologique qui génère une forte pression artérielle intraoculaire causant la dégradation ou la rupture de vaisseaux sanguins (Ware 2009 ; Telle & Betbeze 2015). Toutefois, chez les serpents, du sang peut parfois s'accumuler dans l'interstice entre la cornée et l'écaille translucide qui recouvre l'œil (nommée lunette, spectacle en anglais) qui est vascularisée en dépit des apparences (Van Doorn & Sivak 2013), ce qui ne correspondrait pas à un véritable hyphéma (com. pers. Albert Martinez Sylvestre). Une autre source d'hyphéma typique est représentée par divers pathogènes, bactéries, virus ou champignons qui peuvent provoquer une uvéite (inflammation des tissus intraoculaires) aggravée (Okunuki et al. 2014 ; Hosogai et al. 2017 ; Englar 2019 ; Marshang et al. 2021).

Le 11 septembre 2021 lors d'un inventaire herpétologique sur des sites d'espaces naturels sensibles (ENS) de la commune de Légna (39) dans le Jura, une vipère aspic subadulte avec des yeux rouge vif a été observée (figure 1). Cette coloration oculaire surprenante pour une vipère aspic a attiré notre attention. L'iris rouge est typique de *V. berus*, ce critère est d'ailleurs utilisé pour la différencier de *V. aspis* dans les zones où ces vipères sont en

contact (Guiller et al. 2016). Si cette coloration vive de l'œil a été observée chez *V. seoanei* et *V. ursinii*, des vipères apparentées à *V. berus*, elle est méconnue chez *Vipera aspis* qui est plus éloignée sur le plan phylogénétique (Garrigues et al. 2005). Les rares cas d'hybridation naturelle entre *V. berus* et *V. aspis* ne semblent pas donner d'individus aux yeux rouge vif (Teynié & Durant 2015 ; Guiller et al. 2016). Il existe des photographies de vipères aspic avec des yeux légèrement rougeâtres, mais pas rouge vif (Meyer 2019 ; Berroneau 2018).

L'examen de la vipère aspic aux yeux rouge de Légna suggère qu'il s'agissait d'un hyphéma bilatéral. La photo de face et celles de profil mettent en évidence le sang accumulé dans la partie basse des yeux, occultant en partie les pupilles. Ces images montrent que les poches de sang sont relativement libres dans un espace assez grand (i.e. la chambre antérieure de l'œil), la limite supérieure est horizontale suggérant un effet de la gravité. Dans un faux hyphéma (sang entre cornée et lunette) le sang serait davantage lié aux forces de tensions qui règnent dans un fin interstice, moins sensible à la gravité et peut être réparti de façon plus uniforme. Toutefois, l'absence d'examen ophtalmologique ne permet pas de trancher. La cause reste inconnue. La vipère était intacte et vigoureuse, éloignant une cause traumatique. Malformation de la vascularisation oculaire, désordre physiologique ou conséquence d'une maladie infectieuse des yeux semblent des

pistes plausibles. Les maladies infectieuses et leurs symptômes sont encore peu connus chez les reptiles sauvages (Marschang *et al.* 2021).

Les clichés qui montrent clairement les poches de sang permettent d'écarter l'hypothèse d'une

hybridation entre *V. aspis* et *V. berus* comme aurait pu le laisser penser un examen trop rapide.

Remerciements : Nous remercions Albert Martinez Sylvestre et Matthieu Berroneau pour leurs commentaires constructifs.



Figure 1 – *Vipera aspis aspis* probablement atteinte d'hyphéma bilatéral. Le 11/09/2021, commune de Légna (39), Jura. Le sang accumulé dans le bas de la chambre antérieure des yeux forme des poches assez libres (horizontales) et les pupilles sont partiellement occultées. Photos : Grégory Deso.

Figure 1 – An aspic viper (*Vipera aspis aspis*) with blood accumulated in the eyes (11/09/2021, Légna 39, Jura). Blood stasis were horizontal, apparently free, suggesting that they were located in the anterior chamber of the eyes as in typical hyphaema (i.e. not trapped between the cornea and the spectacle). The pupils were partially occulted. Pictures: Grégory Deso.

BIBLIOGRAPHIE

Berroneau, M. (2018) <https://www.flickr.com/photos/mp7/27421120498/in/album-72157689356501756/>

Englar, R. (2019) Common Clinical Presentations in Dogs and Cats. Wiley-Blackwell : 1-1040.

