

3^{ème} trimestre 2021 | N°178
3rd quarter 2021

Bulletin Société de la Herpétologique de France



Bull. Soc. Herp. Fr. (2021) 178
ISSN 0754-9962 • eISSN 2724-9557
DOI : 10.48716/bullshf.178

Editeurs en chef provisoires / Probatory editors in chief:

Jean-Marie BALLOUARD
Hugo CAYUELA
Claude MIAUD

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 :

Ctenonotus marmoratus chrysops, Guadeloupe (La Petite Terre), mai 2010.
Photo : Olivier Lorvelec.

Front cover picture:

Ctenonotus marmoratus chrysops, Guadeloupe (La Petite Terre), 2010 May.
Picture: Olivier Lorvelec.



Site internet

www.lashf.org



@SocieteHerpetologiqueDeFrance



@LaSHF_Officiel



Société Herpétologique de France



Société Herpétologique de France (SHF)

Les admissions à la SHF sont décidées par le Conseil d'administration. Remplir le formulaire d'adhésion, signer la charte déontologique (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 (2020-2021)

Président : Claude MIAUD,
president@lashf.org

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

Vice-Présidente : Maud BERRONEAU
Secrétaire général : Jean CASSAIGNE,
jean.cassaigne892@wanadoo.fr

Secrétaire adjoint : Alexandre ROUX

Trésorier : Pierre RIVALLIN,
p.rivallin@gmail.com

Trésorier adjoint : Stéphane BELLENOUE

Autres membres du Conseil : Jean-Marie BALLOUARD,
Hugo CAYUELA, Éric GRAITSON, Cécile PATRELLE-
LOMBARD et Jérémie SOUCHET

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

Equipe salariée (2020-2021) - 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

- Liste taxinomique de l'herpétofaune dans l'outre-mer français : V. Département de la Guadeloupe./
Taxonomic list of herpetofauna in the French Overseas territories: V. Department of Guadeloupe.
Jean-Christophe DE MASSARY, Corentin BOCHATON, Maël DEWYNTER, Thierry FRÉTEY, Ivan INEICH,
Olivier LORVELEC, Nicolas VIDAL et Jean LESCURE 6-23
- Trois serpents nouveaux du genre *Lycophidion* Fitzinger, 1843 (Squamata : Lamprophiidae) en Afrique
centrale./ Three new snakes of the genus *Lycophidion* Fitzinger, 1843 (Squamata: Lamprophiidae) in
Central Africa.
Jean-François TRAPE 24-37
- Gestion forestière et dynamique des populations de Sonneur à ventre jaune (*Bombina variegata*):
synthèse bibliographique et mesures de conservation./ Forest management and population dynamics
of the Yellow-bellied Toad (*Bombina variegata*): bibliographic review and conservation measures.
Hugo CAYUELA, Eric BONNAIRE, Julian PICHENOT et Aurélien BESNARD 38-56
- Le déclin alarmant des amphibiens de France : L'exemple étayé de la Normandie./ The alarming decline
of amphibians in France: The documented example of Normandy.
Guillaume ASTRUC, Claude MIAUD, Aurélien BESNARD et Mickaël BARRIOZ 57-74

NOTES

- Un cas de malformation mandibulaire chez la Grenouille rieuse *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771)
(Anura, Ranidae) dans la commune de Paris, France./ A case of brachygnathia, mandibular hypoplasia,
among the Marsh Frog *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771) (Anura, Ranidae) in the city of Paris, France.
Josep F. BISBAL-CHINESTA et Elena BERDÚN 75-76
- Range extension of *Tylostrotion uyenoï* discovered in Mae Wong National Park, Kamphaeng Phet
province, western Thailand./ Extension de l'aire de *Tylostrotion uyenoï* découvert dans le Parc national de
Mae Wong, province de Kamphaeng Phet, ouest de la Thaïlande.
Porrawee POMCHOTE, Wichase KHONSUE, Panupong THAMMACHOTI, Pitak SAPEWISUT et Axel
HERNANDEZ 77-79
- Première observation d'*Anguis sp.* sur l'île de Porquerolles (Var, France)/ First observation of *Anguis*
sp. on the island of Porquerolles (Var, France).
Gilles GARNIER, Peggy FOURNIAL, Xavier BONNET, Laurent MAXIME, Sébastien CARON et Jean-Marie
BALLOUARD 80-81
- Observation d'une Coronelle girondine (*Coronella girondica*) albinos dans le cadre SOS serpent./
An albino *Coronella girondica* rescued through the "snake SOS".
Grégory DESO, Xavier BONNET, Gérald DEAUZE et Jean-Marie BALLOUARD 82-83

RÉSUMÉS DE MASTER ET THÈSES

- Les signaux ultraviolets des Lézards vivipares sont-ils conventionnels ? À la recherche de coûts
sociaux par l'expérimentation comportementale. / Are the ultraviolet signals of viviparous lizards
conventional? In search of social costs through behavioural experimentation.
Anna KAWAMOTO 84-88

SOMMAIRE / CONTENTS

ANALYSES D'OUVRAGES

The Rise of Reptiles: 320 Million Years of Evolution (Hans-Dieter Sues), 2019. Ivan INEICH	89-93
Islands and Snakes: Isolation and Adaptive Evolution (Harvey B. Lillywhite, Marcio Martins), 2019. Ivan INEICH	94-99
The Dangerous Snakes of Africa (Stephen Spawls, Bill Branch), 2020. Ivan INEICH	100-105
Anaconda. The Secret Life of the World's Largest Snake (Jesús A. Rivas), 2020. Ivan INEICH	106-112

Liste taxinomique de l'herpétofaune dans l'outre-mer français : V. Département de la Guadeloupe

Taxonomic list of herpetofauna in the French Overseas territories: V. Department of Guadeloupe

Jean-Christophe DE MASSARY⁽¹⁾, Corentin BOCHATON⁽²⁾, Maël DEWYNTER⁽³⁾, Thierry FRÉTEY⁽⁴⁾, Ivan INEICH⁽⁵⁾, Olivier LORVELEC^(6,7), Nicolas VIDAL⁽⁵⁾ et Jean LESCURE⁽⁵⁾

⁽¹⁾ Muséum national d'Histoire naturelle, UMS PatriNat (OFB-CNRS-MNHN). CP 41, 57 rue Cuvier, 75005 Paris

⁽²⁾ UMR 5199 PACEA - Université de Bordeaux. Allée Geoffroy St-Hilaire - CS 50 023, 33615 Pessac.

⁽³⁾ 1900 La Désirée, F-97351 Matoury, Guyane française.

⁽⁴⁾ Association RACINE. 5, allée des Cygnes 35750 Saint Maugan.

⁽⁵⁾ Institut de Systématique, Evolution, Biodiversité (ISYEB). Muséum national d'Histoire naturelle, CNRS, Sorbonne Université, EPHE, Université des Antilles, CP 30, 57 rue Cuvier, 75005 Paris.

⁽⁶⁾ Institut national de recherche pour l'agriculture, l'alimentation et l'environnement (INRAE). UMR0985 (INRAE & Agrocampus Ouest) Écologie et Santé des Écosystèmes, Agrocampus ouest, 65 rue de Saint-Brieuc, 35042 Rennes Cedex.

⁽⁷⁾ Association AEVA, 97170 Petit-Bourg, Guadeloupe.

Auteur correspondant : Jean-Christophe DE MASSARY - jean-christophe.de-massary@mnhn.fr

Résumé – La liste taxinomique est actualisée pour les Amphibiens et les « Reptiles » de la Guadeloupe, département et région d'outre-mer dans les Petites Antilles. Elle tient compte des publications les plus récentes. À côté du nom scientifique zoologique international, nous attribuons un nom scientifique français à chaque taxon.

Mots-clés : Amphibiens, noms scientifiques français, noms scientifiques zoologiques internationaux, Petites Antilles, Reptiles.

Summary – Taxonomic list of the herpetofauna in the Overseas France: V Department of Guadeloupe. The taxonomic checklist is updated for the Amphibians and "Reptiles" of the French department of Guadeloupe, in the Lesser Antilles. It takes into account most recent publications. In addition to international zoological scientific names, we attributed a French scientific name to each taxon.

Key-words: Amphibians, French scientific names, international zoological scientific names, Lesser Antilles, Reptiles.

INTRODUCTION

La Guadeloupe est sur le plan administratif à la fois un département et une région française d'outre-mer (DROM), c'est aussi une région ultrapériphérique européenne. La Guadeloupe est un archipel constitué de trois bancs géologiques d'où émergent des îles : le Banc de la Guadeloupe proprement dite (Basse-Terre, Grande-Terre, La Désirade et La Petite Terre), le Banc de Marie-Galante (une seule île) et le Banc des Saintes (Terre-de-Haut et Terre-de-Bas). Il y a aussi de nombreux îlets autour de ces îles. En plus des trois bancs d'îles, la Guadeloupe comporte géologiquement deux autres bancs, peu connus, car dépourvus d'île : le Banc de Colombie, entre Basse-

Terre et Marie-Galante, et le Banc des Flandres, à l'est de La Désirade (Münch et al. 2013) (Fig. 1). L'archipel guadeloupéen n'est pas une entité homogène et résulte d'une histoire géologique complexe. Il est formé d'un ensemble de plateformes carbonatées, qui s'est installé au Pliocène, dès le Zancéen inférieur (< -5 Ma). Ces plateformes ont subi auparavant une phase importante d'extension entre -8 et -5 Ma environ, au cours de quatre événements tectoniques majeurs, et ont été façonnées au gré de phases d'émergence et de submersion (Münch et al. 2013). La topologie de ces plateformes ainsi que les variations du niveau de la mer ont suscité la jonction ou la séparation de certaines îles. Au cours de cette longue histoire géologique, l'île

de La Désirade a émergé en premier, au Pliocène, bien avant les autres îles du Banc de la Guadeloupe (Münch *et al.* 2013). Ainsi, divers évènements géologiques ont marqué la mise en place de la faune et de la flore de l'archipel

guadeloupéen. La diversité que nous observons aujourd'hui chez les Anolis ou les Mabuyas, par exemple, doit s'interpréter à travers le prisme de ces épisodes du passé et d'évènements plus récents.

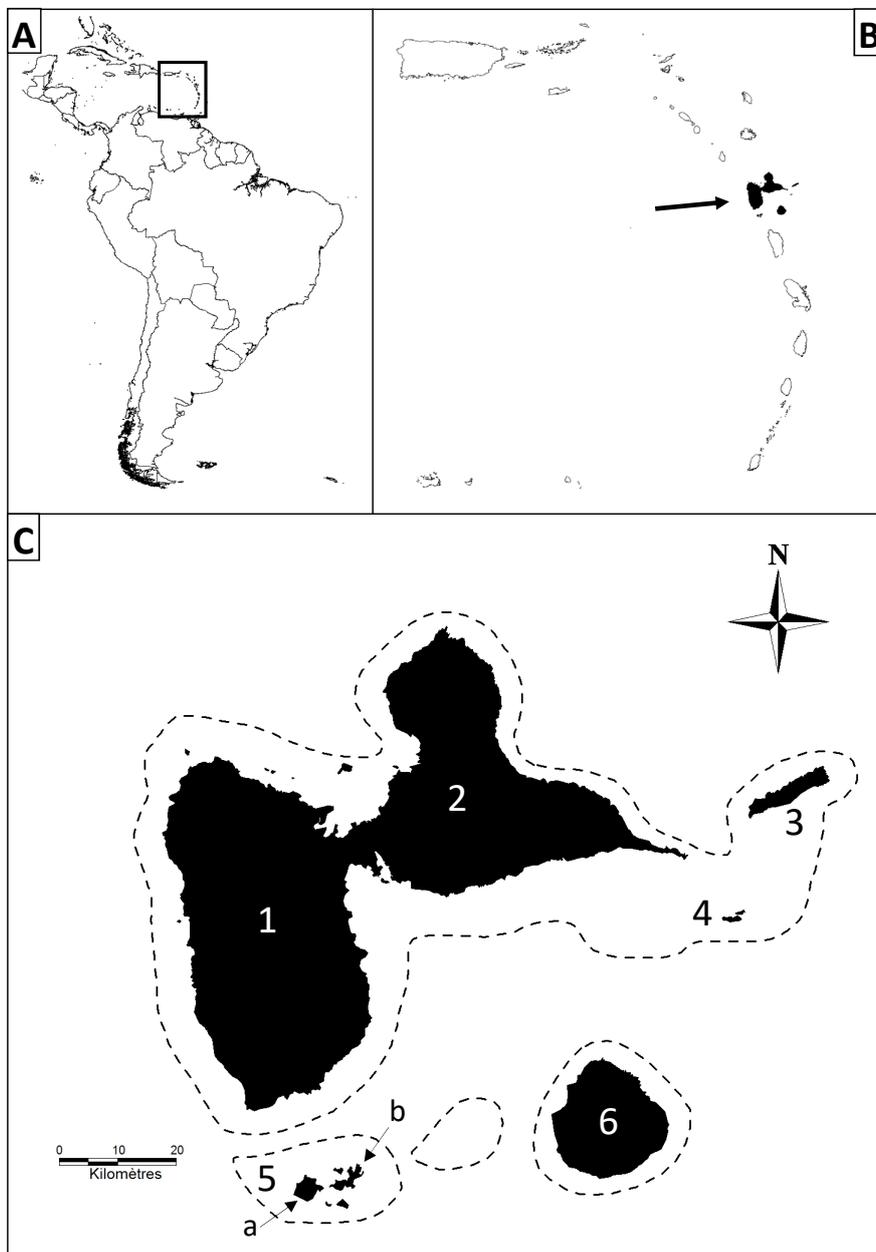


Figure 1 – Localisation géographique des Petites Antilles et de l'archipel guadeloupéen. **A**, Situation des Petites Antilles. **B**, Situation de l'archipel guadeloupéen dans les Petites Antilles. **C**, Archipel guadeloupéen, avec la délimitation des bancs (au nord, le Banc de la Guadeloupe ; au sud, d'ouest en est, le Banc de Marie-Galante, le Banc de Colombie [sans île] et le Banc des Saintes) et la localisation des principales îles ou ensemble d'îles : (1), Basse-Terre ; (2), Grande-Terre ; (3), La Désirade ; (4), La Petite Terre ; (5), Les Saintes [a, Terre-de-Bas ; b, Terre-de-Haut] ; (6), Marie-Galante.

Figure 1 – Geographic location of the Lesser Antilles and of the Guadeloupean Archipelago. **A**, Situation of the Lesser Antilles. **B**, Location of the Guadeloupe Archipelago in the Lesser Antilles. **C**, The Guadeloupean Archipelago, with delimitations of banks (to the north, Guadeloupe Bank; to the south, from west to east, Marie-Galante Bank, Colombia Bank (without an island) and Les Saintes Bank) and the location of the main islands or set of islands: (1), Basse-Terre; (2), Grande-Terre; (3), La Désirade; (4), La Petite Terre; (5), Les Saintes [a, Terre de Bas; b, Terre de Haut]; (6), Marie-Galante.

MATÉRIEL ET MÉTHODE

La liste taxinomique de l'herpétofaune de la Guadeloupe est établie selon les travaux traitant de biogéographie et de systématique depuis Breuil (2002) : Breuil 2004, 2013, 2021, Kaiser et al. 2004, Kronauer et al. 2005, Bergmann & Russell 2007, Hedges & Heinicke 2007, Lorvelec et al. 2007, Breuil & Ibéné 2008, Thorpe et al. 2008a,b, 2010, 2018, Breuil et al. 2009a,b, 2020, Henderson & Powell 2009, Vidal & Hedges 2009, Daniells et al. 2010, Legouez 2010, Powell et al. 2010, 2015, Delcroix et al. 2011, Ibéné & Questel 2011, Lorvelec 2011, Lorvelec & Barré 2011, 2017, Questel 2011, Rinaldi et al. 2011, Gomez-Mestre et al. 2012, Hedges & Conn 2012, Henderson & Breuil 2012, Nicholson et al. 2012, 2018, Paré & Lorvelec 2012, Gomès & Ibéné 2013, Grouard 2013, Jowers et al. 2013, Muñoz et al. 2013, Powell et al. 2013, Pyron et al. 2013, Stephen et al. 2013, Hedges et al. 2014, 2015, 2016, 2019a,b, Angin & Gomès 2015, Bailon et al. 2015, Lambert et al. 2015, Martin et al. 2015, Pinto-Sanchez et al. 2015, Prates et al. 2015, Barré et al. 2016, Bochaton 2016, 2020, Bochaton et al. 2016a,b, 2018, 2019a,b, 2021, Costa et al. 2016, Goicoechea et al. 2016, Karin et al. 2016, Angin 2017, Lorvelec et al. 2017, Massary et al. 2017, 2018, Miralles et al. 2017, Parmentier et al. 2017, Poe et al. 2017, Rhodin et al. 2017, Streicher & Wiens 2017, Tucker et al. 2017, Bochaton & Bailon 2018, Dewynter 2018, Gomès et al. 2018, Dewynter et al. 2019, Burbrink et al. 2020, Lescure et al. 2020, Frétey & Dubois 2021, Singhal et al. 2021, Uetz et al. 2021.

La liste taxinomique de l'herpétofaune de la Guadeloupe comprend les espèces fossiles, très rares sur les îles des Antilles, et celles repérées dans les temps historiques. Par convention, l'UICN (Anonyme 2012) établit cette limite à l'an 1500 de notre ère. Du matériel archéozoologique peut apporter la preuve de l'existence d'une espèce sur une île et finalement de sa présence a posteriori à l'époque historique. La liste taxinomique est présentée en deux parties séparées, l'une portant sur les espèces autochtones et l'autre sur les espèces introduites établies, c'est-à-dire des espèces allochtones pour lesquelles au moins une population reproductrice est connue. Sont donc exclues toutes les espèces introduites, observées de façon ponctuelle. Une exception est faite pour les Tortues marines par rapport à la présence de populations reproductrices, car on retient ici leur présence contemporaine dans la zone marine

française des territoires étudiés, même si elles ne s'y reproduisent pas. Dans chacune des deux parties, la liste des espèces est ordonnée alphabétiquement, par ordre, sous-ordre, famille, genre, espèce et sous-espèce, quand celle-ci est particulière à une île du département, d'abord pour les Amphibiens, ensuite pour les Sauropsides non aviens (= « Reptiles »). Le symbole « ^F » apposé à un taxon indique qu'il n'est connu qu'à l'état fossile (matériel paléontologique ou archéozoologique). Le symbole « † » indique qu'il a été déclaré disparu du territoire considéré pendant l'époque historique. S'il est suivi d'un « ? », il est considéré en voie d'extinction. Le symbole « ^E » ou « ^S » apposé à un taxon indique qu'il est endémique ou subendémique de la Guadeloupe. Nous considérons ici comme subendémiques, les taxons présents dans l'archipel guadeloupéen et ailleurs dans les Petites Antilles (Fig. 1B). Grâce aux travaux de phylogénie moléculaire, il est possible de tenter de dater l'ancienneté de la divergence des taxons actuels et donc de reconstruire l'histoire du peuplement de l'archipel guadeloupéen en Amphibiens et en « Reptiles » en se fondant sur la faune existante. Ces approches sont particulièrement importantes aux Antilles, où le registre fossile est très faiblement documenté et remonte rarement au-delà du Pléistocène supérieur. Les noms scientifiques français, qui ne sont ni des noms communs français ni des noms créoles, ont été établis selon l'histoire scientifique de ces noms (Lescure 2019) et certaines règles établies par Lescure (1989), ainsi que Lescure et Le Garff (2006). La référence de base pour les noms scientifiques français est l'*Erpétologie générale* de A.M.C. Duméril et Bibron (1834-1844), et de A.M.C. Duméril, Bibron et A.H.A. Duméril (1854) comme l'est le *Systema Naturæ* de Linnæus (1758) pour les noms scientifiques zoologiques.

¹ La liste taxinomique de l'herpétofaune de la Guadeloupe contribue au référentiel taxinomique national français TAXREF (voir Gargominy et al. 2020).

LISTE TAXINOMIQUE DE L'HERPÉTOFAUNE DU DÉPARTEMENT DE LA GUADELOUPE

ESPÈCES AUTOCHTONES

AMPHIBIA Blainville, 1816 **AMPHIBIENS**

ANURA A.M.C. Duméril, 1805..... **ANOURES**

ELEUTHERODACTYLIDAE Lutz, 1954..... **ÉLEUTHÉRODACTYLIDÉS**

Eleutherodactylus A.M.C. Duméril & Bibron, 1841..... **Éleuthéroductyle**

▪ *Eleutherodactylus barlagnei* Lynch, 1965^E..... L'Éleuthéroductyle de Barlagne

▪ *Eleutherodactylus martinicensis* (Tschudi, 1838)^S..... L'Éleuthéroductyle de la Martinique

▪ *Eleutherodactylus pinchoni* Schwarz, 1967^E..... L'Éleuthéroductyle de Pinchon

SAUROPSIDA Huxley, 1864..... **SAUROPSIDES**

CHELONII Brongniart, 1800..... **CHÉLONIENS**

CRYPTODIRA Cope, 1868..... **CRYPTODIRES**

CHELONIIDAE Opper, 1811..... **CHÉLONIIDÉS**

Caretta Rafinesque, 1814..... **Caouanne**

▪ *Caretta caretta* (Linnæus, 1758)..... La Tortue caouanne

Chelonia Brongniart, 1800..... **Chélonée**

▪ *Chelonia mydas* (Linnæus, 1758)..... La Tortue franche

Eretmochelys Fitzinger, 1843..... **Éretmochélyde**

▪ *Eretmochelys imbricata* (Linné, 1766)..... La Tortue caret

Lepidochelys Fitzinger, 1843..... **Lépidochélyde**

▪ *Lepidochelys olivacea* (Eschscholtz, 1829)..... La Tortue olivâtre

DERMOCHELYIDAE Fitzinger, 1843..... **DERMOCHÉLYIDÉS**

Dermochelys Blainville, 1816..... **Dermochélyde**

▪ *Dermochelys coriacea* (Vandelli, 1761)..... La Tortue luth

SQUAMATA Merrem, 1820..... **SQUAMATES**

“**SAURIA** Brongniart, 1800”..... **SAURIENS**

DACTYLOIDAE Fitzinger, 1843..... **DACTYLOÏDÉS**

Ctenonotus Fitzinger, 1843..... **Ctenonote**

▪ *Ctenonotus ferreus* (Cope, 1864)^E..... L'Anolis de Marie-Galante

▪ *Ctenonotus marmoratus* (A.M.C. Duméril & Bibron, 1837)^E..... L'Anolis marbré

• *C. m. alliaceus* (Cope, 1864)^E..... L'Anolis marbré montagnard

• *C. m. chrysops* (Lazell, 1964)^E..... L'Anolis marbré de La Petite Terre

• *C. m. desiradei* (Lazell, 1964)^E..... L'Anolis marbré de La Désirade

• *C. m. girafus* (Lazell, 1964)^E..... L'Anolis marbré girafe

• *C. m. inornatus* (Lazell, 1964)^E..... L'Anolis marbré inorné

• *C. m. kahouannensis* (Lazell, 1964)^E..... L'Anolis marbré de Kahouanne

• *C. m. marmoratus* (A.M.C. Duméril & Bibron, 1837)^E..... L'Anolis marbré de Basse-Terre

• *C. m. setosus* (Lazell, 1964)^E..... L'Anolis marbré hérissé

• *C. m. speciosus* (Garman, 1887)^E..... L'Anolis marbré brillant

▪ *Ctenonotus terraaltae* (Barbour, 1915)^E..... L'Anolis des Saintes

• *C. t. caryae* (Lazell, 1964)^E..... L'Anolis des Saintes de Terre-de-Bas

• *C. t. terraaltae* (Barbour, 1915)^E..... L'Anolis des Saintes de Terre-de-Haut

DIPLOGLOSSIDAE Bocourt, 1873.....	DIPLOGLOSSIDÉS
Diploglossus Wiegmann, 1834	Diploglosse
▪ <i>Diploglossus</i> sp. ^F	«Le Diploglosse sp.»
IGUANIDAE Gray, 1827.....	IGUANIDÉS
Iguana Laurenti, 1768.....	Iguane
▪ <i>Iguana delicatissima</i> Laurenti, 1768 ^S	L'Iguane des Petites Antilles
LEIOCEPHALIDAE Frost & Etheridge, 1989.....	LÉIOCÉPHALIDÉS
Leiocephalus Gray, 1827.....	Léiocéphale
▪ <i>Leiocephalus roquetus</i> Bochaton, Charles & Lenoble, 2021 ^{E+}	L'Holotropide roquet
PHYLLODACTYLIDAE Gamble, Bauer, Greenbaum & Jackman, 2008.....	PHYLLODACTYLIDÉS
Thecadactylus Goldfuss, 1820.....	Thécadactyle
▪ <i>Thecadactylus rapicauda</i> (Houttuyn, 1782).....	Le Thécadactyle à queue turbinée
SPHAERODACTYLIDAE Underwood, 1954.....	SPHÉRODACTYLIDÉS
Sphaerodactylus Wagler, 1830.....	Sphérodactyle
▪ <i>Sphaerodactylus fantasticus</i> A.M.C. Duméril & Bibron, 1836 ^S	Le Sphérodactyle bizarre
• <i>S. f. anidrotus</i> Thomas, 1964 ^E	Le Sphérodactyle bizarre de Marie-Galante
• <i>S. f. fantasticus</i> A.M.C. Duméril & Bibron, 1836 ^F	Le Sphérodactyle bizarre de Duméril et Bibron
• <i>S. f. hippomanes</i> Thomas, 1964 ^F	Le Sphérodactyle bizarre de La Désirade
• <i>S. f. karukera</i> Thomas, 1964 ^E	Le Sphérodactyle bizarre de Grande-Terre
• <i>S. f. orescius</i> Thomas, 1964 ^E	Le Sphérodactyle bizarre de la côte atlantique
• <i>S. f. tartaropylorus</i> Thomas, 1964 ^E	Le Sphérodactyle bizarre des Portes d'Enfer
▪ <i>Sphaerodactylus phyzacinus</i> Thomas, 1964 ^E	Le Sphérodactyle des Saintes
SCINCIDAE Oppel, 1811.....	Scincidés
Capitellum Hedges & Conn, 2012.....	Capitelle
▪ <i>Capitellum mariagalantae</i> Hedges & Conn, 2012 ^{E+?}	Le Scinque de Marie-Galante
Mabuya Fitzinger, 1826.....	Mabuya
▪ <i>Mabuya desiradae</i> Hedges & Conn, 2012 ^E	Le Scinque guadeloupéen
• <i>M. d. cochonae</i> Hedges & Conn, 2012 ^{E+?}	Le Scinque guadeloupéen de l'îlet à Cochons
• <i>M. d. desiradae</i> Hedges & Conn, 2012 ^E	Le Scinque guadeloupéen de La Désirade
• <i>M. d. grandisterrae</i> Hedges & Conn, 2012 ^{E+?}	Le Scinque guadeloupéen de Grande-Terre
• <i>M. d. guadeloupaie</i> Hedges & Conn, 2012 ^{E+?}	Le Scinque guadeloupéen de Basse-Terre
• <i>M. d. parviterrae</i> Hedges, Lorvelec, Barré, Berchel, Diard Combot, Vidal & Pavis, 2016 ^E	Le Scinque guadeloupéen de La Petite Terre
TEIIDAE Gray, 1827.....	TÉIIDÉS
Pholidoscelis Fitzinger, 1843.....	Pholidoscèle
▪ <i>Pholidoscelis cineraceus</i> (Barbour & Noble, 1915) ^{E+}	L'Ameive de la Guadeloupe
▪ <i>Pholidoscelis major</i> (A.M.C. Duméril & Bibron, 1839) ^{E+}	Le Grand Ameive
▪ <i>Pholidoscelis turukaeraensis</i> Bochaton, Boistel, Grouard, Ineich, Tresset & Bailon, 2019 ^{EF}	L'Ameive de Marie-Galante
SERPENTES Linnæus, 1758.....	SERPENTS
BOIDAE Gray, 1825.....	BOIDÉS
Boa Linnæus, 1758.....	Boa
▪ <i>Boa blanchardensis</i> Bochaton & Bailon, 2018 ^{EF}	Le Boa de Marie-Galante
▪ <i>Boa</i> sp. ^F	«Le Boa sp.»
DIPSADIDAE Bonaparte, 1838.....	DIPSADIDÉS
Alsophis Fitzinger, 1843.....	Alsophide
▪ <i>Alsophis antillensis</i> (Schlegel, 1837) ^F	La Couleuvre des Antilles
▪ <i>Alsophis sanctonum</i> Barbour, 1915 ^F	La Couleuvre des Saintes
• <i>A. s. danforthi</i> Cochran, 1938 ^E	La Couleuvre des Saintes de Terre-de-Bas
• <i>A. s. sanctonum</i> Barbour, 1915 ^E	La Couleuvre des Saintes de Terre-de-Haut
▪ <i>Alsophis</i> sp. 2 ^F	«La Couleuvre sp. 2»
Erythrolamprus F. Boie, 1826.....	Érythrolampre
▪ <i>Erythrolamprus juliae</i> (Cope, 1879) ^S	La Couleuvre de Julia

- *E. j. copeae* (Parker, 1936)^F.....La Couleuvre de Julia guadeloupéenne
- *E. j. mariae* (Barbour, 1914)^{F†}.....La Couleuvre de Julia marie-galantaise

- TYPHLOPIDAE** Gray, 1825..... **TYPHLOPIDÉS**
Antillotyphlops Hedges, Marion, Lipp, Marin & Vidal, 2014.....Antillotyphlops
 ■ *Antillotyphlops guadeloupensis* (Richmond, 1966)^F.....Le Typhlops de la Guadeloupe

ESPÈCES INTRODUITES ÉTABLIES

AMPHIBIA Blainville, 1816..... **AMPHIBIENS**

ANURA A.M.C. Duméril, 1805..... **ANOURES**

- BUFONIDAE** Gray, 1825..... **BUFONIDÉS**
Rhinella Fitzinger, 1826..... **Rhinelle**
 ■ *Rhinella marina* (Linnæus, 1758).....Le Crapaud agua

- ELEUTHERODACTYLIDAE** Lutz, 1954..... **ÉLEUTHÉRODACTYLIDÉS**
Eleutherodactylus A.M.C. Duméril & Bibron, 1841..... **Éleuthérodactyle**
 ■ *Eleutherodactylus johnstonei* Barbour, 1914.....L'Éleuthérodactyle de Johnstone

- HYLIDAE** Rafinesque, 1815..... **HYLIDÉS**
Scinax Wagler, 1830..... **Scinax**
 ■ *Scinax x-signatus* (Spix, 1824).....Le Scinax x-signé

SAUROPSIDA Huxley, 1864..... **SAUROPSIDES**

CHELONII Brongniart, 1800..... **CHÉLONIENS**

CRYPTODIRA Cope, 1868..... **CRYPTODIRES**

- EMYDIDAE** Rafinesque, 1815..... **ÉMYDIDÉS**
Trachemys Agassiz, 1857..... **Trachémyde**
 ■ *Trachemys scripta* (Thunberg in Schoepff, 1792).....La Trachémyde écrite
 ■ *Trachemys stejnegeri* (Schmidt, 1928).....La Trachémyde de Stejneger

- TESTUDINIDAE** Batsch, 1788..... **TESTUDINIDÉS**
Chelonoidis Fitzinger, 1835..... **Chélonioïde**
 ■ *Chelonoidis carbonarius* (Spix, 1824).....La Tortue charbonnière

PLEURODIRA Cope, 1864..... **PLEURODIRES**

- PELOMEDUSIDAE** Cope, 1868..... **PÉLOMÉDUSIDÉS**
Pelusios Wagler, 1830..... **Péluse**
 ■ *Pelusios castaneus* (Schweigger, 1812).....La Péluse de Schweigger

SQUAMATA Merrem, 1820..... **SQUAMATES**

“**SAURIA** Brongniart, 1800”..... **SAURIENS**

- GEKKONIDAE** Oppel, 1811..... **GEKKONIDÉS**
Hemidactylus Goldfuss, 1820..... **Hémidactyle**
 ■ *Hemidactylus mabouia* (Moreau de Jonnés, 1818).....Le Gecko mabouia
Lepidodactylus Fitzinger, 1843..... **Lépidodactyle**
 ■ *Lepidodactylus lugubris* (A.M.C. Duméril & Bibron, 1836).....Le Gecko demi-deuil

- GYMNOPHTHALMIDAE** Merrem, 1820..... **GYMNOPHTHALMIDÉS**
Gymnophthalmus Merrem, 1820..... **Gymnophthalme**
 ■ *Gymnophthalmus underwoodi* Grant, 1958.....Le Gymnophthalme d'Underwood

IGUANIDAE Gray, 1827.....	IGUANIDÉS
Iguana Laurenti, 1768.....	Iguane
▪ <i>Iguana iguana</i> (Linnæus, 1758).....	L'Iguane commun
▪ <i>Iguana rhinolopha</i> Wiegmann, 1834.....	L'Iguane rhinolophe

SERPENTES Linnæus, 1758..... **SERPENTS**

TYPHLOPIDAE Gray, 1825.....	TYPHLOPIDÉS
Indotyphlops Hedges, Marion, Lipp, Marin & Vidal, 2014.....	Indotyphlops
▪ <i>Indotyphlops braminus</i> (Daudin, 1803).....	Le Typhlops brahme

COMMENTAIRES

Amphibiens

• Les *Eleutherodactylus*

Basse-Terre, une des deux îles principales de la Guadeloupe, est la seule île des Petites Antilles à posséder deux espèces endémiques d'*Eleutherodactylus* : *E. barlagnei* et *E. pinchoni* (Fig. 2) (Lescure 2000, Henderson & Breuil 2012). *Eleutherodactylus barlagnei* est un des très rares

Eleutherodactylus semi-aquatiques, dont on ne connaît d'ailleurs pas bien la reproduction (Kaiser et al. 2004). On ne sait toujours pas où cet Éleuthéroductyle dépose ses œufs à développement direct.

Une étude phylogénétique moléculaire des Éleuthéroductyles des Petites Antilles est nécessaire pour connaître l'origine exacte d'*E. martinicensis* : Sainte-Lucie, Martinique ou Guadeloupe ? Censky et Kaiser (1999) pensent que l'espèce est originaire de la Martinique.



Figure 2 - *Eleutherodactylus pinchoni*, photographié en Guadeloupe, à Saint-Claude (Basse-Terre), en novembre 2020. Photo : Baptiste Angin.

Figure 2 - *Eleutherodactylus pinchoni*, photographed in Guadeloupe, at Saint-Claude (Basse-Terre), in November 2020. Picture: Baptiste Angin.

« Reptiles »

• Les Tortues marines

Cinq espèces de Tortues marines sont observées dans l'archipel guadeloupéen. *Eretmochelys imbricata*, *Chelonia mydas* et *Dermochelys coriacea* pondent sur ses plages, *Caretta caretta* et *Lepidochelys olivacea* sont seulement observées en mer (Delcroix et al. 2011).

• Les *Ctenonotus*

Dans nos listes taxinomiques de référence (voir Dewynter et al. 2019), nous appliquons la classification des Dactyloidae selon Nicholson et ses collaborateurs (2018). Nous ne reconnaissons que trois espèces d'Anolis en Guadeloupe, une par banc d'îles (Guadeloupe, Marie-Galante et Les Saintes). En conséquence, les autres taxons décrits correspondent selon les auteurs à des lignées (Thorpe et al. 2018) ou à des sous-espèces (Legreneur & Lorvelec 2017). Les espèces sont : *Ctenonotus ferreus*, *C. marmoratus* et *C. terraealtae*. Cette dernière, endémique des Saintes, est représentée par deux sous-espèces : la forme nominative sur Terre-de-Bas et *C. t. caryae* (Fig. 3) sur Terre-de-Haut. D'après Thorpe et ses collègues (2018), *Ctenonotus marmoratus* est un complexe d'espèces issues peut-être de deux lignées fondatrices, une sur la Basse-Terre, qu'ils nomment « West *marmoratus* », et l'autre sur la Grande-Terre appelée « East *marmoratus* ». Dans l'état actuel des connaissances, nous ne pouvons pas dire comment les taxons du complexe *marmoratus* décrits de tout le Banc de la Guadeloupe sont liés à ces deux lignées et quelle est leur statut taxinomique. Neuf sous-espèces, dont *Ctenonotus marmoratus chrysops* (Fig. 4), sont retenues dans notre liste. Une dixième, dont le nom n'est pas disponible au regard

Figure 3 - *Ctenonotus terraealtae caryae*, photographié en Guadeloupe, aux Saintes (Terre-de-Bas), en mars 2020. Photo : Karl Questel.

Figure 3 - *Ctenonotus terraealtae caryae*, photographed in Guadeloupe, at Les Saintes (Terre-de-Bas), in March 2020. Picture: Karl Questel.



Figure 4 - *Ctenonotus marmoratus chrysops*, photographié en Guadeloupe, à La Petite Terre, en mai 2010. Photo : Olivier Lorvelec.

Figure 4 - *Ctenonotus marmoratus chrysops*, photographed in Guadeloupe, at La Petite Terre, in May 2010. Picture: Olivier Lorvelec.

du Code international de nomenclature zoologique, serait présente sur les îlets Pigeon (Ibéné & Questel 2011, Legreneur 2013, 2015). Certaines d'entre elles ne sont peut-être que des « écotypes » selon Muñoz et ses collègues (2013). Nous ne pouvons pas actuellement évaluer le statut de ces sous-espèces. Nous les retenons pour l'instant, dans l'attente d'analyses génétiques et morphologiques.

• *Diploglossus* sp. et la famille des Diploglossidés

Des restes d'ossements fossiles de Lézards du genre *Diploglossus* ont été trouvés dans trois sites archéologiques en Basse-Terre et Grande-Terre (Bochaton et al. 2016b). Une seule espèce du genre était connue auparavant dans les Petites Antilles, à Montserrat, *Diploglossus montisserrati*. Toutefois, Breuil (2002) avait déclaré possible la présence passée d'un *Diploglossus* à la Guadeloupe. L'étude des restes de Guadeloupe montre une grande proximité avec l'espèce de Montserrat, mais de petites différences anatomiques ont aussi été relevées. Dans l'attente d'études complémentaires, les auteurs de cette découverte (Bochaton et al. 2016b) attribuent ces restes fossiles à une espèce non nommée, *Diploglossus* sp.

Les *Diploglossus* ont longtemps été classés dans une sous-famille particulière d'Anguidés, les Diploglossinés. De récentes études de phylogénies moléculaires (Burbrink et al. 2020, Singhal et al. 2021) confirment la proposition de Greer (1991), puis de Vidal & Hedges (2009), de reconnaître cette sous-famille comme une famille à part entière, les Diploglossidés. Notons que les Lézards de cette

famille, avec une espèce à Montserrat et une possible nouvelle espèce en Guadeloupe, sont très rares dans les Petites Antilles, alors qu'ils sont représentés par 25 espèces endémiques réparties dans deux genres (*Celestus* Gray, 1839 et *Diploglossus* Wiegmann, 1834) dans les Grandes Antilles (Bochaton et al. 2016b).

• *Iguana delicatissima*

L'Iguane des Petites Antilles est une espèce arrivée précocement dans cette région (Hedges 1996). La faible divergence génétique entre les différentes populations insulaires d'*Iguana delicatissima* des Petites Antilles (Martin et al. 2015) pourrait s'expliquer par le fait que son arrivée dans ces îles a été l'œuvre des Amérindiens lors de leur colonisation de la région. Cette hypothèse est corroborée par les données paléontologiques recueillies sur l'île de Marie-Galante, qui font état d'une arrivée de l'Iguane contemporaine de celle de l'Homme (Bochaton et al. 2016a). Malgré une divergence génétique marquée entre *I. delicatissima* et *I. iguana* (Stephen et al. 2013), les deux espèces demeurent interfécondes.

• *Leiocephalus roquetus*

Etheridge (1964) a décrit *Leiocephalus cuneus* à partir de restes fossiles trouvés à Barbuda. Contrairement à ce qui a été supposé (Pregill 1992, Pregill et al. 1994), les données fossiles actuelles de *Leiocephalus* de Guadeloupe montrent des différences avec *Leiocephalus cuneus* de Barbuda et Antigua (Bochaton obs. pers.). Le taxon présent en Guadeloupe est *Leiocephalus roquetus*, une espèce nouvellement décrite par Bochaton, Charles et Lenoble (2021) à partir d'un spécimen provenant de Guadeloupe, conservé au Muséum d'Histoire naturelle de Bordeaux, et de restes d'ossements fossiles trouvés à La Désirade. Le nom scientifique français de l'espèce est « Holotropide roquet », traduction fidèle de son qualificatif spécifique, un nom suggéré par Breuil (2002), en référence à celui donné par les premiers colons (Du Tertre 1654, 1667, Rochefort 1658).

• Les Sphérodactyles

Comme les Anolis, les Sphérodactyles ont connu une importante diversification dans les Petites Antilles. Sur la base d'une phylogénie moléculaire, Thorpe et ses collaborateurs (2008b) ont établi que le taxon *Sphaerodactylus fantasticus phyzacinus* est une espèce à part entière et doit s'appeler *Sphaerodactylus phyzacinus*, ce qui conforte l'idée émise par Breuil dès 2002. Les autres *Sphaerodactylus* guadeloupéens, même celui de Marie-Galante, une île d'un autre Banc que celui de la Guadeloupe, demeurent des sous-espèces de *S. fantasticus* (Thorpe et al. 2008b).

• La famille des Scincidés et les Mabuyas

Le nom d'auteur de la famille des Scincidés est Opper (1811) et non Gray (1825). En effet, Opper a défini avant Gray la famille des Scincidés au sens actuel, qu'il appelait alors Scincoides (Frétey comm. pers. 2021).

En 2012, Hedges et Conn ont proposé de distinguer la famille des Mabuyidae à côté de celle des Scincidae (voir aussi Hedges 2014). Cependant des travaux récents s'accordent à rejeter cette classification (Pyron et al. 2013, Pinto-Sanchez et al. 2015, Karin et al. 2016, Lambert et al. 2015, Miralles et al. 2017). Nous avons suivi leur position : les Mabuyinae demeurent inclus dans la famille des Scincidae (Dewynter et al. 2019).

Miralles et ses collègues (2017) ont considéré que les Mabuya de l'archipel guadeloupéen étaient conspécifiques et pouvaient être regroupés dans l'espèce *Mabuya desiradae* Hedges et Conn, 2012 (Fig. 5 & 6). Hedges et ses collègues (2019) ont critiqué cette considération et maintiennent



Figure 5 - *Mabuya desiradae desiradae*, photographié en Guadeloupe, à La Désirade, en juillet 2018. Photo : Karl Questel.

Figure 5 - *Mabuya desiradae desiradae*, photographed in Guadeloupe, at La Désirade, in July 2018. Picture: Karl Questel.



Figure 6 - *Mabuya desiradae parviterae*, photographié en Guadeloupe, à La Petite Terre, en mai 2010. Photo : Olivier Lorvelec.

Figure 6 - *Mabuya desiradae parviterae*, photographed in Guadeloupe, at La Petite Terre, in May 2010. Picture: Olivier Lorvelec.

que la séparation des *Mabuya* guadeloupéens en plusieurs espèces est justifiable. À ce jour, il est objectivement impossible de résoudre ce dilemme : une seule espèce ou cinq espèces différentes ? De nouvelles études fondées sur un plus grand nombre d'échantillons seraient nécessaires, mais cette perspective paraît largement compromise en raison de l'extinction probable des populations de plusieurs taxons insulaires. Il est toutefois envisageable que les génomes des spécimens de Muséums, s'ils ne sont pas entièrement dégradés, puissent être analysés dans les années qui viennent. Par analogie avec la diversité observée chez les *Anolis* et les *Sphérodactyles* (nombreuses sous-espèces), qui partagent la même histoire que celle des *Mabuyas*, nous estimons que les populations de *Mabuyas* des différentes îles de l'archipel guadeloupéen ont pu suffisamment se singulariser pour être potentiellement considérées comme des sous-espèces, une position que nous adoptons actuellement.

• Les *Pholidoscelis*

Les *Pholidoscelis* constituent un groupe monophylétique d'Ameives, provenant probablement d'Amérique Centrale et arrivés dans l'est des Grandes Antilles (Hispaniola ou Porto-

Rico) (Tucker et al. 2017). Ils vivent actuellement dans les îles Bahamas, les Grandes Antilles et les Petites Antilles, où ils n'occupent que les îles de la moitié nord, de Sombrero à La Dominique. Ces Ameives étaient connus des premiers habitants de la Guadeloupe (Du Tertre 1654, Rochefort 1658). Trois espèces de *Pholidoscelis* ont été décrites de l'archipel guadeloupéen : *Pholidoscelis major* de La Petite Terre (Breuil 2002), *P. cineraceus* de Grand Îlet, disparus respectivement au XIX^{ème} et au début du XX^{ème} siècle (Breuil 2002), et *P. turukaerensis* de Marie-Galante, connu seulement à l'état fossile (Bochaton et al. 2019a). Il se pourrait que *P. cineraceus* et *P. major* forment une seule espèce (Bochaton et al. 2019a), mais cette hypothèse construite sur de seuls critères paléontologiques devrait être testée par des études moléculaires conduites si possible sur les spécimens de muséums de ces deux taxons, conservés en alcool (Bochaton obs. pers.). Nous les conservons pour l'instant comme deux espèces séparées.

• Les Boas

Bochaton et Bailon (2018) ont décrit récemment le Boa de Marie-Galante et l'ont nommé *Boa blanchardensis* en référence à la grotte Blanchard, où la majorité des restes a été découverte dans des

dépôts datant de la fin du Pléistocène (Lescure et al. 2020). La présence passée d'un Boa en Basse-Terre de Guadeloupe et à La Désirade, *Boa* sp., est également affirmée par le registre archéologique, mais ces ossements n'ont pas pu être attribués à une espèce en particulier (Bochaton 2020).

• *Alsophis antillensis* et *A. sanctonum*

Alsophis antillensis est indéniablement en voie d'extinction en Guadeloupe (Basse-Terre et Grande-Terre), notamment dans les Grands Fonds de Grande-Terre, où il était vu habituellement jusqu'au milieu du XX^{ème} siècle (Gomès et al. 2018). Les deux dernières observations de l'espèce datent de 2004 et concernent un spécimen tué à Capesterre-Belle-eau (Basse-Terre) et un autre tué par un chat aux Abymes (Grande-Terre) (Gomès et al. 2018). Une autre espèce, *Alsophis sanctonum* (Fig. 7), moins rare, est présente aux Saintes.

Alsophis antillensis a-t-il existé sur le Banc de Marie-Galante ? L'espèce n'y est connue que d'un seul individu (MNHN-RA-0.3555) envoyé au Muséum de Paris par Hotessier, un planteur du début du XIX^{ème} siècle habitant Marie-Galante mais qui avait des attaches familiales à Capesterre. Ce spécimen ne se différencie pas morphologiquement de ses congénères du Banc de la Guadeloupe (Breuil 2002). La localité est précisée par M.C. Duméril et A. Duméril (1851) mais, suivant ces auteurs, elle se rapporte parfois au lieu de l'envoi du matériel et non au lieu de récolte. Cependant, l'existence passée d'*Alsophis antillensis* à Marie-Galante est possible car sa présence jusqu'à la période amérindienne y est

affirmée par le registre archéologique (Bochaton et al. 2019b, voir aussi Lescure et al. 2020). Ce registre archéologique nous affirme aussi la présence, avant les temps historiques, d'*Alsophis antillensis* et d'une possible deuxième espèce d'*Alsophis*, non nommée spécifiquement (*Alsophis* sp. 2), dans plusieurs îles de l'archipel guadeloupéen : Grande-Terre, Basse-Terre, La Désirade, Marie-Galante et Terre de Bas des Saintes, et même La Petite Terre (seulement *A. antillensis*) (Bochaton et al. 2019b).

• *Erythrolamprus juliae*

Le statut d'*Erythrolamprus juliae copeae* est tout aussi préoccupant que celui d'*Alsophis antillensis*. La dernière observation avérée de cette petite Couleuvre est celle de Questel à Sainte-Anne, dans les Grands Fonds, en 2010 (Questel 2011). *Erythrolamprus juliae mariae*, endémique de Marie-Galante, aurait disparu autour de 1880 selon Henderson (1992), mais probablement un peu plus tard selon Breuil (2002).

Quelle est la relation phylogénétique entre *E. juliae copeae* du Banc de la Guadeloupe et *E. juliae juliae* du Banc de la Dominique ? Nous l'ignorons parce que Jowers et ses collaborateurs (2013) n'ont pas étendu leur étude génétique comparative entre *E. cursor* de la Martinique et *E. juliae* de la Dominique à *E. juliae copeae* du Banc de la Guadeloupe. Le registre archéologique a révélé sur la Basse-Terre et la Grande-Terre la présence d'un Serpent à l'époque amérindienne, vraisemblablement *E. juliae copeae*, nommé provisoirement *E. juliae* cf. *copeae* (Bochaton et al. 2019b). Cependant, il n'a pas confirmé la présence passée du genre *Erythrolamprus* à Marie-Galante malgré la grande quantité de matériel fossile disponible sur cette île.

• *Clelia* sp.

Il existe des mentions erronées de restes subfossiles attribués à *Clelia* en Guadeloupe (Bochaton comm. pers. in Lescure et al. 2020), ce taxon n'y a en réalité jamais été identifié dans le registre fossile. Cependant, Breuil (2002) pose la question de l'existence passée d'une longue Couleuvre noire « hardie » en Guadeloupe, à partir d'un texte évocateur du Père Du Tertre (1667) (voir Dewynter et al. 2019). Le témoignage du Père Labat (1722), que Breuil cite sur cette possible présence dans les temps historiques sur une autre île que Sainte-Lucie, ne concerne que la Martinique.



Figure 7 - *Alsophis sanctonum danforthi*, photographié en Guadeloupe, aux Saintes (Terre-de-Bas), en décembre 2016. Photo : Baptiste Angin.

Figure 7 - *Alsophis sanctonum danforthi*, photographed in Guadeloupe, at Les Saintes (Terre-de-Bas), in December 2016. Picture: Baptiste Angin.

• *Antillotyphlops guadeloupensis*

Hedges et ses collègues (2014) ont revu la classification des Scolécophidiens. Les *Antillotyphlops* sont des Scolécophidiens des Grandes Antilles, qui se sont répandus jusqu'à la Dominique.

Espèces introduites

• Les Scinax

Scinax x-signatus a été vu pour la première fois en Guadeloupe (Grande-Terre et Basse-Terre) par Breuil en 2003, il a été observé à Marie-Galante et à La Désirade (Breuil 2004, Breuil & Ibéné 2008, Breuil et al. 2009) et récemment sur Terre-de-Haut des Saintes (Angin obs. pers.). *Scinax ruber* n'a pas été signalé de Guadeloupe.

• Les Tortues d'eau douce

Les cas particuliers d'introductions de « Reptiles » dans l'archipel guadeloupéen concernent surtout les introductions de Tortues d'eau douce, *Trachemys stejnegeri* et *Pelusios castaneus*, au milieu du XIX^{ème} siècle, par les Lherminier, Félix [1779-1833] le père et Ferdinand [1802-1866] le fils. C'est alors la grande époque des introductions, avec pour projet « d'enrichir la Nature », avec la célèbre Société d'Acclimatation, présidée par Isidore Geoffroy Saint-Hilaire [1805-1861], Professeur au Muséum national d'Histoire naturelle. L'Herminier fils a d'ailleurs envoyé deux *Trachemys stejnegeri* de Porto-Rico au Muséum de Paris (MNHN-RA-0-4117 et MNHN-RA-0-4118, A.M.C. Duméril, Bibron et A.H.A. Duméril 1854, Breuil 2002). Il est très possible qu'il en ait relâché d'autres à Marie-Galante, où il avait des attaches. L'espèce y est toujours observée actuellement. D'après des récits recueillis par Breuil (2002), les marins saintois, qui faisaient du commerce de bétail avec Porto-Rico, rapportaient des Tortues de cette île, également des *Trachemys stejnegeri*, et les relâchaient dans leurs mares des Saintes, où on les voit encore de nos jours. Plus récemment (Schwartz & Thomas 1975), *Trachemys scripta elegans*, la célèbre mais improprement appelée « Tortue de Floride », a été introduite à la Guadeloupe.

Félix Louis L'Herminier (le père) faisait un commerce d'animaux vivants avec les marins qui allaient en Afrique sans doute pour peupler le Jardin botanique de Basse-Terre, dont il était le Directeur. Il a acquis ainsi des *Pelusios castaneus* d'Afrique occidentale et

en a envoyé deux spécimens au Muséum d'Histoire naturelle de Paris (Breuil 2002), d'autres individus sont sans doute à l'origine de ceux qui peuplent de nombreuses mares de Grande-Terre aujourd'hui.

• Les Gekkonidés

Moreau de Jonnés (1821), le descripteur d'*Hemidactylus mabouia*, déclare qu'il a vu des milliers de ces Geckos en Martinique et en Guadeloupe. Il était loin de soupçonner que ce Gecko est une espèce introduite, venue d'Afrique. Des évidences fossiles attestent de la présence de cette espèce sur l'île de La Désirade depuis le XVIII^{ème} siècle et le début de la colonisation européenne (Bochaton et al. 2018).

Le Gecko tokay, *Gekko gecko* (Linnæus, 1758), originaire d'Asie, introduit en Martinique (Henderson et al. 1993), a été signalé de Guadeloupe par Breuil et Ibéné (2008). Depuis, il y a des observations éparses en Grande-Terre et Basse-Terre sans qu'on ait la preuve de l'installation de l'espèce (Angin, comm. pers.).

• Les Iguanes

L'Iguane de l'Amérique du Sud, *Iguana Iguana*, est arrivé avec l'Homme en Guadeloupe, en provenance sans doute de Guyane (Breuil 2013). L'Iguane de l'Amérique Centrale, *Iguana rhinolopha* ou *Iguana iguana rhinolopha* selon les auteurs (Stephen et al. 2013, Breuil et al. 2020, Breuil 2021, Uetz et al. 2021), fait l'objet d'un commerce intense dans les Antilles. Il s'est échappé dans la nature en Guadeloupe. Ces deux espèces s'hybrident avec l'espèce locale, *I. delicatissima*, provoquant un phénomène d'introggression chez cette dernière (Breuil 2021).

Espèces citées à tort

• *Leptodactylus fallax*

Barbour (1914) a écrit à tort que *Leptodactylus fallax* vivait à la Guadeloupe. Cette affirmation a été reprise par divers auteurs, notamment Schwartz et Thomas (1975) puis Henderson et Powell (2009). Il n'en est rien selon le témoignage formel du Père Du Tertre (1667) : « l'on ne trouve point de ces grenouilles dans la Guadeloupe ». L'espèce n'a jamais été récoltée dans l'archipel guadeloupéen (Lescure 1979, Kaiser 1994), elle est d'ailleurs absente du registre archéologique et fossile de l'archipel (Bochaton comm. pers.). Par ailleurs, *L. fallax* n'est pas signalé de Saint-Christophe (Saint-

Kitts) par les premiers chroniqueurs (Rochefort 1658, Du Tertre 1667) qui connaissaient bien cette petite île alors franco-anglaise. Après le temps des premiers colons, *L. fallax* a toutefois été introduit depuis la Dominique vers d'autres possessions anglaises : Montserrat (Hedges & Heinicke 2007) et Saint-Kitts. L'espèce est toujours à la Dominique et subsiste encore à Montserrat, mais elle a disparu de Saint-Kitts, où les dernières observations datent de 1879 et 1881 (Lescure 1979).

Il nous faut aussi démentir la surprenante affirmation de Stehlé (1957), qui dit avoir récolté des Crapauds (nom français et créole de *Rhinella marina* et *Leptodactylus fallax*) à la Guadeloupe, entre les années 1938 et 1948, et les identifie comme des *Leptodactylus fallax*, en se référant à Barbour (1914). Ces « Crapauds » sont des *Rhinella marina*, introduits et communs en Guadeloupe (voir aussi le commentaire à ce sujet dans Dewynter et al. 2019).

• *Gymnophthalmus pleii*

Gymnophthalmus pleii est une espèce du sud des Petites Antilles, Sainte-Lucie, Martinique et même La Dominique (Dewynter et al. 2019). Les *Gymnophthalmus pleii* mentionnés de l'archipel guadeloupéen sont en fait des *Gymnophthalmus underwoodi*, une espèce introduite (voir Breuil 2002).

CONCLUSION

Dans l'état actuel des connaissances, l'herpétofaune de la Guadeloupe comprend 42 espèces, dont 13 espèces introduites. Deux espèces, *Leptodactylus fallax* et *Gymnophthalmus pleii*, ont été citées à tort de Guadeloupe. Parmi les espèces autochtones : cinq sont marines (les Tortues marines) et les 24 autres, terrestres, dont trois d'Amphibiens Anoures, 14 de Lézards et 7 de Serpents. Seize espèces sont endémiques et quatre subendémiques ; 26 sous-espèces sont endémiques.

Parmi les 29 espèces autochtones, huit ont déjà disparu : cinq ne sont connues qu'à l'état fossile et trois autres, dont il existe des spécimens dans les collections anciennes, se sont éteintes dans les temps historiques, *Leiocephalus roquetus*, *Pholidoscelis cineraceus*, *P. major*. Quatre autres taxons (uniquement des Scincidés), *Capitellum mariagalantae*, *Mabuya desiradae cochonae*, *M. d. grandisterrae* et *M. d. guadeloupae*, sont peut-être aussi éteints aujourd'hui.

Sur les 13 espèces introduites, il y a trois espèces d'Amphibiens Anoures, quatre de Tortues, cinq de Lézards et une de Serpent. Des espèces introduites de « Reptiles », autres que celles mentionnées dans la liste, ont été observées de façon ponctuelle en Guadeloupe : par exemple, la Couleuvre à gouttelettes (*Pantherophis guttatus*) et plus régulièrement, le Python royal (*Python regius*). Elles ne sont pas prises en compte parce qu'on n'a pas de preuves de populations établies de ces taxons dans le département. Toutefois, l'augmentation du nombre et de la diversité de ces espèces « occasionnelles » multiplie les possibilités d'installation de nouvelles espèces allochtones, avec le risque, décuplé en situation insulaire, d'accroître encore les menaces pesant sur les espèces propres à la Guadeloupe.

Remerciements - Nous remercions vivement Michel Breuil, Antoine Fouquet et Aurélien Miralles pour la relecture du manuscrit. Nos remerciements s'adressent aussi à Baptiste Angin pour les informations précieuses procurées. Merci également à ce dernier et Karl Questel pour le prêt de photographies.

BIBLIOGRAPHIE

Angin B. 2017 - Plan National d'Actions pour le rétablissement de l'iguane des petites Antilles, *Iguana delicatissima*, 2018-2022. Ministère de la transition écologique et solidaire. 69 p.

Angin B. & Gomès R. 2015 - First report of a skink population on Les Saintes (Guadeloupe, FWI). *Caribb. Herpetol.*, 52: 1-2.

Anonyme (UICN) 2012 - Lignes directrices pour l'application des critères de la liste rouge UICN aux niveaux régional et national - Version 4.0. Commission de la sauvegarde des espèces de l'UICN. UICN, Gland, Suisse et Cambridge, Royaume-Uni. iv + 44 p.

Bailon S., Bochaton C. & Lenoble A. 2015 - New data on Pleistocene and Holocene herpetofauna of Marie Galante (Blanchard Cave, Guadeloupe Islands, French West Indies): Insular faunal turnover and human impact. *Quater. Sci. Rev.*, 128: 127-137.

Barbour T. 1914 - A contribution to the zoogeography of the West Indies, with especial reference to Amphibians and Reptiles. *Mem. Mus. Comp. Zool.*, 54(2): 1-359.

Barré N., Trillot A. & Lorvelec O. 2016 - Skinks occur on Terre-de-Bas, Les Saintes (Guadeloupe, French West Indies). *Caribb. Herpetol.*, 56: 1-2.

- Batsch A.J.G.C. 1788 – Versuch einer Anleitung, zur Kenntniß und Geschichte der Thiere und Mineralien, für akademische Vorlesungen entworfen, und mit den nöthigsten Abbildungen versehen. Erster Theil. Allgemeine Geschichte der Natur; besondere der Säugthiere, Vögel, Amphibien und Fische. Akademische Buchhandlung, Jena. 528 p. + 5 pl.
- Bergmann P.J. & Russell A.P. 2007 – Systematics and biogeography of the widespread Neotropical gekkonid genus *Thecadactylus* (Squamata), with the description of a new cryptic species. *Zool. J. Linn. Soc.*, 149(3): 339-370.
- Bochaton C. 2016 – Squamates du Pléistocène supérieur et de l'Holocène de l'archipel guadeloupéen : Évolution de la biodiversité et interactions avec l'Homme. Thèse de Doctorat, Mus. natn. Hist. nat., Paris. 428 p.
- Bochaton C. 2020 – First records of modified snake bones in the Pre-Columbian archaeological record of the Lesser Antilles: Cultural and paleoecological implications. *J. Island Coastal Archaeol.*, <https://doi.org/10.1080/15564894.2020.1749195>.
- Bochaton C. & Bailon S. 2018 – A new fossil species of *Boa* Linnaeus, 1758 (Squamata, Boidae), from the Pleistocene of Marie-Galante Island (French West Indies). *J. Vert. Pal.*, 38(3): e1462829.
- Bochaton C., Bailon S., Ineich I., Breuil M., Tresset A. & Grouard S. 2016a – From a thriving past to an uncertain future: zooarchaeological evidence of two millennia of human impact on a large emblematic lizard (*Iguana delicatissima*) on the Guadeloupe Islands (French West Indies). *Quat. Sci. Rev.*, 150: 172-183.
- Bochaton C., Boistel R., Casagrande F., Grouard S. & Bailon S. 2016b – A fossil *Diploglossus* (Squamata, Anguillidae) lizard from Basse-Terre and Grande-Terre Islands (Guadeloupe, French West Indies). *Sci. Rep.* 6: 1-12.
- Bochaton C., Daza J.D. & Lenoble A. 2018 – Identifying Gecko Species from Lesser Antillean Paleontological Assemblages: Intraspecific Osteological Variation within and Interspecific Osteological Differences between *Thecadactylus rapicauda* (Houttuyn, 1782) (Phyllodactylidae) and *Hemidactylus mabouia* (Moreau de Jonnés, 1818) (Gekkonidae). *J. Herp.*, 52(3): 313-320.
- Bochaton C., Boistel R., Grouard S., Ineich I., Tresset A. & Bailon S. 2019a – Evolution, diversity and interactions with past human populations of recently extinct *Pholidoscelis* lizards (Squamata: Teiidae) from the Guadeloupe Islands (French West-Indies). *Hist. Biol.*, 31: 140-156.
- Bochaton C., Boistel R., Grouard S., Ineich I., Tresset A. & Bailon S. 2019b – Fossil dipsadid snakes from the Guadeloupe Islands (French West-Indies) and their interactions with past human populations. In Steyer J.-S., Augé M. L. & Métais G. (eds), Memorial Jean-Claude Rage: A life of paleo-herpetologist. *Geodiversitas*, 41(12): 501-523.
- Bochaton C., Charles A. & Lenoble A. 2021 – Historical and fossil evidence of an extinct endemic species of *Leiocephalus* (Squamata: Leiocephalidae) from the Guadeloupe Islands. *Zootaxa*, 4927(3): 383-409.
- Bonnaterre J.P. 1789 – Tableau encyclopédique et méthodique des Trois Règnes de la Nature. Erpétologie. Panckoucke, Paris et Liège. xxvii + 70 p., 26 pl.
- Bonnaterre J.P. 1790 – Tableau encyclopédique et méthodique des trois règnes de la nature. Ophiologie. Panckoucke, Paris. xlv + 76 p., 42 pl.
- Breton R. (Père) 1647 – Relations de l'île de la Guadeloupe contenant l'histoire des choses naturelles les plus rares de cette île, des façons de faire, et des moeurs des anciens habitants, appelés communément sauvages, et de ce qui s'est passé de plus remarquable en cette mission, depuis que l'île est habitée des François. Société d'Histoire de la Guadeloupe (1978), Basse Terre. 214 p.
- Breton R. (Père) 1665 – Dictionnaire caraïbe-français. Meslé de quantité de Remarques historiques pour l'éclaircissement de la langue. Bocquet Gilles, Auxerre. 480 p.
- Breuil M. 2002 – Histoire naturelle des Amphibiens et Reptiles terrestres de l'archipel Guadeloupéen. Guadeloupe, Saint-Martin, Saint-Barthélemy. Muséum national d'Histoire naturelle, coll. Patrimoines naturels, 54. 339 p.
- Breuil M. 2004 – Amphibiens et reptiles des Antilles. PLB Editions, Les Abymes, Guadeloupe. 64 p.
- Breuil M. 2013 – Caractérisation morphologique de l'Iguane commun *Iguana iguana* (Linnaeus, 1758), de l'Iguane des Petites Antilles *Iguana delicatissima Laurenti*, 1768 et de leurs hybrides. *Bull. Soc. Herp. Fr.*, 147: 309-346.
- Breuil M. 2021 – Les Iguanes des Petites Antilles. Les espèces endémiques sur le déclin. *Courr. Nat.*, 326: 27-33.
- Breuil M. & Ibéné B. 2008 – Les Hylidés envahissants dans les Antilles françaises et le peuplement batrachologique naturel. *Bull. Soc. Herp. Fr.*, 125: 41-67.
- Breuil M., Guiougou F., Questel K. & Ibéné B. 2009a – Modifications du peuplement herpétologique dans les Antilles françaises. *Disparitions et espèces allochtones. 1^{ère} partie : Historique-Amphibiens. Courr. Nat.*, 249: 30-37.
- Breuil M., Guiougou F., Questel K. & Ibéné B. 2009b – Modifications du peuplement herpétologique dans les Antilles françaises. *Disparitions et espèces allochtones. 2^{ème} partie : Reptiles. Courr. Nat.*, 251: 36-43.
- Breuil M., Shikorski D., Vuillaume B., Krauss U., Morton M.N., Corry E., Bech N., Jelic M. & Grandjean F. 2020 – Painted black: *Iguana melanoderma* (Reptilia, Squamata, Iguanidae) a new melanistic endemic species from Saba and Monserrat islands (Lesser Antilles). *Zookeys*, 926: 95-131.
- Burbrink F.T., Grazziotin F.G., Pyron R.A., Cundall D., Donnellan S., Irish F., Keogh J.S., Kraus F., Murphy R.W., Noonan B., Raxworthy C.J., Ruane S., Lemmon A.R., Lemmon E.M., Zaher H. 2020 – Interrogating genomic-scale data for Squamata (lizards, snakes, and amphisbaenians) shows no support for key traditional morphological relationships. *Syst. Biol.*, 69: 502-520.

- Censky E.J. & Kaiser H. 1999 – The Lesser Antillean Fauna. Pp. 181-221 in Crother B.J. *Caribbean Amphibians and Reptiles*. Academic Press, New York. i-xxx + 495 p., 8 pl.
- Costa H.C., Garcia P.C.A. & Zaher H. 2016 – The correct authorship and date of lizard names Teiinae, Tupinambinae, and Gymnophthalmidae. *Zootaxa*, 4132(2): 295-300.
- Cuvier G. 1816 – Le règne animal distribué d'après son organisation. Déterville, Paris. T. 2. 532 p.
- Daniells E.A., Espinet N.J.V., Thorpe R.S. & Powell R. 2010 – *Sphaerodactylus fantasticus*. *Cat. Amer. Amph. Rept.*, 876: 1-8.
- Delcroix E., Guiougou F., Bédel S., Santelli G., Goyeau A., Malglaive L., Guthmüller T., Boyer J., Guilloux-Glorieux S., Créantor F., Malterre P., Le Quellec F., Dumont R., Saint-Auret A., Coudret J., Flereau J., Valentin M., Berry G., De Proft P., Mege S., Rinaldi R., Mazéas F., Marcel B., Fabregoul A. & Girondot M. 2011 – Le programme « Tortues marines en Guadeloupe » : bilan de 10 années de travail partenarial. *Bull. Soc. Herp. Fr.*, 139-140: 21-35.
- Dewynter M. (Coord.) 2018 – Atlas des Amphibiens et Reptiles de la Martinique. *Biotope et Muséum national d'Histoire naturelle, Paris. Coll. Inventaires Patrimoine naturel*. 192 p.
- Dewynter M., Massary, J.-C. (de), Bochaton C., Bour R., Ineich I., Vidal N. & Lescure J. 2019 – Liste taxinomique de l'herpétofaune dans l'outre-mer français : III. *Collectivité territoriale de la Martinique. Bull. Soc. Herp. Fr.*, 169: 53-82.
- Duméril A.M.C. & Bibron G. 1834-1844 – Erpétologie générale ou histoire naturelle complète des Reptiles. Roret, Paris. T. I, 1834, 447 p. ; T. II, 1835, 680 p. ; T. III, 1836, 517 p. ; T. IV, 1837, 571 p. ; T. V, 1839, 854 p. ; T. VI, 1844, 609 p. ; T. VIII, 1841(1838 partim), 792 p.
- Duméril M.C. & Duméril A. 1851 – Catalogue méthodique de la collection des Reptiles. Gide & Baudry, Paris. 224 p.
- Duméril A.M.C., Bibron G. & Duméril A.H.A. 1854 – Erpétologie générale ou histoire naturelle complète des Reptiles. Roret, Paris. T. VII, part. 1, 1-780, part. 2, 781-1536 ; T. IX, 440 p.; atlas, 24 p. 120 p.
- Du Tertre J.-B. 1654 – Histoire générale des isles de Saint-Christophe, de la Guadeloupe, de la Martinique et des autres de l'Amérique, où l'on verra l'établissement des colonies françaises dans ces îles, leurs guerres civiles et étrangères, et tout ce qui se passe dans les voyages et retour des Indes. J. et E. Langlois, Paris. xviii + 492 p.
- Du Tertre J.-B. 1667 – Histoire générale des Antilles habitées par les Français. Thomas Jolly, Paris. T. 2. xvi + 539 p.
- Etheridge R. 1964 – Late Pleistocene lizards from Barbuda, British West Indies. *Bull. Florida St. Mus.*, 9: 43-75.
- Frétey T. & Dubois A. 2021 – The authorship and date of the generic nomen *Typhlops* and of the familial nomen Typhlopidae (Serpentes). *Bionomina*, 21: 111-116.
- Gargominy O., Terceirie S., Régnier C., Dupont P., Daszkiewicz P., Léotard G., Antonetti P., Ramage T., Vandel E., Petiteville M., Leblond S., Idczak L., Boulet V., Denys G., Massary J.C. (de), Lévêque A., Jourdan H., Rome Q., Dusoulier F., Touroult J., Sauré-Soubelet A., Barbut J., Canard A., Simian G., Le Divelec R., Haffner P., Meyer C., Van Es J., Poncet R., Demerges D., Mehran B., Horellou A., Moulin N., Ah-Peng C., Bernard J.-F., Caesar M., Comolet-Tirman J., Courtecuisse R., Delfosse E., Dewynter M., Hugonnot V., Kondratyeva A., Lavocat Bernard E., Lebouvier M., Lebreton E., Malécot V., Moreau P.A., Muller S., Noblecourt T., Pellens R., Robbert Gradstein S., Rodrigues C., Rouhan G. & Véron S. 2020 – TAXREF v14.0, référentiel taxonomique pour la France. UMS PatriNat, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris. Archive de téléchargement contenant 8 fichiers. (<https://inpn.mnhn.fr/telchangement/referentielEspece/taxref/14.0/menu>).
- Goicoechea N., Frost D.R., De La Riva I., Pellegrino K.C.M., Sites J.J., Rodrigues M.T. & Padial J.M. 2016 – Molecular systematics of teioid lizards (Teioidea / Gymnophthalmoidea: Squamata) based on the analysis of 48 loci under tree-alignment and similarity alignment. *Cladistics*, 32: 1-48.
- Gomès R. & Ibéné B. 2013 – *Mabuya desiradae* (Desirade Skink). Distribution. *Caribb. Herpetol.*, 43: 1.
- Gomès R., Parent J. & Salondy L.-M. 2018 – État des populations d'*Alsophis antillensis* (Schlegel, 1837) et d'*Erythrolamprus juliae copeae* (Parker, 1936) dans la région des Grands Fonds en Guadeloupe. *Bull. Soc. Herp. Fr.*, 168: 15-29.
- Gomez-Mestre I., Pyron R.A. & Wiens J.J. 2012 – Phylogenetic analyses reveal unexpected patterns in the evolution of reproductive modes in frogs. *Evol.*, 66(12): 3687-3700.
- Gray J.E. 1825 – A synopsis of the genera of Reptiles and Amphibia, with a description of some new species. *Ann. Philos.*, (2), 10: 193-217.
- Greer A.E. 1991 – Limb reduction in squamates: identification of the lineages and discussion of the trends. *J. Herpetol.*, 25: 166-173.
- Grouard S. 2013 – Chasses, Pêches et Captures des faunes vertébrées et crustacées des occupations côtières céramiques récentes du sud de la Martinique (Saladoïde récent, Vè siècle ap. J.C. – Suazoïde récent, XVè ap. J.C.). Pp. 115-161 In Bérard B. Martinique, Terre Amérindienne : Une approche pluridisciplinaire. Sidestone Press, Leiden. 280 p.
- Hedges S.B. 1996 – The origin of West Indian amphibians and reptiles. Pp. 95-12 In Powell R. & Henderson R.W. (éds) Contributions to West Indian herpetology: a tribute to Albert Schwartz. Society for the Study of Amphibians and Reptiles, Ithaca (NY). 457 p.
- Hedges S.B. & Conn C.E. 2012 – A new skink fauna from Caribbean islands (Squamata, Mabuyidae, Mabuyinae). *Zootaxa*, 3288: 1-244.

- Hedges S.B. & Heinicke M.P. 2007 – Molecular phylogeny and biogeography of West Indian frogs of the genus *Leptodactylus* (Anura, Leptodactylidae). *Mol. Phylogenet. Evol.*, 44(1): 308-314.
- Hedges B.S., Lorgelec O., Barré N., Berchel J., Diard Combot M., Vidal N. & Pavis C. 2016 – A new species of skink from the Guadeloupe Archipelago (Squamata, Mabuyidae, *Mabuya*). *Caribb. Herpetol.*, 53: 1-14.
- Hedges S.B., Marion A.B., Lipp K.M., Marin J. & Vidal N. 2014 – A taxonomic framework for typhlopoid snakes from the Caribbean and other regions (Reptilia, Squamata). *Caribb. Herpetol.*, 49: 1-61.
- Hedges S.B., Marin J., Suleski M., Paymer M. & Kumar S. 2015 – Tree of Life Reveals Clock-Like Speciation and Diversification. *Mol. Biol. Evol.*, 32: 835-845.
- Hedges S.B., Lorgelec O., Barré N., Vidal N. & Pavis C. 2019a – On the taxonomic recognition of skinks from the Guadeloupe Archipelago (Squamata, Mabuyidae, *Mabuya*). *Caribb. Herpetol.*, 64: 1-7.
- Hedges S.B., Powell R., Henderson R.W., Hanson S. & Murphy J.C. 2019b – Definition of the Caribbean Islands biogeographic region, with checklist and recommendations for standardized common names of amphibians and reptiles. *Caribb. Herpetol.*, 67:1-53.
- Henderson R.W. & Breuil M. 2012 – Lesser Antilles. Pp. 148-159 in Powell R. & Henderson R.W. Island Lists of West Indian Amphibians and Reptiles. *Bull. Florida Mus. Nat. Hist.*, 51(2): 85-166.
- Henderson R.W. & Powell R. 2009 – Natural History of West Indian Reptiles and Amphibians. Univ. Press Florida, Gainesville, Floride. 495 p.
- Henderson R.W., Delatte A. & McCarthy T.J. 1993 – *Gekko gecko* (Sauria: Gekkonidae) established on Martinique, French West Indies. *Carib. J. Sci.*, 29(1-2): 128-129.
- Ibéné B. & Questel, K. 2011 – Inventaire des Amphibiens, Reptiles et Mammifères terrestres des îlets Pigeon et Kahouanne, Rapport de l'ASFA pour le parc national de la Guadeloupe. 43 p.
- Jowers M.J., Caut S., Gaecia-Mudarra J.L., Alasaad S. & Ineich I. 2013 – Molecular Phylogenetics of the Possibly Extinct Martinique Ground Snake. *Herpetologica*, 69(2): 227-236.
- Kaiser H. 1994 – *Leptodactylus fallax*. *Cat. Amer. Amphi. Rept.*, 583: 1-3.
- Kaiser, H., Boistel, R. & Breuil M. 2004. *Eleutherodactylus barlagnei* Lynch Barlagne's Pinping Frog, Stream Robber Frog, Hylode ou Eleuthérodactyle de Barlagne, Guadeloup Stream Eleuth. *Cat. Amer. Amphi. Rept.*, 784: 1-3.
- Karin B.R., Metallinou M., Weinell J.L., Jackman T.R. & Bauer A.M. 2016 – Resolving the higher-order phylogenetic relationships of the circumtropical *Mabuya* group (Squamata: Scincidae): An out-of-Asia diversification. *Mol. Phylogenet. Evol.*, 102: 220-232.
- Kronauer D.J.C., Bergmann P.J., Mercer J.M. & Russel A.P. 2005 – A phylogeographically distinct and deep divergence in the widespread Neotropical turnip-tailed gecko, (*Thecadactylus rapicauda*). *Mol. Phylogenet. Evol.*, 34(2): 431-437.
- Labat J.-B. 1722 – Nouveau voyage aux îles de l'Amérique. *Guillaume Cavelier, Paris*. Tome premier. xxxvi + 10 pages non numérotées + 525 p.
- Lambert S.M., Reeder T.W. & Wiens J.J. 2015 – When do species-tree and concatenated estimates disagree? An empirical analysis with higher-level scincid lizard phylogeny. *Mol. Phylogenet. Evol.*, 82: 146-155.
- Legouez C. 2010 – Plan national d'actions en faveur de l'iguane des petites Antilles *Iguana delicatissima* 2011-2015. Ministère de l'Écologie, du Développement durable, des Transports et du Logement, Direction régionale de l'environnement de Martinique, cellule Martinique de l'ONCFS Antilles françaises. 137 p.
- Legreneur P. 2013 – Répartition des anoles sur la Basse-Terre et la Grande-Terre de Guadeloupe, Parc national de Guadeloupe. Université de Lyon. 59 p. Non publié.
- Legreneur P. 2015 – Répartition et statut des Anolis de la Guadeloupe. II. Cas des îles de La Désirade, de Petite Terre et des Saintes en comparaison avec la Grande Terre et la Basse Terre. DEAL de la Guadeloupe. 49 p. Non publié.
- Legreneur P. & Lorgelec O. 2017 – Note relative à la systématique et à la nomenclature des Anolis de l'archipel guadeloupéen. 13 p. Non publié.
- Lescure J. 1979 – Étude taxinomique et éco-éthologique d'un Amphibien des petites Antilles : *Leptodactylus fallax* Müller, 1926 (Leptodactylidae). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4e sér., 1, section A, n° 3 : 757-774.
- Lescure J. 1989 – Les noms scientifiques français des Amphibiens d'Europe. *Bull. Soc. Herp. Fr.*, 49: 1-12.
- Lescure J. 2000 – Répartition passée de *Leptodactylus fallax* Müller, 1923 et d'*Eleutherodactylus johnstonei* Barbour, 1914 (Anoures, Lesptodactylidés). *Bull. Soc. Herp. Fr.*, 94: 13-23.
- Lescure J. 2019 – Les noms scientifiques français des taxons en herpétologie et en zoologie, histoire et évolution. *Bull. Soc. Herp. Fr.*, 172: 15-40.
- Lescure J. & Le Garff B. 2006 – L'étymologie des noms d'Amphibiens et de Reptiles. Belin / Éveil nature, Paris. 207 p.
- Lescure J., Bochaton C., Breuil M., Ineich I., Massary J.-C. (de) & Vidal N. 2020 – Liste taxinomique des Serpents des Petites Antilles. *Bull. Soc. Herp. Fr.*, 174: 59-92.
- Linnæus C. 1758 – Systema naturæ per regna tria naturæ, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. Editio decima, reformata. Holmiæ. (Salvius). Tomus I. 824 p.
- Lorgelec O. & Barré N. 2017. – Les geckos nocturnes en Guadeloupe : contexte et perspectives. Note éditée sur le Blog de l'AEVA « le Toto-Bois » (Association pour l'Étude et la protection des Vertébrés et végétaux des petites Antilles), <http://www.association-aeva.com/> [consulté en août 2020].