Garrigues, T., Dauga, C., Ferquel, E., Choumet, V. & Failloux, A. B. (2005) Molecular phylogeny of *Vipera* Laurenti, 1768 and the related genera *Macrovipera* (Reuss, 1927) and *Daboia* (Gray, 1842), with comments about neurotoxic *Vipera aspis aspis* populations. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **35** (1) : 35-47. Doi : 10.1016/j.ympev.2004.11.004

Guiller, G., Lourdaïs, O. & Ursenbacher, S. (2017) Hybridization

between a Euro-Siberian (*Vipera berus*) and a Para-Mediterranean viper (*V. aspis*) at their contact zone in western France. *Journal of Zoology*, **302** (2) : 138-147. Doi: 10.1111/jzo.12431

Hosogai, M., Nakatani, Y., Mimura, K., Kishi, S. & Akiyama, H. (2017) Genetic analysis of varicella-zoster virus in the aqueous humor in uveitis with severe hyphema. *BMC Infectious Diseases*, **17** (1) : 427. Doi : 10.1186/s12879-017-2518-2.

Marschang, R. E., Meddings, J. I., Ariel, E. (2021) Viruses of reptiles in : Hurst CJ, editor. *Studies in Viral Ecology*, 2th edition. New York, Wiley : 1-652, pl. 449-510. Doi :10.1002/9781119608370.ch13

Meyer, A. (2019) Vipère, la pacifique. *La Salamandre* n°252. <https://www.salamandre.org/article/vipere-20-robres/>

Okunuki, Y., Sakai, J., Kezuka, T., Goto, H. (2014) A case of herpes zoster uveitis with severe hyphema. *BMC Ophthalmology*, **14** (1) : 74. Doi : 10.1186/1471-2415-14-74

Telle, M.R. & Betbeze, C. (2015) Hyphema : considerations in the small animal patient. *Top Companion Anim. Med.*, **30** (3) : 97-106. Doi : 10.1053/j.tcam.2015.07.008

Van Doorn, K. & Sivak, J. G. (2013) Blood flow dynamics in the snake spectacle. *Journal of Experimental Biology*, **216** : 4190- 4195.

Walton, W., Von-Hagen, S., Grigorian, R. & Zarbin, M. (2002) Management of Traumatic Hyphema. *Survey of Ophthalmology*, **47** (4) : 297-334. Doi : 10.1016/s0039-6257(02)00317-x.

Ware, W. A. (2009) Systemic arterial hypertension in : Small Animal Internal Medicine. *Mosby Elsevier*, 4th edition : 1-1466.

Date de soumission : jeudi 23 septembre 2021

Date d'acceptation : mardi 9 novembre 2021

Date de publication : lundi 31 janvier 2022

Lizards of the World. Natural History and Taxon Accounts, de Gordon H. Rodda.

Ivan INEICH

Institut de Systématique, Évolution et Biodiversité (ISYEB)

Muséum national d'Histoire naturelle

Sorbonne Université, École Pratique des Hautes Études, Université des Antilles, CNRS

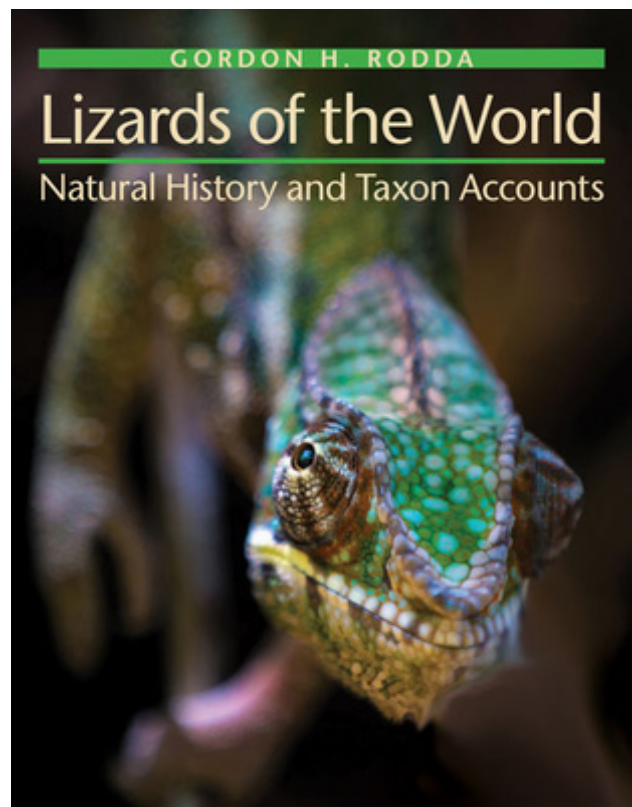
CP 30, 57 rue Cuvier, 75005 Paris, France

ORCID: 0000-0003-1235-1505

Ouvrage - Lizards of the World. Natural History and Taxon Accounts, par Gordon H. Rodda. 2020 – John Hopkins University Press, Baltimore. i-x + 801 pages. ISBN 978-1-4214-3823-8. Prix : 150 US \$ (environ 120 €).