- Lorvelec O., Pascal M, Pavis C. & Feldmann P. 2007 – Amphibians and reptiles of the French West Indies: Inventory, threats and conservation. *Appl. Herpet.* 4(2): 131-161.
- Lorvelec O. 2011 – *Mabuya mabouya* (Lesser Antillean Skink). Conservation. *Caribb. Herpetol.*, 19: 1.
- Lorvelec O., Levesque A. & Bauer A.M. 2011 – First record of the Mourning Gecko (*Lepidodactylus lugubris*) on Guadeloupe, French West Indies. *Herpet. Notes*, 4: 291-294.
- Lorvelec O., Barré N. & Bauer A.M. 2017 – The status of the introduced Mourning Gecko (*Lepidodactylus lugubris*) in Guadeloupe (French Antilles) and the high probability of introduction of other species with the same pattern of distribution. *Caribb. Herpetol.*, 57: 1-6.
- Martin J.L., Knapp C.R., Gerber G.P., Thorpe R.S. & Welch M.E. 2015 – Phylogeography of the endangered Lesser Antillean Iguana, *Iguana delicatissima*: A recent diaspora in an archipelago known for ancient herpetological endemism. *J. Hered.*, 106(3): 315-321.
- Massary J.-C. (de), Bochaton C., Bour R., Dewynter M., Ineich I., Vidal N. & Lescure J. 2018 – Liste taxinomique de l'herpétofaune dans l'outre-mer français : II. Collectivité de Saint-Barthélemy. *Bull. Soc. Herp. Fr.*, 166: 59-78.
- Miralles A., Gomès R., Angin B. & Ibéné B. 2017 – Étude systématique des scinques *Mabuya* de l'archipel guadeloupéen (Squamata, Scincidae). *Bull. Soc. Herp. Fr.*, 163: 67-84.
- Moreau de Jonnés A. 1821 – Monographie du gecko mabouia des Antilles ; lue à l'Académie royale des sciences de L'Institut de France, dans sa séance du 17 août 1818. *Migneret*, Paris. 16 p.
- Münch P., Lebrun J.-F., Cornée J.-J., Thion I., Guennoc P., Marcaillou B. J., Begot J., Bertrand G., Bes De Berc S., Biscarrat K., Claud C., De Min L., Fournier F., Gailler L., Graindorge D, Léticée J.-L., Marie, L., Mazabraud Y., Melinte-Dobrinescu M., Moissette P., Quilévéré F., Verati C. & Randrianasolo A. 2013 – Pliocene to Pleistocene carbonate systems of the Guadeloupe archipelago, French Lesser Antilles: a land and sea study (the KaShallow project). *Bull. Soc. Géol. Fr.*, 184(1-2): 99-110.
- Muñoz M., Crawford N.G., McGreevy J.R., Messana N.J., Tarvin R.D., Revell L.J., Zanvliet R.M., Hopwood J.M., Mock E., Schneider A.L. & Schneider C.J. 2013 – Divergence in coloration and ecological speciation in the *Anolis marmoratus* species complex. *Mol. Ecol.*, 22: 2668–2682.
- Nicholson K.E., Crother B.I., Guyer C. & Savage J.M. 2012 – It is time for a new classification of anoles (Squamata: Dactyloidae). *Zootaxa*, 3477(1): 1-108.
- Nicholson K.E., Crother B.I., Guyer C. & Savage J.M. 2018 – Translating a clade based classification into one that is valid under the international code of zoological nomenclature: the case of the lizards of the family Dactyloidae (Order Squamata). *Zootaxa*, 4461(4): 573-586.
- Oppel M. 1811 – Die Ordenungen, Familien und Gattungen der Reptilien als Prodrom einer Naturgeschichte derselben. Joseph Lindauer, München. I-VII + 1-86 p.
- Paré T. & Lorvelec O. 2012 – *Mabuya desiradae* (Désirade Skink). Conservation. *Caribb. Herpetol.*, 38: 1.
- Parmentier P., Ibéné B. & Gomès R. 2017– *Lepidodactylus lugubris* (Mourning Gecko). Distribution. *Caribb. Herpetol.*, 47: 1.
- Pinto-Sanchez N.R., Calderón-Espinosa M.L., Miralles A., Crawford A.J. & Ramirez-Pinilla M.P. 2015 – Molecular phylogenetics and biogeography of the Neotropical skink genus *Mabuya* (Squamata: Scincidae) Fitzinger (1826) with emphasis on Colombian populations. *Mol. Phylogenet. Evol.*, 93: 188-211.
- Poe S., Nieto-Montes de Oca A., Torres-Carvajal O., de Queiroz K., Velasco J.A., Truett B., Gray L.N., Ryan M.J., Köhler G., Ayala-Varela F. & Latella I. 2017 – A Phylogenetic, Biogeographic, and Taxonomic study of all Extant Species of *Anolis* (Squamata: Iguanidae). *Syst. Biol.*, 66(5): 663-697.
- Powell R., Henderson R.W. & Parmerlee Jr. J.S. 2015 – The Reptiles and Amphibians of the Dutch Caribbean Saba, St. Eustatius, and St. Maarten. Second edition, revised and expanded. Nature Guide Series. Dutch Caribbean Nature Alliance, Bonaire, Dutch Caribbean. 4. 344 p.
- Powell R., Henderson R.W. & Thorpe R.S. 2010 – *Sphaerodactylus phyzacinus*. *Cat. Amer. Amph. Rept.*, 877: 1-3.
- Powell R., Henderson R.W., Perry G., Breuil M. & Romagosa C.M. 2013 – Introduced amphibians and reptiles in the Lesser Antilles. Actes Colloque internat. Biodiversité insulaire : la flore, la faune et l'homme dans les Petites Antilles. Schoelcher 8-10 nov. 2010. 74-107.
- Prates I., Rodrigues M.T., Melo-Sampaio P.R. & Carnaval A.C. 2015 – Phylogenetic relationships of Amazonian anole lizards (*Dactyloa*): Taxonomic implications, new insights about phenotypic evolution and the timing of diversification. *Mol. Phylogenet. Evol.*, 82: 258-268.
- Pregill G.K. 1992 – Systematics of the West Indian Lizard Genus *Leiocephalus* (Squamata: Iguania: Tropicuridae). *Misc. Publ. Univ. Kans. Mus. Nat. Hist.*, 84: 1-69.
- Pregill G.K., Steadman D.W. & Watters D.R. 1994 – Late Quaternary vertebrate faunas of the Lesser Antilles: historical components of Caribbean biogeography. *Bull. Carnegie Mus. Nat. Hist.*, 30:1-51.
- Pyron R.A., Burbrink F.T. & Wiens J.J. 2013 – A phylogeny and revised classification of Squamata, including 4161 species of lizards and snakes. *BMC Evol. Biol.*, 13: 1-53.
- Questel K. 2011 – *Liophis juliae* (Leeward Groundsnake). Conservation. *Caribb. Herpetol.*, 24: 1.
- Rhodin A.G.J., Iverson J.B., Bour R., Fritz U., Georges A., Shaffer H.B. & Van Dijk P.P. 2017 – Turtles of the World – Annotated checklist and atlas of taxonomy, synonymy, distribution, and conservation status (8th ed.). *Chelonian Research Monographs*, 7. 291 p.
- Rinaldi C., Rinaldi R., Longuet S., Campillo A., Carcasses R., Camarena J., Monvoisin C., Fachetti D., Autret M. &

Bourdin A. 2011 – Les Tortues marines en côte sous le vent de la Guadeloupe (Antilles françaises). *Bull. Soc. Herp. Fr.*, 139-140: 37-47.

Rochefort C.D. 1658 – Histoire naturelle et morale des Antilles de l'Amérique. Histoire générale des Antilles habitées par les français. Arnould Leers, Rotterdam. T1 Histoire naturelle 263 p. ; T2 Histoire morale, 264-527 + 13 p.

Schwartz A. & Thomas R. 1975 – A check-list of West Indian Amphibians and Reptiles. *Mus. Nat. Hist. Publ.*, 1: 1-216.

Singhal S., Colston T.J., Grundler M.R., Smith S.A., Costa G.C., Colli G.R., Moritz C., Pyron R.A. & Rabosky D.L. 2021 – Congruence and Conflict in the Higher-Level Phylogenetics of Squamate Reptiles: An Expanded Phylogenomic Perspective. *Syst. Biol.*, 70(3): 542-557. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syaa054>

Stehlé H. 1957 – Les problèmes posés par la recherche scientifique et appliquée aux Antilles françaises. Rapport UNESCO/NS/NT/60, Paris. 46 p.

Stephen C.L., Reynoso V.H., Collet W.S., Hasburn C.R. & Breinholt J.W. 2013(2012) – Geographic structure and cryptic lineages within common green iguanas, *Iguana iguana*. *J. Biogeogr.*, 40(1): 1-13.

Streicher J.W. & Wiens J.J. 2017 – Phylogenomic analyses of more than 4000 nuclear loci resolve the origin of snakes among lizard families. *Biol. Letters*, 13: 20170393.

Thorpe R.S., Jones A.G., Malhotra A. & Surget-Groba Y. 2008b – Adaptive radiation in Lesser Antillean lizards: molecular phylogenetics and species recognition in the Lesser Antillean dwarf gecko complex, *Sphaerodactylus fantasticus*. *Mol. Ecol.*, 17: 1489-1504.

Thorpe R.S., Surget-Groba Y. & Johansson H. 2008a – The relative importance of ecology and geographic isolation for speciation in anoles. *Phil. Trans. Royal Soc. B: Biol. Sci.*, 363(1506): 3071-3081.

Thorpe R.S., Surget-Groba Y. & Johansson H. 2010 – Genetic tests for ecological and allopatric speciation in anoles on an island archipelago. *PLoS Genet.*, 6: e1000929.

Thorpe R.S., Barlow A., Surget-Groba Y., Malhotra A. 2018 – Multilocus phylogeny, species age and biogeography of the Lesser Antillean anoles. *Mol. Phylogenet. Evol.*, 127: 682-695.

Tucker D.B., Hedges S.B., Colli G.R., Pyron R.A. & Sites Jr J.W. 2017 – Genomic timetree and historical biogeography of Caribbean island ameiva lizards (*Pholidoscelis*: Teiidae). *Ecol. Evol.*, 2017: 1-11.

Uetz P., Freed P. & Hosek J. 2021 – The Reptile Database, <http://www.reptile-database.org> [consultée le 8 mars 2021].

Vidal N. & Hedges S.B. 2009. – The molecular evolutionary tree of lizards, snakes, and amphisbaenians. *C. R. biol.*, 332: 129-139.

Trois serpents nouveaux du genre *Lycophidion* Fitzinger, 1843 (Squamata : Lamprophiidae) en Afrique centrale

Three new snakes of the genus *Lycophidion* Fitzinger, 1843 (Squamata : Lamprophiidae) in Central Africa

Jean-François TRAPE

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

Résumé – Deux espèces et une sous-espèce nouvelles du genre *Lycophidion* Fitzinger, 1843, sont décrites d'Afrique centrale dans le groupe de *L. capense* (Smith, 1831). *Lycophidion tchadensis* sp. nov. est décrit de l'est du Tchad et du nord-est de la République centrafricaine en zone sahélienne et soudano-sahélienne, *L. chirioi* sp. nov. est décrit de régions de savane humide de la République centrafricaine et *L. jacksoni occidentale* ssp. nov. est décrit des montagnes de l'Adamaoua au Cameroun ainsi que diverses régions de la République centrafricaine.

Mots-clés : Reptiles ; taxonomie ; espèce nouvelle ; répartition géographique.

Summary – Three new snakes of the genus *Lycophidion* Fitzinger, 1843 (Squamata : Lamprophiidae) in Central Africa. Two new species and one subspecies of the genus *Lycophidion* are described from Central Africa in the species group *L. capense* (Smith, 1831). *Lycophidion tchadensis* sp. nov. is described from Sahelian and Sudano-Sahelian areas of eastern Chad and northeastern Central African Republic, *L. chirioi* sp. nov. is described from wet savanna areas of the Central African Republic and *L. jacksoni occidentale* ssp. nov. is described from Adamawa mountains in Cameroon and several areas of the Central African Republic.

Key-words: Reptiles; taxonomy; new species; geographic distribution.

Article enregistré dans ZooBank sous le numéro:
urn:lsid:zoobank.org:pub:4B4B1867-C997-457C-84A4-A3CD92F94136.

INTRODUCTION

Le genre *Lycophidion* Fitzinger, 1843, comprend actuellement vingt espèces réparties en savane et en forêt dans l'ensemble de l'Afrique tropicale (Uetz *et al.* 2020, Wallach *et al.* 2014). Leur systématique est souvent complexe en raison du peu de caractères discriminants pour les séparer (Laurent 1968, Guibé & Roux-Estève 1972, Broadley 1992, 1996, Broadley & Hughes 1993). Selon Guibé et Roux-Estève (1972) « Il règne une certaine confusion dans la systématique des serpents africains du genre *Lycophidion* et, malgré les tentatives de divers auteurs, l'identification des espèces s'avère souvent difficile et aléatoire ; tel est le cas de l'ouest africain où il semble que certaines espèces ou sous espèces aient été méconnues ». Cinquante ans plus tard la situation reste confuse en Afrique centrale et en Afrique orientale où aucun travail récent n'a été publié. Les données moléculaires

sont quasi inexistantes, en particulier pour le complexe *Lycophidion capense* (Smith, 1831), réparti depuis le Nigeria jusqu'à l'Afrique du Sud, dont le démembrement débuté par Laurent (1956) est sans doute loin d'être achevé.

Au sud de l'équateur Broadley (1996) a reconnu 15 espèces, dont sept limitées à diverses régions d'Afrique australe au sud de la latitude 12°S : *Lycophidion acutirostre* Günther, 1868, *Lycophidion hellmichi* Laurent, 1964, *Lycophidion namibianum* Broadley, 1991, *Lycophidion nanum* (Broadley, 1968), *Lycophidion pygmaeum* Broadley, 1996, *Lycophidion semiannule* Peters, 1854, et *Lycophidion variegatum* Broadley, 1969. Deux espèces présentes au sud de 12°S sont également rencontrées au nord de cette limite : *Lycophidion multimaculatum* Boettger, 1888, qui n'atteint pas l'équateur et *Lycophidion capense* (Smith, 1831) dont les sous-espèces *L. capense jacksoni* (Boulenger, 1893) et *L. capense loveridgei*

Laurent, 1968, dépassent l'équateur en savane jusqu'au Soudan pour la première et le long de l'Océan Indien jusqu'à la Somalie pour la seconde. Six espèces apparaissent au nord de la latitude 12°S, dont trois n'atteignent pas l'équateur : *Lycophidion meleagre* Boulenger, 1893, *Lycophidion pembanum* Laurent, 1968, et *Lycophidion uzungwense* Loveridge, 1932, et trois dépassent l'équateur vers le nord, dont deux en forêt : *Lycophidion laterale* Hallowell, 1857, et *Lycophidion ornatum* Parker, 1936, et une en savane : *Lycophidion depressirostre* Laurent, 1968.

Au nord de l'équateur, outre les quatre espèces précédemment citées, cinq espèces sont connues (Laurent 1968, Guibé & Roux-Estève 1972, Broadley & Hughes 1993, Condamin 1994) : *Lycophidion albomaculatum* Steindachner, 1870, du Sénégal à la Guinée et au Mali, *Lycophidion nigromaculatum* (Peters, 1863) de la Sierra Leone au Nigeria, *Lycophidion irroratum* (Leach, 1819) de la Gambie au Soudan du Sud, *Lycophidion semicinatum* Duméril, Bibron et Duméril, 1854, de la Guinée à la République centrafricaine et *Lycophidion taylori* Broadey et Hughes, 1993, de la Somalie au Tchad.

Dans le cas du Cameroun, Chirio et LeBreton (2007) mentionnent la présence de cinq espèces : *L. irroratum*, *L. laterale*, *L. ornatum*, *L. semicinatum* et *L. multimaculatum*. Cette dernière espèce, dont il apparaît plus loin dans ce travail qu'elle a été mentionnée par erreur au Cameroun, est la seule des cinq espèces citées du Cameroun qui appartienne au groupe *L. capense* de Broadley (1992). Ce groupe est caractérisé par un contact constant entre la nasale postérieure (postnasale) et la première supralabiale, particularité qui n'est rencontrée au nord de l'équateur que chez *L. capense jacksoni*, *L. capense loveridgei*, *L. taylori* et *L. depressirostre* et au sud de l'équateur chez *L. multimaculatum*, *L. meleagre*, *L. pembanum*, *L. hellmichi* et *L. capense capense* (Broadley 1992, 1996).

Dans un travail récent effectué au Tchad (Trape et al. 2020) j'ai rencontré des difficultés à identifier les spécimens du groupe *capense* de ce pays, ce qui m'a conduit à examiner les spécimens du groupe *capense* du Cameroun et de la République centrafricaine conservés au Muséum national d'Histoire naturelle de Paris (MNHN). L'examen de ces spécimens montre qu'ils diffèrent de ceux des autres régions d'Afrique et qu'ils se répartissent en trois populations distinctes de rang certainement spécifique pour deux populations et au moins subsppécifique pour la troisième. Elles sont décrites dans cet article.

MATÉRIEL ET MÉTHODE

Le matériel étudié est d'une part celui de mes collectes au Tchad effectuées de 2015 à 2017 (Trape et al. 2020), d'autre part celui des collections du Cameroun et de la République centrafricaine du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris enregistrées sous les noms de *L. capense*, *L. multimaculatum*, *L. depressirostre* ou *L. taylori*. Ces spécimens ont pour la plupart été rassemblés dans les années 1990 et au début des années 2000 par Laurent Chirio puis publiés par Chirio et Ineich (2006) pour ceux de la République centrafricaine et par Chirio et LeBreton (2007) pour ceux du Cameroun. Les principaux caractères taxinomiques utilisés par Broadley (1992) pour l'étude du genre *Lycophidion* ont été examinés. Il s'agit (1) du nombre de fossettes apicales sur les écailles dorsales, (2) du nombre de rangs d'écailles dorsales au milieu du corps et à une longueur de tête après la tête et avant le cloaque, (3) du nombre de supralabiales et de leur contact avec l'œil, (4) de l'arrangement de la nasale qui peut être entière ou divisée, (5) du contact ou non entre la première supralabiale et la postnasale, (6) du nombre de ventrales en fonction du sexe, (7) du nombre de sous-caudales en fonction du sexe, (8) du patron de coloration de la tête dont notamment du museau, de la région frontale et pariétale ainsi que de la gorge, (9) du patron de coloration des écailles dorsales, et (10) du patron de coloration des écailles ventrales.

RÉSULTATS ET DISCUSSION

Patrons de coloration et principaux aspects morphologiques

Les spécimens du groupe *capense* du Tchad, du Cameroun et de la République centrafricaine que nous avons examinés se répartissent en trois phénotypes de patrons de coloration :

- Un type « Adamaoua », avec (1) le dessus de la tête et en particulier l'extrémité du museau brun foncé à noirâtre, (2) les écailles dorsales brun foncé à noirâtre à l'exception de leur bord postérieur qui présente un croissant clair, (3) la gorge blanchâtre contrastant avec le reste du dessous du corps et de la queue qui est noirâtre à l'exception du rebord libre des écailles ventrales. Ce patron de coloration a été observé chez tous les spécimens du Cameroun et chez quatre spécimens de la République centrafricaine. Au Cameroun, tous les

spécimens examinés présentaient ce type de patron de coloration et tous provenaient des montagnes de l'Adamaoua.

- Un type « Museau blanc », avec (1) le dessus de la tête brun foncé à noirâtre à l'exception du museau qui est blanchâtre et de traits blanchâtres sur le côté de la tête notamment entre le museau et la région oculaire, (2) les écailles dorsales brun foncé à noirâtre à l'exception de leur partie postérieure qui présente un croissant clair particulièrement hétérogène, son bord antérieur irrégulier et souvent fragmenté, (3) la gorge sombre ainsi que le reste du dessous du corps et de la queue à l'exception du rebord libre des écailles ventrales. Ce type de patron de coloration n'a été observé qu'en République centrafricaine où il représentait le type le plus fréquent.

- Un type « Tchad », avec (1) le dessus de la tête et en particulier l'extrémité du museau brun foncé à noirâtre, (2) les écailles dorsales brun foncé à noirâtre à l'exception de leur bord postérieur qui présente un croissant clair, (3) la gorge sombre chez les adultes ainsi que le dessous du corps et de la queue à l'exception d'une petite partie externe du rebord libre des écailles ventrales. Ce type de patron de coloration n'a été observé que dans l'est du Tchad et dans l'extrême nord-est de la République centrafricaine.

Le Tableau I compare le nombre d'écailles ventrales et sous-caudales des spécimens des trois types de patrons de coloration avec ceux publiés pour les différentes espèces du groupe capense d'Afrique centrale et orientale présentes au nord de l'équateur

Tableau 1 - Variation du nombre de ventrales et de sous-caudales selon le sexe chez les espèces du groupe *Lycophidion capense* dans le nord de l'Afrique centrale (Cameroun, Tchad, République centrafricaine), dans l'est de l'Afrique centrale (Ituri et Kivu au Congo-Kinshasa, Rwanda et Burundi) et en Afrique de l'Est (Soudan, Soudan du Sud, Éthiopie, Érythrée, Somalie, Ouganda, Kenya et Tanzanie). Les données pour l'est de l'Afrique (*jacksoni* "sud", *jacksoni* "nord", *loveridgei*, *depressirostre* et *taylori*) sont celles de Broadley et Hughes (1993) et les données pour l'est du Congo-Kinshasa, le Rwanda et le Burundi (*jacksoni* "ouest") sont celles de Laurent (1956). Les données pour *L. tchadensis* sp. nov. ("Tchad"), *L. chirioi* sp. nov. ("Museau blanc") et *L. jacksoni occidentale* ssp. nov. ("Adamaoua") sont celles de notre étude.

Table 1 - Variation of the number of ventrals and subcaudals according to sex for the species of the *Lycophidion capense* group in northern Central Africa (Cameroon, Chad, Central African Republic), eastern Central Africa (Ituri and Kivu in Congo-Kinshasa, Rwanda and Burundi) and in East Africa (Sudan, South Sudan, Ethiopia, Eritrea, Somalia, Uganda, Kenya and Tanzania). Data for East Africa (*jacksoni* "sud", *jacksoni* "nord", *loveridgei*, *depressirostre* and *taylori*) are those from Broadley and Hughes (1993) and data for eastern Congo-Kinshasa, Rwanda and Burundi (*jacksoni* "ouest") are those from Laurent (1956). Data for *L. tchadensis* sp. nov. ("Tchad"), *L. chirioi* sp. nov. ("Museau blanc"), and *L. jacksoni occidentale* ssp. nov. ("Adamaoua") are those from our study.

Taxon	Ventrals*		Sous-caudales*	
	♂	♀	♂	♀
<i>L. jacksoni</i> "sud"***	173-198 (72) (183,4 ± 5,6)	177-209 (93) (190,1 ± 6,5)	33-48 (71) (39,0 ± 2,6)	27-37 (94) (33,2 ± 2,0)
<i>L. jacksoni</i> "nord"***	179-210 (10) (194,0 ± 10,7)	188-216 (22) (203,5 ± 8,6)	33-51 (10) (39,4 ± 5,0)	30-37 (21) (33,2 ± 2,0)
<i>L. jacksoni</i> "ouest"****	180-192 (32) (184,5 ± 3,2)	186-200 (33) (191,7 ± 3,6)	30-45 (32) (39,9 ± 2,0)	28-37 (33) (32,4 ± 2,2)
<i>L. c. loveridgei</i>	196-201 (3) (198,0 ± 2,6)	204-212 (3) (208,3 ± 2,0)	51-57 (3) (54,0 ± 3,0)	42-45 (3) (43,3 ± 1,5)
<i>L. depressirostre</i>	153-176 (29) (162,6 ± 10,7)	158-180 (34) (168,9 ± 5,0)	31-40 (28) (34,9 ± 1,9)	26-34 (34) (28,4 ± 1,6)
<i>L. taylori</i>	158-176 (14) (166,5 ± 5,8)	165-184 (11) (173,3 ± 6,9)	30-38 (14) (35,0 ± 2,7)	26-30 (11) (28,0 ± 1,4)
<i>L. tchadensis</i> sp. nov. ("Tchad")	180-187 (3) (184,7 ± 3,3)	184-193 (4) (187,8 ± 3,9)	32-37 (3) (35,0 ± 2,2)	26-27 (4) (26,8 ± 0,4)
<i>L. chirioi</i> sp. nov. ("Museau blanc")	172-180 (8) (175,5 ± 2,4)	183-188 (4) (186,3 ± 1,9)	33-38 (8) (36,0 ± 1,5)	26-30 (5) (27,8 ± 1,3)
<i>L. jacksoni occidentale</i> ssp. nov. ("Adamaoua")	182-185 (2) (183,5 ± 1,5)	188-202 (9) (191,6 ± 4,2)	36-40 (2) (38,0 ± 2,0)	30-37 (8) (32,8 ± 2,3)

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

** Tanzanie, Kenya, Ouganda et Soudan du Sud d'après Broadley et Hughes (1993)

*** Éthiopie, Érythrée et Soudan d'après Broadley et Hughes (1993)

**** R. D. Congo (Ituri, Kivu), Rwanda et Burundi d'après Laurent (1956)

(Laurent 1956, Broadley & Hughes 1993). Le type « Tchad » est le plus distinct des autres. Trois mâles et quatre femelles sont désormais connus et le rattachement initial de plusieurs de ces spécimens à *L. taylori* (Broadley & Hughes 1993, Chirio & Ineich 2006, Trape et al. 2020) apparaît désormais intenable, le nombre de ventrales dans les deux sexes s'écartant beaucoup de la variation connue chez *L. taylori* en Afrique orientale : de 158 à 176 (moyenne : 166,5) chez les mâles de *L. taylori* au lieu de 180 à 187 (moyenne : 184,7) chez les mâles du type « Tchad » ; de 165 à 184 (moyenne : 173,3) chez les femelles de *L. taylori* au lieu de 184 à 193 (moyenne : 187,8) chez les femelles de type « Tchad ». Il s'agit d'une espèce nouvelle présente dans l'est du Tchad et dans le nord de la République centrafricaine qui est décrite plus loin dans cet article.

Le tableau 1 montre que les spécimens des types « Adamaoua » et « museau blanc » diffèrent entre eux à la fois par leur patron de coloration, leur nombre de ventrales dans les deux sexes, leur nombre de

sous-caudales chez les femelles et leur répartition géographique (Fig. 1). Cet ensemble de différences ne laisse guère de doute sur le fait qu'il s'agisse de deux espèces distinctes. Les spécimens de type « museau blanc » appartiennent à une espèce nouvelle qui est décrite dans cet article. La situation est plus complexe pour les spécimens de type « Adamaoua » car leur nombre de ventrales et de sous-caudales, mais non leur patron de coloration du museau, s'inscrit dans la variabilité connue de *L. c. jacksoni*, un taxon initialement décrit comme une espèce à part entière puis placé dans la synonymie de *L. capense* par Parker (1933) avant d'être rétabli par Laurent (1956) comme sous-espèce de *L. capense* dont il est pourtant bien distinct (Laurent 1956, 1968, Broadley 1996). Les spécimens de type « Adamaoua » sont décrits dans cet article comme sous-espèce occidentale de *L. jacksoni* qui est rétabli comme espèce à part entière.

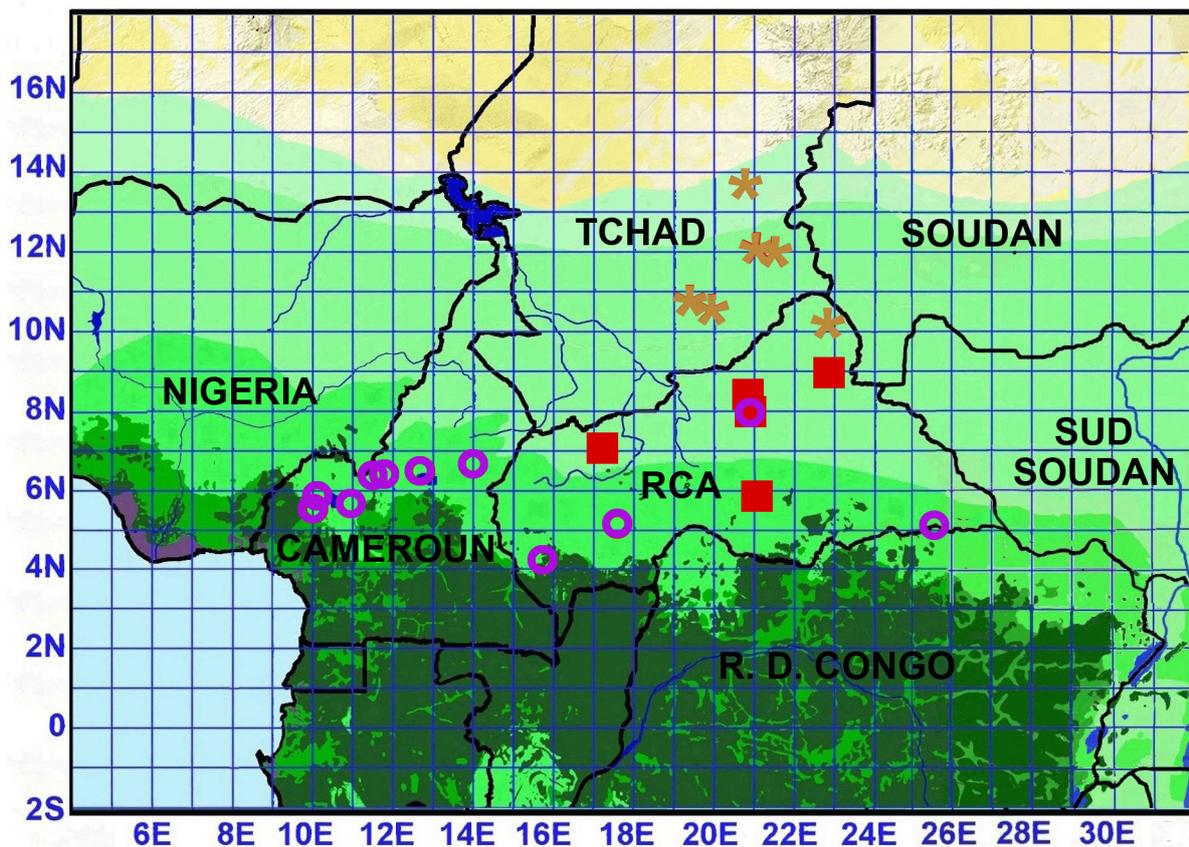


Figure 1 – Répartition géographique des spécimens étudiés. Astérisque : *Lycophidion tchadensis* sp. nov. ; carré : *Lycophidion chirioi* sp. nov. ; cercle : *Lycophidion jacksoni occidentale* ssp. nov.

Figure 1 – Geographic distribution of studied specimens. Asterisk : *Lycophidion tchadensis* sp. nov. ; square : *Lycophidion chirioi* sp. nov. ; circle : *Lycophidion jacksoni occidentale* ssp. nov.

Etude systématique

Lycophidion tchadensis sp. nov.

Lycophidion taylori (non *Lycophidion taylori* Broadley et Hughes) Broadley et Hughes 1993 : 13 (pro parte).

Lycophidion taylori (non *Lycophidion taylori* Broadley et Hughes) Chirio et Ineich 2006 : 49.

Lycophidion taylori (non *Lycophidion taylori* Broadley et Hughes) Trape et al. 2020 : 381.

Lycophidion aff. *capense* Trape et al. 2020 : 381.

ZooBank

Urn:lsid:zoobank.org:act:BF57C9F9-CEFF-4EC1-8A88-8B7557ED319B.

Holotype

MNHN 2021.0001 (anciennement IRD 3037.N), un mâle de Kiéké au Tchad (10°33'N, 19°49'E, altitude 413 m) collecté par un paysan de ce village entre avril 2016 et mai 2017 et remis à l'auteur le 15 mai 2017 (Fig. 2).



Figure 2 - Vue générale de l'holotype MNHN 2021.0001 de *Lycophidion tchadensis* sp. nov. Photo : J.-F. Trape.

Figure 2 - General view of the holotype MNHN 2021.0001 of *Lycophidion tchadensis* sp. nov. Picture: J.-F. Trape.

Paratypes

Cinq spécimens du Tchad et un spécimen de République centrafricaine : MNHN 2021.0002 (anciennement IRD 2924.N), une femelle de Hileborno au Tchad (11°55'N, 21°28'E, altitude 505 m) collectée par un paysan de ce village entre avril et septembre 2016 et remise à l'auteur le 2 octobre 2016, MNHN 2021.0003 (anciennement IRD 2985.N), une femelle de Bahar au Tchad (12°03'N, 21°19'E, altitude 511 m) collectée par un paysan de ce village entre avril et septembre 2016 et remise à l'auteur le 2 octobre 2016, MNHN 2021.0004

(anciennement IRD 3045.N), un mâle de Bon Amdaoud au Tchad (10°41'N, 19°28'E, altitude 478 m) collecté par un paysan de ce village entre avril 2016 et mai 2017 et remis à l'auteur le 14 mai 2017, MNHN 2021.0005 (anciennement IRD 3059.N), un mâle de Bon Amdaoud collecté par un paysan de ce village entre avril 2016 et mai 2017 et remis à l'auteur le 14 mai 2017, MNHN 9893, une femelle d'Abéché au Tchad (13°50'N, 20°49'E, altitude 540 m) collectée en 1964, MNHN 1996.6753, une femelle de Birao en République centrafricaine (10°17'N, 22°46'E, altitude 462 m) de l'ancienne collection de Laurent Chirio.

Diagnose

Une espèce du genre *Lycophidion* caractérisée par la combinaison de caractères suivante : dorsales sur 17/17/15 rangs, une seule fossette apicale, première supralabiale en contact avec la postnasale, de 180 à 187 ventrales chez les mâles et de 184 à 193 ventrales chez les femelles, de 32 à 37 sous-caudales chez les mâles et de 26 à 28 sous-caudales chez les femelles, le dessus de la tête et en particulier l'extrémité du museau brun foncé à noirâtre mais avec quelques petites ponctuations ou taches claires sur le museau et le côté de la tête surtout chez les juvéniles, les écailles dorsales brun foncé à noirâtre à l'exception d'une petite tache claire postérieure sur chaque écaille dorsale qui prend progressivement la forme d'un croissant sur les flancs, la gorge sombre chez les adultes ainsi que l'ensemble du dessous du corps et de la queue à l'exception de la partie la plus externe du rebord libre des écailles ventrales, la gorge et l'ensemble de la face ventrale claire chez le plus petit des juvéniles examinés.

Etymologie

Le nom de cette espèce est dérivé du nom du pays d'où provient la presque totalité des spécimens étudiés. Nom scientifique français proposé : *Lycophidion* du Tchad. Nom scientifique anglais : Chad Wolf Snake.

Répartition géographique

Est du Tchad et extrême nord-est de la République centrafricaine, très probablement présent aussi dans l'ouest du Soudan, en particulier au Darfour.

Description de l'holotype

L'holotype MNHN 2021.0001 est un mâle qui présente les mensurations suivantes : longueur totale (LT) 346 mm, longueur du corps (LC) 300 mm, longueur de la queue (LQ) : 46 mm, rapport LT/LQ 7,5.

La tête est allongée avec un museau arrondi en vues dorsale et latérale (Fig. 3). Le diamètre

horizontal de l'œil est 2,2 fois inférieur à la distance entre l'œil et la narine et 1,4 fois supérieur à la distance entre l'œil et le rebord de la lèvre. La nasale est divisée et l'ouverture de la narine située dans la nasale antérieure. La loréale est présente. Il existe deux internasales et deux préfrontales, une frontale triangulaire 1,1 fois plus longue que large, une préoculaire, une supraoculaire et deux postoculaires. Les supralabiales sont au nombre de huit, la troisième, la quatrième et la cinquième bordant l'œil. La première supralabiale est en contact avec la nasale ainsi qu'avec la postnasale. La formule temporale est 1+2. Les infralabiales sont au nombre de huit, les quatre premières en contact avec les mentonnières antérieures.

Les écailles dorsales sont lisses. Elles présentent

caudales sont divisées. Elles sont au nombre de 37. Après conservation dans l'alcool, la coloration dorsale est presque uniformément brun foncé à l'exception de la partie postérieure des écailles dorsales qui présente une petite tache claire peu contrastée qui tend à prendre la forme d'un croissant sur les flancs près des ventrales. Le dessus de la tête et en particulier l'extrémité du museau est brun foncé, les côtés de la tête et la gorge sont eux aussi uniformément brun foncé à l'exception de quelques taches éparses qui sont totalement dépigmentées (Fig. 4 & 5). Le dessous du corps et de la queue est presque entièrement brun foncé à l'exception de la partie externe près des dorsales du rebord postérieur de la plupart des ventrales qui est éclairci.