Gordon H. Rodda est un chercheur émérite à l'*United States Geological Survey* (USGS) de Fort Collins aux États-Unis. Cet organisme gouvernemental se consacre aux sciences de la Terre avec toutefois une composante biologique non négligeable. Rodda a très largement étudié certaines espèces invasives comme, par exemple, le Serpent brun arboricole, *Boiga irregularis* (Bechstein, 1802), l'impact catastrophique de son arrivée sur certaines îles du Pacifique et la mise en place de mesures destinées à contrôler ses populations. Herpétologiste multifacettes, ses recherches concernent aussi bien les lézards que les serpents, abordés sur le terrain et en laboratoire par l'écologie, l'éthologie, la biogéographie, l'anatomie et plus rarement la systématique, ceci dans des milieux très variés, souvent insulaires (États-Unis [y compris Hawaï et Guam en Micronésie], îles Salomon et Venezuela). Plus récemment, G. Rodda a participé aux recherches sur l'invasion de la Floride par plusieurs pythons dont le Python birman, *Python bivittatus* Kuhl, 1820 (autrefois *Python molurus bivittatus*) et à la réalisation de méthodes d'éradication. Il a contribué à l'élaboration de techniques nouvelles, tout particulièrement en ce qui concerne la détectabilité des individus et l'échantillonnage sur le terrain. Ses apports sont considérables, comme le reflètent ses abondantes publications. Son ouvrage multi-auteurs consacré à la gestion des espèces de serpents envahissantes dans le monde est un travail pionnier utile et encore très largement cité (Rodda *et al.* 1999).

Près de 7 000 espèces de lézards étaient connues en



août 2020, avec une augmentation assez constante de l'ordre de plusieurs centaines de nouvelles espèces chaque année. Le présent ouvrage inclut tous les lézards, en plus des amphisbènes (*Amphisbaenia*) et du Sphénodon ou Tuatara, *Sphenodon punctatus* (Gray, 1842) (*Sphenodontia*). Il est dédié à Stan Rand (A. Stanley Rand [1932-2005]), pionnier de la communication acoustique chez les amphibiens, biologiste à l'Institut de Recherches Tropicales de la *Smithsonian Institution* au Panama.

Pour donner une idée rapide du contenu de l'ouvrage, on peut dire qu'il s'agit d'une méta-analyse de métadonnées concernant la répartition, l'écologie, la biologie et l'écophysiologie de l'ensemble des lézards du monde. Il est composé de cinq chapitres. Le premier est consacré à l'introduction et à la présentation des méthodes utilisées. Gordon Rodda explique qu'il souhaite décrire l'histoire naturelle de tous les lézards connus au moment de la rédaction, soit 6 528 espèces (date limitée à mai 2017 ; presque le double du nombre connu en 2000 !). On trouve dans le livre aussi bien l'environnement d'une espèce, que son alimentation, sa reproduction et son comportement. L'auteur précise que son livre ne permet pas d'identifier les espèces, de connaître leur répartition, de distinguer les catégories supragénériques ou encore de décrire l'histoire évolutive du groupe et les relations phylogénétiques entre taxons. On n'y trouve par ailleurs aucune carte géographique. Seule l'histoire naturelle des espèces actuelles est abordée, ce qui représente déjà une tâche colossale. Est privilégiée la présentation, pour chaque espèce, d'un ensemble de caractéristiques significatives pour sa biologie. Par exemple, un lézard pourra choisir entre défendre un territoire ou occuper un « home range » non défendu, choisir de fuir face à un prédateur ou de rester caché en se confondant avec son environnement. Les caractéristiques retenues concernent surtout le comportement et l'écologie, tout en abordant de nombreux autres points. L'auteur tente donc, en mettant en parallèle des caractéristiques en apparence éloignées, de définir des liens de causalité non identifiés auparavant ou de vérifier ceux classiquement admis. Par exemple la territorialité et la variation saisonnière de coloration sont-elles plus fréquentes chez les espèces vivipares qu'ovipares ? Prenant en compte les 170 attributs (au total environ 310 états de caractères) d'histoire naturelle renseignés pour chaque espèce de lézard, G. Rodda constate que seuls un quart de ces attributs sont relativement bien connus, c'est-à-dire assez faciles à trouver et à quantifier dans les publications scientifiques consultées. D'autres attributs ne font l'objet que d'impressions publiées ou de suppositions. Par exemple, de l'observation d'un lézard sous un caillou à 11h00 du matin, on en déduit son activité nocturne. Il est fréquent de rencontrer dans les descriptions actuelles d'espèces

nouvelles des raccourcis intellectuels dont la rigueur scientifique demeure fortement suspecte. Ainsi, une espèce dont l'alimentation est totalement ignorée est supposée consommer des insectes car les autres membres de son genre le font ! Il faut toutefois composer avec ces incertitudes car les lacunes dans les données disponibles sont nombreuses. Par ailleurs, la détectabilité d'une espèce est souvent implicitement considérée comme identique pour tous les individus (quelquefois même pour toutes les espèces d'un genre !), ce qui n'est pas souvent le cas. Toutefois, le grand nombre d'espèces et de données dans ce livre permettent de mettre en évidence des corrélations dont la validité, très probable, mériterait d'être testée.