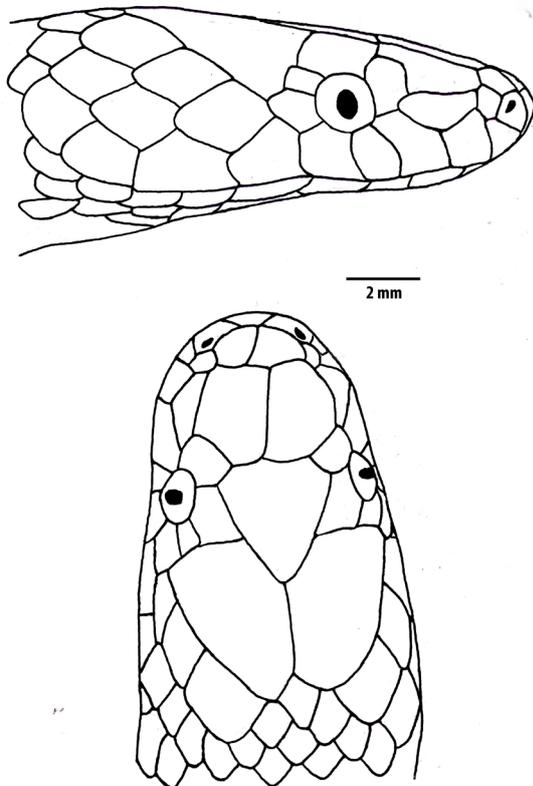


Figure 3 - *Lycophidion tchadensis* sp. nov. Dessins de l'écaillure céphalique de l'holotype MNHN 2021.0001 en vue latérale et dorsale.

Figure 3 - *Lycophidion tchadensis* sp. nov. Drawings of the head plates of the holotype MNHN 2021.0001 in lateral and dorsal views.

chacune une seule fossette apicale. Elles sont disposées sur 17 rangs droits au milieu et à l'avant du corps, et sur 15 rangs à une longueur de tête avant le cloaque. Le rang vertébral n'est pas élargi. Les ventrales sont au nombre de 187 (dont une préventrale). La cloacale est simple. Les sous-



Figure 4 - *Lycophidion tchadensis* sp. nov. Vue latérale de la tête de l'holotype MNHN 2021.0001. Photo : J.-F. Trape.

Figure 4 - *Lycophidion tchadensis* sp. nov. Lateral view of the head of the holotype MNHN 2021.0001. Picture: J.-F. Trape.



Figure 5 - *Lycophidion tchadensis* sp. nov. Vue dorsale de la tête de l'holotype. MNHN 2021.0001. Photo : J.-F. Trape.

Figure 5 - *Lycophidion tchadensis* sp. nov. Dorsal view of the head of the holotype MNHN 2021.0001. Picture: J.-F. Trape.

Description des paratypes

MNHN 2021.0002 de Hileborno est une femelle de 391 mm de longueur totale, dont 36 mm pour la queue (LT/LQ = 10,9), 190 ventrales dont une préventrale et 28 sous-caudales ; MNHN 2021.0004 de Bon Amdaoud est un mâle de 258 mm de longueur totale dont 30 mm pour la queue (LT/LQ = 8,6), 187 ventrales dont une préventrale et 36 sous-caudales ; MNHN 2021.0005 de Bon Amdaoud est un mâle de 296 mm de longueur totale dont 37 mm pour la queue (LT/LQ = 8,0), 180 ventrales dont une préventrale et 32 sous-caudales ; MNHN 2021.0003 de Bahar est une femelle juvénile de 166 mm de longueur totale dont 15 mm pour la queue (LT/LQ = 11,1), 184 ventrales dont une préventrale et 26 sous-caudales ; MNHN 9893 d'Abéché est une femelle de 200 mm de longueur totale dont 17 mm pour la queue (LT/LQ = 11,8), 193 ventrales dont une préventrale et 27 sous-caudales ; MNHN 1996.6753 de Birao est une femelle à 184 ventrales dont une préventrale et 27 sous-caudales. Tous les paratypes ont huit supralabiales dont la troisième, la quatrième et la cinquième sont en contact avec l'œil (mais seulement la quatrième et la cinquième d'un côté de la tête chez MNHN 2021.0002), la première supralabiale en contact avec la postnasale, 17/17/15 rangs de dorsales, une seule cupule apicale, une préoculaire, deux postoculaires et 1+2 temporales. Tous ont le dessus de la tête, du corps et de la queue brun foncé ou noirâtre, avec, sur la partie postérieure des écailles dorsales, des petites taches claires similaires à celles de l'holotype. Le museau est toujours brun foncé ou noirâtre. Les côtés de la tête de tous les paratypes présentent quelques ponctuations claires peu contrastées et elles sont plus nombreuses chez la femelle juvénile de Bahar. La face ventrale de tous les paratypes adultes est brun foncé, y compris la gorge, à l'exception de la partie la plus externe du bord libre des écailles ventrales qui est éclairci. En revanche, la face ventrale de la petite femelle juvénile de Bahar est entièrement claire. MNHN 9893 d'Abéché présente la particularité de présenter des taches totalement dépigmentées sur le cou à l'instar de l'holotype.

Comparaison avec d'autres espèces

La présence constante d'une première supralabiale en contact avec la postnasale permet de distinguer *L. tchadensis* sp. nov. de toutes les espèces n'appartenant pas au groupe *capense*. Dans ce groupe, on distingue facilement *L. tchadensis* sp. nov. de *L. meleagre* d'Angola qui ne possède que 15 rangs d'écailles dorsale à mi-corps (toujours 17 rangs chez *L. tchadensis* sp. nov.), de *L. hellmichi*

d'Angola et de Namibie qui possède de 199 à 214 ventrales dans les deux sexes (moins de 190 chez les mâles et moins de 195 chez les femelles de *L. tchadensis* sp. nov.), de *L. taylori* d'Afrique de l'Est qui possède de 158 à 176 ventrales chez les mâles et de 165 à 184 ventrales chez les femelles (au lieu de respectivement 180 à 187 ventrales chez les mâles et 182 à 193 ventrales chez les femelles de *L. tchadensis* sp. nov.), de *L. depressirostre* du Soudan du Sud et d'Afrique de l'Est qui possède seulement de 153 à 176 ventrales chez les mâles et de 158 à 180 ventrales chez les femelles, et de *L. multimaculatum* du sud de l'équateur qui possède de 159 à 189 ventrales chez les mâles et de 153 à 188 ventrales chez les femelles et surtout un patron de coloration dorsale spécifique avec des taches noires et des ponctuations blanches (Broadley & Hughes 1993, Broadley 1996) qui ne sont observées chez aucun spécimen du Cameroun, du Tchad et de la République centrafricaine des collections du MNHN ni de nos collectes du Tchad. *Lycophidion tchadensis* sp. nov. diffère de *L. capense capense* d'Afrique australe par le patron de coloration du dessus de la tête qui est uniformément noirâtre chez le premier alors qu'il est caractérisé par des mouchetures et vermiculations blanches chez le second. *Lycophidion tchadensis* sp. nov. diffère aussi de la sous-espèce *L. capense loveridgei* des régions côtières de l'Océan Indien par un nombre inférieur de ventrales dans les deux sexes, 180 à 187 chez les mâles et 184 à 193 chez femelles de *L. tchadensis* sp. nov. au lieu de 196 à 201 chez les mâles et de de 204 à 212 chez les femelles de *L. capense loveridgei*. C'est de *L. capense jacksoni* que *L. tchadensis* sp. nov. est le plus proche à la fois géographiquement et morphologiquement. Toutefois *L. tchadensis* sp. nov., qui est la seule espèce du groupe *capense* jusqu'à présent connue du Tchad, possède en moyenne moins de sous-caudales dans les deux sexes (35,0 chez les mâles et 26,8 chez les femelles de *L. tchadensis* sp. nov. au lieu de 39,0 chez les mâles et 33,2 chez les femelles de *L. capense jacksoni*), et ne présente jamais chez les adultes le museau à bande ou vermiculations blanches qui est observé chez la plupart des spécimens de *L. capense jacksoni*, ni la gorge blanche qui est la règle chez les adultes de cette sous-espèce (Laurent 1968, Broadley & Hughes 1993, Broadley 1996).

Remarques sur *Lycophidion taylori*

Lycophidion taylori est une espèce décrite du nord de la Somalie (district de Borama dans l'ancien Somaliland britannique) et du nord de l'Éthiopie, initialement par Laurent (1968) sous le nom de *L. capense* subsp. puis par Broadley et Hughes (1993)

sous son nom actuel. Cette espèce est également connue du sud de la Somalie, de Djibouti, du Kenya et de la Tanzanie (Broadley & Hughes 1993, Spawls *et al.* 2002). Plus à l'ouest, Broadley et Hughes ont mentionné le spécimen d'Abéché MNHN 9893 (à 1 800 km du plus proche spécimen d'Afrique de l'Est) qui est désormais attribué à *L. tchadensis* sp. nov. et un énigmatique spécimen à 179 ventrales et 24 sous-caudales de Kaffrine au Sénégal, encore 4 000 km plus à l'ouest (USNM 161990), pour lequel il s'agit certainement d'une erreur de localité d'origine, aucun autre spécimen de *Lycophidion* ayant aussi peu de sous-caudales n'étant connu en Afrique de l'Ouest.

***Lycophidion chirioi* sp. nov.**

Lycophidion capense (non *Lycophidion capense* Smith) Chirio et Ineich 2006 : 48 (pro parte).

Lycophidion depressirostre (non *Lycophidion depressirostre* Laurent) Chirio et Ineich 2006 : 48 (pro parte).

ZooBank

Urn:lsid:zoobank.org:act:2A2877FD-CA89-4B81-A5C5-582CCB2B548F.

Holotype

MNHN 1997.3606, une femelle de Sangba (7°55'N, 20°55'E, altitude 595 m) en République Centrafricaine. Ancienne collection de Laurent Chirio.

Paratypes

Douze spécimens de République centrafricaine : MNHN 1994.7374, MNHN 1994.7375, MNHN 1994.7376, MNHN 1994.8172, MNHN 1994.8173, MNHN 1994.8174 et MNHN 1996.6755 de Kouki (7°09'N, 17°18'E, altitude 440 m), MNHN 1995.3467, MNHN 1996.6759 et MNHN 1996.6804 de Séko (5°53'N, 21°05'E, altitude 600 m), MNHN 1999.9130 de Manovo (8°28'N, 20°54'E, altitude 450 m) et MNHN 1995.6757 de Ouanda-Djalle (8°54'N, 22°48'E, altitude 622 m), tous de l'ancienne collection de Laurent Chirio.

Diagnose

Une espèce du genre *Lycophidion* caractérisée par la combinaison de caractères suivante : dorsales sur 17/17/15 rangs, une seule fossette apicale, première supralabiale en contact avec la postnasale, de 171 à 180 ventrales chez les mâles et de 183 à 188 ventrales chez les femelles, de 33 à 38 sous-caudales chez les mâles et de 26 à 30 sous-caudales chez les femelles, museau blanchâtre et un trait blanchâtre

plus ou moins complet entre le museau et la région oculaire, écailles dorsales brun foncé à noirâtre à l'exception de leur bord postérieur qui présente un croissant clair hétérogène, son bord antérieur très irrégulier et souvent fragmenté chez les écailles les plus médianes, gorge sombre ou à peine éclaircie, dessous du corps et de la queue sombre à l'exception du rebord libre des écailles ventrales.

Etymologie

Cette espèce est dédiée à Laurent Chirio qui a collecté l'ensemble de la série-type de cette espèce. Nom scientifique français proposé : *Lycophidion* de Chirio. Nom scientifique anglais : Chirio's Wolf Snake.

Répartition géographique

République centrafricaine, probablement aussi les régions limitrophes du sud-ouest du Tchad.

Description de l'holotype

L'holotype (MNHN 1996.3606) est une femelle qui présente les mensurations suivantes : longueur totale (LT) 277 mm, longueur du corps (LC) 251 mm, longueur de la queue (LQ) 26 mm, rapport LT/LQ 10,7 (Fig. 6).



Figure 6 - Vue générale de l'holotype MNHN 1997.3606 de *Lycophidion chirioi* sp. nov. Photo : J.-F. Trape.

Figure 6 - General view of the holotype MNHN 1997.3606 of *Lycophidion chirioi* sp. nov. Picture: J.-F. Trape.

La tête est allongée et présente un museau arrondi en vue dorsale et latérale (Fig. 7). Le diamètre horizontal de l'œil est 2,1 fois inférieur à la distance entre l'œil et l'ouverture de la narine et 1,5 fois supérieur à la distance entre l'œil et le rebord de la lèvre. La nasale est divisée. La loréale est présente. Il existe deux internasales et deux préfrontales, une frontale triangulaire 1,2 fois plus longue que large, une préoculaire, une supraoculaire et deux

postoculaires. Les supralabiales sont au nombre de huit, la troisième, la quatrième et la cinquième bordant l'œil, la première en contact avec la nasale et la postnasale. La formule temporelle est 1+2. Les infralabiales sont au nombre de neuf, les cinq premières en contact avec les mentonnières antérieures.

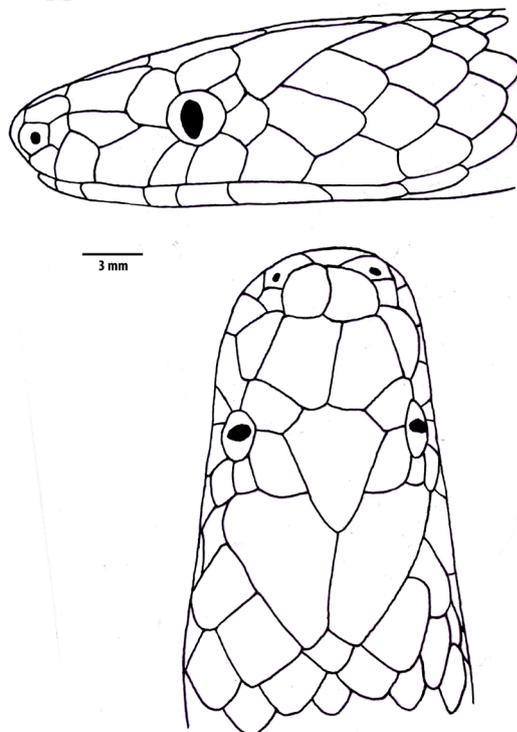


Figure 7 – *Lycophidion chirioi* sp. nov. Dessins de l'écaillure céphalique de l'holotype MNHN 1997.3606 en vue latérale et dorsale.

Figure 7 – *Lycophidion chirioi* sp. nov. Drawings of the head plates of the holotype MNHN 1997.3606 in lateral and dorsal views.

Les écailles dorsales sont lisses. Elles présentent chacune une seule fossette apicale. Elles sont disposées sur 17 rangs droits au milieu et à l'avant du corps, et sur 15 rangs à une longueur de tête avant le cloaque. Le rang vertébral n'est pas élargi. Les ventrales sont au nombre de 187 (dont une préventrale). La cloacale est simple. Les sous-caudales sont divisées. Elles sont au nombre de 27. Après conservation dans le formol puis l'alcool, la coloration du dessus et des côtés de la tête est brun foncé à l'exception du museau qui est blanchâtre, d'un trait blanchâtre entre le museau et la région oculaire ainsi que d'autres traits blanchâtres sur le rebord de plusieurs écailles céphaliques (Fig. 8 & 9), la face dorsale du corps et de la queue est brun foncé

à l'exception du bord postérieur de chaque écaille dorsale qui présente un croissant clair hétérogène, son bord antérieur très irrégulier et souvent fragmenté chez les écailles les plus médianes, ses dimensions augmentant progressivement entre la ligne vertébrale et le premier rang de dorsales en bordure des ventrales, et la face ventrale est entièrement sombre à l'exception du rebord libre des écailles ventrales.



Figure 8 – *Lycophidion chirioi* sp. nov. Vue latérale de la tête de l'holotype MNHN 1997.3606. Photo : J.-F. Trape.

Figure 8 – *Lycophidion chirioi* sp. nov. Lateral view of the head of the holotype MNHN 1997.3606. Picture: J.-F. Trape.



Figure 9 – *Lycophidion chirioi* sp. nov. Vue dorsale de la tête de l'holotype MNHN 1997.3606. Photo : J.-F. Trape.

Figure 9 – *Lycophidion chirioi* sp. nov. Dorsal view of the head of the holotype MNHN 1997.3606. Picture: J.-F. Trape.

Description des paratypes

Huit spécimens mâles et quatre spécimens femelles de République centrafricaine, tous caractérisés par un museau blanc et un trait blanc entre le museau et la région oculaire, le reste de la coloration dorsale et ventrale similaire à l'holotype à l'exception d'un spécimen (MNHN 1996.6804) qui présente

la cloacale et une partie de la gorge totalement dépigmentées. Il s'agit pour les mâles de MNHN 1994.7374 de Kouki à 180 ventrales et 36 sous-caudales pour une longueur totale de 275 mm et un rapport LT/LQ de 8,3, MNHN 1994.7375 de Kouki à 177 ventrales et 37 sous-caudales (LT : 355 mm, LT/LQ : 7,4), MNHN 1994.7376 de Kouki à 177 ventrales et 35 sous-caudales (LT : 356 mm, LT/LQ : 7,3), MNHN 1994.8173 de Kouki à 172 ventrales et 37 sous-caudales (LT : 295 mm, LT/LQ : 7,4), MNHN 1994.8174 de Kouki à 176 ventrales et 35 sous-caudales (LT : 399 mm, LT/LQ : 7,4), MNHN 1995.3467 de Séko à 173 ventrales et 38 sous-caudales (LT : 319 mm, LT/LQ : 6,9), MNHN 1996.6804 de Séko à 174 ventrales et 37 sous-caudales (LT : 380 mm, LT/LQ : 7,3), MNHN 1999.9130 de Manovo à 175 ventrales et 33 sous-caudales (LT : 395 mm, LT/LQ : 8,1). Il s'agit pour les femelles de MNHN 1996.6755 de Kouki à 183 ventrales et 28 sous-caudales (LT : 464 mm, LT/LQ : 11,9), MNHN 1994.8172 de Kouki à ventrales mutilées et 26 sous-caudales, MNHN 1995.6757 de Ouanda-Djalle à 187 ventrales et 30 sous-caudales (LT : 305 mm, LT/LQ : 10,5), et MNHN 1996.6759 de Séko à 188 ventrales et 28 sous-caudales (LT : 361 mm, LT/LQ : 10,9).

La variation du nombre de ventrales est donc de 172 à 180 chez les mâles, avec une moyenne de 175,5, et de 183 à 188 chez les femelles, avec une moyenne de 186,3 en incluant l'holotype. La variation du nombre de sous-caudales est de 33 à 38 chez les mâles, avec une moyenne de 36,0, et de 26 à 30 chez les femelles, avec une moyenne de 27,8 en incluant l'holotype. La première supralabiale est toujours en contact avec la postnasale. Les supralabiales sont au nombre de 7 ou de 8, la troisième, la quatrième et la cinquième en contact avec l'œil, parfois seulement la quatrième et la cinquième des deux côtés de la tête chez MNHN 1995.3467 ou la troisième et la quatrième d'un côté de la tête chez MNHN 1999.9130. Le rapport LT/LQ des mâles, qui varie de 6,9 à 8,3, est en moyenne de 7,5 et celui des femelles, qui varie de 10,5 à 11,9, est en moyenne de 11,0. MNHN 1994.8173 a pour contenu stomacal un scincidé *Trachylepis quinquetaeniata* (Lichtenstein, 1823).

Comparaison avec d'autres espèces

La présence constante d'une première supralabiale en contact avec la postnasale permet de distinguer *L. chirioi* sp. nov. de toutes les espèces n'appartenant pas au groupe *capense*. Dans ce groupe, on distingue facilement *L. chirioi* sp. nov. de *L. meleagre* d'Angola qui ne possède que 15 rangs d'écaillés dorsale à mi-corps (toujours 17 rangs chez *L. chirioi* sp. nov.), de *L. hellmichi* d'Angola et de Namibie qui

possède de 199 à 214 ventrales dans les deux sexes (maximum 180 chez les mâles et moins de 190 chez les femelles de *L. chirioi* sp. nov.), de *L. taylori* et de *L. depressirostre* d'Afrique de l'Est qui possèdent seulement respectivement 165 à 184 et 158 à 180 ventrales chez les femelles au lieu de 183 à 188 ventrales chez les femelles de *L. chirioi* sp. nov. et un patron de coloration différent, de *L. multimaculatum* d'Afrique centrale au sud de l'équateur qui possède un museau sombre et un patron de coloration dorsale spécifique avec des taches noires et des ponctuations blanches qui n'est jamais observé chez *L. chirioi* sp. nov., et de *L. tchadensis* sp. nov. dont le patron de coloration céphalique est différent et dont les mâles possèdent de 180 à 187 ventrales au lieu de 172 à 180 chez *L. chirioi* sp. nov. (Broadley & Hughes 1993, Broadley 1996).

Lycophidion chirioi sp. nov. diffère de *L. c. capense* d'Afrique australe par son museau blanc et sa face ventrale sombre alors que c'est l'inverse chez *L. c. capense*. *L. chirioi* sp. nov. diffère aussi de *L. c. loveridgei* des régions côtières de l'Océan Indien par un nombre inférieur de ventrales dans les deux sexes, 172 à 180 chez les mâles et 183 à 188 chez les femelles de *L. chirioi* sp. nov. au lieu de 196 à 201 chez les mâles et de 204 à 212 chez les femelles de *L. c. loveridgei*. C'est de *L. c. jacksoni* que *L. chirioi* sp. nov. est le plus proche à la fois géographiquement et morphologiquement. Toutefois *L. chirioi* sp. nov. possède en moyenne moins de sous-caudales dans les deux sexes (36,0 chez les mâles et 27,8 chez les femelles de *L. chirioi* sp. nov. au lieu de 39,0 chez les mâles et 33,2 chez les femelles de *L. c. jacksoni*), et ne présente jamais chez les adultes la gorge blanche qui est la règle chez les adultes de *L. c. jacksoni* (Laurent 1968, Broadley & Hughes 1993, Broadley 1996).

Lycophidion jacksoni occidentale ssp. nov.

Lycophidion capense (non *Lycophidion capense* Smith) Chirio et Ineich 2006 : 48 (pro parte).

Lycophidion multimaculatum (non *Lycophidion multimaculatum* Boettger) Chirio et LeBreton 2007 : 470.

ZooBank

Urn:lsid:zoobank.org:act:14799B72-67E5-4EF8-9E8E-5CAA519CF2BF.

Holotype

MNHN 2002.0968 collecté à Tibati au Cameroun (6°28'N, 12°38'E, altitude 870 m).

Paratypes

Six spécimens du Cameroun et quatre spécimens de République centrafricaine : MNHN 2002.0970 de Somié (Cameroun : 6°23'N, 11°25'E, altitude 755 m), MNHN 2002.0948 de Mboula (Cameroun : 6°41'N, 13°59'E, altitude 925 m), MNHN 2002.0943 de Awing (Cameroun : 5°50'N, 10°15'E, altitude 1570 m), MNHN 2002.0943 de Yimbéré (Cameroun : 6°20'N, 11°34'E, altitude 770 m), MNHN 2002.0972 de Fouban (Cameroun : 5°43'N, 10°53'E, altitude 1180 m), MNHN 1999.6590 des Monts Bamboutos (Cameroun : approximativement 5°38'N, 10°03'E, altitude environ 2400 m), MNHN 2002.973 de Berberati (République centrafricaine : 4°15'N, 15°47'E, altitude 590 m), MNHN 1996.6754 de Bossembélé (République centrafricaine : 5°16'N, 17°38'E, altitude 690 m), MNHN 1996.6756 de Mboki (République centrafricaine : 5°18'N, 25°57'E, altitude 610 m) et MNHN 1997.3604 de Sangba (République centrafricaine : 7°55'N, 20°55'E, altitude 595 m).

Diagnose

Lycophidion jacksoni occidentale ssp. nov. du Cameroun et de la République Centrafricaine diffère de la sous-espèce nominative *L. j. jacksoni* de Tanzanie, du Kenya, d'Ouganda, du Rwanda, du Burundi et de l'est du Congo-Kinshasa par l'absence de bande et de vermiculations blanches autour du museau, celui-ci étant toujours noirâtre ainsi que le reste de la tête. Il présente par ailleurs la combinaison de caractères suivante : dorsales sur 17/17/15 rangs, une seule fossette apicale, première supralabiale en contact avec la postnasale, de 182 à 185 ventrales chez les mâles et de 188 à 202 ventrales chez les femelles, de 36 à 40 sous-caudales chez les mâles et de 30 à 37 sous-caudales chez les femelles, dos entièrement noirâtre sauf le rebord postérieur des écailles dorsales qui présente un croissant clair très apparent sur les écailles des flancs, gorge blanchâtre contrastant avec le reste de la face ventrale qui est noirâtre à l'exception du bord libre des écailles ventrales.

Etymologie

En référence à sa situation géographique la plus occidentale d'Afrique centrale pour l'ensemble des espèces et sous-espèces du groupe *capense*. Nom scientifique français proposé : *Lycophidion* de Jackson occidental. Nom scientifique anglais : Western Jackson's Wolf Snake.

Répartition géographique

Cameroun, République centrafricaine et probablement est du Nigeria.

Description de l'holotype

L'holotype (MNHN 2002.0968) est une femelle qui présente les mensurations suivantes : longueur totale (LT) 462 mm, longueur du corps (LC) 412 mm, longueur de la queue (LQ) 50 mm, rapport LT/LQ 9,2 (Fig. 10).



Figure 10 - Vue générale de l'holotype MNHN 2002.0968 de *Lycophidion jacksoni occidentale* ssp. nov. Photo : J.-F. Trape.

Figure 10 - General view of the holotype MNHN 2002.0968 of *Lycophidion jacksoni occidentale* ssp. nov. Picture : J.-F. Trape.

La tête est allongée et présente un museau arrondi en vue dorsale et latérale (Fig. 11). Le diamètre horizontal de l'œil est 2,0 fois inférieur à la distance entre l'œil et l'ouverture de la narine et 2,0 fois supérieur à la distance entre l'œil et le rebord de la lèvre. La nasale est divisée. La loréale est présente. Il existe deux internasales et deux préfrontales, une frontale triangulaire 1,1 fois plus large que longue, une préoculaire, une supraoculaire et deux postoculaires. Les supralabiales sont au nombre de huit, la troisième, la quatrième et la cinquième bordant l'œil, la première en contact avec la nasale ainsi qu'avec la postnasale. La formule temporale est 1+2. Les infralabiales sont au nombre de neuf, les cinq premières en contact avec les mentonnières antérieures.

Les écailles dorsales sont lisses. Elles présentent chacune une seule fossette apicale. Elles sont disposées sur 17 rangs droits au milieu et à l'avant du corps, et sur 15 rangs à une longueur de tête avant le cloaque. Le rang vertébral n'est pas élargi. Les ventrales sont au nombre de 202 (dont une préventrale). La cloacale est simple. Les sous-caudales sont divisées. Elles sont au nombre de 35. Le tube digestif contenait le Scincidé *Trachylepis maculilabris* (Gray, 1845).

Après conservation dans l'alcool, la coloration du dessus du corps est uniformément noirâtre à l'exception du bord postérieur des écailles ventrales qui forme un croissant clair presque indistinct dans

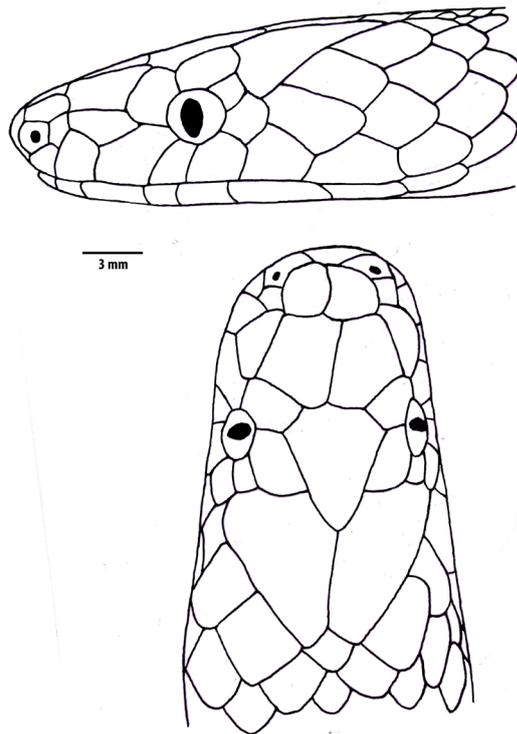


Figure 11 - *Lycophidion jacksoni occidentale* ssp. nov. Dessins de l'écaillure céphalique de l'holotype MNHN 2002.0968 en vue latérale et dorsale.

Figure 11 - *Lycophidion jacksoni occidentale* ssp. nov. Drawings of the head plates of the holotype MNHN 2002.0968 in lateral and dorsal view.

la partie médiane du dos mais dont l'épaisseur augmente nettement sur les flancs. Le dessus de la tête et, en particulier l'extrémité du museau, sont uniformément noirâtres, ce qui contraste avec la gorge qui est en grande partie blanchâtre (Fig. 12 & 13). Les côtés de la tête sont presque entièrement noirâtres mais il existe quelques petites taches claires irrégulières occupant une petite partie de plusieurs écailles dont les supralabiales et la nasale. Le dessous du corps et de la queue est noirâtre à l'exception du rebord postérieur de la plupart des ventrales qui est blanchâtre. Le dessous de la tête et la région des premières ventrales est presque entièrement blanchâtre à l'exception de la symphisiale et des quatre premières infralabiales qui sont plus sombres.



Figure 12 - *Lycophidion jacksoni occidentale* ssp. nov. Vue dorsale de la tête de l'holotype MNHN 2002.0968. Photo : J.-F. Trape.

Figure 12 - *Lycophidion jacksoni occidentale* ssp. nov. Dorsal view of the head of the holotype MNHN 2002.0968. Picture: J.-F. Trape.



Figure 13 - *Lycophidion jacksoni occidentale* ssp. nov. Vue ventrale de la tête de l'holotype MNHN 2002.0968. Photo : J.-F. Trape.

Figure 13 - *Lycophidion jacksoni occidentale* ssp. nov. nov. Ventral view of the head of the holotype MNHN 2002.0968. Picture: J.-F. Trape.

Description des paratypes

Les dix paratypes se répartissent en deux mâles (MNHN 1996.6754 et MNHN 2002.973 de République centrafricaine) et huit femelles. Les deux mâles mesurent 329 mm et 325 mm de longueur totale, dont 40 mm et 47 mm pour la queue, soit un rapport LT/LQ de 8,2 et de 6,9 respectivement. La plus grande femelle mesure 428 mm de longueur totale, dont 43 mm pour la queue, soit un rapport LT/LQ de 10,0, la plus petite femelle 228 mm, dont 24 mm pour la queue, soit un rapport LT/LQ de 9,5. Chez les quatre autres femelles à queue intacte (la queue de MNHN 1997.3604 est partiellement

mutilée) le rapport LT/LQ varie de 8,4 à 10,7 et il est en moyenne de 9,7 pour l'ensemble des femelles, holotype compris.

La nasale est toujours divisée. La loréale est toujours présente. Il existe constamment deux internasales et deux préfrontales, une frontale triangulaire, une préoculaire, une supraoculaire et deux postoculaires. Les supralabiales sont toujours au nombre de huit, la troisième, la quatrième et la cinquième bordant l'œil, la première en contact avec la nasale ainsi qu'avec la postnasale. La formule temporale est toujours 1+2. Le nombre de rangs dorsaux est de 17/17/15 chez tous les spécimens et tous présentent une seule fossette apicale sur les écailles dorsales. Le nombre de ventrales est de 185 et 182 chez les mâles, celui de sous-caudales de 36 et 40. Chez les femelles le nombre de ventrales varie de 188 à 195 (moyenne : 191,6 avec l'holotype) et celui de sous-caudales de 30 à 37 (moyenne 32,9 avec l'holotype). La coloration dorsale est similaire à celle de l'holotype, brun foncé à noirâtre avec sur les flancs un croissant clair sur le bord postérieur de chaque écaille dorsale. Le dessus de la tête est toujours noirâtre, y compris le museau qui ne présente jamais de bande claire. Les côtés de la tête sont de même couleur ou à peine moins sombres que le dessus de la tête avec parfois de rares petits points blancs sur quelques écailles. Le dessous du corps est toujours brun foncé à noirâtre sauf la région gulaire et les premières ventrales qui sont blanchâtres ainsi que le rebord postérieur des autres ventrales.

Comparaison avec d'autres espèces

La présence constante d'une première supralabiale en contact avec la postnasale permet de séparer *L. jacksoni occidentale* ssp. nov. de toutes les espèces n'appartenant pas au groupe capense. Dans ce groupe, on distingue facilement *L. jacksoni occidentale* ssp. nov. de *L. meleagre* d'Angola qui ne possède que 15 rangs d'écailles dorsale à mi-corps (toujours 17 rangs chez *L. jacksoni occidentale* ssp. nov.), de *L. hellmichi* d'Angola et de Namibie qui possède de 199 à 214 ventrales dans les deux sexes (moins de 190 chez les mâles et en moyenne chez les femelles de *L. jacksoni occidentale* ssp. nov.), de *L. taylori* d'Afrique de l'Est qui possède seulement de 158 à 176 ventrales chez les mâles et de 165 à 184 ventrales chez les femelles (au lieu de respectivement 182 à 185 ventrales chez les mâles et 188 à 202 ventrales chez les femelles de *L. jacksoni occidentale* ssp. nov.), de *L. depressirostre* du Soudan du Sud et d'Afrique de l'Est qui possède seulement de 153 à 176 ventrales chez les mâles et de 158 à 180 ventrales chez les femelles, et de *L. multimaculatum*

d'Afrique centrale au sud de l'Équateur qui possède de 159 à 189 ventrales chez les mâles et de 153 à 188 ventrales chez les femelles ainsi qu'un patron de coloration dorsale spécifique avec des taches noires et des ponctuations blanches qui n'est observé chez aucun spécimen du Cameroun, du Tchad et de République centrafricaine des collections du MNHN ni de nos collectes au Tchad.

L. jacksoni occidentale ssp. nov. diffère de *L. chirioi* sp. nov. de la République centrafricaine par un nombre supérieur de ventrales dans les deux sexes, par un nombre supérieur de sous-caudales chez les femelles et par une coloration différente du museau et de la gorge, de *L. tchadensis* sp. nov. du Tchad par une coloration différente de la gorge et par un nombre supérieur de sous-caudales dans les deux sexes, de *L. capense capense* d'Afrique australe par le patron de coloration du dessus de la tête qui est uniformément noirâtre chez le premier alors qu'il est caractérisé par des mouchetures et vermiculations blanches chez le second et par sa face ventrale qui est entièrement claire contrairement à celle de *L. jacksoni occidentale* ssp. nov. qui est sombre à l'exception de la gorge et du bord libre des ventrales. *L. jacksoni occidentale* ssp. nov. diffère aussi de *L. capense loveridgei* des régions côtières de l'Océan Indien par un nombre inférieur de ventrales dans les deux sexes, 182 à 184 chez les mâles et 188 à 202 chez femelles pour *L. jacksoni occidentale* ssp. nov. au lieu de 196 à 201 chez les mâles et de de 204 à 212 chez les femelles pour *L. c. loveridgei* et un nombre très inférieur de sous-caudales dans les deux sexes. Le [tableau I](#) montre que *L. jacksoni occidentale* ssp. nov. ne peut être séparé de « jacksoni sud » (Tanzanie, Kenya, Ouganda, Soudan du Sud) ni de « jacksoni ouest » (Kivu, Ituri, Rwanda, Burundi) sur la base du nombre de ventrales ni de sous-caudales dans les deux sexes, mais qu'il diffère de « jacksoni nord » (Éthiopie, Érythrée et Soudan) par un nombre moyen inférieur de ventrales et de sous-caudales. Les différences observées entre les différentes populations suggèrent l'existence d'espèces cryptiques. En revanche *L. jacksoni occidentale* ssp. nov. diffère par son museau toujours noirâtre de « jacksoni sud » et de « jacksoni ouest » dont le museau blanchâtre illustré par Laurent (1968) est le critère principal d'identification de *L. c. jacksoni* dans la dernière partie de la clé d'identification de Broadley (1996) des espèces et sous-espèces du genre *Lycophidion* en Afrique. La localité-type de *Lycophidion jacksoni* – qui a été initialement décrit comme espèce à part entière par Boulenger (1893) – est le Kilimanjaro en Tanzanie (Boulenger 1893, Laurent 1956). Parker (1933) a placé *L. jacksoni* en

synonymie avec *L. capense* en raison du peu de valeur du diamètre de l'œil et de sa distance au bord de la lèvre, caractère principal utilisé par Boulenger (1893) pour distinguer *L. jacksoni* de *L. capense*. Par la suite Laurent (1956), qui disposait d'un abondant matériel du Kivu et du Rwanda, a rétabli *L. jacksoni* en tant que sous-espèce de *L. capense* tout en indiquant qu'il pensait qu'il s'agissait probablement de deux espèces distinctes – opinion également partagée par Broadley et Hughes (1993) et par Broadley (1996) – en raison de la différence des patrons de coloration, dont en particulier ceux de l'abdomen et du dessous de la queue qui sont blanchâtres chez *L. capense* et noirâtres chez *L. jacksoni*. Ce caractère permet de distinguer facilement les deux taxons (Laurent 1956, Broadley 1996), ce qui me conduit à traiter occidentale comme une sous-espèce de *jacksoni* plutôt que de *capense*. *L. jacksoni occidentale* ssp. nov. pourrait néanmoins être une espèce à part entière.

Des études génétiques seraient très utiles pour préciser le véritable statut des différents taxons et populations du groupe *capense*. Dans le cas de notre étude, tous les spécimens disponibles de *L. jacksoni occidentale* ssp. nov. et de *L. chirioi* sp. nov. avaient initialement été préservés dans du formol ou étaient très anciens, ce qui ne permettait pas d'effectuer des comparaisons moléculaires. Dans le cas de *L. tchadensis* sp. nov., dont nos spécimens ont été préservés dans l'alcool, la seule comparaison actuellement possible avec d'autres spécimens du groupe *capense* concernait un spécimen d'Afrique du Sud de *L. capense* dont nos spécimens du Tchad se sont révélés génétiquement très éloignés (seulement 95% de similitude pour le gène 16S, O. Mediannikov, communication personnelle).

Remerciements : Je remercie vivement Patrick David pour de très utiles suggestions sur une version préliminaire de ce manuscrit.

BIBLIOGRAPHIE

Boulenger D.G. 1893 – Catalogue of the snakes in the British Museum (Natural History). British Museum, London. 448 p.

Broadley D.G. 1992 – The taxonomy and zoogeography of the genus *Lycophidion* (Serpentes: Colubridae). *J. Herp. Assoc. Afr.*, 40: 30-36.

Broadley D.G. 1996 – A revision of the genus *Lycophidion* Fitzinger (Serpentes: Colubridae) in Africa south of the Equator. *Syntarsus*, 3: 1-33.

Broadley D.G., Hughes B. 1993 – A review of the genus *Lycophidion* (Serpentes: Colubridae) in northeastern Africa. *Herpetol. J.*, 3: 8-18.

Chirio L., Ineich I 2006 – Biogeography of the reptiles of the

Central African Republic. *Afr. J. Herpetol.*, 55: 23-59.

Chirio L., LeBreton M. 2007 – Les reptiles du Cameroun. MNHN & IRD éditions, Paris. 688 p.

Condamine M. 1994 – *Lycophidion semicinatum albomaculatum* (Serpentes, Colubridae), élevé au rang d'espèce. *Bull. Soc. Herp. France*, 69-70: 51-56.

Guibé J., Roux-Estève R. 1972 – Les espèces ouest-africaines du genre *Lycophidion* (Serpentes, Colubridae). *Zool. Mededel.*, 49: 391-400.

Laurent R. 1956 – Contribution à l'herpétologie de la région des grands lacs de l'Afrique centrale. *Ann. Mus. R. Congo Belge*, 48: 1-390.

Laurent R. 1968 – A re-examination of the snake genus *Lycophidion* Duméril and Bibron. *Bull. Mus. Comp. Zool.*, 136: 461-482.