Dans l'introduction, l'auteur déclare avoir passé huit années à établir sa matrice de données pour les 170 attributs retenus à partir d'analyses de milliers de publications scientifiques et d'ouvrages de synthèse. Il reconnaît que la tâche aurait nécessité encore plus de temps pour examiner l'ensemble des publications. Il demande au lecteur de lui adresser les données non prises en compte dans ce livre afin de les intégrer dans une édition ultérieure. Les données phénologiques trop fortement influencées par la localisation géographique de l'observation n'ont pas été prises en compte, par exemple la date d'entrée en hibernation ou encore la date de ponte dont la variation géographique est considérable et fortement influencée par le milieu. Les matrices de données à la base de ce travail sont disponibles gratuitement sur le site de l'éditeur consacré à l'ouvrage¹. Ces matrices sont souvent bien plus complètes que les informations contenues dans le livre. Par exemple, un seul nom scientifique anglais est indiqué pour chaque espèce alors que la base de données peut en indiquer plusieurs. L'ensemble du livre s'articule autour des informations rassemblées dans cette base de données². Le premier chapitre se poursuit par la définition des 170 attributs retenus. Tous les choix effectués y sont clairement explicités. Par exemple un lézard ne sera considéré comme myrmécophage (ici dénommé myrmécovore ; alimentation à partir de fourmis) que si les fourmis représentent plus de 50% du volume des proies ingérées au moins durant une partie de l'année. Ce ne sera donc pas un consommateur exclusif de fourmis. De la même

¹ <https://jhupbooks.press.jhu.edu/lizards-world-supplemental-materials>

² L'auteur indique une base de données comprenant 1 109 760 cellules primaires correspondant à 170 attributs (totalisant 310 états de caractères) renseignés pour 6 528 espèces, avec seulement 27% des cellules renseignées, ce qui donne une idée de l'ampleur du travail qui reste à accomplir par les naturalistes et les scientifiques. La famille la mieux connue (Sphenodontidae), ne renfermant qu'une espèce actuelle, est renseignée à 71% et la moins bien connue (Amphisbaenidae) à 17%.

façon une espèce sera considérée comme herbivore si le volume de son alimentation comprend plus de 90% de végétaux durant au moins une partie de l'année. L'auteur note toutefois que les publications fournissent souvent des estimations plutôt que des données quantitatives. Une espèce pourra quelquefois être caractérisée par plusieurs états de caractères pour un attribut donné. Les 170 attributs retenus sont ici clairement définis : technique de recherche de nourriture, période d'activité (le terme de cathéméral est ici employé pour désigner les espèces actives de jour comme de nuit), défense du territoire, catégories d'amplitude de pluviométrie annuelle dans l'aire de répartition (6 états : très sec, sec, aride, intermédiaire, mésique et humide), répartition altitudinale (3 états : basse [moins de 1200m], intermédiaire [1200-2400m] et élevée [plus de 2400m]), masse relative de la ponte (relative clutch mass des anglo-saxons), endémisme (fondé sur des divisions politiques uniquement : pays, provinces ou états [pour l'Australie, le Canada et les États-Unis seulement], ou encore départements et territoires d'Outre-mer pour la France), espèce introduite³ (dans la majorité des cas, ceci signifie qu'elles sont installées avec des populations reproductrices), espèce menacée (plusieurs catégories). L'estimation de la taille indiquée pour chaque espèce est discutée au regard des différentes valeurs rencontrées dans les publications analysées : taille maximale, taille moyenne, taille à maturité sexuelle. A partir de logiciels qu'il établit, l'auteur parvient à estimer le mode⁴ de la taille d'une espèce, par exemple à partir de la taille adulte moyenne ou encore, moins précisément, de la longueur museau-cloaque maximale ou de la longueur totale maximale signalée. La masse moyenne est calculée sur la base de la taille corporelle modale à partir d'une régression qui s'appuie sur une autre régression concernant la forme du corps au sein de chaque famille. La significativité statistique des résultats n'a été testée que pour les cas les plus spectaculaires et/ou inattendus. Les données issues des analyses ne sont généralement pas interprétées, ni vérifiées par d'autres méthodes mathématiques ou placées dans un cadre phylogénétique. Elles ne sont qu'indiquées mais fournissent un excellent support conceptuel permettant d'initier des recherches destinées à vérifier leur validité. Le potentiel est considérable. En règle générale l'auteur se limite à mettre en évidence des interactions de premier ordre. L'un des problèmes rencontré est la seule mention des

observations positives dans les publications, par exemple une espèce observée la nuit autour d'une lampe électrique alors qu'elle s'alimente sera signalée mais les espèces sympatriques qui ne le font pas ne seront pas mentionnées. En plus, les observations et travaux de recherche sont bien plus fréquents concernant les espèces les plus grandes. Par conséquent tenter d'établir un lien entre la taille corporelle et les proies attirées par les lumières artificielles la nuit serait fortement biaisé et l'auteur se garde bien de le faire. Plusieurs pièges similaires sont mis en avant dans ce chapitre.

Le second chapitre est consacré à la définition du groupe des lézards et à sa diagnose. Passionnantes et novatrices, les informations sont principalement fondées sur les résultats issus des analyses de gigantesques bases de données établies par l'auteur. Les lézards y sont décrits par grands groupes définis à partir de leur écologie et de leur phylogénie. Au total, 14 catégories écologiques, dénommées *ecological business models*, sont définies : (1) ermite de crevasse, (2) promeneur diurne de canopée, (3) herbivore géant, (4) planeur, (5) arboricole à alimentation terrestre, (6) expert immobile, (7) cryptozoïde de litière, (8) promeneur nocturne de canopée, (9) terrestre nocturne, (10) terrestre diurne attaché à un abri, (11) requin de sable (*sand shark*), (12) souterrain, (13) tronc/mur et (14) chimiosensible mobile. La phylogénie des lézards est ensuite indiquée pour les deux ordres, Rhynchocephalia (inclus dans l'ouvrage car très similaires écologiquement aux lézards) et Squamata (à l'exclusion des serpents). Le nombre d'espèces varie de 1 à 1613 au sein des 45 familles : une famille dans l'ordre des Rhynchocephalia et parmi les Squamata 14 familles pour les Iguania, sept pour les Gekkota, huit pour les Scincomorpha, quatre pour les Diploglossa, une pour les Dibamia, quatre pour les Platynota et six pour les Amphisbaenia dont la position supra-familiale reste incertaine. Deux tableaux indiquent les 12 familles les plus riches en espèces, leur nombre d'espèces puis les 14 genres les plus riches en espèces, et leur nombre d'espèces variant de 416 (genre *Anolis* ; Dactyloidae) à 77 (genre *Emoia* ; Scincidae). Les lézards sont ensuite présentés dans plusieurs catégories selon les caractères retenus dans la base de données :

- morphologie (taille corporelle, habitus incluant des caractéristiques aussi variées que

³ L'auteur indique que les publications scientifiques ne mentionnent que rarement si une espèce introduite est installée ou juste observée. Sans doute plusieurs espèces ont été introduites avant de disparaître sans que leur présence n'ait été signalée.

⁴ Le mode est la valeur la plus fréquente dans un échantillon.

la réduction des yeux ou l'apodie, l'émission de sons [bioacoustique], la queue, la coloration et ses variations),

- caractères sexuels (taille, coloration, morphologie, par exemple présence de pores fémoraux) avec un score estimant les différences sexuelles établi pour chaque espèce sur une échelle de 1 à 6,
- géographie (répartition du nombre d'espèces à la surface de la planète, environnement incluant le climat et la répartition altitudinale, habitat, activité, structure sociale, territorialité, dimorphisme sexuel en relation avec la distance entre individus),
- reproduction (soins parentaux, phénologie, incubation, longévité, ponte et progéniture, investissement reproducteur),
- alimentation,
- populations (densité, statut de conservation, introductions⁵).

Un graphique illustre la fréquence des espèces endémiques par rapport aux autres espèces dans 22 régions du monde ; Madagascar et les Philippines sont en tête. Un autre graphique présente la répartition du nombre d'espèces selon la pluviométrie. Quelques photographies en noir et blanc illustrent ce chapitre.

Le troisième chapitre, sur 62 pages, est consacré aux liens, en fait des corrélations (*Linkages*), que l'auteur tente d'établir entre les 170 attributs et les 6 528 espèces. Plus de 1 400 corrélations statistiquement significatives de variables sont mises en évidence. Tout comme le chapitre suivant (chap. 4), on trouve ici quantité d'hypothèses qui ne sont encore que partiellement testées, totalement non testées ou encore nouvelles, ouvrant le champ à de nombreuses recherches novatrices qui restent à faire. Passionnant ! Toutes ces corrélations sont discutées. Les premières concernent la masse corporelle comparée à 39 attributs. Certaines sont intrigantes. Par exemple, 50 % des espèces menacées sont plus lourdes que les autres. Parmi les variables dont la corrélation avec la masse corporelle a été analysée, on trouve la taille, la présence d'une crête, la forme allongée du corps, le sexe, la longueur de la queue, le régime alimentaire, le comportement de recherche des aliments, la période d'activité, les émissions sonores, la fuite dans le sable ou

dans des crevasses, l'existence d'une hiérarchie de dominance des mâles, l'arboricole, un microhabitat cryptozoïque, souterrain, aquatique, terrestre, un terrier creusé, la pluviométrie, l'altitude, le nombre de jeunes, la durée d'incubation, l'endémisme à un « pays⁶ », la longévité, la nature introduite d'une espèce ou encore si elle est menacée ou non.