Parker H.W. 1933 – On some West African snakes. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, 12, 71: 544-548.

Trape J.-F., Kodindo I.D., Djiddi A.S., Mad-Toïngué J., Kérah C.H. 2020 – The snakes of Chad: results of a field survey and annotated country-wide checklist. *Bonn Zool. Bull.*, 69: 369-395.

Uetz P., Freed P., Hošek J. 2020 – The Reptile Database (Eds.). Online at: <http://www.reptile-database.org>. Last accessed on December 29th, 2020.

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

Gestion forestière et dynamique des populations de Sonneurs à ventre jaune (*Bombina variegata*) : synthèse bibliographique et mesures de conservation

Forest management and population dynamics of the Yellow-bellied Toad (*Bombina variegata*): bibliographic review and conservation measures.

Hugo CAYUELA⁽¹⁾, Eric BONNAIRE⁽²⁾, Julian PICHENOT⁽³⁾ et Aurélien BESNARD⁽⁴⁾

⁽¹⁾ UMR 5023 LEHNA, Laboratoire d'Ecologie des Hydrosystèmes Naturels et Anthropisés, 69100 Villeurbanne, France.

⁽²⁾ Office National des Forêts (ONF), agence de Meurthe-et-Moselle, 54052 Nancy, France.

⁽³⁾ CERFE, Centre de Recherche et Formation en Eco-éthologie, 08240 Boulton-Bois, France.

⁽⁴⁾ CNRS, PSL Research University, EPHE, UM, SupAgro, IRD, INRA, UMR 5175 CEFE, F-34293 Montpellier, France.

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

Résumé – Durant le 20^{ème} siècle, les populations de Sonneurs à ventre jaune (*Bombina variegata*) ont subi un net déclin en Europe de l'Ouest, et en France tout particulièrement. Les causes de cette régression sont possiblement multiples, incluant la perte et la fragmentation d'habitat, ainsi que les changements climatiques. De nos jours, les forêts de production de bois abritent les plus grandes populations de Sonneurs à ventre jaune du territoire. La conservation de cette espèce apparaît donc étroitement dépendante des pratiques de gestion forestière. Depuis une dizaine d'années, l'intensification de l'exploitation forestière favorise l'élimination de plus en plus systématique des ornières, lesquelles constituent l'habitat de reproduction préférentiel du Sonneur à ventre jaune en forêt de production. L'empierrement des chemins forestiers et des places de dépôt de bois, ainsi qu'une tendance au comblement rapide des ornières après l'exploitation des parcelles, constituent des causes potentielles de déclin pour cette espèce. Dans cet article, nous effectuons une synthèse des travaux s'intéressant aux impacts des pratiques de gestion forestière sur la dynamique des populations de Sonneurs à ventre jaune en France. Nous débutons par une analyse de démographie comparée entre les populations d'environnements rivulaires et celles de forêts de production. Après avoir mis en évidence les particularités démographiques des populations forestières, nous rapportons les effets de l'empierrement et du goudronnage des chemins forestiers sur la dispersion. Puis, nous documentons l'effet de la destruction des patches d'ornières sur la survie des adultes et la viabilité à long terme des populations. Sur la base des faits scientifiques rassemblés dans cette synthèse, il résulte que ces pratiques de gestion font courir un risque majeur pour la viabilité des populations en forêt. Nous proposons une série de préconisations de gestion visant à assurer une meilleure adéquation entre les travaux forestiers et la conservation du Sonneur à ventre jaune dans les forêts de production françaises.

Mots-clés : gestion forestière, ornière, viabilité des populations, amphibiens, *Bombina variegata*.

Summary – During the 20th century, yellow-bellied toad (*Bombina variegata*) populations suffered from a strong decline in western Europe, especially in France. The causes of this decline are potentially multiple, including habitat loss and fragmentation, and climate change. To date, production forests host the largest yellow-bellied toad populations in France. Conservation of this species is thus tightly linked to forest management practices. During the last decade, intensification of forest harvesting led to the increasing systematic removal of ruts, the preferential breeding habitat of yellow-bellied toad in production forests. Enstonement of forest paths and timber storage areas, and the rapid filling of ruts after forest harvesting, are potential causes of decline for this species. Here, we synthesize the results of papers focusing on the impact of forest management practices on yellow-bellied toad population dynamics. We started our review paper with a comparative demographic analysis between populations from riverine habitat and production forest. After highlighting the demographic characteristics of forest populations, we documented the influence of path enstonement and road pavement on yellow-bellied toad dispersal. We also reported the effect of rut patch destruction on adult survival and long-term population viability. In the light of scientific evidences gathered in our synthesis, we concluded that these forest management practices pose a major threat for forest populations viability and persistence. We proposed a set of management practices aimed at better alignment of forestry activities and yellow-bellied toad conservation in French production forests.

Key-words: forest management, rut, population viability, amphibians, *Bombina variegata*.

INTRODUCTION

Le déclin des populations d'amphibiens constitue un phénomène global (Alford *et al.* 2001, Stuart *et al.* 2004, Beebee & Griffiths 2005). Cette tendance affecte aussi l'Europe de l'Ouest où des espèces dites « communes » ont subi un net déclin de leurs populations ces cent dernières années (Petrovan & Schmidt 2016). Le Sonneur à ventre jaune (*Bombina variegata*) n'échappe pas à ce phénomène. Les populations de cette espèce, considérée comme extrêmement commune au 19^{ème} siècle, ont subi une forte régression au cours du siècle suivant, en particulier dans la partie occidentale de son aire de répartition (Massemin & Cheylan 2001, Lescure *et al.* 2011). En France, l'espèce a ainsi disparu de plusieurs départements du sud, du nord et de l'ouest du pays (Lescure *et al.* 2011). De récentes études ont identifié des facteurs susceptibles d'être impliqués dans ce déclin (Hartel *et al.* 2010, Hartel & von Wehrden 2013, Cayuela *et al.* 2015a). Des phénomènes climatiques tels que des sécheresses et des crues extrêmes affectent négativement certains paramètres démographiques et peuvent avoir des effets délétères sur la viabilité des populations (Cayuela *et al.* 2014, 2015b, 2016a). De plus, la perte d'habitat et la fragmentation paysagère causées par l'urbanisation et l'intensification de l'agriculture semblent avoir fortement contribué au déclin de cette espèce (Pichenot 2008, Hartel *et al.* 2010, Hartel & von Wehrden 2013, Cayuela *et al.* 2015a). Cette situation alarmante a justifié la protection du Sonneur à ventre jaune aux niveaux européen (Annexe II de la Convention de Bern, Annexes II et IV de la Directive 92/43/CEE « Habitat, Faune, Flore ») et national, et son statut d'espèce « vulnérable » dans la liste rouge des amphibiens de France métropolitaine.

Malgré ce déclin généralisé, les populations de Sonneurs à ventre jaune semblent avoir bénéficié du développement de certaines activités humaines (e.g., exploitation forestière et extraction de granulats; voir Pichenot 2008, Buschmann *et al.* 2013). Ce phénomène a été particulièrement marqué dans les forêts de production qui hébergent actuellement les plus vastes populations de l'hexagone - en forêt domaniale de Verdun par exemple, plus de 15000 individus ont été identifiés et suivis entre 2008 et 2018 (Eric Bonnaire, données non publiées). Durant le siècle dernier, la mécanisation importante des travaux forestiers a conduit à la création massive de petites zones humides (des ornières principalement) qui se sont avérées constituer d'excellents sites de reproduction pour cette espèce

(Pichenot 2008, Cayuela *et al.* 2015a). Bien que nous disposions d'aucune donnée démographique antérieure à 1990, il semblerait que les populations qui préexistaient dans d'anciennes forêts exploitées (e.g., forêts domaniales de Chauv, de Parroy, et de Haguenau) ou dans des environnements agricoles extensifs avant leur transformation récente en forêt d'exploitation (e.g., forêts domaniales de Verdun et du Morthomme) aient vu leur taille s'accroître du fait de la prolifération des ornières. En parallèle, la sylviculture a vraisemblablement conduit à la disparition progressive des sites de reproduction originels (e.g., chablis inondés, dépressions en eau dans des zones de régénération naturelle) du fait de l'artificialisation des forêts et de l'altération de leur régime de perturbations naturelles (par les tempêtes, les incendies, et les pathogènes des arbres notamment). De façon générale, la gestion forestière de la seconde moitié du 20^{ème} siècle semble avoir eu un effet positif sur les populations de Sonneurs à ventre jaune en augmentant la quantité de sites de reproduction disponibles et a probablement freiné le déclin de l'espèce amorcé à la fin du 19^{ème} siècle dans un certain nombre de régions (Massemin & Cheylan 2001, Lescure *et al.* 2011).

Depuis une dizaine d'années cependant, l'intensification de l'exploitation des forêts a occasionné de profonds changements dans les pratiques de gestion forestière, parmi lesquelles l'élimination de plus en plus systématique des ornières. D'une part, l'empierrement des chemins forestiers et des places de dépôt de bois s'est considérablement développé, réduisant ainsi le potentiel de création d'ornières et augmentant le risque de fragmentation paysagère pour ces populations. D'autre part, les exploitants de bois ont pour obligation de combler les ornières qu'ils créent durant l'exploitation d'une parcelle, diminuant encore la quantité d'ornières produites et laissées disponibles. De façon générale, cette politique de suppression des ornières est justifiée par la nécessité d'entretien et/ou d'amélioration des voies d'extraction de bois. Cependant, les menaces qu'elles font peser sur le Sonneur à ventre jaune et son habitat de reproduction (tous deux protégés par la Directive 92/43/CEE et par l'arrêté du 19 novembre 2007 fixant la liste des amphibiens et des reptiles protégés sur l'ensemble du territoire et les modalités de leur protection) confronte les gestionnaires forestiers à un dilemme. En effet, l'élimination planifiée et progressive des ornières devrait avoir un impact négatif fort sur la viabilité des populations de Sonneurs à ventre jaune, et à terme conduire à des extinctions locales, y compris dans

des massifs forestiers bénéficiant d'un haut statut de protection (e.g., sites Natura 2000). Si des déclin de populations ont été ponctuellement constatés et attribués à ces pratiques, nous ne disposons pas de données quantifiant ce phénomène jusqu'à récemment. Ces dernières années, une série d'études a mis en évidence les effets délétères de l'élimination des ornières sur la dynamique des populations et la distribution du Sonneur à ventre jaune dans différentes forêts domaniales de l'est de la France (Cayuela *et al.* 2015, 2018, 2019b).

Dans cet article, nous effectuons une synthèse de ces travaux. Afin de définir avec précision le cadre conceptuel dans lequel s'intègrent ces études, nous commencerons par faire un bref rappel des processus démographiques impliqués dans la dynamique des populations d'amphibiens. Ensuite, nous détaillerons comment les activités forestières, au travers d'une augmentation de l'imprévisibilité spatiotemporelle des sites de reproduction, influencent la démographie des populations de Sonneurs à ventre jaune. Pour ce faire, nous nous appuyerons sur les résultats de différentes études établissant une comparaison entre les traits démographiques des populations d'environnements rivulaires (sans exploitation forestière) et ceux des populations des forêts de production. Ensuite, nous documenterons les effets du comblement des ornières, ainsi que de l'empierrement et du goudronnage des chemins forestiers et des places de dépôt, sur la démographie et la viabilité à long terme des populations de cette espèce. Enfin, nous formulerons une série de préconisations de gestion visant à améliorer l'adéquation entre les activités de foresterie et la conservation du Sonneur à ventre jaune dans les forêts de production.

Dynamiques des populations d'amphibiens spatialement structurées

Les amphibiens présentent généralement des populations dites « spatialement structurées » (Marsh & Trenham 2001, Smith & Green 2005). Ce terme générique (Thomas & Kunin 1999) inclut tous les modèles populationnels classiquement considérés dans le cadre d'étude des « métapopulations » (Hanski & Gaggiotti 2004, Gilpin 2012), tels que les métapopulations « vraies » (de type « Levins »), les populations dites morcelées (ou « patchy »), les systèmes « continent-île » et les systèmes « source-puits ». Ces populations spatialement structurées sont composées de différentes sous-populations occupant des patchs de reproduction (groupes d'ornières ou de mares cupulaires rocheuses dans

le cas du Sonneur à ventre jaune) connectés entre eux par des flux d'individus dispersants (Perret *et al.* 2003, Safner *et al.* 2011, Green & Bailey 2015, Barrile *et al.* 2021). La dynamique de ces sous-populations est gouvernée par des processus démographiques intrinsèques (mortalité et natalité) et extrinsèques (émigration et immigration résultant de la dispersion) aux patchs. Ces processus affectent le taux d'accroissement démographique des sous-populations et déterminent la dynamique de colonisation-extinction des patchs (Thomas & Kunin 1999). Les caractéristiques environnementales des patchs affectent les taux de mortalité et de natalité, ainsi que les taux d'émigration et immigration. En affectant la « transience » (i.e., mouvements des individus dans la matrice paysagère ; voir Clobert *et al.* 2009), la composition et la configuration des paysages déterminent la connectivité fonctionnelle et le degré d'interdépendance démographique des sous-populations (Baguette *et al.* 2013).

Démographie comparée des populations d'environnements rivulaires et de forêts de production

Prévisibilité spatiale et temporelle des patchs de reproduction

Une série d'études a récemment procédé à une analyse de démographie comparée entre les populations d'habitats rivulaires et celles de forêts de production (Cayuela 2016b, 2016c). Dans les habitats rivulaires, le Sonneur à ventre jaune se reproduit dans des patchs de mares cupulaires rocheuses (Cayuela *et al.* 2011, 2013) résultant de processus érosifs à long terme (Fig.1). Les taux annuels d'apparition et de disparition des patchs y sont nuls. Le nombre et la localisation des patchs présentent de ce fait un fort degré de prévisibilité interannuel. Dans les forêts de production, l'espèce se reproduit dans des patchs de pièces d'eau (ornières dans la majorité de cas) résultant des travaux d'extraction, de transport et de stockage du bois (Fig.1). Le comblement progressif de ces sites par atterrissement naturel ou leur destruction par les forestiers conduisent à une forte dynamique de disparition/création des patchs, dont le degré de prévisibilité interannuel est faible. Par exemple, en forêt domaniale de la Croix-au-Bois durant la période 2006-2008, 20 à 50% des patchs présents chaque année étaient nouveaux, tandis que le taux de disparition annuel fluctuait entre 5 à 17% (Cayuela *et al.* 2016c). En forêt domaniale de Verdun, entre

2012 et 2014, le taux de création annuel variait de 24 à 25% tandis que le taux de disparition fluctuait entre 9 et 21% (Cayuela *et al.* 2016c).

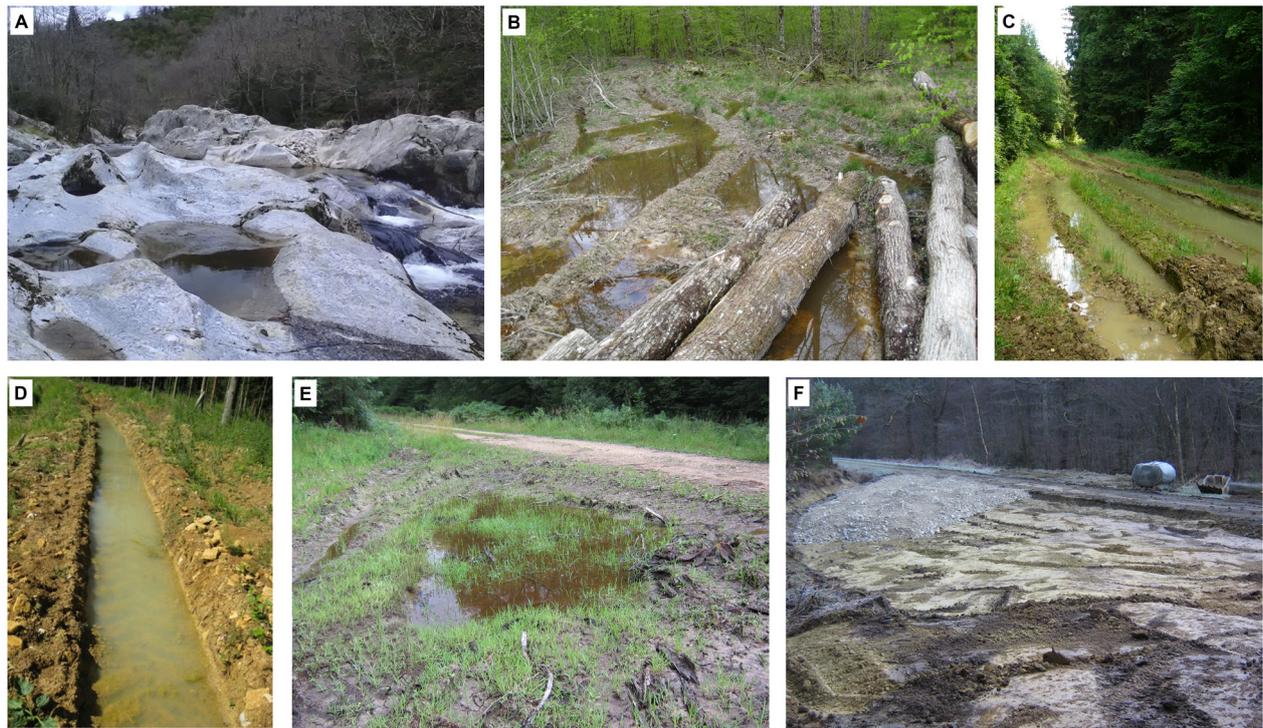


Figure 1 – Patches de reproduction du Sonneur à ventre jaune (*Bombina variegata*) dans un environnement rivulaire (A ; photo prise en Ardèche, 07) et en forêt d'exploitation [B-D ; photos prises en forêts domaniales de Verdun (Meuse, 55) et de Darney (Vosges, 88)]. Les photos E et F montrent la destruction d'un patch de reproduction en forêt domaniale de la Croix-au-Bois (Ardennes, 08). Le patch a été utilisé par l'espèce entre 2000 et 2006 (photo E) et a été détruit durant l'hiver 2006-2007 lors de l'empierrement d'une place de dépôt de bois (photo F). Les photos C et D correspondent à des ornières et les photos B et E à des « ornières-mares » utilisées par le Sonneur à ventre jaune pour sa reproduction. Photos : Hugo Cayuela, Ludivine Quay, Eric Bonnaire, et Julian Pichenot.

Figure 1 – Breeding patches of the yellow-bellied toad (*Bombina variegata*) in a riverine environment (A; picture taken in Ardèche, 07) and in harvested woodland [B-D; pictures taken in the domanial forests of Verdun (Meuse, 55) and Darney (Vosges, 88)]. Pictures E and F show the destruction of a breeding patch in the domanial forest of La Croix-au-Bois (Ardennes, 08). The patch has been occupied by the species between 2000 and 2006 (picture E) and has been destroyed during the winter 2006-2007 when the timber landing area was paved (picture F). Pictures C and D correspond to ruts, and pictures B and E to "rut-ponds" used by yellow-bellied toads for breeding. Pictures: Hugo Cayuela, Ludivine Quay, Eric Bonnaire, and Julian Pichenot.

Prévisibilité des patches de reproduction et processus de mortalité-natalité

Deux études ont examiné comment les différences de prévisibilité des patches affectent les processus de natalité et de mortalité (Cayuela *et al.* 2016b, Cayuela *et al.* 2020a). Les analyses démographiques ont montré que la survie annuelle avant et après la maturité sexuelle est plus faible dans les forêts de production que dans les habitats rivulaires (Fig. 2A) ; ce patron apparaît généralisé à l'ensemble des habitats « naturels » (ruisseaux intermittents, zones de source) où les taux de survie sont systématiquement supérieurs (voir les populations

du Champsaur, Astruc *et al.* 2014 ; et celles de *B. variegata* pachypus en Ligurie et en Italie centrale, Angelini *et al.* 2018) à ceux estimés en forêt de production. Le temps de vie reproductif varie de 2,4 à 3,6 ans dans les populations forestières contre 7,3 à 11,5 ans dans les populations rivulaires. La diminution de la durée de vie s'accompagne aussi d'une sénescence actuarielle (i.e., l'augmentation de la mortalité avec l'âge) plus forte et plus précoce dans les populations forestières que dans les populations rivulaires (Figure 2B-E). Par ailleurs, la fécondité réalisée (i.e., le nombre de juvéniles produits par femelle et par an) est plus élevée dans les forêts de production que dans les habitats rivulaires. De façon générale, ces résultats suggèrent qu'une mortalité accrue est compensée par une augmentation de la

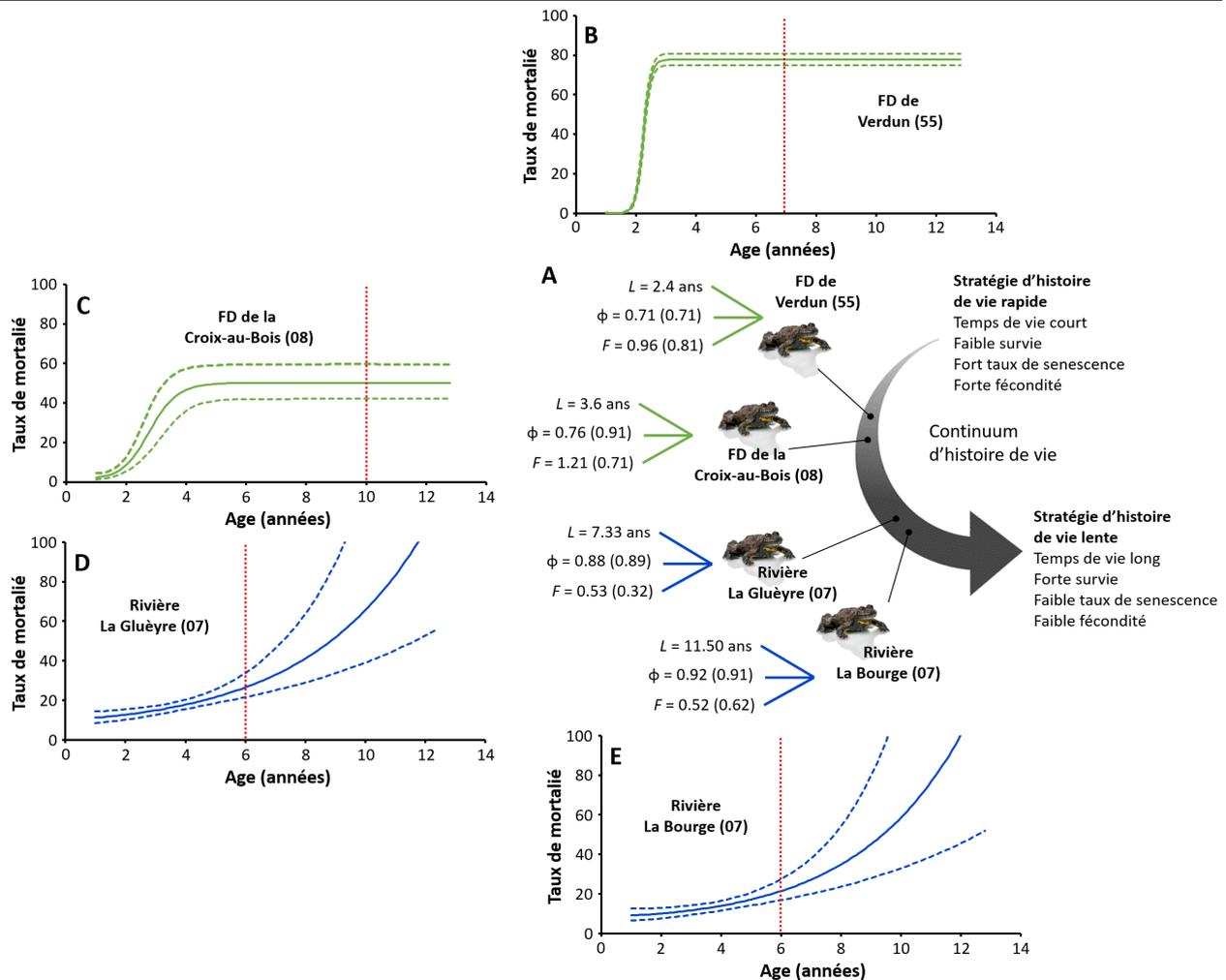


Figure 2 – Stratégies d'histoire de vie et patrons de senescence actuarielle dans quatre populations de Sonneurs à ventre de jaune (*Bombina variegata*) occupant des habitats rivulaires [rivières de la Gluèyre et de la Bourge, Ardèche (07)] et des forêts d'exploitation [Forêts domaniales de Verdun, Meuse (55), et de la Croix-au-Bois, Ardennes (08)]. (A) Position des populations de Sonneurs à ventre jaune le long du continuum d'histoire de vie. Trois paramètres démographiques sont considérés pour chaque population : Φ = la survie adulte, L = le temps de vie adulte (en années) calculé via la formule $\Phi/(1-\Phi)$, F = la fécondité réalisée des femelles (nombre moyen de juvéniles produits par femelle et par an). (B-E) Patron de senescence actuarielle (taux de mortalité en fonction de l'âge) décrit par une fonction logistique dans les populations d'environnement forestier et par une fonction de Gompertz dans les populations d'environnement rivulaire. La ligne continue indique l'estimation moyenne et les lignes en pointillés les intervalles de crédibilité à 95%. Les prédictions à gauche de la ligne verticale rouge correspondent aux âges observés pendant le suivi et à droite les projections du modèle. Cette figure est adaptée de Cayuela et al. 2020a.

Figure 2 – Life history strategy and patterns of actuarial senescence (i.e., increase of mortality with age) in four populations of Yellow-bellied Toads (*Bombina variegata*) occupying riverine environments [rivers la Gluèyre and la Bourge, Ardèche (07)] and harvested woodland [domanian forests of Verdun, Meuse (55), and la Croix-au-Bois, Ardennes (08)]. (A) Position of the species along the slow-fast continuum of life history. Three demographic parameters are considered for each population: Φ = adult survival, L = lifespan (in years) calculated using the formulae $\Phi/(1-\Phi)$, F = realized fecundity of females (i.e., average number of juveniles produced by female per year). (B-E) Patterns of actuarial senescence (mortality rate according to age) described by logistic and Gompertz functions in harvested woodland and riverine environments respectively. Mean estimate and 95% credible intervals are shown in full and broken lines respectively. Predictions on the left of the red vertical line correspond to ages observed during the capture-recapture survey; model projections are shown on the right of the red line. This figure has been adapted from Cayuela et al. 2020a.

fécondité dans les forêts de production (Fig. 2A). Cette réponse compensatoire par le recrutement conduit à une accélération des stratégies d'histoire de vie dans les forêts de production.

Prévisibilité des patches de reproduction, dispersion, et viabilité à long terme des populations

Les différences de prévisibilité des patches dans les forêts de production et les habitats rivulaires affectent les taux et les distances de dispersion natale et reproductrice (Cayuela *et al.* 2016c, 2020b). Dans les populations forestières, les taux de dispersion reproductrice sont 10 à 20 fois supérieurs en interannuel, et 5 à 10 fois supérieurs en intra-annuel, à ceux observés dans les populations rivulaires (Fig. 3A-B). Concernant la dispersion natale, les taux sont nuls dans les populations rivulaires alors qu'ils sont similaires à ceux de la dispersion de reproduction dans les populations forestières (Fig. 3A-3B). Dans les forêts de production, les kernels de dispersion (i.e., distribution des probabilités de dispersion en fonction de la distance ; voir Nathan *et al.* 2012) ont une forme leptokurtique (distribution avec une longue queue) qui varie entre les stades de vie et les populations (Fig. 4) ; de tels kernels n'ont pas pu être établis pour les populations rivulaires où les événements de dispersion sont trop rares pour obtenir des prédictions robustes.

Les variations de patrons de dispersion entre environnements rivulaires et forestiers s'accompagnent de spécialisations comportementales et morphologiques. À l'aide d'élevages réalisés en conditions contrôlées en laboratoire (Fig. 3C), Cayuela *et al.* (2020b) ont ainsi mis évidence que les métamorphes issus de parents de populations forestières présentent un comportement d'exploration et une propension à la prise de risques plus marqués que ceux de populations rivulaires (Fig. 3D-E). De plus, les métamorphes issus de parents de populations forestières possèdent des membres postérieurs plus longs que ceux provenant de populations rivulaires (Fig. 3F). Cette spécialisation phénotypique, transmise de façon transgénérationnelle, faciliterait la dispersion dans les forêts de production.

La dispersion joue un rôle central dans le fonctionnement et la viabilité à long terme des populations forestières où la dynamique de création-disparition des patches contraint une partie des individus à disperser une ou plusieurs fois dans leur vie. Des simulations démographiques (Cayuela *et al.* 2020b) ont montré que cette dynamique des patches conduit inévitablement à l'extinction des

populations en cas d'absence de la dispersion, et que la vitesse d'extinction s'accroît à mesure que la période de persistance des patches (3 à 9 ans dans l'étude) diminue. Les simulations ont aussi montré que le risque d'extinction des populations augmente avec les coûts de mortalité associés à la dispersion.

Contribution de la survie et de la reproduction au taux d'accroissement

Des analyses de viabilité de population, réalisées dans six populations de Sonneurs à ventre jaune dont deux en forêts de production, ont montré que la survie adulte est le paramètre ayant la plus grande contribution (i.e., élasticité) au taux de croissance des populations (Cayuela *et al.* 2019a, 2020a). La fécondité réalisée, ainsi que la survie aux stades juvénile et subadulte, ont une contribution plus faible et relativement égale entre elles. Ainsi, dans les populations des forêts domaniales de la Croix-aux-Bois et de Verdun, l'élasticité de la survie adulte est deux fois plus élevée que celle de la survie juvénile et de la fécondité réalisée (Cayuela *et al.* 2020a). Sur le plan de la conservation, ces résultats indiquent que, quel que soit l'environnement, les pratiques de gestion doivent tendre à éviter toute baisse de la survie adulte. En parallèle, des mesures de gestion peuvent favoriser l'augmentation de la fécondité réalisée des femelles en améliorant par exemple la quantité et la qualité des sites de reproduction.

Effets de l'intensification de l'exploitation forestière sur la dynamique des populations

La gestion forestière constitue un facteur déterminant pour la démographie et la spécialisation phénotypique du Sonneur à ventre jaune. Prises ensemble, les études détaillées ci-dessus montrent que la faible prévisibilité spatio-temporelle des patches de reproduction conduit à des réponses démographiques et phénotypiques originales en contexte de forêt de production. Pourtant, de récentes études indiquent que l'intensification de l'exploitation forestière impacte négativement la dynamique des populations de Sonneurs à ventre jaune et menace leur viabilité à long terme.

Effets de la destruction des patches d'ornières sur la survie et la viabilité des populations

La destruction des patches d'ornières, réalisée dans le cadre de travaux d'empierrement et de remises en

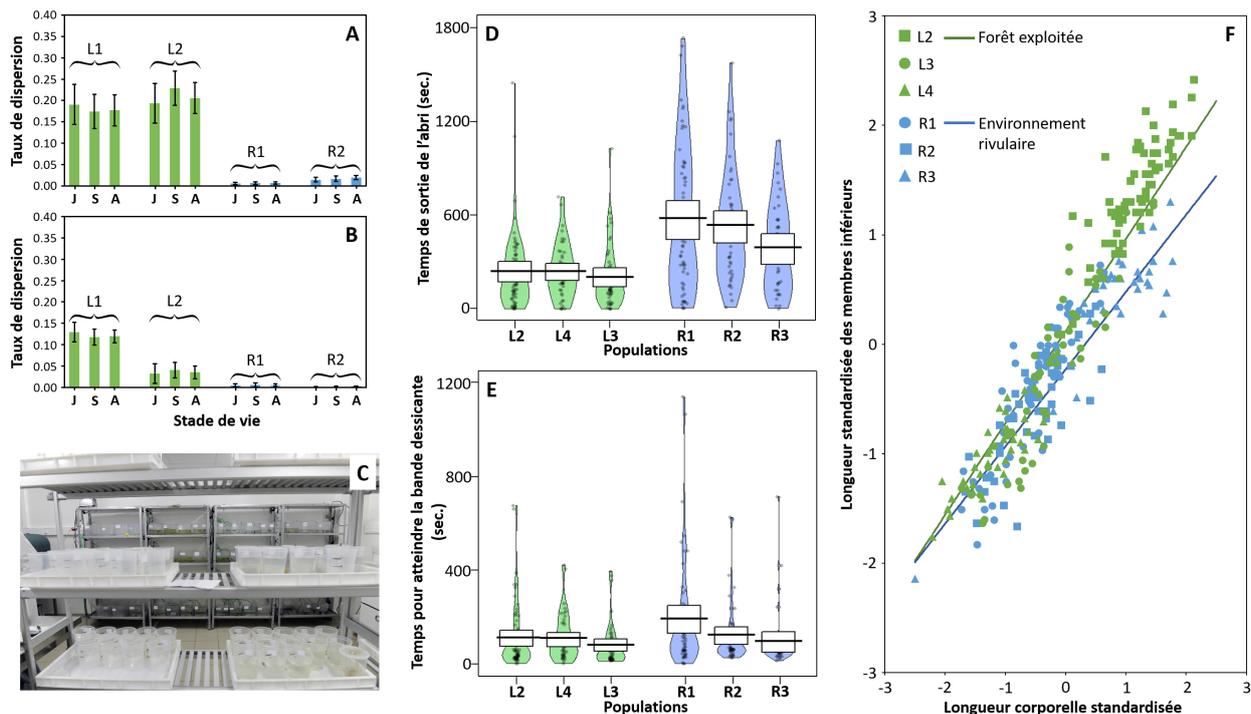


Figure 3 - Dispersion et spécialisation phénotypique dans des populations de Sonneurs à ventre jaune (*Bombina variegata*) en contexte de forêts d'exploitation (en vert ; populations L1, L2, L3 et L4) et d'habitats rivulaires (en bleu ; populations R1, R2 et R3). (A-B) Dispersion interannuelle (A) et intra-annuelle (B) à trois stades de vie (juvénile J, subadulte S, et adulte A). Les taux de dispersion sont fournis avec leurs intervalles de confiance à 95% (en barres d'erreur). (C-D-E-F) Les changements de dispersion dans les deux environnements s'accompagnent d'une spécialisation comportementale et morphologique chez les métamorphes. Des élevages en "common garden" (réalisé sur la Plateforme d'expérimentation animale de l'EcoAquatron l'Université Lyon 1, photo C) et des tests en arène expérimentale ont montré que les métamorphes issus de parents provenant de forêts d'exploitation présentent une plus forte propension à l'exploration (D-E) et des membres postérieurs plus long à la métamorphose (F) que ceux issus d'habitats rivulaires. Ces graphiques sont adaptés de Cayuela *et al.* 2020b.

Figure 3 - Dispersal and phenotypic specialization in Yellow-bellied Toad (*Bombina variegata*) populations in harvested woodland (in green; populations L1, L2, L3, and L4) and riverine environments (in blue; populations R1, R2, and R3). (A-B) Interannual (A) and intra-annual (B) dispersal at three life stages (juvenile J, subadult S, and adult A). Dispersal rates are provided with their 95% confidence intervals (error bars). (C-D-E-F) Differences in dispersal rates between the two environments are associated with behavioral and morphological specializations in metamorphs. Common garden experiments (realized on the experimental platform EcoAquatron at the university of Lyon 1, picture C) and behavioral trials in arena showed that metamorphs with parents from harvested woodland show stronger exploration behavior and have longer hind limb than metamorphs with parents from riverine habitats. This figure is adapted from Cayuela *et al.* 2020b.

état de pistes de débardage et de places de dépôt de bois, affecte négativement la survie adulte et la viabilité à long terme des populations de Sonneurs à ventre jaune (Cayuella *et al.* 2018). Ces résultats ont été mis évidence par une étude réalisée entre 2000 et 2008 dans la forêt domaniale de la Croix-au-Bois dans laquelle des comblements d'ornières ont été effectués de façon répétée par les gestionnaires forestiers pendant les périodes de reproduction et d'hivernage de l'espèce. Les analyses ont tout d'abord révélé de forts taux de dispersion non-obligatoires (i.e., ne résultant pas de la destruction d'un patch), corroborant l'idée d'une forte propension à la dispersion dans les populations forestières (Fig. 5B). Ces analyses ont aussi montré que la destruction des

patches occasionnait une baisse de 44 % de la survie chez les mâles et de 45 % chez les femelles (Fig. 5A). De plus, des simulations démographiques ont mis en évidence qu'une augmentation de la fréquence de destruction des patches accroît drastiquement le risque d'extinction de la population (Fig. 5D-E), même lorsque le nombre de patches est maintenu constant dans le temps ; c'est-à-dire sans perte nette d'habitat (i.e., création de patches en nombre identique à ceux comblés). Quelle que soit la fréquence de destruction de patch considérée, toutes les simulations conduisaient à l'extinction de la population en moins d'une centaine d'années, à l'exception d'un scénario où les patches disposaient d'une durée de vie de 8 ans avant destruction (Fig.

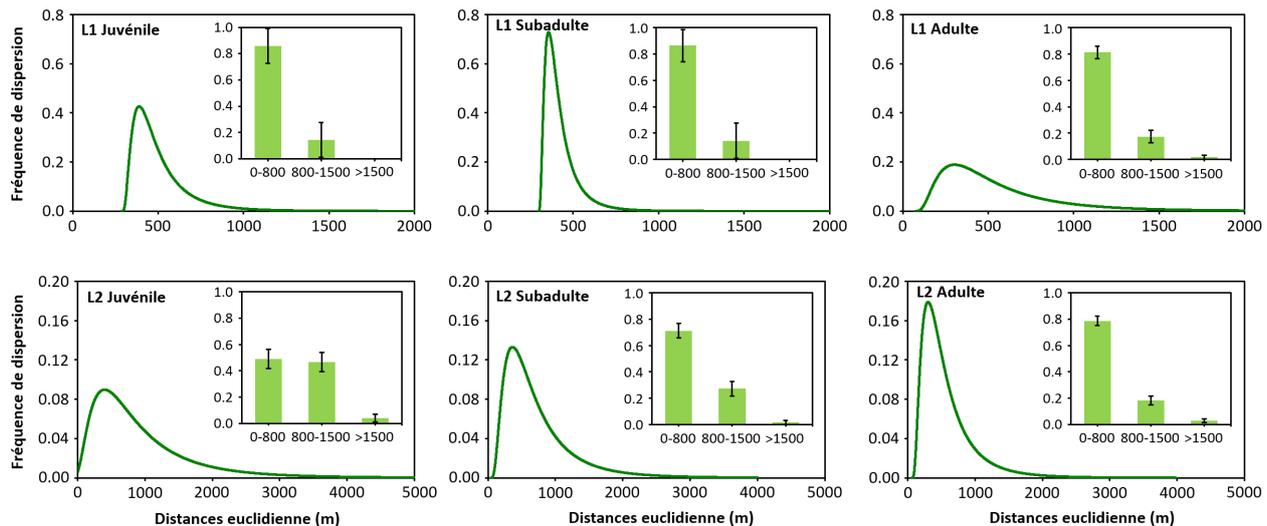


Figure 4 - Distances de dispersion à trois stades de développement (juvénile, subadulte et adulte) dans des populations de Sonneurs à ventre jaune (*Bombina variegata*) en contexte de forêt d'exploitation. Deux kernels de dispersion sont fournis, l'un à partir des données brutes (courbe) et l'autre avec les estimations issues de modèles capture-recapture (par classe de distance, estimation moyenne et intervalle de confiance à 95%). Les populations sont situées dans les forêts domaniales de la Croix-au-Bois (L1) et de Verdun (L2). Ces graphiques sont adaptés de Cayuela *et al.* 2020b.