De très nombreux tableaux présentent les corrélations faites entre certains des 170 attributs, par exemple :

- (1) la présence d'une crête corrélée à 39 attributs de la matrice,
- (2) la présence de pores sécréteurs corrélée à 39 attributs,
- (3) l'élongation du corps corrélée à 39 attributs,
- (4) le dimorphisme sexuel de taille corrélé à 30 attributs,
- (5) le dimorphisme sexuel de coloration corrélé à 32 attributs,
- (6) les variations saisonnières de coloration corrélées à 32 attributs,
- (7) la présence d'une queue bleue corrélée à 32 attributs,
- (8 et 9) la capacité à changer de coloration corrélée à 32 attributs [assombrissement uniquement, (8) ou alors véritable changement de couleur et/ou de patron de coloration (9)],
- (10) le régime alimentaire [carnivore, herbivore, invertébrés, myrmécophage, omnivore] corrélé à 53 attributs,
- (11) la recherche des proies (sit-and-wait, maraude, chasse active) corrélée à 34 attributs,
- (12) la période d'activité corrélée à 49 attributs,
- (13) la technique de protection face aux prédateurs (camouflage, fuite, enfouissement dans le sable, crevasse, végétation) corrélée à 32 attributs,
- (14) l'utilisation de microhabitats (arboricole, cryptozoïque, souterrain, aquatique, terrestre, grimpeur) corrélée à 51 attributs de la matrice,
- (15) le choix entre produire beaucoup de jeunes de petite taille ou peu de jeunes de grande taille corrélé à 7 attributs,
- (16) l'insularité ou non corrélée à 37 attributs⁷,
- (17) la longévité corrélée à 29 attributs,
- (18) la densité des populations à 25 attributs,
- (19) la nature introduite d'une espèce à 27 attributs,
- (20) les espèces les plus menacées à 24 attributs.

⁵ Le tableau 2.4 indique les neuf espèces les plus introduites, en tête *Hemidactylus frenatus* puis *Hemidactylus mabouia*. On y trouve également *Gehyra oceanica* (3ème), *Iguana iguana* (4ème) et *Anolis sagrei* (9ème). Je suspecte toutefois *G. oceanica* d'être une erreur pour *G. mutilata* qui me semble bien plus largement introduite.

⁶ La notion de pays dans la base de données n'est bien entendu pas politique mais plutôt géographique - elle est clairement définie.

⁷ Par exemple la présence autour des lumières artificielles est caractéristique de près de 80% des espèces de lézards insulaires.

Chacune de ces analyses de corrélation entre variables fait l'objet d'un tableau détaillé et d'un texte explicatif.

Le chapitre 4 propose 14 catégories écologiques (Ecological Business Models) définies d'après les corrélations établies dans le chapitre 3 pour l'ensemble des espèces de lézards. Elles proviennent du fait que les associations de variables ne se font pas au hasard et présentent une structuration assez évidente. Comme le précise G. Rodda, ce ne sont que des regroupements qui permettent de rassembler les espèces à écologie similaire dans 14 catégories écologiques. L'auteur détermine le risque de prédation associé à chacune de ces catégories et le considère à la lumière des potentiels bénéfiques énergétiques espérés pour une espèce par l'adoption des caractéristiques de telle ou telle catégorie écologique. Il définit ensuite ce qu'il dénomme les 14 « syndromes » communs d'adaptations écologiques afin de les distinguer et de ne pas les confondre avec des catégories définies dans d'autres travaux. Ils sont assez similaires aux critères qui définissent les guildes et englobent partiellement aussi bien la notion de niche fonctionnelle que celle d'ecomorphes telle qu'elle a été largement définie pour les lézards du vaste genre *Anolis*. Ces catégories impliquent des points communs entre le comportement et les strates de microhabitat occupées pour la recherche alimentaire avec les interactions sociales et territoriales. Malheureusement, les informations publiées ne permettent que rarement de rattacher une espèce à l'une de ces 14 catégories écologiques (seulement 13% des espèces peuvent l'être). Les publications décrivant une nouvelle espèce indiquent souvent où elle a été capturée ou observée (par ex. sous une pierre) mais pas où elle recherche sa nourriture. Ce chapitre met en avant certaines caractéristiques tout à fait exceptionnelles des reptiles qui leur permettent de se contenter d'apports énergétiques irréguliers et fortement réduits par une adaptation de leur comportement à la disponibilité des ressources. Par exemple, un Sphénodon est resté totalement immobile durant six semaines ! Aucun endotherme n'est capable d'une telle prouesse en dehors d'une modification profonde de ses paramètres physiologiques, par exemple lors d'une hibernation. Certaines corrélations entre variables sont tout à fait évidentes. Par exemple la capture visuelle des proies est bien plus fréquente chez les espèces qui présentent un dichromatisme sexuel, très certainement car la vision gouverne à la fois les interactions sociales et la recherche de nourriture.