Figure 4 - Dispersal distances at three life stages (juvenile, subadult, and adult) in Yellow-bellied Toad (*Bombina variegata*) populations from harvested woodland. Two dispersal kernels are provided, one from raw data (i.e., curve) and the other displaying estimates from capture-recapture models (per distance class, average estimate and 95% confidence intervals). Populations are located in the domanial forests of la Croix-au-Bois (L1) and Verdun (L2). The figure is adapted from Cayuela *et al.* 2020b.

5C). La vitesse d'extinction s'accélérerait lorsque la fécondité réalisée était réduite de 50 % (Fig. 5D) et de 100 % (Fig. 5E) du fait de la destruction du patch. En conclusion, cette étude montre que le comblement des ornières, même pratiqué durant la période d'hivernage, a un effet délétère sur la viabilité à long terme et la conservation des populations de Sonneurs à ventre jaune en forêts de production.

Effets de la perte nette de patches de reproduction sur la viabilité des populations

En plus de la fréquence de destruction, la perte nette de patches d'ornières (volontairement écartée dans les simulations de Cayuela *et al.* 2018) est un facteur de déclin majeur pour les populations de Sonneurs à ventre jaune. Un comblement rapide et systématique des ornières au terme de l'exploitation des parcelles, ainsi que l'empierrement progressif des chemins forestiers et des places de dépôt de bois, tendent à réduire la quantité de patches disponibles dans les massifs forestiers. Dans la forêt domaniale de la Croix-au-Bois, ces pratiques de gestion ont conduit à une forte chute du nombre de patches de reproduction (Fig. 6). De 2006 à 2008, celui-ci est resté à peu près constant, variant entre

20 et 28 selon les années. Après une interruption du suivi démographique entre 2009 et 2014, deux nouvelles années de suivi ont montré une baisse spectaculaire du nombre de patches entre 2008 et 2016. Cette diminution s'est accompagnée d'une baisse importante de la taille de la population, laquelle a perdu 96 % de ses effectifs entre 2008 et 2020 (Alleman 2020). Ce cas d'étude constitue un exemple des effets combinés d'une forte fréquence de destruction des patches et d'une réduction drastique de leur nombre sur la viabilité d'une population de Sonneurs à ventre jaune en forêt de production.

Effet de l'empierrement et du goudronnage des chemins sur la dispersion

Une étude a examiné l'effet des chemins empierrés et des routes goudronnées (Figure 7) sur la dispersion natale et de reproduction (Cayuela *et al.* 2019b). Elle a été réalisée entre 2012 et 2016 en forêt domaniale de Verdun, sur un large échantillon d'individus (plus de 8000) suivis par capture-recapture. Les analyses ont révélé que les deux types d'infrastructures de transport avaient un effet négatif sur la dispersion, quelle que soit la classe d'âge considérée (juvénile, subadulte, et adulte).

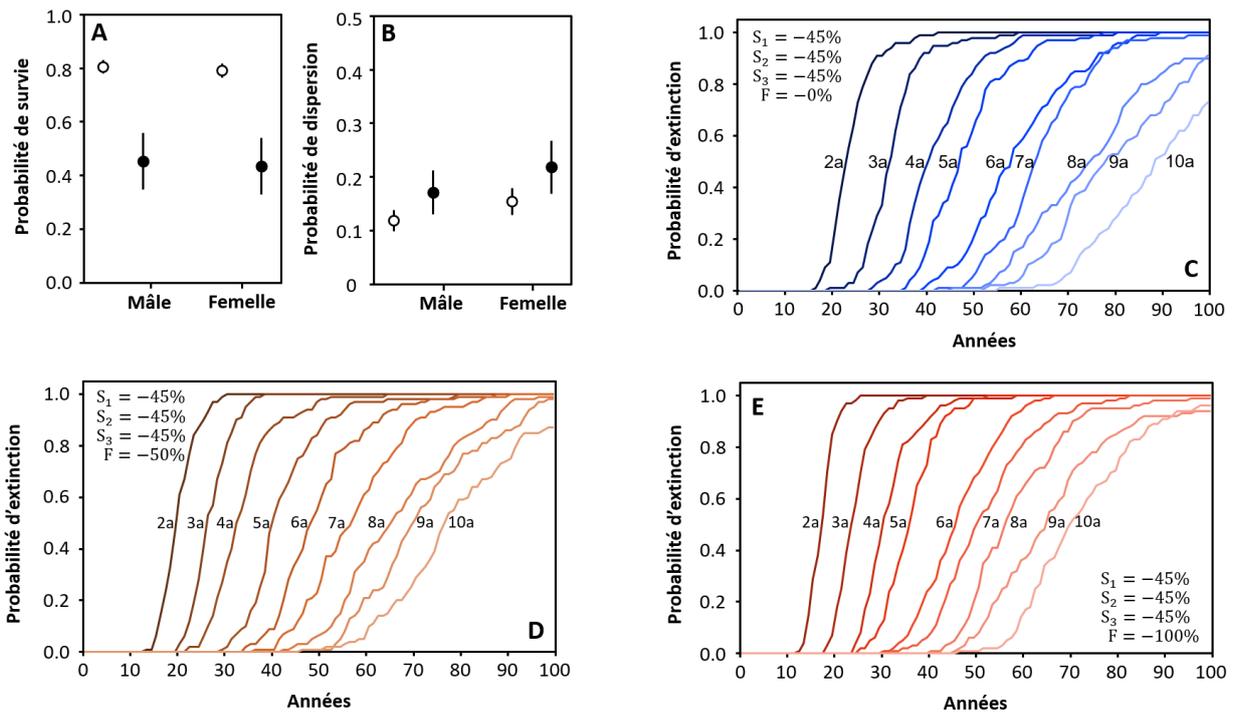


Figure 5 – Effet de la destruction des patches de reproduction sur la survie, la dispersion et le risque d'extinction dans une population forestière (forêt domaniale de la Croix-au-Bois, Ardennes, 08) de Sonneur à ventre jaune (*Bombina variegata*). (A) La probabilité de survie des individus ayant vécu une destruction de patch (cercle plein) est inférieure de 45% à celle des individus n'ayant pas subi de destruction de leur patch (cercle vide) ; les estimations sont issues de modèles de capture-recapture. (B) Les probabilités de dispersion intra-annuelle (cercle vide) et interannuelle (cercle plein) des femelles sont supérieures à celles des mâles. (C-E) Influence du temps de vie des patches (en années) avant leur destruction sur la probabilité d'extinction de la population. Une vaste gamme de situations a été considérée dans les simulations où la durée de vie d'un patch varie entre 2 et 10 ans (courbes 2a, 3a, etc...). La figure montre trois scénarios possibles : (C) suite à une destruction de patch, la survie subit une baisse de 45% (mise en évidence dans les modèles de capture-recapture) et la fécondité des femelles n'est pas affectée, (D) la survie subit une baisse de 45% et la fécondité de 50%, (E) la survie subit une baisse de 45% et la fécondité de 100%. Ces graphiques sont adaptés de Cayuela et al. 2018.

Figure 5 – Effect of breeding patch destruction on survival, dispersal, and extinction risk in a Yellow-bellied Toad population (*Bombina variegata*) from harvested woodland (domanial forest of la Croix-au-Bois, Ardennes, 08). (A) Individuals that have experienced patch destruction (full circles) suffer from a survival loss of 45% compared to those that have not experienced this event (empty circles). (B) Both intra-annual (empty circles) and interannual (full circles) dispersal probabilities are higher in females than in males. (C-E) Influence of patch lifespan (in years) before their destruction on population extinction probability. A broad range of situations has been considered in the simulations where the lifespan of a breeding patch varies from 2 to 10 years (curves 2a, 3a, etc...). The figure shows three possible scenarios: (C) following patch destruction, survival decreases of 45% (according to capture-recapture model inferences) and female fecundity remains unaffected, (D) survival and female fecundity decreases of 45% and 50% respectively, (E) survival and female fecundity decreases of 45% and 100% respectively. This figure is adapted from Cayuela et al. 2018.

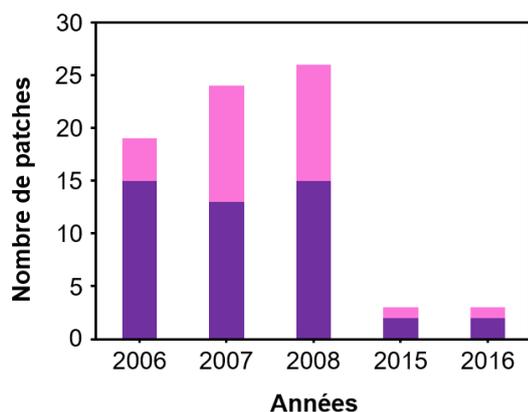


Figure 6 – Diminution du nombre de patches de reproduction entre 2006 et 2016 en forêt domaniale de la Croix-au-Bois (Ardennes, 08). Les grands patches (avec une surface cumulée d'ornières comprise entre 23 et 101 m²) et les petits patches (surface < 23 m²) apparaissent respectivement en rose et en violet.

Figure 6– Decrease in the number of breeding patches between 2006 and 2016 in the domanial forest of La Croix-au-Bois (Ardennes, 08). Large (with a cumulative surface of ruts ranging from 23 to 101 m²) and small (cumulative surface < 23 m²) patches are shown in pink and purple respectively.

Les chemins empierrés ont un effet moins négatif que les routes asphaltées (Fig. 7), dont la probabilité de franchissement est inférieure à 20% (Fig. 7A). Ces résultats mettent en évidence les effets négatifs de ce type d'infrastructures sur la dispersion et la connectivité fonctionnelle au sein d'un grand massif forestier (Fig. 7).

Une baisse du potentiel de dispersion peut sévèrement impacter la viabilité à long terme des populations au travers de trois mécanismes largement étudiés par les démographes et les généticiens des populations. Tout d'abord, la baisse de dispersion induite par la présence de barrières physiques augmente le risque d'extinction locale en diminuant l'apport d'immigrants dans les patchs (« sauvetage démographique » Carlson *et al.* 2014) et réduit parallèlement les chances de colonisation de nouveaux patchs (Harrison 1991, Hanski 1999, Gilpin 2012). De plus, une baisse

drastique de la dispersion conduit à une réduction des flux de gènes chez le Sonneur à ventre jaune (Cayuela *et al.* 2020b), ce qui augmente le risque de consanguinité et réduit les chances de « sauvetage génétique » (Carlson *et al.* 2014), un mécanisme limitant le fardeau génétique via l'apport d'immigrants dans les différentes sous-populations. Enfin, une diminution de la dispersion réduit aussi le polymorphisme génétique (Cayuela *et al.* 2020b) et limite les chances de « sauvetage évolutif » (Carlson *et al.* 2014) lorsque les populations sont exposées à des changements environnementaux.

Effet de la taille et du niveau de rajeunissement des patchs d'ornières sur la dispersion et la reproduction

À ce jour, l'influence des caractéristiques des patchs sur la démographie du Sonneur à ventre jaune

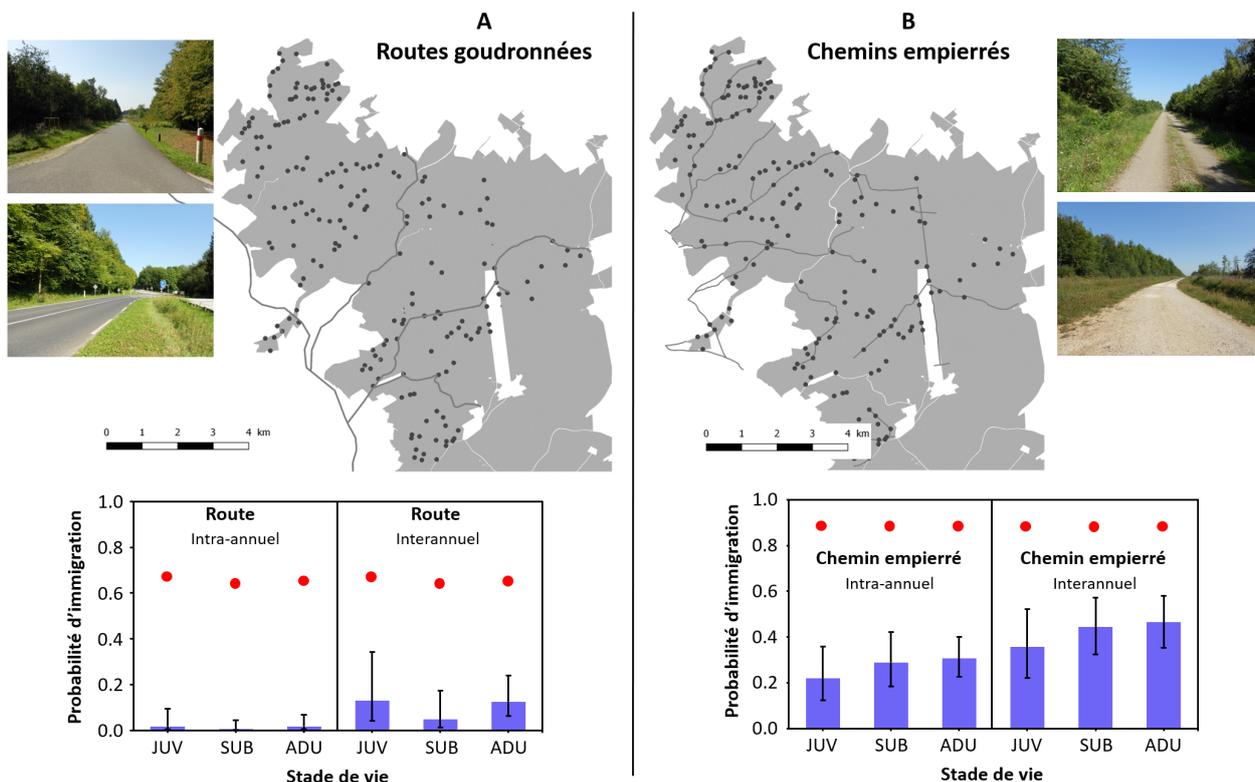


Figure 7 – Effets des routes goudronnées (A) et des chemins empierrés (B) sur la dispersion à trois stades de vie (juvénile JUV, subadulte SUB et adulte ADU) en forêt domaniale de Verdun. La probabilité qu'un individu dispersant immigrer dans un patch après avoir traversé un chemin empierré ou une route est inférieure à celle attendue sous l'effet du hasard (point rouge). Les chemins empierrés et les routes ont donc un fort effet négatif sur la dispersion intra-annuelle et interannuelle quel que soit le stade de vie. Les intervalles de confiance à 95% sont représentés par des barres d'erreur. Ces graphiques sont adaptés de Cayuela *et al.* 2019b.

Figure 7 – Effects of paved roads (A) and gravel tracks (B) on dispersal at three life stages (juvenile JUV, subadult SUB, and adult ADU) in the domanial forest of Verdun. The probability that a dispersing individual immigrates into a patch after crossing a paved road or a gravel track was lower than under random expectation (red point). Both paved roads and gravel tracks have a strong negative effect on intra-annual and interannual dispersal regardless of life stages. Error bars show 95% confidence intervals. This figure is adapted from Cayuela *et al.* 2019b.

restent mal connus. Seule une étude (Boualit *et al.* 2018) a documenté l'effet de la taille et du niveau de rajeunissement des patchs sur la dispersion et le succès reproducteur de cette espèce en forêt de production. Les auteurs ont montré que la présence et le nombre de jeunes métamorphosés augmentent avec la taille du patch et le degré de rajeunissement annuel de celui-ci (causé par les passages d'engins motorisés). Parallèlement, ces deux facteurs environnementaux affectent aussi la dispersion des adultes : la probabilité d'émigration est plus faible dans les grands patchs (23 à 108 m²) que dans les petits (2.5 à 23 m²). Cette probabilité est aussi plus faible dans les patchs fortement rajeunis (42 à 100 % de la surface) que dans ceux qui le sont faiblement (0 à 42 %). À l'inverse, la probabilité d'immigration est plus forte dans les grands patchs fortement rajeunis. Au travers de cette dispersion contexte-dépendante (dite « informée » ; Clobert *et al.* 2009), les adultes semblent ajuster leurs décisions d'émigration et d'immigration en fonction des perspectives de succès reproducteur dans les patchs. Ces comportements individuels ont ensuite des conséquences importantes sur la viabilité des populations puisque des simulations ont montré qu'une immigration « informée », dépendante de l'âge des patchs, réduit le risque d'extinction des populations forestières (Cayuela *et al.* 2020b).

Conséquences de l'intensification de l'exploitation forestière sur la distribution spatiale du Sonneur à ventre jaune

Les effets de la destruction des patchs de reproduction, ainsi que de l'empierrement et du goudronnage des chemins forestiers, sur les paramètres démographiques ont par la suite de sérieuses conséquences sur la distribution régionale du Sonneur à ventre jaune. Une étude réalisée à l'échelle de l'Alsace et publiée en 2015 (Cayuela *et al.* 2015a) a ainsi montré que la probabilité d'occupation d'un patch forestier (i.e., un quadrat de 300 x 300 m) augmente avec la quantité d'ornières disponibles et la densité de pistes non-empierreées au sein de celui-ci. De plus, cette probabilité décroît avec la densité de routes dans un rayon de 1500 m autour du quadrat. Cette étude indique que la disparition progressive des ornières et la fragmentation des massifs forestiers causée par le développement des voies de transport constituent un risque majeur pour la conservation du Sonneur à ventre jaune.

Préconisations de gestion

À la lumière de ces éléments, nous proposons une série de recommandations de gestion pouvant s'intégrer dans des programmes de conservation (e.g., DOCOB), des plans d'aménagements et de gestion (e.g., documents d'aménagement des forêts publiques, plans simples de gestion des forêts privées), ainsi que dans le cadre de l'application de la séquence ERC (« éviter-réduire-compenser »). Nous identifions aussi de futurs axes de recherche qui favoriseront une meilleure compréhension de l'écologie du Sonneur à ventre jaune en forêt de production et de l'influence de la gestion forestière sur la dynamique de ses populations.

Éviter l'empierrement et le goudronnage des chemins forestiers et des places de dépôt

L'empierrement et le goudronnage des chemins forestiers accroissent la fragmentation des populations par leurs effets négatifs sur l'intensité de la dispersion entre patchs, et conduisent à une perte nette de surface d'habitat de reproduction du fait du comblement des ornières. Malgré leurs conséquences délétères, ces pratiques apparaissent nécessaires à la desserte des massifs forestiers, et de ce fait semblent difficilement pouvoir être abandonnées. Cependant, elles ont connu au cours de la dernière décennie un développement important en raison d'une politique d'intensification marquée de la récolte dans les forêts publiques. À ce titre, nous recommandons, dans un contexte où de nombreux massifs forestiers sont déjà suffisamment bien équipés, de limiter les empierrements aux projets pour lesquels la plus-value financière espérée sur les ventes de bois permettra de couvrir les frais engagés pour l'empierrement ou le goudronnage du chemin ; ce qui est en théorie le principal critère d'éligibilité de ces projets d'aménagement.

Ensuite, il est généralement considéré par les gestionnaires forestiers qu'un chemin d'une largeur de trois mètres doit avoir un impact négligeable sur la connectivité fonctionnelle. Cependant, les travaux de Cayuela *et al.* (2019b) ont montré que ce postulat est erroné, conduisant à une sous-estimation des enjeux écologiques dans les schémas de desserte des massifs forestiers. Nous recommandons donc une meilleure prise en compte de la fragmentation des habitats forestiers engendrée par ce type d'aménagements lors de l'élaboration des schémas de desserte. Des schémas « rayonnants » avec des chemins « en cul-de-sac » pourraient être privilégiés par rapport à des « quadrillages » qui

divisent profondément les massifs, fragmentent les réseaux écologiques, et réduisent la connectivité fonctionnelle pour le Sonneur à ventre jaune, et possiblement d'autres espèces.

Éviter le comblement systématique des ornières après exploitation

Une pratique tendant à s'intensifier consiste à combler les ornières avant que celles-ci n'aient pu être colonisées une première fois par le Sonneur à ventre jaune (le plus souvent pendant l'hiver). Cette pratique entraîne une perte nette de la surface d'habitat de reproduction potentiel à l'échelle des massifs forestiers. Les pertes de patchs, causées par un comblement naturel ou des travaux forestiers, ne sont en effet plus compensées par la création de nouveaux patchs disponibles pour la reproduction après exploitation. Selon les massifs forestiers, ce phénomène peut conduire à une forte baisse du nombre de patchs en moins d'une décennie (voir le cas de la forêt domaniale de la Croix-au-Bois, Figure 6), ce qui augmente inévitablement le risque d'extinction des populations. À ce titre, nous recommandons l'évitement du comblement systématique des ornières après l'exploitation d'une parcelle. Nous encourageons les gestionnaires forestiers à conserver des ornières d'une profondeur comprise entre 10 et 40 cm (de hauteur d'eau), particulièrement favorables à la reproduction. Nous suggérons de limiter ces comblements aux zones ayant un rôle essentiel pour l'extraction de bois. Nous recommandons enfin que ces préconisations concernent les ornières situées sur les pistes en terrain naturel ou leurs abords immédiats. Elles ne visent pas les ornières situées au sein des parcelles, dont les gestionnaires forestiers cherchent généralement à éviter la création afin de limiter les impacts à long terme du tassement des sols sur la production de bois (pouvant aller jusqu'au dépérissement des arbres).

Réduire l'impact délétère de l'empierrement et du goudronnage des chemins sur la connectivité fonctionnelle

Lorsque l'empierrement ou le goudronnage d'un chemin ne peuvent être évités, des aménagements devraient être mis en œuvre afin d'accroître la transparence de l'infrastructure et réduire son effet négatif sur la connectivité fonctionnelle. Nous préconisons la mise en place de dispositifs dédiés à la traversée de la petite faune (buses, ecoducs) sur le modèle de ce qui se pratique sur des axes routiers

plus importants. Ces dispositifs doivent être répartis régulièrement et judicieusement sur le tracé du chemin afin de faciliter le passage de l'ouvrage par le Sonneur à ventre jaune et le reste de la petite faune. Des massifs forestiers pourraient être choisis pour tester le dimensionnement optimal de tels dispositifs et en évaluer l'efficacité, dans le cadre de suivis de populations par capture-recapture ou d'expérimentations dédiées (e.g., Testud *et al.* 2020).

Éviter la concentration des exploitations et répartir l'effort de coupe dans l'espace

Lorsque le gestionnaire forestier élabore son plan de gestion durable (i.e., document d'aménagement forestier en forêt publique), et plus particulièrement lorsqu'il conçoit l'état d'assiette des coupes par année, une stratégie souvent retenue consiste à programmer les exploitations d'un même secteur sur une période limitée. En concentrant ainsi l'activité d'une ou quelques années d'exploitations consécutives sur une zone donnée, le gestionnaire forestier peut constituer des lots commercialement plus attractifs et limiter les circulations d'engins sur les autres parties de la forêt qui jouissent pendant cette période d'une relative quiétude. Pour le secteur concerné, l'activité est donc plus intense, avec des passages répétés d'engins lourds sur le même « collecteur » tout au long de la saison voire pendant plusieurs années consécutives. Dans ces conditions, en cas de présence du Sonneur à ventre jaune, il devient donc difficile de protéger les ornières sans engendrer de fortes contraintes sur les exploitations. Pour limiter ce problème, nous préconisons, dans les zones de présence de l'espèce, de répartir les exploitations dans l'espace, de façon à n'avoir que des passages épisodiques d'engins. D'une part, les ornières créées et colonisées peuvent être ainsi préservées plus facilement sans hypothéquer une autre exploitation. D'autre part, cette mesure de gestion permet de limiter le risque de mortalité embryonnaire, larvaire, et postmétamorphique associé à la sortie des bois issus de l'exploitation d'une autre parcelle desservie par la même voie de vidange.

Réduire l'impact démographique des destructions de patchs de reproduction

L'étude publiée par Cayuela *et al.* (2018) a montré que la destruction d'un patch entraîne une baisse importante de la survie des adultes, qui constitue le paramètre le plus important pour le taux d'accroissement des populations (Cayuela

et al. 2015b, 2016a, 2019a, 2020a). Par ailleurs, la destruction d'un patch entraîne inévitablement une perte complète de la reproduction si l'opération est réalisée durant la période de développement larvaire. Lorsque la destruction d'un patch est inévitable, l'opérateur responsable de la destruction devrait donc chercher à réduire ses impacts.

L'opération devrait être nécessairement réalisée en dehors de la période d'activité de l'espèce (mars-septembre) afin de ne pas éliminer les œufs, les larves et les adultes occupant les ornières. Bien que les adultes soient absents des patches entre octobre et février, les résultats de Cayuela *et al.* (2018) suggèrent néanmoins qu'un comblement hivernal entraîne une baisse de survie. Il est possible que cette baisse soit associée aux coûts de la dispersion obligatoire ; cette dispersion est contrainte et pourrait occasionner une augmentation de la mortalité. Nous recommandons donc que la destruction soit compensée par la création d'un patch de substitution situé à une faible distance du patch détruit afin de limiter les coûts de dispersion (voir la section Compenser ci-dessous). Par ailleurs, il est aussi possible que l'altération de l'habitat terrestre (e.g., déstructuration du sol, comblement des anfractuosités du sol) autour du patch détruit entraîne une augmentation de la mortalité durant l'hivernage. En effet, des suivis télémétriques sur des individus adultes ont permis d'identifier plusieurs sites d'hivernage localisés dans des galeries de rongeurs et autres anfractuosités du sol ou de la roche, dans un rayon variant de quelques mètres à quelques centaines de mètres autour des ornières utilisées pour la reproduction (Pichenot 2008). Pour cette raison, nous proposons de limiter l'extension des opérations de comblement/arasement autour des patches.

Compenser la destruction des patches de reproduction par la création de patches de substitution

Lorsque la destruction d'un patch de reproduction n'a pas pu être évitée, celle-ci devrait être compensée par la création d'un patch de substitution. Cette mesure de compensation devrait être favorable au Sonneur à ventre jaune puisque celui-ci présente une forte propension à coloniser des patches nouvellement créés (Pichenot 2008, Hartel 2008, Cayuela *et al.* 2016b) et que les caractéristiques des sites de reproduction (e.g., surface, profondeur, niveau d'ensoleillement) sont faciles à reproduire. Les résultats d'une large série d'études permettent de proposer des recommandations claires

concernant la création des patches de reproduction de substitution :

(1) Capacité de rétention d'eau du patch. L'assèchement des pièces d'eau avant la métamorphose des têtards constitue la principale cause de mortalité larvaire naturelle dans les ornières (Barandun & Reyer 1997, Reyer & Barandun 1997). Nous recommandons donc d'installer les patches de substitution sur des sols hydromorphes (à dominante argileuse), ce qui améliore leur capacité de rétention d'eau et étend leur hydropériode. Lorsque c'est possible, nous conseillons d'installer les patches de substitution dans des dépressions naturelles, ce qui favorise la concentration des eaux de ruissellement dans le patch, ainsi qu'à proximité de sources et de zones de suintement.

(2) Type de pièces d'eau composant le patch. Les ornières constituent l'habitat préférentiellement sélectionné par les adultes reproducteurs en forêt de production au détriment des mares naturelles et artificielles (Martin *et al.* 2001). De plus, les « ornières-mares » (Figure 1B et 1E), sorte de grandes flaques d'eau qui se créent au niveau des places de dépôt de bois et des carrefours de pistes, peuvent constituer des sites aquatiques dont les conditions sont optimales pour la reproduction. En effet, ces pièces d'eau sont généralement de grande superficie (parfois plusieurs dizaines de mètres carrés) et bénéficient le plus souvent d'un bon ensoleillement du fait de leur emplacement en lisière des parcelles (pour l'effet de la surface et de l'ensoleillement des patches, voir les points 3 et 4 ci-dessous). Nous recommandons donc que les patches de substitution soient composés d'ornières ou d'ornières-mares. Pour maximiser les capacités de rétention d'eau de l'ornière, celle-ci doit être créée par un engin lourd (e.g., tracteurs de débardage, porteurs chargés) sur un sol suffisamment humide, si nécessaire avec plusieurs passages de l'engin afin de bien en tasser le fond. Les stockages du bois sur un terrain naturel peuvent également contribuer à ces tassements localisés qui, lorsqu'ils sont associés à la formation de dépressions, s'avèrent propices à la rétention d'eau.

(3) Surface en eau du patch. Les résultats de Boualit *et al.* (2019) suggèrent que les adultes sélectionnent préférentiellement des patches avec une surface totale d'ornières en eau comprise entre 23 et 108 m², avec un succès reproducteur maximal au-delà de 100 m². Nous recommandons donc la création de patches de substitution avec une surface égale ou supérieure à 100 m². Le

nombre d'ornières à créer pour produire cette surface est à ajuster en fonction de la topographie et de l'espace disponible en dehors des parcelles forestières.

(4) Ensoleillement des patchs. Des études ont mis en évidence que les pièces d'eau de reproduction bénéficient généralement d'un haut niveau d'ensoleillement (Pichenot 2008). En effet, une forte température de l'eau favorise l'accélération du développement larvaire (Morand *et al.* 1997), mais réduit aussi la taille corporelle et la condition physique des individus à la métamorphose (Sinsch *et al.* 2020), ce qui affecte négativement les performances locomotrices (Sinsch *et al.* 2020) et la survie post-métamorphique chez les amphibiens en général (Altwegg & Reyer 2003, Scott *et al.* 2007). Nous recommandons de faire varier au sein d'un patch le niveau d'ensoleillement des ornières, ce qui permet de fournir des sites à haute température et à développement larvaire rapide, et d'autres sites à plus faible température et à développement lent (du reste moins prompts au risque d'assèchement). Ce gradient d'ensoleillement peut être notamment obtenu en plaçant les ornières à différentes distances des bords des parcelles forestières.

(5) Entretien des patchs par rajeunissements réguliers. Maintenir la qualité des patchs de substitution dans le temps peut être une option favorisée par le gestionnaire, en particulier lorsque les populations de Sonneurs à ventre jaune sont de petite taille. Les résultats de Boualit *et al.* (2019) ont montré que les adultes sélectionnent préférentiellement des patchs avec un pourcentage élevé de surface d'ornières rajeunies annuellement via des passages d'engins (voir aussi Warren & Büttner 2008). Ces travaux ont aussi montré que le succès reproducteur est plus important dans ces sites, et est maximal lorsque 100% de la surface du patch est rajeunie. Ceci peut être causé par deux mécanismes non-exclusifs : tout d'abord, les passages d'engins recreusent les ornières en cours d'atterrissement et de végétalisation et recompactent leur fond, ce qui renforce leur capacité de rétention et réduit le risque de mortalité larvaire par assèchement de la pièce d'eau. Par ailleurs, la perturbation importante résultant des passages d'engins pourrait causer une altération des communautés de prédateurs aquatiques, en détruisant notamment les œufs et les larves d'odonates et de dytiques hivernant dans les ornières. Lorsqu'un patch de

substitution est créé dans le cadre de mesures de compensation, nous recommandons qu'un rajeunissement par passages répétés d'engins lourds soit effectué tous les deux ans, en dehors de la période de reproduction, afin de maintenir la fonctionnalité du patch dans le temps. Ces rajeunissements peuvent être effectués de manière opportuniste si le patch est situé à proximité d'une voie de passage habituelle des engins (e.g., voie de vidange desservant un canton).

(6) Connectivité et intégration dans le réseau de patchs existant. Les kernels de dispersion établis dans Cayuela *et al.* (2020b) fournissent des indications utiles pour l'intégration des patchs de substitution dans le réseau de patchs préexistants. Ils montrent notamment que les chances de colonisation d'un patch de substitution seront plus fortes si celui-ci était situé à une distance comprise entre 100 et 500 m du plus proche patch voisin. De plus, les travaux de Martin *et al.* (2001) tendent à suggérer que l'occupation des pièces d'eau de reproduction par les adultes dépend étroitement du nombre de sites aquatiques présents dans un rayon de 250 m. Cette étude semble aussi indiquer que les adultes et les immatures utilisent le réseau de fossés et de ruisseaux pour se déplacer entre les patchs de reproduction. Par ailleurs, il est probable que certains milieux aquatiques permanents (notamment les ruisseaux et zones de source) représentent des refuges pour les individus en cas d'assèchement des ornières, comme le suggèrent des modélisations de distribution de l'espèce considérant la présence de ces éléments dans le paysage (Pichenot 2008). Nous recommandons donc une distance de 250 m entre les patchs, et si possible un positionnement des patchs le long de ruisseaux, de fossés ou de zones de sources, afin de maximiser la connectivité fonctionnelle entre les patchs. Ce positionnement offrira également la possibilité aux individus de se réfugier facilement dans des lieux humides, en particulier lors des sécheresses qui ont un effet négatif sur la survie des adultes (Cayuela *et al.* 2014).

(7) Réduction des conflits d'usage ultérieurs. Dans les cas où cela est possible, nous suggérons que les sites de substitution soient installés dans des zones où ils ne constitueront pas une gêne pour des travaux ultérieurs. Cette précaution permettra d'éviter d'attirer des individus dans des zones (e.g., chemins desservant plusieurs cantons et utilisés très fréquemment par les

engins) qui seront inévitablement soumises à conflit entre conservation de l'espèce et exploitation forestière par la suite.

Améliorer les connaissances sur les conséquences démographiques de la gestion forestière

Malgré l'accumulation d'études sur l'écologie et la conservation du Sonneur à ventre jaune en forêt de production, des éléments de connaissance font encore défaut afin de mieux comprendre les effets de certaines pratiques de gestion sur la dynamique des populations (tableau 1). En particulier, aucune étude n'a évalué rigoureusement à ce jour l'efficacité des sites de substitution comme mesure

de compensation, en mesurant notamment la contribution démographique (en termes de pertes et gains) d'un patch de substitution à la dynamique générale de la population.

Cette contribution démographique est vraisemblablement influencée par les caractéristiques intrinsèques du patch (e.g., surface, nombre d'ornières, régime de rajeunissement), son intégration spatiale (e.g., distance au patch voisin le plus proche, taille du patch voisin le plus proche, nombre de patchs voisins) dans le réseau de patchs préexistant, ainsi que la composition de la matrice paysagère (e.g., type de peuplement, présence de barrières physiques). Par ailleurs, il serait pertinent d'examiner l'effet de l'entretien des sites par rajeunissements réguliers sur la dynamique

Tableau 1 - Effets de la gestion forestière sur les paramètres démographiques du Sonneur à ventre jaune. Trois paramètres sont considérés : la survie adulte, la reproduction, et la dispersion, laquelle est décomposée en trois étapes (émigration du patch de départ, « transience » dans la matrice paysagère, et immigration dans le patch d'arrivée). Les effets peuvent être positifs, négatifs, ou inconnus (?), et intervenir durant la période de reproduction ou d'hivernage. Les paramètres peuvent aussi ne pas être concernés par l'effet considéré (-). La destruction d'un patch ou le passage d'engins mécanisés dans celui-ci peuvent avoir un effet direct et immédiat (e.g., mortalité par écrasement ou enfouissement, émigration forcée) durant la période de reproduction, ou indirect et retardé lorsque l'évènement intervient durant l'hivernage (e.g., mortalité au printemps suivant du fait d'une dispersion forcée, effet positif sur la reproduction suivante). Les altérations de l'habitat terrestre correspondent à une large gamme de changements environnementaux (e.g., déstructuration du sol en dehors des patchs de reproduction, augmentation de la température et diminution de l'hygrométrie causées par la perte du couvert forestier) engendrés par les travaux forestiers. Les sites aquatiques non-reproductifs correspondent à des habitats (e.g., zones de source, mares permanentes riches en végétation) ayant vraisemblablement une fonction de refuge estival ou un lien avec l'acquisition de ressources trophiques (Cayuela *et al.* 2017), ou pouvant éventuellement faciliter les mouvements (Martin *et al.* 2001).

Table 1 - Effects of forest management on Yellow-bellied Toad demographic parameters. Three parameters are considered: adult survival, reproduction, and dispersal, which includes three stages (emigration from the patch of departure, transience in the landscape, and immigration into the patch of arrival). The effects can be positive, negative, or unknown (?), and can occur during the breeding or overwintering periods. A given management operation can be non-relevant for a specific demographic parameter (-). Patch destruction and vehicle traffic on breeding patches may have direct immediate effects (e.g., mortality, forced emigration) or delayed effects if they occur during toad overwintering (e.g., mortality during the following spring caused by forced dispersal, positive effect on further reproduction). Alterations of terrestrial habitat cover a wide range of environmental changes (e.g., soil de-structuring outside breeding patches, increase in air temperature and dehydration risk due to forest cover loss) resulting from logging operations. Non-breeding aquatic sites correspond to habitats (e.g., springs, highly-vegetated permanent ponds) used by toads as aestival refuges or feeding zones (Cayuela *et al.* 2017), or facilitating movements (Martin *et al.* 2001).

Action	Survie	Reproduction	Dispersion		
			Emigration	Transience	Immigration
Période de reproduction					
Destruction de patch	Négatif ¹	Négatif*	Positif ¹	-	-
Création de patch	?	Positif*	?	-	Positif*
Passage d'engins dans le patch	?	?	?	-	?
Altérations de l'habitat terrestre	?	-	?	?	?
Présence de chemin empierré	?	?	?	Négatif ²	-
Présence de route goudronnée	?	?	?	Négatif ²	-
Utilisation de sites aquatiques non-reproductifs	?	-	-	?	-
Période d'hivernage					
Destruction de patch	Négatif ¹	?	Positif ¹	-	-
Création de patch	?	Positif*	?	-	Positif*
Passage d'engins dans le patch	-	Positif ³	Négatif ³	-	Positif ³
Altérations de l'habitat terrestre	?	?	-	-	-

¹Cayuela *et al.* 2018. ²Cayuela *et al.* 2018. ³Boualit *et al.* 2019. *Données non-publiées

générale de la population au travers d'études comparant des situations avec et sans entretien des sites.

L'utilisation de l'habitat terrestre et de l'habitat aquatique non-reproductif par l'espèce, ainsi que l'influence de la gestion forestière sur ceux-ci, sont aujourd'hui assez mal documentés. Plus spécifiquement, l'impact de l'altération de l'habitat terrestre (e.g., compaction et déstructuration du sol durant les coupes et l'extraction du bois) pendant l'hivernage et la période d'activité sur la survie des adultes et des immatures, restent inconnus. Par ailleurs, une étude conduite dans une population rivulaire a suggéré que des sites aquatiques non-reproductifs (zones de source, pièces d'eau permanentes riches en matière organique) pourraient jouer un rôle de refuge et/ou de réservoir en ressources nutritives, pour les immatures et les femelles notamment (Cayuela *et al.* 2017). Bien que l'utilisation de tels sites ait déjà été observée en forêt de production (Pichenot 2008 ; Bonnaire, données non-publiées), leur influence sur les paramètres démographiques et la viabilité des populations est à ce jour non-documentée.

Nous souhaitons enfin souligner que l'investigation de ces questions requiert la mise en place de protocoles d'échantillonnage standardisés permettant de tester rigoureusement les hypothèses de travail. Nous insistons aussi sur le fait que les suivis démographiques à long terme par capture-recapture (e.g., forêt domaniale de Verdun et de la Croix-au-Bois) facilitent la mise en place d'études plus ciblées sur des questions précises de conservation (voir par exemple Cayuela *et al.* 2017, 2019b). Nous recommandons donc la mise en place, ou le maintien quand ils existent, de suivis démographiques à long terme dans des sites d'études pilote susceptibles d'accueillir des expérimentations de gestion conservatoire, réalisées en étroite partenariat avec les gestionnaires forestiers.