Finalement, les 14 catégories écologiques définies dans ce chapitre correspondent aux combinaisons gagnantes sélectionnées par l'évolution après de nombreux compromis. Elles permettent aux lézards d'assurer leur apport quotidien de nourriture et plus généralement d'énergie et d'assouvir leurs besoins sociaux (territoire, reproduction, etc.) en prenant le moins de risques possibles pour leur survie. En ce sens, elles reflètent l'histoire évolutive de chaque espèce, en quelque sorte la route empruntée. Les changements anthropogéniques, comme par exemple la lumière électrique, permettent l'occupation d'un nouvel environnement par apprentissage ; l'évolution est ici en cours. Dans quelques cas la catégorie ne sera pas la même pour les juvéniles et les adultes ; les deux catégories seront alors indiquées. Idem pour les dimorphismes sexuels ou encore pour les espèces insulaires non endémiques qui présentent souvent des caractéristiques intermédiaires. Treize tableaux séparés (sur plusieurs pages) mais qui, en fait, ne représentent qu'un unique tableau (Tableau 4.1), indiquent les valeurs moyennes de nombreuses variables de manière comparative entre les 14 catégories écologiques. Ces variables concernent la morphologie (taille, poids, présence de pores, habitus, coloration, dimorphisme sexuel, etc.), l'écologie (régime alimentaire, activité, types d'abris utilisés, vie sociale,...), les facteurs abiotiques (climat, répartition altitudinale,...), la reproduction (mode de reproduction, taille de ponte, investissement reproducteur, durée d'incubation,...), le comportement (pontes communes, soins parentaux,...), ou encore l'introduction ou non et les menaces qui pèsent sur une espèce. Après ces présentations générales, l'auteur aborde la description détaillée des 14 catégories écologiques. Pour chacune on trouve sa définition, souvent agrémentée de cas précis, suivie des implications écologiques qui en découlent, d'exemples de genres ou d'espèces de la catégorie. Les catégories les plus proches et leurs divergences sont mentionnées puis une rubrique plus fournie indique les points forts de la catégorie concernant les 170 attributs de la base de données indiqués dans les tableaux précédents (tableau 4.1). Les associations de variables avec chacune des 14 catégories écologiques sont ici discutées de façon critique. On trouve dans ce chapitre 16 pages en couleur (non numérotées, entre les pages 86 et 87) de photographies et de graphiques regroupés, identiques à ceux déjà présentés au bon emplacement, mais en noir et blanc uniquement.

Enfin le chapitre 5, dernier de l'ouvrage, en constitue le cœur (pp. 133-710). Il a été très clairement introduit et explicité pour le lecteur dans les quatre chapitres précédents. Il renferme les monographies par taxons familiaux, génériques et spécifiques. Il décrit alphabétiquement chaque famille et chaque genre puis, au sein de son genre, chacune de 6 528 espèces de lézard. Chaque famille est présentée en comparant ses attributs (parmi les 170 définis) avec ceux de toutes les espèces de lézards réunies. Chaque genre est ensuite décrit en comparant ses attributs avec ceux de la totalité de la famille et ceux de chaque espèce par rapport à leur genre. Les corrélations établies et/ou les différences remarquables sont discutées de façon critique. Pour chaque genre, l'état d'un attribut correspond à la moyenne des états de cet attribut de chacune des espèces qui le composent. Chaque genre est présenté par un tableau qui indique alphabétiquement toutes ses espèces. Pour chaque espèce, l'auteur fournit son nom scientifique universel, son nom scientifique anglais, uniquement le pays au centre de son aire de répartition, son rythme d'activité (cathéméral, crépusculaire, diurne ou nocturne), son alimentation (carnivore, herbivore, invertébrés, myrmécophage et omnivore) ; une taille est estimée du museau au cloaque et la masse estimée est indiquée pour le mode de la taille adulte. La catégorie écologique⁸ d'appartenance de chaque espèce est ensuite signalée avec un certain nombre d'étoiles pour indiquer le degré de confiance (0-4). Dans le texte relatif à chaque genre, la famille d'appartenance est indiquée. Les cases non remplies dans tous ces tableaux (un tableau par genre) ne signifient pas que la donnée n'existe pas mais simplement qu'elle ne permet pas de renseigner la case du tableau de façon fiable.