CONCLUSION

La mécanisation de l'exploitation des forêts amorcée dans les années 80 a occasionné de profonds changements dans la dynamique des habitats forestiers, en créant notamment des taches de perturbation et en favorisant la création de petites zones humides pionnières présentant un temps de persistance limité. Ce phénomène a vraisemblablement eu un impact positif sur la dynamique des populations de Sonneurs à ventre

jaune, les effectifs rencontrés dans les forêts de production (e.g., Cayuela *et al.* 2019b) étant souvent largement supérieurs à ceux documentés dans les habitats naturels existant encore de nos jours (e.g., Astruc *et al.* 2014, Angelini *et al.* 2018). De ce point de vue, le cas d'étude du Sonneur à ventre jaune apparaît des plus originaux, révélant un effet positif des perturbations et du rajeunissement des forêts sur la dynamique des populations d'un amphibien. Il contraste fortement avec les travaux issus d'Amérique du nord qui ont révélé des effets délétères du rajeunissement des peuplements et des coupes forestières sur la survie et les mouvements de la majorité des espèces d'amphibiens forestiers (Semlitsch *et al.* 2009, Todd *et al.* 2009, Popescu & Hunter 2011, Haggerty *et al.* 2019).

Notre synthèse montre que la forte imprévisibilité spatio-temporelle des petites zones humides créées par les travaux forestiers conduit à l'accélération des stratégies d'histoires de vie et favorise l'expression de traits phénotypiques facilitant la dispersion. Bien que les mécanismes (sélection ou plasticité) sous-tendant ces spécialisations démographiques et comportementales soient encore mal connus, il semblerait que l'exploitation forestière agisse comme un déterminant évolutif conduisant à l'adaptation locale des populations de Sonneurs à ventre jaune. Ces résultats illustrent une nouvelle fois les capacités d'évolution rapide des vertébrés (oiseaux : Perrier *et al.* 2018 ; reptiles : French *et al.* 2018 ; poissons : Reid *et al.* 2016) face à des changements environnementaux induits par les activités de l'homme.

Malheureusement, l'intensification de l'exploitation forestière débutée dans le courant des années 2000 conduit progressivement à l'élimination des petites zones humides qui ont jadis favorisé la dynamique des populations et l'adaptation locale du Sonneur à ventre jaune dans les forêts de production françaises. Face à cette situation alarmante, nous avons synthétisé les éléments de connaissance récemment publiés dans la littérature scientifique concernant les effets délétères de ces changements de gestion forestière sur la viabilité à long terme des populations de Sonneurs à ventre jaune. Nous avons présenté ici des mesures pouvant permettre de concilier l'exploitation du bois et la viabilité à long terme des populations de cette espèce. Nous espérons que ces bonnes pratiques pourront aussi bénéficier à d'autres amphibiens (e.g., triton alpestre et triton palmé) réalisant des étapes cruciales de leur cycle de vie dans les ornières forestières.

De façon plus générale, nous souhaitons plaider pour une gestion forestière véritablement

« intégrée », dans laquelle l'ensemble des espèces et leurs interactions avec le milieu sont les garants du bon fonctionnement d'un écosystème productif et résilient. Nous demandons que la préservation de cet écosystème ne soit plus perçue par les forestiers comme une contrainte dont les coûts viennent grever les bénéfices de l'exploitation du bois. Dans un contexte global d'érosion de la biodiversité et de multiplication des stress infligés aux écosystèmes, une gestion forestière plus respectueuse des fonctionnalités écologiques doit être mise en œuvre pour favoriser la préservation sur le long terme des espèces et des habitats forestiers. À ce titre, nous souhaitons rappeler que l'État français a confié au gestionnaire des forêts publiques une mission de conservation de la biodiversité qui ne devrait pas être subordonnée aux objectifs financiers et commerciaux des acteurs de la filière bois. Nous rappelons également que la destruction de l'habitat d'une espèce protégée (telles que les ornières occupées par le Sonneur à ventre jaune pour sa reproduction) constitue une entorse à la législation et devrait faire l'objet d'un dépôt systématique de dossier de demande de dérogation, avec consultation des instances concernées. Enfin, nous espérons que cette synthèse contribuera également à démarrer une réflexion générale sur la conservation et la gestion des petites zones humides qui, malgré leur vulnérabilité et leur forte valeur patrimoniale, ne bénéficient pour l'heure d'aucune protection réglementaire spécifique.

Remerciements : Nous remercions les trois relecteurs, Matthieu Berroneau, Claude Miaud, et Jean-Pierre Vacher, pour leurs conseils avisés et constructifs durant l'évaluation du manuscrit. Nous tenons aussi à remercier l'éditeur en chef provisoire, Jean-Marie Ballouard, pour l'intérêt qu'il a porté à notre manuscrit.

BIBLIOGRAPHIE

Alford R. A., Dixon P. M. & Pechmann J. H. 2001 – Ecology: Global amphibian population declines. *Nature*, 412: 499–500.

Alleman C. 2020 – Conservation du Sonneur à ventre jaune (*Bombina variegata*) dans un contexte d'exploitation forestière. Suivi et évolution d'une population dans un massif forestier des Ardennes. Rapport de stage de Master 2 Science pour l'Environnement, Université de la Rochelle, Faculté des Sciences et Technologies.

Altwegg R. & Reyer H. U. 2003 – Patterns of natural selection on size at metamorphosis in water frogs. *Evolution*, 57: 872–882.

Angelini C., Tiberi A., Cari B. & Giachi F. 2018 – Survival and recruitment in the population ecology of the endangered *Bombina pachypus* (Amphibia: Anura). *Amphibia-Reptilia*, 39: 265–274.

Astruc G., Farny G., Corail M., Combrisson D. & Dudouet C. 2014 – Dynamique des populations et phénologie des Sonneurs à ventre jaune *Bombina variegata* (Linnaeus, 1758) dans le Parc national des Écrins. *Bull. Soc. Herp. Fr.*, 149: 9–23.

Baguette M., Blanchet S., Legrand D., Stevens V. M. & Turlure C. 2013 – Individual dispersal, landscape connectivity and ecological networks. *Biol. Rev.*, 88: 310–326.

Barandun, J. & Reyer H. U. 1997 – Reproductive ecology of *Bombina variegata*: development of eggs and larvae. *J. Herpetol.*, 31: 107–110.

Barrile G. M., Walters A., Webster M. & Chalfoun A. D. 2021 – Informed breeding dispersal following stochastic changes to patch quality in a pond-breeding amphibian. *J. Anim. Ecol.*, in press.

Beebee T. J. & Griffiths R. A. 2005 – The amphibian decline crisis: a watershed for conservation biology? *Biol. Conserv.*, 125: 271–285.

Boualit L., Pichenot J., Besnard A., Helder R., Joly P. & Cayuela H. 2019 – Environmentally mediated reproductive success predicts breeding dispersal decisions in an early successional amphibian. *Anim. Behav.*, 149: 107–120.

Buschmann H., Scheel B. & Jacob A. 2013 – Populationsstruktur und-entwicklung der Gelbbauchunke (*Bombina variegata*) in Schaumburg (Niedersachsen). *Zeitschrift für Feldherpetologie*, 20, 11–36.

Carlson S. M., Cunningham C. J. & Westley P. A. 2014 – Evolutionary rescue in a changing world. *Trends Ecol. Evol.*, 29: 521–530.

Cayuela H., Cheylan M. & Joly P. 2011 – The best of a harsh lot in a specialized species: breeding habitat use by the yellow-bellied toad (*Bombina variegata*) on rocky riverbanks. *Amphibia-Reptilia*, 32: 533–539.

Cayuela, H., Besnard, A. & Joly, P. 2013 – Multi-event models reveal the absence of interaction between an invasive frog and a native endangered amphibian. *Biol. Invasions*, 15: 2001–2012.

Cayuela H., Besnard A., Bonnaire E., Perret H., Rivoalen J., Miaud C. & Joly P. 2014 – To breed or not to breed: past reproductive status and environmental cues drive current breeding decisions in a long-lived amphibian. *Oecologia*, 176: 107–116.

Cayuela H., Lambrey J., Vacher J. P. & Miaud C. 2015a – Highlighting the effects of land-use change on a threatened amphibian in a human-dominated landscape. *Popul. Ecol.*, 57: 433–443.

Cayuela H., Arsovski D., Boitaud S., Bonnaire E., Boualit L., Miaud C., Joly P. & Besnard A. 2015b – Slow life history and rapid extreme flood: demographic mechanisms and their consequences on population viability in a threatened amphibian. *Freshwater Biol.*, 60: 2349–2361.

Cayuela H., Arsovski D., Bonnaire E., Duguet R., Joly P. & Besnard A. 2016a – The impact of severe drought on

- survival, fecundity, and population persistence in an endangered amphibian. *Ecosphere*, 7: e01246.
- Cayuela H., Arsovski D., Thirion J. M., Bonnaire E., Pichenot J., Boitaud S., Brison A. L., Miaud C., Joly P. & Besnard A. 2016b – Contrasting patterns of environmental fluctuation contribute to divergent life histories among amphibian populations. *Ecology*, 97: 980–991.
- Cayuela H., Boualit L., Arsovski D., Bonnaire E., Pichenot J., Bellec A., Miaud C., Léna J. P., Joly P. & Besnard A. 2016c – Does habitat unpredictability promote the evolution of a colonizer syndrome in amphibian metapopulations? *Ecology*, 97: 2658–2670.
- Cayuela H., Arsovski D., Thirion J. M., Bonnaire E., Pichenot J., Boitaud S., Miaud C., Joly P. & Besnard A. 2016d – Demographic responses to weather fluctuations are context dependent in a long-lived amphibian. *Global Change Biol.*, 22: 2676–2687.
- Cayuela H., Pradel R., Joly P. & Besnard A. 2017 – Analysing movement behaviour and dynamic space-use strategies among habitats using multi-event capture-recapture modelling. *Methods Ecol. Evol.*, 8: 1124–1132.
- 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. *J. Appl. Ecol.*, 55: 2204–2215.
- Cayuela H., Gillet L., Laudelout A., Besnard A., Bonnaire E., Levionnois P., Muths E., Dufrene M. & Kinet T. 2019a – Survival cost to relocation does not reduce population self-sustainability in an amphibian. *Ecol. Appl.*, 29: e01909.
- Cayuela H., Bonnaire E., Astruc G. & Besnard A. 2019b – Transport infrastructure severely impacts amphibian dispersal regardless of life stage. *Sci. Rep.*, 9: 1–10.
- Cayuela H., Lemaître J. F., Bonnaire E., Pichenot J. & Schmidt B. R. 2020a – Population position along the fast-slow life-history continuum predicts intraspecific variation in actuarial senescence. *J. Anim. Ecol.*, 89: 1069–1079.
- Cayuela H., Besnard A., Cote J., Laporte M., Bonnaire E., Pichenot J., Schtickzelle N., Bellec A., Joly P. & Léna J. P. 2020b – Anthropogenic disturbance drives dispersal syndromes, demography, and gene flow in amphibian populations. *Ecol. Monogr.*, 90: e01406.
- Clobert J., Le Galliard J. F., Cote J., Meylan S. & Massot M. 2009 – Informed dispersal, heterogeneity in animal dispersal syndromes and the dynamics of spatially structured populations. *Ecol. Lett.*, 12: 197–209.
- French S. S., Webb A. C., Hudson S. B. & Virgin E. E. 2018 – Town and country reptiles: a review of reptilian responses to urbanization. *Integr. Comp. Biol.*, 58: 948–966.
- Gilpin M. 2012 – Metapopulation dynamics: empirical and theoretical investigations. Academic Press, Londres. 336 p.
- Green A. W. & Bailey L. L. 2015 – Reproductive strategy and carry-over effects for species with complex life histories. *Popul. Ecol.*, 57, 175–184.
- Haggerty C. J., Crisman T. L. & Rohr J. R. 2019 – Effects of forestry-driven changes to groundcover and soil moisture on amphibian desiccation, dispersal, and survival. *Ecol. Appl.*, 29: e01870.
- Hanski I. 1999 – Metapopulation ecology. Oxford University Press, Oxford. 328 p.
- Hanski I. A., Gaggiotti O. E. & Gaggiotti O. F. 2004 – Ecology, genetics and evolution of metapopulations. Academic Press.
- Harrison S. 1991 – Local extinction in a metapopulation context: an empirical evaluation. *Biol. J. Linn. Soc.*, 42: 73–88.
- Hartel T., Schweiger O., Öllerer K., Cogălniceanu D. & Arntzen J. W. 2010 – Amphibian distribution in a traditionally managed rural landscape of Eastern Europe: probing the effect of landscape composition. *Biol. Conserv.*, 143: 1118–1124.
- Hartel T. & von Wehrden H. 2013 – Farmed areas predict the distribution of amphibian ponds in a traditional rural landscape. *PloS one*, 8: e63649.
- Lescure J., Pichenot J. & Cochard P. O. 2011 – Régression de *Bombina variegata* (Linné, 1758) en France par l'analyse de sa répartition passée et présente. *Bull. Soc. Herp. Fr.*, 137: 5–41.
- Marsh D. M. & Trenham P. C. 2001 – Metapopulation dynamics and amphibian conservation. *Conserv. Biol.*, 15: 40–49.
- Martin R., Merouch A. & Dupuy G. 2001 – Gestion du Crapaud sonneur à ventre jaune. Résultats préliminaires en forêt domaniale de l'Allier. *Rev. For. Française*, 53: 176–183.
- Massemin D. & Cheylan E. M. 2001 – Eléments bibliographiques sur le statut passé et actuel du Sonneur à ventre jaune *Bombina variegata* (L.) (Anura; Discoglossidae) en région méditerranéenne française. *Bull. Soc. Herp. Fr.*, 97: 41–47.
- Morand A., Joly P. & Grolet O. 1997 – Phenotypic variation in metamorphosis in five anuran species along a gradient of stream influence. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 320: 645–652.
- Nathan R., Klein E., Robledo-Arnuncio J. J. & Revilla E. 2012 – Dispersal kernels. In: Dispersal ecology and evolution. Bague M., Benton T. G., Bullock J.M. (éds), Pp 187–210. Oxford University Press, Oxford. 462 p.
- Perret N., Pradel R., Miaud C., Grolet O. & Joly P. 2003 – Transience, dispersal and survival rates in newt patchy populations. *J. Anim. Ecol.*, 72: 567–575.
- Perrier C., Lozano del Campo A., Szulkin M., Demeyrier V., Gregoire A. & Charmantier A. 2018 – Great tits and the city: Distribution of genomic diversity and gene-environment associations along an urbanization gradient. *Evol. Appl.*, 11: 593–613.
- Petrovan S. O. & Schmidt B. R. 2016 – Volunteer conservation action data reveals large-scale and long-term negative population trends of a widespread amphibian, the common toad (*Bufo bufo*). *PloS one*, 11: e0161943.

Pichenot J. 2008 – Contribution à la Biologie de la Conservation du Sonneur à ventre jaune (*Bombina variegata* L.) – Ecologie spatiale et approche multi-échelles de la sélection de l'habitat en limite septentrionale de son aire de répartition. Thèse de Doctorat, Université de Reims.

Popescu V. D. & Hunter M. L. 2011 – Clear-cutting affects habitat connectivity for a forest amphibian by decreasing permeability to juvenile movements. *Ecol. Appl.*, 21: 1283–1295.

Reid N. M., Proestou D. A., Clark B. W., Warren W. C., Colbourne J. K., Shaw J. R., Karchner S. I., Hahn M. E., Nacci D., Oleksiak M. F., Crawford D. L. & Whitehead A. 2016 – The genomic landscape of rapid repeated evolutionary adaptation to toxic pollution in wild fish. *Science*, 354: 1305–1308.

Reyer H. U. & Barandun J. 1997 – Reproductive ecology of *Bombina variegata*: characterisation of spawning ponds. *Amphibia-Reptilia*, 18: 143–154.

Safner T., Miaud C., Gaggiotti O., Decout S., Rioux D., Zundel S. & Manel S. 2011 – Combining demography and genetic analysis to assess the population structure of an amphibian in a human-dominated landscape. *Conservation Genetics*, 12: 161–173.

Scott D. E., Casey E. D., Donovan M. F. & Lynch T. K. 2007 – Amphibian lipid levels at metamorphosis correlate to post-metamorphic terrestrial survival. *Oecologia*, 153: 521–532.

Semlitsch R. D., Todd B. D., Blomquist S. M., Calhoun A. J., Gibbons J. W., Gibbs J. P., Graeter G. J., Harper E. B., Hocking D. J., Hunter M. L., Patrick D. A., Rittenhouse T. A. G. & Rothermel B. B. 2009 – Effects of timber harvest on amphibian populations: understanding mechanisms from forest experiments. *BioScience*, 59: 853–862.

Sinsch U., Leus F., Sonntag M. & Hantzschmann A. M. 2020 – Carry-over effects of the larval environment on the post-metamorphic performance of *Bombina variegata* (Amphibia, Anura). *Herpetol. J.*, 30: 126–134.

Smith A. M. & M Green D. 2005 – Dispersal and the metapopulation paradigm in amphibian ecology and conservation: are all amphibian populations metapopulations? *Ecography*, 28: 110–128.

Stuart S. N., Chanson J. S., Cox N. A., Young B. E., Rodrigues A. S., Fischman D. L. & Waller R. W. 2004 – Status and trends of amphibian declines and extinctions worldwide. *Science*, 306: 1783–1786.

Testud G. (2020). Étude de la perméabilité de la LGV Bretagne-Pays de la Loire (BPL) aux déplacements des amphibiens. Thèse de Doctorat, Université Paris Sciences et Lettres.

Thomas C. D. & Kunin W. E. 1999 – The spatial structure of populations. *J. Anim. Ecol.*, 68: 647–657.

Todd B. D., Luhring T. M., Rothermel B. B. & Gibbons J. W. 2009 – Effects of forest removal on amphibian migrations: implications for habitat and landscape connectivity. *J. Appl. Ecol.*, 46: 554–561.

Warren S. D. & Büttner R. 2008 – Relationship of endangered amphibians to landscape disturbance. *J. Wildlife Manage.*, 72: 738–744.

Le déclin alarmant des amphibiens de France : L'exemple étayé de la Normandie

The alarming decline of amphibians in France: The documented example of Normandy

Guillaume ASTRUC⁽¹⁾, Claude MIAUD⁽¹⁾, Aurélien BESNARD⁽¹⁾ et Mickaël BARRIOZ⁽²⁾

⁽¹⁾ CEFE, EPHE-PSL University, CNRS, Univ Montpellier, IRD, Univ Paul Valéry Montpellier 3, Biogéographie et Ecologie des Vertébrés, Montpellier, France

⁽²⁾ URCPiE de Normandie, 21 rue du Moulin au Roy, 14000 Caen, France

Auteur correspondant : Guillaume ASTRUC - guillaume.astruc@gmail.com

Résumé – Le déclin alarmant des amphibiens de France : L'exemple étayé de la Normandie. Les amphibiens subissent de nombreuses pressions comme la disparition et la dégradation de leurs habitats terrestres et aquatiques, l'introduction d'espèces, les maladies et le changement climatique qui entraînent la disparition ou la régression des populations. De nombreuses évaluations environnementales (e.g. directives européennes, listes rouges, etc.), ou des pratiques de gestion dans des espaces protégés s'appuient sur la connaissance du statut des populations. Dans ce contexte, un consortium (SHF, CPIE, ONF, RNF et CEFE) a développé des protocoles permettant d'évaluer les tendances des communautés (ou d'espèces) d'amphibiens. Contrairement aux approches de type atlas de répartition déjà bien développées en France, ces nouveaux protocoles (dits « POPAmphibien ») s'inscrivent dans le cadre des méthodes d'occupation dynamique de sites qui permettent de modéliser les tendances de l'occurrence dans les sites aquatiques, tout en corrigeant par la probabilité de détection de espèces. Cet article présente les résultats de l'application d'un protocole POPAmphibien « communauté » en Normandie, avec l'objectif de décrire la tendance temporelle d'une communauté d'amphibiens en réalisant trois passages par an sur le terrain qui tiennent compte la phénologie des différentes espèces. Entre 2007 et 2018, 114 aires (secteurs présentant plusieurs sites aquatiques potentiellement colonisés par les amphibiens) comportant 1 255 sites aquatiques ont été suivis avec des méthodes de prospection standardisées. Les tendances des 15 taxons suivis en Normandie montrent une diminution pour neuf d'entre eux (*Alyte accoucheur* *Alytes obstetricans*, Crapaud commun/épineux *Bufo* sp, Grenouille rousse *Rana temporaria*, Grenouille verte *Pelophylax kl. esculentus*, Salamandre tachetée *Salamandra salamandra*, Triton alpestre *Ichthyosaura alpestris*, Triton crêté *Triturus cristatus*, Triton palmé *Lissotriton helveticus* et Triton ponctué *Lissotriton vulgaris*), une stabilité pour quatre espèces (Crapaud calamite *Epidalea calamita*, Grenouille rieuse *Pelophylax ridibundus*, Rainette verte *Hyla arborea* et Triton marbré *Triturus marmoratus*) et une augmentation pour deux espèces (Grenouille agile *Rana dalmatina* et Pélodyte ponctué *Pelodytes punctatus*). La dégradation des habitats, notamment dans les paysages agricoles et les changements climatiques (assèchement des sites de reproduction) affectent particulièrement les espèces comme la Salamandre tachetée *Salamandra salamandra* et la Grenouille rousse *Rana temporaria*. Les mesures de gestion (surcreusement des mares, protection des habitats) apparaissent favorables aux populations de Pélodyte ponctué *P. punctatus* cantonnées dans les dunes et les marais littoraux, qui sont la plupart du temps sous statut de protection. La Grenouille agile (*R. dalmatina*) est en progression, notamment en dehors des espaces protégés, probablement en relation avec son expansion vers le nord depuis au moins une quinzaine d'années en lien avec des conditions climatiques locales plus favorables et la présence de micro-habitats refuges. Ces résultats sont les premiers obtenus avec cette méthodologie dont le déploiement à l'échelle nationale permettra des analyses de plus en plus précises sur les facteurs, dont les pratiques de gestion, influençant la dynamique des populations des amphibiens de France.

Mots-clés : Amphibiens, méthodes d'occupation dynamique, POPAmphibien, suivi, échelle populationnelle.

Summary – The alarming decline of amphibians in France: The documented example of Normandy. Amphibians are exposed to numerous pressures such as the disappearance and degradation of their terrestrial and aquatic habitats, the introduction of invasive species, diseases, and climate change, which lead to the disappearance or decline of populations. Many environmental assessments (e.g. European directives, red lists, etc.), or management practices in protected areas are based on the status of populations. In this context, a consortium (SHF, CPIE, ONF, RNF, CEFE) has developed protocols to assess trends in amphibian communities (or target species). Unlike the distribution atlas-type approaches already well developed in France, these new protocols (known as "POPAmphibien") are based on the site

occupancy framework that model amphibian occurrence in aquatic sites, while correcting for the probability of species detection. This paper presents the results of the application of a POPAmphibien "community" protocol in Normandy, with the aim of describing the temporal trend of an amphibian community by carrying out three field surveys per year that considering the phenology of the different species. Between 2007 and 2018, 114 areas (sectors presenting several aquatic sites potentially colonised by amphibians) comprising 1255 aquatic sites were monitored using standardised methods. The trends for the 15 taxa monitored in Normandy show a decrease for nine of them (*Alytes obstetricans*, *Bufo* sp, *Rana temporaria*, *Pelophylax kl. esculentus*, *Salamandra salamandra*, *Ichthyosaura alpestris*, *Triturus cristatus*, *Lissotriton helveticus* and *Lissotriton vulgaris*), a stability for four species (*Epidalea calamita*, *Pelophylax ridibundus*, *Hyla arborea* and *Triturus marmoratus*) and an increase for two species (*Rana dalmatina* and *Pelodytes punctatus*). Habitat degradation, particularly in agricultural landscapes, and climate change (drying up of breeding sites) particularly affect species such as *Salamandra salamandra* and *Rana temporaria*. Management measures (over digging of ponds, protection of habitats) appear to be favourable to the populations of *P. punctatus* which are confined to dunes and coastal marshes under protection status. *R. dalmatina* is on the increase, particularly outside protected areas, probably due to its expansion northwards for at least fifteen years in connection with more favourable local climatic conditions and the presence of refuge micro-habitats. These are the first results obtained with this methodology, deployment on a national scale will enable increasing precise analyses of the factors influencing the dynamics of amphibian populations in France, including management practices.

Key-words: Amphibians, site occupancy, POPAmphibien, monitoring, populational scale.

INTRODUCTION

Comme plusieurs autres composantes de la biodiversité mondiale, les amphibiens sont en déclin, pour des raisons diverses (Blaustein et Wake 1990, Corn 2000, Houlahan *et al.* 2000). Même si l'identification des causes de ce déclin nécessite la plupart du temps des analyses à des échelles spatiales relativement locales et pour chacune des espèces considérées (Grant *et al.* 2020), la disparition et dégradation des habitats naturels qui leur sont favorables, l'introduction d'espèces, les maladies et le changement climatique sont considérés comme les causes principales de cette disparition ou régression des populations d'amphibiens (Cushman 2006, Scheele *et al.* 2019, McCaffery et Maxell 2010, Falaschi *et al.* 2019). Selon la Liste rouge des espèces menacées en France, huit espèces d'amphibiens sur 35 sont aujourd'hui menacées sur le territoire métropolitain et pour plus de la moitié d'entre elles, la tendance des effectifs des populations est au déclin (UICN-France & MNHN et SHF 2015). Ainsi, 12 espèces se classent aujourd'hui dans la catégorie « Quasi menacée » contre six lors de l'évaluation précédente (UICN-France, MNHN et SHF 2009). Au total, d'après la méthodologie UICN (Union Internationale pour la Conservation de la Nature), 60 % des amphibiens voient leurs effectifs régresser et cette tendance négative observée en France s'explique probablement par des causes similaires à celle identifiées sur d'autres continents (Grant *et al.* 2020), en particulier la dégradation marquée et continue de leurs habitats.

La connaissance des communautés d'amphibiens de France métropolitaine repose principalement sur les efforts déployés pour des inventaires, c'est-à-dire le relevé de présence des espèces dans des sites précis et à des dates connues. Ces efforts ont permis la production d'atlas nationaux et régionaux (Lescure et de Massary 2013). Outre l'indispensable état des lieux de la répartition des espèces d'amphibiens sur le territoire national, la comparaison de ces atlas au cours du temps peut révéler des tendances dans la distribution des espèces à travers le changement dans le nombre de mailles occupées notamment. Ils peuvent aussi permettent d'identifier des zones sous-échantillonnées. L'analyse des atlas successifs de Belgique, Allemagne, Luxembourg, Suisse et Pays-Bas permet ainsi de montrer la variabilité du déclin de quatre espèces de Tritons à une échelle globale et dans différentes régions (Denoël, 2012). Cependant, l'analyse de ces données de répartition ne permet en général pas d'identifier les pressions et est souvent insuffisante pour permettre d'évaluer les tendances des effectifs ou de la distribution fine des populations de ces espèces (les mailles d'atlas font 20 km x 28 km dans l'atlas national des reptiles et amphibiens de France, Lescure et de Massary 2013). De plus, la plupart du temps, la dynamique des populations est qualifiée « à dire d'expert » à partir d'extrapolations plus ou moins robustes, basées par exemple sur l'évolution des habitats (comme la disparition documentée de sites aquatiques ou terrestres), à partir de suivis spécifiques souvent très localisés (comme des études de capture-marquage-recaptures dans le

cadre d'études scientifiques ou de plans d'actions régionaux, etc. (e.g. Frétey *et al.* 2004 sur le Crapaud commun *Bufo bufo*, Perret *et al.* 2003 sur le Triton crêté *Triturus cristatus*, Cayuela *et al.* 2014 sur le Sonneur à ventre jaune *Bombina variegata*, Guérin *et al.* 2017 sur le Triton marbré *Triturus marmoratus*, Cayuela *et al.* 2019 sur la Salamandre tachetée *Salamandra salamandra*) ou même des données de dénombrements d'écrasements sur les routes (e.g. Meek 2021).

Pourtant, plusieurs démarches de politiques environnementales nécessitent la connaissance de la tendance des effectifs des populations de ces espèces. On peut citer le réseau Natura 2000 (mis en place en application de la directive Habitats-Faune-Flore de 1992) qui implique une évaluation tous les six ans de l'état de conservation des amphibiens et de leurs habitats inscrits dans les annexes de cette directive. L'évaluation de cet état de conservation prend en compte la tendance des effectifs des populations. La démarche de « Listes Rouges » de l'UICN repose, quant à elle, sur une évaluation actualisée tous les cinq à dix ans du risque de disparition des espèces. Là encore, la tendance des effectifs des populations est un élément clé de cette évaluation. Enfin, il existe de nombreuses autres situations où une connaissance des tendances des effectifs des populations est requise, comme celle visant à évaluer l'efficacité des efforts de conservation déployés dans les espaces protégés (parcs nationaux, réserves, Espaces naturels sensibles, etc.) et par les organismes de gestion et/ou protection de la nature (Conservatoires, ONG, etc.).

Des protocoles de suivis des tendances temporelles des effectifs de populations à l'échelle nationale existent pour d'autres groupes faunistiques comme les oiseaux. Le programme STOC (Suivi Temporel des Oiseaux Communs) fondé et porté par le Muséum national d'histoire naturelle a par exemple montré toute sa pertinence pour évaluer les évolutions de la structure et composition des différentes communautés d'oiseaux en France, et pour identifier les pressions qu'elles subissent (Jiguet *et al.* 2012, Geffroy 2018).

Pour les amphibiens, s'il est parfois possible d'obtenir des suivis exhaustifs sur des zones de petites surfaces comme certaines réserves par exemple, on comprend bien qu'il n'est pas possible de compter les animaux sur de plus vastes territoires comme des régions ou des pays. Il est de fait nécessaire, comme pour la plupart des autres taxons d'ailleurs, d'établir une stratégie d'échantillonnage, c'est-à-dire d'étudier un sous-ensemble d'unités géographiques,

un échantillon de ce qui est disponible, qui permettra l'extrapolation des résultats à l'échelle de l'aire considérée. Les données de terrain sont le plus souvent des dénombrements, comme le nombre de pontes de différentes espèces de grenouilles brunes (*Rana* spp) dans un plan d'eau, le nombre de différentes espèces de tritons capturées au cours d'une session de pêche à l'épuisette dans une mare, ou le nombre de mâles d'anoures chanteurs entendus pendant une période donnée, etc... Mais ces dénombrements peuvent être difficilement comparés entre années ou entre sites. Le comptage de 100 individus une année donnée et de 150 individus l'année suivante ne permet en effet pas de certifier que le nombre d'individus a augmenté d'une année à l'autre si l'on ne connaît pas la probabilité de détection des individus pour ces deux années spécifiques. Cette probabilité de détection est très variable chez les amphibiens, dépendant de la météo, de la phénologie des espèces en lien avec les dates de prospection, du temps passé sur le terrain, de la structure de la végétation dans les mares, etc. Passer d'un simple comptage à une estimation d'abondance ou d'occurrence nécessite de ce fait la correction de ces comptages par la probabilité de détection des espèces ou des individus (Schmidt 2004 ; Kery et Schmidt 2008). Les méthodes d'occupation dynamique de sites (MacKenzie *et al.* 2003, MacKenzie *et al.* 2006) permettent, à partir de passages répétés sur un ensemble de sites, de modéliser les processus d'extinction-colonisation de ces sites par une espèce, tout en corrigeant par sa probabilité de détection. Cette approche est particulièrement adaptée pour estimer la tendance des distributions des populations d'amphibiens qui se reproduisent dans des sites aquatiques disséminés dans les paysages, car elle tient compte de cette dimension spatiale en caractérisant les variations de l'occurrence des espèces dans ces sites (Mazerolle *et al.* 2007, revue dans Muths *et al.* 2017). Un programme national de suivi des communautés et populations d'amphibiens, basé sur la mesure de l'occurrence dans les sites aquatiques, se met en place depuis une dizaine d'année en France (Poulain *et al.* 2014, Astruc *et al.* 2019). Ce programme, nommé « POPAmphibien » par la suite, a été co-construit par la Société herpétologique de France (SHF), le réseau des Centres permanents d'initiatives pour l'environnement (CPIE), l'Office national des forêts (ONF), Réserves naturelles de France (RNF) et le Centre d'écologie fonctionnelle et évolutive (CEFE). Le programme POPAmphibien se décline sous différentes approches permettant l'évaluation des tendances de l'occurrence des

populations d'une espèce particulière ou de l'ensemble de la communauté d'amphibiens. Les CPIEs de Normandie s'intéressent depuis plus de 20 ans à l'état de conservation des communautés d'amphibiens de la région (Barrioz 2012, 2014). En 2005 et 2006, la faisabilité du déploiement du programme POPAmphibien « communauté » a été testé dans cette région. Nous présentons ici les résultats acquis pour la période de 2007 à 2018 dans cette région, avec la présentation des tendances générales des 15 espèces (neuf anoures et six urodèles). Pour la Grenouille agile (*Rana dalmatina*), la Salamandre tachetée (*Salamandra salamandra*) et la Grenouille rousse (*Rana temporaria*), les résultats sont analysés eu égard des causes possibles des tendances des populations observées en relation avec le type d'habitat et le statut de protection des aires suivies.

MATÉRIELS ET MÉTHODES

A. Présentation de la région échantillonnée

La Normandie, d'une superficie de 29 906 km², compte cinq départements : en Basse-Normandie, le Calvados (14), la Manche (50) et l'Orne (61) et en Haute-Normandie, l'Eure (27) et la Seine-Maritime (76). Depuis 2016, la Basse-Normandie et la Haute-Normandie n'existent plus d'un point de vue administratif. La région réunifiée jouxte les régions Bretagne, Pays de la Loire, Centre-Val de Loire, Île-de-France et Picardie (rattachée aux Hauts-de-France). Elle s'étend de 48°10' N à 50°04' N en latitude et de 1°56' O à 1°48' O en longitude et se situe au sein du domaine biogéographique atlantique.

La région comprend deux grandes unités géologiques. À l'ouest, le Massif armoricain (Normandie armoricaine) se compose de terrains anciens, sédimentaires et volcaniques, traversés localement par des intrusions granitiques. Des anciennes chaînes de montagnes depuis longtemps arasées ne persistent aujourd'hui que de modestes collines : la forêt d'Écouves (61), d'une altitude de 413 m, est le point culminant de la Normandie. Cependant, des paysages montueux ou escarpés particuliers (e. g. la Suisse normande dans l'Orne) offrent des secteurs boisés au sein d'une matrice mixte de bocages et de champs ouverts. Vers l'est, la Normandie crayeuse, à cheval sur la Basse-Normandie et la Haute-Normandie, correspond à l'extrémité occidentale du Bassin parisien, constitué d'un empilement de couches sédimentaires non

plissées et plus récentes.

Le climat de la Normandie est de type océanique. Les hivers sont relativement cléments : en moyenne, entre 5 °C et 6 °C en janvier sur le littoral et entre 3 °C et 4 °C dans les terres. Les étés y sont frais : en moyenne, entre 16 °C et 17 °C en juillet, et assez humides. Les précipitations sont fréquentes, rarement intenses et réparties de manière assez homogène sur toute l'année. Les cumuls annuels s'étagent d'environ 700 à 1000 millimètres selon les secteurs, la Manche et la Seine-Maritime étant les départements les plus arrosés. L'ensoleillement annuel moyen est de seulement 1580 heures : 1460 heures dans la Manche (mais environ 1700 heures dans le sud-ouest de ce département), 1518 heures en Seine-Maritime, 1615 heures dans l'Orne, 1624 heures dans le Calvados, 1684 heures dans l'Eure.

B. Protocole de suivi des amphibiens

1. Principe général du protocole « POPAmphibien »

Le principe général du protocole est de définir une aire fixée dans le temps et de relever la présence éventuelle des espèces au sein de tous les sites aquatiques contenus dans cette aire. Une aire est définie comme un polygone situé dans un habitat homogène, de taille variable, délimité par la ligne imaginaire continue la plus courte pouvant renfermer tous les points d'eau inventoriés en moins de 4 h. C'est l'observateur qui définit le nombre et les contours des aires qu'il va suivre, qui resteront fixes sur toute la période du suivi. Dans notre étude, l'aire la plus petite a une surface de 7 Ha et la plus grande 771 Ha. L'aire regroupe un minimum de trois points d'eau douce, autrement dit des sites de reproduction potentiel pour les amphibiens (avec une moyenne de onze sites dans une aire, et un maximum de 28 sites dans une aire dans cette étude). Tous les sites aquatiques présents au sein de l'aire sont inventoriés et les éventuels nouveaux sites aquatiques créés les années suivantes sont intégrés au suivi. Les aires sélectionnées sont prospectées tous les deux ans, à raison de trois sessions réparties sur la durée de la période de reproduction afin de détecter l'ensemble des espèces potentielles, au moment de leur plus forte probabilité de détection respective (1ère visite entre février et mars où la détection des espèces précoces sera maximale, 2ème visite entre mars et avril, et 3ème visite entre avril et mai pour maximiser les chances de détecter les espèces plus tardives).

D'un point de vue opérationnel, le déploiement du POPAmphibien « Communauté » nécessite des conditions particulières (décrites en détails dans la fiche du protocole disponible sur le site de la SHF <http://lashf.org/popamphibien-2/>).

La variation de l'occurrence des différentes espèces au cours du temps permettra d'évaluer l'état de conservation de la communauté. Cependant, si l'on souhaite répondre à d'autres questions (e. g. suivre l'abondance relative d'une espèce particulière), il est possible de consigner, en plus, dans le tableau de recueil de données standardisées les effectifs observés de certaines espèces et d'appliquer les protocoles POPAmphibien « Spécifiques » (Barrioz et Miaud 2016).

2. Déploiement en Normandie

La mise en œuvre du protocole POPAmphibien « Communauté » en Normandie s'est réalisée dans les conditions suivantes :

- Passage 1, la journée, en février ou mars : recherche à vue pendant 10-15 minutes pour 50-100 m² de la Grenouille rousse *Rana temporaria* (ponte), du Crapaud commun *Bufo bufo* ou du Crapaud épineux *Bufo spinosus* (ponte, voire les amplexus), de la Salamandre tachetée *Salamandra salamandra* (larve), de la Grenouille agile *Rana dalmatina* (ponte), voire les premiers tritons *Triturus cristatus*, Triton marbré *Triturus marmoratus*, Triton alpestre *Ichthyosaura alpestris*, Triton palmé *Lissotriton helveticus* et Triton ponctué *Lissotriton vulgaris* (adultes) et le Pélodyte ponctué *Pelodytes punctatus* (ponte, chant). L'épuisette est utilisée si le repérage visuel n'est pas satisfaisant (i. e. si l'eau est turbide ou si plus de la moitié du site est végétalisé). La pêche se fait dans la végétation, en restant si possible sur la berge, et en réalisant des répliques tous les 10 mètres environ. Par exemple, pour une mare de 5 m x 10 m, trois points d'échantillonnage sont possibles. Un point de pêche à l'épuisette correspond à trois directions rayonnantes du large vers l'observateur. Le diamètre de la poche des épuisettes utilisées est de 30 cm. Les chants des anoues sont également notés.