Une page de remerciements suit le dernier chapitre. J'ai apprécié une petite phrase à l'attention des relecteurs que je partage et qui dit qu'ils sont les héros méconnus et non rémunérés de la Science. Je rajouterais que, lorsque leur travail est bien fait, leur rôle est capital pour la qualité d'un ouvrage ou d'une publication.

Trois annexes suivent. L'annexe A est consacrée aux 170 attributs de la matrice des données. Dans un premier temps l'auteur explique sa vision de la notion d'espèce puis définit sa politique en

matière de citation des sources. Les attributs sont ensuite listés de façon indentée par grands thèmes puis chacun est clairement défini, dans un ordre alphabétique. L'annexe B explique, sur 4 pages, comment la taille de chaque espèce a été quantifiée par une estimation basée sur une courbe de régression adaptée à chaque cas. La relation entre taille et masse est plus délicate à établir. Par exemple un *Sceloporus orcutti* (Phrynosomatidae) de 95 mm du museau au cloaque pèse 75 g alors qu'un *Cynisca degrysi* (Amphisbaenidae) de la même taille ne pèse que 0,19 g ! Il faut être très prudent et l'auteur est parfaitement conscient de ces limites. L'annexe C indique, sur 3 pages, la méthode utilisée par l'auteur pour déterminer les densités absolues des populations, une problématique qu'il maîtrise parfaitement comme l'attestent ses nombreuses publications sur le sujet. Enfin, l'ouvrage s'achève par six pages de bibliographie et un index alphabétique détaillé par nom scientifique anglais et par variable. Pour trouver une espèce, il faudra impérativement connaître son nom scientifique anglais ou son genre d'appartenance en 2017. Pour retrouver une espèce qui a changé de genre après cette date, il faut connaître l'unique nom scientifique anglais retenu par l'auteur, sachant que pour de nombreuses espèces il en existe plusieurs ! Par exemple *Gehyra lazelli* appelé ici Lazell's Dtella existe également dans la littérature, bien plus souvent, sous le nom de Southern Rock Dtella. Un index par nom d'espèce sous la forme « *lazelli*, *Gehyra* » aurait été plus stable dans le temps car il aurait permis de retrouver une espèce qui change de genre.

Malgré son titre *Lizards of the World*, ce livre ne doit pas être rapproché du *Snakes of the World* de Wallach *et al.* (2014)¹⁰. Le premier tente d'établir des corrélations écologiques, éco-physiologiques et biogéographiques au sein des l'ensemble des lézards au niveau spécifique, générique et familial alors que le second établit une synthèse des connaissances sur la taxinomie et la nomenclature des serpents du monde. En fait le premier reste à faire pour les serpents et le second pour les lézards. Les deux manquent terriblement !

Lizards of the World est une œuvre monumentale. Ardue au premier abord, le temps investi à comprendre sa logique ne sera pas perdu. Bien au contraire ! La grande richesse des idées nouvelles

⁸ Parmi les 14 définies plus haut (chapitre 4).

⁹ Répétons ici qu'une bibliographie bien plus complète et détaillée est disponible sur le site en ligne de l'ouvrage chez l'éditeur.

¹⁰ Voir : Ineich I. 2015 – ANALYSE D'OUVRAGE. "Snakes of the World – A Catalogue of Living and Extinct Species", par Van Wallach, Kenneth L. Williams & Jeff Boundy. 2014. CRC Press, Taylor & Francis Group. *Bull. Soc. Herp. Fr.*, 152 : 68-72.

issues de cette méta-analyse est impressionnante. Il ne fait aucun doute qu'elles vont inspirer les recherches sur l'écologie des lézards pour les prochaines décennies. Les questions auxquelles il faudra tenter de répondre et celles à tester pullulent. Autrefois, ce type de travail faisait l'objet d'un numéro hors-série d'une grande revue mais en aucun cas d'un ouvrage. N'étant que très faiblement illustré, *Lizards of the World* apparaît surtout comme un amoncellement de textes et de tableaux. En avoir fait un livre est un choix, certes discutable, mais qui ne me dérange pas trop. Si vous étudiez l'écologie des lézards sur le terrain et cherchez des idées à tester, surtout n'hésitez pas, achetez ce livre, vous serez comblé de nouveaux projets, mais aussi de travail. C'est à mon avis une œuvre remarquable.

BIBLIOGRAPHIE

Rodda G.H., Sawai Y., Chiszar D. & Tanaka H. 1999 – Problem snake management. The Habu and the Brown treesnake. Cornell University Press, Ithaca, New York and London. i-xix, 534 pp.

Wallach V., Williams K.L. & Boundy J. 2014 – Snakes of the World – A Catalogue of Living and Extinct Species. CRC Press, Taylor & Francis Group, Boca Raton, London, New York. i-xxvii, 1-1209.

Date de soumission : lundi 8 février 2021

Date d'acceptation : mercredi 8 décembre 2021

Date de publication : lundi 31 janvier 2022