- Passage 2, la soirée, en avril : réaliser une écoute de cinq minutes à proximité du site de reproduction (à environ cinq mètres) pour détecter les chants du Pélodyte ponctué, du Crapaud calamite *Epidalea calamita*, de la Rainette verte *Hyla arborea*, de l'Alyte accoucheur *Alytes obstetricans*, voire de la Grenouille verte commune *Pelophylax kl. esculentus*, de la Grenouille de Lessona *Pelophylax lessonae*, de la Grenouille rieuse *Pelophylax ridibundus* et du

Sonneur à ventre jaune *Bombina variegata*. Puis, rechercher à vue, à l'aide d'une lampe (puissance d'au moins 150 lumens) des Tritons (et autres amphibiens) pendant 10-15 minutes pour 50-100 m². Dans les sites qui ne permettent pas le repérage visuel satisfaisant (cf. passage 1), il est possible d'utiliser l'épuisette (répliques spatiales tous les 10 mètres environ) ou, si les berges sont difficiles à prospecter, la nasse (pour 50 m², trois nasses immergées déposées dans les herbiers, espacées de 5-10 m, en début de soirée et laissées au moins deux heures dans l'eau).

- Passage 3, la journée, en mai ou juin : faire une écoute de 5 minutes minimum à proximité du site de reproduction pour détecter les chants de la Grenouille de Lessona, de la Grenouille verte, de la Grenouille rieuse, du Sonneur à ventre jaune. Puis, rechercher à vue les amphibiens, pendant 10-15 minutes pour 50-100 m². On peut y adjoindre une pêche à l'épuisette ou à la nasse (cf. modalité des passages 1 et 2) si la Rainette verte et l'Alyte accoucheur ont été notés deux ans avant mais n'ont pas été détectés lors du passage 2 de l'année en cours (recherche des têtards).

Dans le cadre de ce suivi, la Grenouille verte commune et la Grenouille de Lessona (i.e. le système *lessonae-esculentus*) sont réunies sous le terme de Grenouille verte (L-E). De même, le Crapaud commun et le Crapaud épineux (i.e. *Bufo* sp) n'ont pas été différenciés et sont présentés comme Crapaud commun/épineux. Les suivis ayant été faits par des naturalistes professionnels, nous considérons que le risque d'erreur d'identification des espèces ou complexe d'espèces est minime.

Tous les naturalistes qui participent au programme normand bénéficient d'une dérogation à l'article L.411-1-I-1° du code de l'environnement pour la capture des espèces protégées et sont tenus informés des mesures d'hygiène à tenir afin d'éviter la propagation de pathogènes (Miaud 2013, 2014). Systématiquement, d'une session à l'autre, le matériel (bottes, épuisettes, nasses, etc.) est nettoyé au jet d'eau puis séché. La manipulation des individus est limitée au maximum. En cas d'observation de mortalités massives, des individus seront prélevés pour analyse en laboratoire et le matériel désinfecté (Dejean *et al.* 2007).

3. Plan d'échantillonnage des aires suivies

En Basse-Normandie, l'échantillonnage des aires se base sur le découpage des unités présentées dans l'atlas des paysages (Brunet 2001). En Haute-Normandie, nous nous sommes appuyés, dans un

premier temps, sur une carte publiée par la DREAL : « Les paysages et les milieux naturels de Haute-Normandie » (Anonyme 1996). Puis, nous avons actualisé le découpage suite à la publication de l'atlas des paysages de la Haute-Normandie (Gautier *et al.* 2011). Finalement, 125 unités paysagères regroupées dans huit familles paysagères (littoral, marais ou fonds de vallée, champs ouverts, bocage, mixte champs ouverts/bocage, forêt, montueux ou

escarpées et urbain) ont été retenues. Concernant le statut de protection, les aires suivies sont classées comme « sous statut de protection » quand elles sont incluses dans une réserve naturelle, un terrain du Conservatoire du littoral ou une forêt domaniale. Le jeu de données totalise 14 modalités entre famille paysagère et protection des sites, selon la répartition suivante (tableau 1).

Famille paysagère	Nombre de sites aquatiques dans un espace protégé	Nombre de sites aquatiques dans un espace non protégé
littoral	114	93
marais	83	63
champs	0	168
bocagers	29	195
mixtes	45	92
forêts	115	159
montueux	18	48
urbains	0	33

Tableau 1 - Nombre de sites aquatiques utilisés dans les analyses selon leur famille paysagère et leur statut de protection (n=1255) pour un total de 114 aires suivies en Normandie.

Table 1 - Number of aquatic sites used in the analyses according to the landscapes and protection status (n=1255) for a total of 114 areas monitored in Normandy.

La stratégie d'échantillonnage mise en place en Normandie est de type aléatoire stratifiée. En effet, pour s'approcher au mieux d'une bonne représentativité de la diversité des paysages régionaux, le plan d'échantillonnage a eu pour objectif de couvrir, de manière homogène à l'échelle de l'espace d'étude, au moins un tiers des unités paysagères par famille paysagère. Puis les aires suivies au sein des unités paysagères retenues ont été sélectionnées de manière aléatoire, en dehors des espaces protégés. Au total, 114 aires ont ainsi été suivies entre 2007 et 2018 (Fig. 1), incluant 1255 sites aquatiques. Le déploiement du protocole en Normandie a été réalisé par :

- La présentation du programme à tous les observateurs potentiels de la région (CPIE, RNF, ONF, Conservatoires, Départements, Parcs, lycées

agricoles, etc.) susceptibles d'appliquer le protocole à l'échelle de leurs territoires.

- La sélection de nouvelles unités paysagères ne jouxtant pas une autre unité de la même famille paysagère déjà suivie. Secondairement, l'intégration de nouvelles aires au sein de vastes unités déjà suivies, tout en respectant une distance minimale de 10 km environ entre deux aires afin de ne pas surreprésenter un secteur particulier. L'objectif visé était de suivre au moins une aire pour 500 km², idéalement deux aires.

- La recherche des financements pour suivre les sites situés en dehors des espaces protégés bénéficiant déjà de suivis batrachologiques.

Après un repérage sur carte et photographie aérienne (rechercher un secteur avec, par exemple, quatre ou cinq mares ou étangs, quelques fossés,

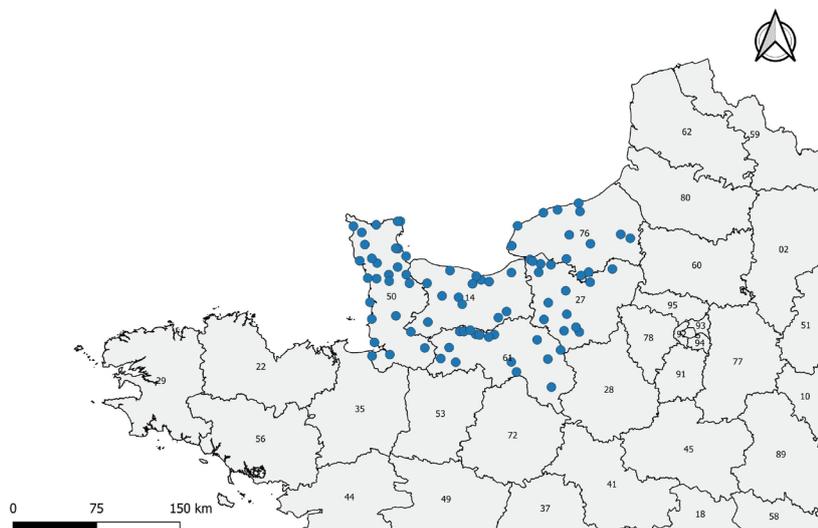


Figure 1 - Localisation des 114 aires comportant 1255 sites aquatiques suivies avec le POPAmphibien « Communauté » en Normandie de 2007 à 2018.

Figure 1 - Location of the 114 areas with 1255 aquatic sites monitored with the POPAmphibian "Community" in Normandy from 2007 to 2018.

une zone humide, etc.), une visite sur le terrain a été effectuée de jour afin de localiser et numéroter les sites aquatiques présents (en s'assurant des possibilités physiques et réglementaires d'accès à ces sites) dans l'aire sélectionnée. Pour les terrains agricoles, une autorisation de pénétration en propriété privée a été obtenue auprès de la DREAL Normandie (arrêtés départementaux). Une estimation de la durée de la visite des sites (qui tient compte des méthodes de détection des espèces utilisées) a été réalisée afin de viser trois heures de terrain. Les sites aquatiques visités ont tous été géoréférencés. Des sites aquatiques sont susceptibles d'apparaître ou de disparaître de l'aire sélectionnée. Les nouveaux sites seront inclus dans le protocole au fur et à mesure de leur apparition, il est donc important de tenir compte de ce phénomène dans le choix de la taille des aires étudiées, certaines unités paysagères pouvant évoluer très vite alors que d'autres peuvent être prédites comme relativement stables.

4. Méthodes d'analyses statistiques

Le jeu de données se découpe en deux types de données, le premier correspondant à la période allant de 2007 à 2015, où les présences/absences des espèces au cours des trois visites annuelles ont été cumulées par année, et avec une prospection des sites tous les deux ans. Le deuxième type de données correspond à la période 2015 à 2018, où le détail de présence/absence de l'espèce pour chacune des trois visites annuelles a été conservé, avec une prospection des sites tous les deux ans là aussi. Ces données 2015-2018 permettent d'estimer une probabilité de détection des espèces par passage, ce que ne permettent pas les données de la première période.

La première étape a donc été d'estimer la probabilité de détection pour chaque espèce grâce aux données de 2015 à 2018. Dans un deuxième temps, ces valeurs obtenues pour chacune des espèces ont été utilisées pour corriger les occurrences brutes observées sur l'ensemble du jeu de données 2007-2015.

1. Estimation de la probabilité de détection avec trois passages par an

Les analyses du jeu de données 2015-2018 ont été menées à l'aide d'un modèle d'occurrence à saison unique (« site occupancy single season », MacKenzie *et al.* 2002) à l'aide du package 'unmarked' (Fiske et Chandler 2011) sous R 3.3.1 (R Development Core Team 2011). Nous avons testé trois modèles différents sur la détection, l'occupation étant

considérée comme constante au cours de la saison : 1) le modèle constant (probabilité de détection constante quel que soit le passage), 2) un effet du numéro de passage en linéaire (la probabilité de détection est différente selon le passage et augmente ou décroît linéairement au cours du temps), et 3) un effet du passage en catégoriel (la probabilité de détection est variable selon les passages mais sans tendance linéaire).

La probabilité de détection cumulée de l'espèce sur l'ensemble des trois visites annuelles a été calculée grâce à la formule : $p^* = 1 - [(1-p_1) \cdot (1-p_2) \cdot (1-p_3)]$ avec p_1 la probabilité de détection au premier passage, p_2 celle au deuxième passage, etc. Les intervalles de confiance sur p^* ont été calculés par bootstrap paramétriques. Cette valeur par espèce a été utilisée par la suite sur l'ensemble du jeu de données de 2007 à 2018.

2. Probabilités d'occurrence entre 2007 et 2018

L'utilisation des méthodes d'occupation dynamique de sites (MacKenzie *et al.* 2003) suppose de répéter plusieurs passages sur plusieurs unités d'échantillonnages définies (points d'eau) à deux pas de temps :

- Au sein d'une même saison (l'espèce est présente et détectable), les passages répétés permettent d'estimer sa probabilité de détection (p) et sa probabilité de présence (ψ). Le site est considéré comme clos, c'est-à-dire qu'il n'y a pas de colonisation ou d'abandon du site entre le premier et le dernier passage par l'espèce étudiée.

- Entre plusieurs saisons (i.e. années), le système est considéré ouvert, car des sites précédemment inoccupés peuvent être colonisés et/ou des sites peuvent voir disparaître certaines espèces. Les probabilités de colonisation (γ) et d'extinction (ϵ) des sites sont estimées. Les sites ayant été suivis tous les deux ans, la période 1 (t_1) correspond aux passages effectués en 2007 ou 2008, t_2 à ceux effectués en 2009 ou 2010, t_3 en 2011 ou 2012, t_4 en 2013 ou 2014, t_5 en 2015 ou 2016 et t_6 en 2017 ou 2018.

Certaines variables environnementales liées aux sites peuvent être utilisées dans les modèles afin de tester leurs contributions respectives à ces phénomènes d'extinction et de colonisation. Les effets de variables liées aux passages (météorologie, phénologie, etc.) sur la probabilité de détection des espèces peuvent également être testés.

La première analyse décrit la tendance générale des populations, c'est-à-dire quel que soit les familles paysagères et le statut de protection des sites. Seul

l'effet de l'année (en linéaire et en catégoriel) est testé sur la probabilité de colonisation et d'extinction. L'effet de l'année « en linéaire » représente une tendance régulière des probabilités de colonisation et/ou d'extinction au cours du temps (baisse ou augmentation entre l'année 1 et l'année 6). Un effet de l'année « en catégoriel » inclut des variations inter-annuelles indépendantes les unes des autres (augmentation entre l'année 1 et 2, puis baisse entre l'année 2 et 3 par exemple).

La seconde analyse décrit la tendance des occurrences des espèces en tenant compte de l'effet de trois variables : La famille paysagère, avec huit catégories (littoral, marais/fond de vallée, champs ouverts, bocage, mixte, forêt, escarpé/montueux et urbain), le statut de protection (site protégé ou non) et l'année (en linéaire et en catégoriel).

Le jeu de données a été analysé avec le logiciel Presence 2.12.17 (mode pluri-annuel/multi-season) en fixant la probabilité de détection des espèces avec la valeur estimée sur les données de 2015-2017. Pour chaque espèce la sélection des variables dans les modèles a été effectuée par une approche descendante en se basant sur la valeur de l'AIC des modèles (la significativité est fixée à 2 points d'AIC) (Burnham et Anderson 1998). Les effets simultanés des variables sont testés en effet additif. Le premier modèle est celui qui inclut l'ensemble des variables : 1) effet de la famille paysagère et du statut de protection sur l'occupation initiale, 2) effet de l'année (exprimée en linéaire ou en catégoriel), de la famille paysagère et du statut de protection sur la colonisation et 3) effet de l'année (en linéaire ou en catégoriel), de la famille paysagère et du statut de protection sur la probabilité d'extinction.

Le meilleur des deux modèles à huit variables (deux paramètres sur l'occupation initiale, trois sur la probabilité de colonisation et trois sur la probabilité d'extinction) incluant l'année en linéaire ou en catégoriel est conservé. L'étape suivante consiste à enlever des variables une par une de ce modèle. Huit modèles à sept variables sont ainsi testés, et l'on progresse ainsi en gardant à chaque fois le meilleur modèle, à six, cinq, quatre variables, jusqu'à ce que l'AIC ne diminue plus de plus de deux points.

Le détail des aires suivies et des sites aquatiques occupés/non occupés par espèce selon leur famille paysagère et leur statut de protection est donné en annexe 1.

RÉSULTATS

À l'exception du Sonneur à ventre jaune, espèce localisée dans une seule commune de l'Eure, toutes les espèces normandes ont été observées au cours du suivi (Tableau 2). En relation avec les connaissances du peuplement batrachologique de la région (Barrioz *et al.* 2015), les six espèces les plus souvent détectées sont des espèces considérées « communes à très communes » (Triton palmé, Grenouille verte (complexe L-E), Grenouille rousse, Crapaud commun/épineux, Triton alpestre, Salamandre tachetée) et les quatre espèces les moins observées sont « rares à très rares » (Pélodyte ponctué, Triton marbré, Crapaud calamite et Grenouille rieuse). Entre les deux ensembles se trouvent les espèces « assez communes à assez rares » (Rainette verte, Grenouille agile, Triton crêté, Triton ponctué et Alyte accoucheur).

Espèce	p* [IC 95%]	Occurrence (N = 1255)
<i>Alytes obstetricans</i>	0,40 [0,24-0,60]	0,13
<i>Epidalea calamita</i>	0,73 [0,48-0,90]	0,06
<i>Bufo</i> sp	0,78 [0,72-0,84]	0,37
<i>Rana dalmatina</i>	0,76 [0,69-0,82]	0,29
<i>Pelophylax ridibundus</i>	0,50 [0,28-0,76]	0,05
<i>Rana temporaria</i>	0,80 [0,73-0,86]	0,40
<i>Pelophylax lessonae-esculentus</i>	0,88 [0,84-0,91]	0,42
<i>Pelodytes punctatus</i>	0,89 [0,81-0,94]	0,08
<i>Hyla arborea</i>	0,62 [0,48-0,74]	0,24
<i>Salamandra salamandra</i>	0,90 [0,85-0,94]	0,32
<i>Ichthyosaura alpestris</i>	0,85 [0,77-0,91]	0,33
<i>Triturus cristatus</i>	0,79 [0,65-0,90]	0,15
<i>Triturus marmoratus</i>	0,63 [0,42-0,81]	0,07
<i>Lissotriton helveticus</i>	0,89 [0,85-0,92]	0,61
<i>Lissotriton vulgaris</i>	0,92 [0,75-0,98]	0,15

Tableau 2 - Probabilités de détection et d'occurrence des différentes espèces d'amphibiens dans les sites aquatiques suivis en Normandie entre 2015 et 2018 (p* = probabilité de détection estimée cumulée sur les trois passages et son intervalle de confiance à 95 %).

Table 2 - Probabilities of detection and occurrence of the amphibian species in aquatic sites monitored in Normandy between 2015 and 2018 (p* = estimated cumulative probability of detection over the three monitoring sessions and its 95% confidence interval).

A. Probabilités de détection des différentes espèces (avec 3 passages au cours de l'année)

La probabilité de détection cumulée la plus faible (< 0,5) est estimée pour l'Alyte accoucheur, avec 40 % de chance de rater l'espèce alors qu'elle est présente au cours des trois passages (tableau 2). La détection est relativement basse (< 0,7) pour la Grenouille rieuse, la Rainette verte et le Triton marbré. Pour les autres espèces, le pourcentage de chance de rater l'espèce alors qu'elle est présente après les trois passages est inférieure à 20 %, et même inférieure à 15 % pour la Grenouille verte (12 %), le Pélodyte ponctué et le Triton palmé (11 %), la Salamandre tachetée (10 %) et le Triton ponctué (8 %).

B. Probabilités d'occurrences des différentes espèces entre 2007 et 2018

Les probabilités d'occurrence des espèces évaluées sur la période de 2007 à 2018 varient de 0.05 pour la Grenouille rieuse à 0.61 pour le Triton palmé (Tableau 2). Sur les 15 taxons étudiés, neuf présentent une diminution de l'occurrence (l'Alyte accoucheur, le Crapaud commun/épineux, la Grenouille rousse, la Grenouille verte (L-E), la Salamandre tachetée, le Triton alpestre, le Triton crêté, le Triton palmé et le Triton ponctué), une stabilité (Le Crapaud calamite, la Grenouille rieuse et le Triton marbré), ou une augmentation (la Grenouille agile et le Pélodyte ponctué) (Fig. 2).

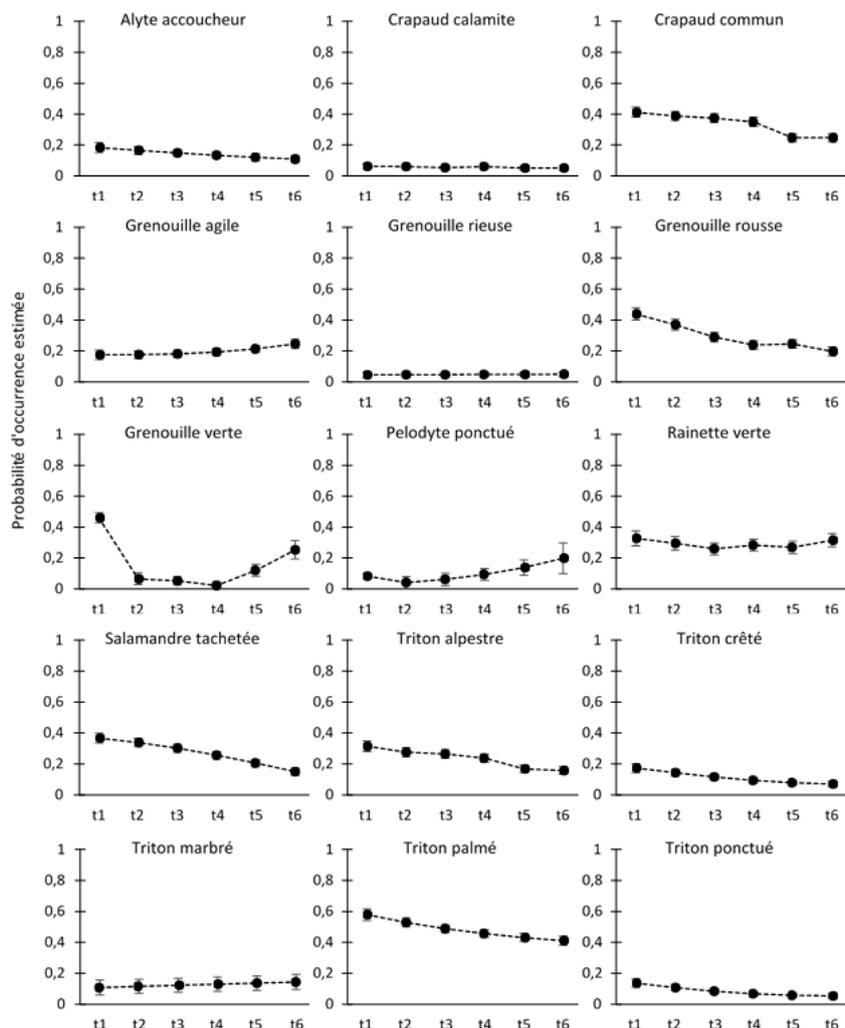


Figure 2 - Evolution de la probabilité d'occurrence des 15 espèces d'amphibiens observés dans 114 aires suivies (composées de 1255 sites aquatiques) avec le protocole POPAmphibien « Communauté » en Normandie entre 2007 et 2018 (t1=2007-2008, t2=2009-2010, t3=2011-2012, t4=2013-2014, t5=2015-2016, t6=2017-2018). Les barres verticales représentent les intervalles de confiance à 95%.

Figure 2 - Evolution of the probability of occurrence of the 15 amphibian species observed in 114 areas monitored (composed of 1255 aquatic sites) with the POPAmphibian 'Community' protocol in Normandy between 2007 and 2018 (t1=2007-2008, t2=2009-2010, t3=2011-2012, t4=2013-2014, t5=2015-2016, t6=2017-2018). The vertical bars are the 95% confidence intervals.

Pour chaque espèce, une analyse selon les familles paysagères et le statut de protection des sites aquatiques a été réalisée et nous présentons ici les résultats obtenus pour trois espèces aux tendances différentes, la Salamandre tachetée et la Grenouille rousse (qui enregistrent un fort déclin entre 2007 et 2018), et la Grenouille agile (dont l'occurrence augmente).

Pour la Salamandre tachetée (Fig. 3), le déclin est particulièrement fort puisque les probabilités d'occurrence sont divisées par deux, passant par

exemple dans les forêts non protégées d'une occurrence de 0,55 en 2007 à 0,20 en 2018. Dans les champs ouverts où les probabilités de présence sont bien plus faibles, le déclin est également prononcé (0,12 en 2007 à 0,05 en 2018). Concernant le statut de protection appliqué dans les aires suivies, la probabilité d'occurrence de la Salamandre tachetée est supérieure dans les sites aquatiques inclus dans des espaces protégés par rapport aux sites aquatiques non-protégés.

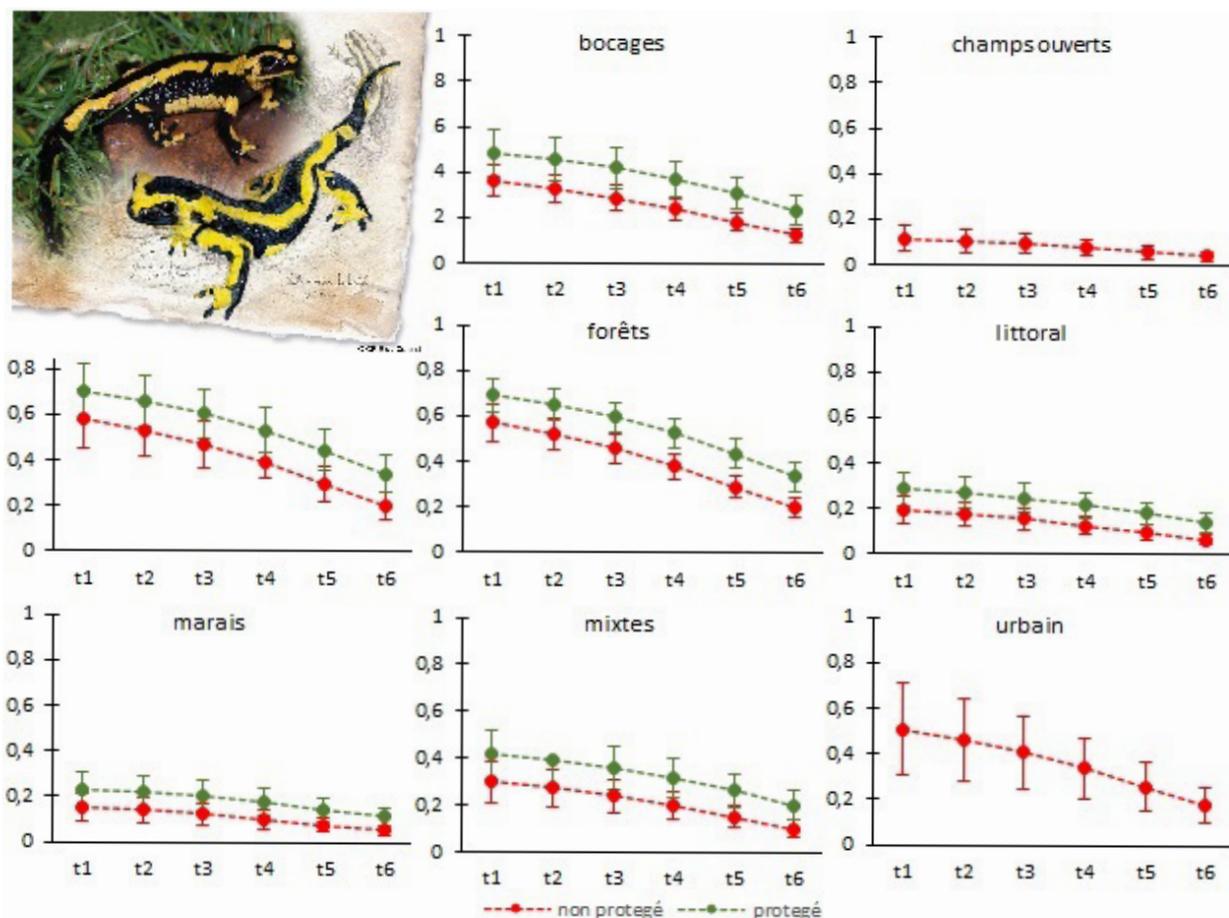


Figure 3 - Evolution de la probabilité d'occurrence de *Salamandra salamandra* en Normandie en fonction des familles paysagères et du statut de protection des aires suivies entre 2007 et 2018. En vert, les aires suivies sont soumises à un statut de protection ; en rouge, les aires suivies n'ont pas de statut de protection. Les barres verticales correspondent aux intervalles de confiance à 95 %.

Figure 3 - Evolution of the probability of occurrence of *Salamandra salamandra* in Normandy according to landscapes and protection status of monitored areas between 2007 and 2018. In green, the monitored areas are subject to a protection status; in red, the monitored areas have no protection status. The vertical bars are the 95% confidence intervals.

Pour la Grenouille rousse (Fig. 4), le déclin de l'espèce est observé sans effet apparent du statut

des aires suivies (protégées ou non). sans statut de protection.

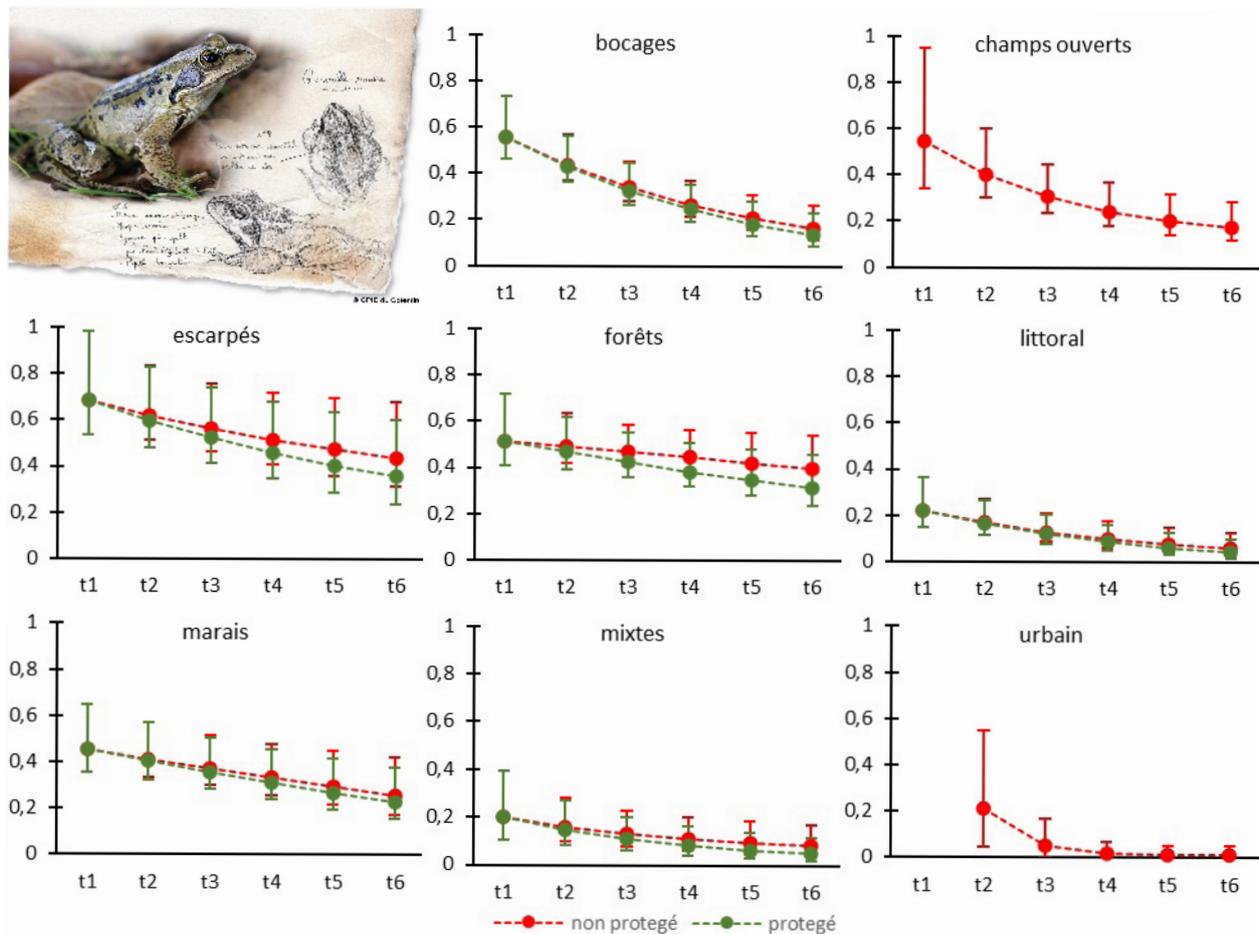


Figure 4 - Evolution de la probabilité d'occurrence de *Rana temporaria* en Normandie en fonction des familles paysagères et du statut de protection des sites aquatiques entre 2007 et 2018. En vert, les aires suivies sont soumises à un statut de protection ; en rouge, les aires suivies n'ont pas de statut de protection. Les barres verticales correspondent aux intervalles de confiance à 95 %.

Figure 4 - Evolution of the probability of occurrence of *Rana temporaria* in Normandy according to landscapes and the protection status of aquatic sites between 2007 and 2018. In green, the monitored areas are subject to a protection status; in red, the monitored areas have no protection status. The vertical bars are the 95% confidence intervals.

La progression de l'occurrence de la Grenouille agile (Fig. 5) est observée dans les secteurs de « champs ouverts » (seulement des sites aquatiques non protégés). Dans les autres types d'habitat, la probabilité d'occurrence est plutôt stable au cours de la période 2007-2018, et supérieure dans les sites soumis à un statut de protection. Dans ces mêmes familles paysagères (l'espèce n'est pas observée dans les habitats urbains), l'occurrence de la Grenouille agile est plutôt en augmentation dans les sites aquatiques sans statut de protection.

DISCUSSION

Il est maintenant acquis que les modèles d'occupation de sites sont des outils pertinents

et performants pour le suivi des amphibiens (e.g. Schmidt 2004), comme cela est requis par les politiques environnementales européennes et nationales. On peut citer par exemple leur utilisation pour l'évaluation des tendances des distributions de populations d'amphibiens d'Amérique du Nord (Corn *et al.* 2005, Adams *et al.* 2013). Pour les espèces européennes, des suivis temporels qui tiennent compte des probabilités de détection des espèces considérées ont été appliqués pour étudier des communautés d'amphibiens en milieu méditerranéen (Gomez-Rodriguez *et al.* 2010, Cayuela *et al.* 2012), ou suivre des espèces comme la Rainette verte (Pellet et Schmidt 2005) et la Rainette méridionale *Hyla meridionalis* (Crovetto *et al.* 2019), l'Alyte accoucheur, le Sonneur à ventre jaune, le

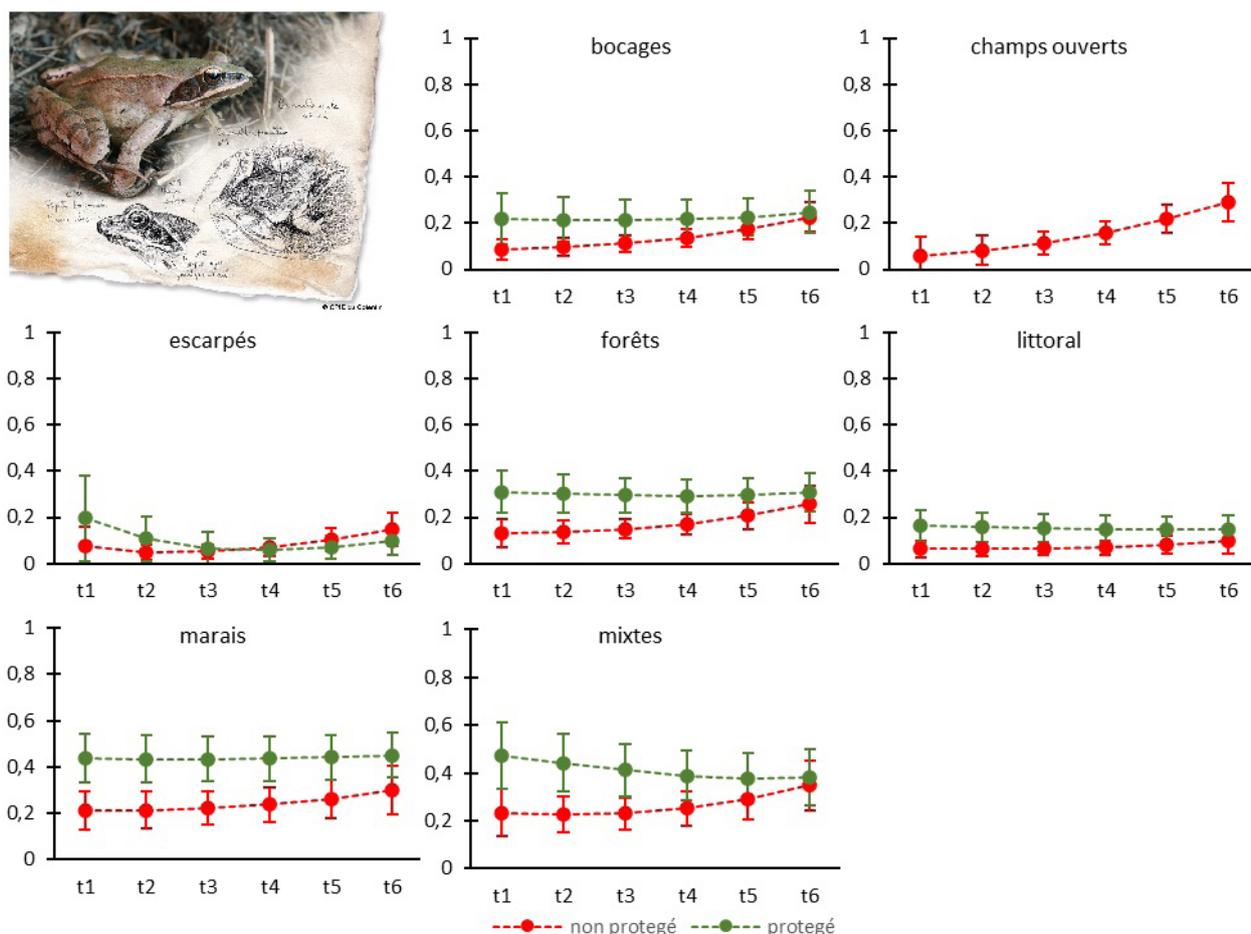


Figure 5 - Evolution de la probabilité d'occurrence de *Rana dalmatina* en Normandie en fonction des familles paysagères et du statut de protection des sites aquatiques entre 2007 et 2018. En vert, les aires suivies sont soumises à un statut de protection ; en rouge, les aires suivies n'ont pas de statut de protection. Les barres verticales correspondent aux intervalles de confiance à 95 %.

Figure 5 - Evolution of the probability of occurrence of *Rana dalmatina* in Normandy according to landscapes and the protection status of aquatic sites between 2007 and 2018. In green, the monitored areas are subject to a protection status; in red, the monitored areas have no protection status. The vertical bars are the 95% confidence intervals.

Crapaud calamite, les Grenouilles vertes du système L-E, le Triton crêté et le Triton alpestre (Tanadini et Schmidt 2011). La méthode est aussi adaptée à des espèces qui ne fréquentent pas le milieu aquatique, à partir du suivi de quadrats définis dans leur habitat terrestre, comme pour la Salamandre de lanza *Salamandra lanzai* (Ficetola *et al.* 2018) et la Salamandre noire *Salamandra atra* (Romano *et al.* 2018). La mise en œuvre du POPAmphibien, dont les résultats présentés ici concernent la Normandie, est donc le premier déploiement d'un protocole de suivi temporel des populations d'amphibiens de France métropolitaine basé sur ce type de méthode. Ce protocole est actuellement également testé et développé en Guyane française (Courtois *et al.* 2013).

A. Probabilités de détection des espèces

En supposant qu'une espèce soit présente dans un site aquatique, détecter un individu dépend d'un ensemble de paramètres liés à l'espèce elle-même (type d'activité, stade de développement), au site considéré (e.g. profondeur, végétalisation, etc.), aux conditions météorologiques au moment du suivi (température, vent, etc.). Un premier effort pour limiter cette variabilité est d'utiliser des méthodes et dans des conditions les plus standards possibles (e.g. Pollock *et al.* 2002, Heyer *et al.* 1994). Le programme POPAmphibien propose ainsi une liste limitée de méthodes de détection adaptées pour les différentes espèces d'amphibiens susceptibles de fréquenter les sites aquatiques de France métropolitaine. Mais évaluer la probabilité de

détection d'une espèce nécessite d'estimer ces facteurs de variabilité et la mise en œuvre d'un protocole basé sur le cadre général de « Robust design » (e.g. Pollock 1982) le permet : si au cours d'une durée donnée l'état d'occupation du site est stable (pas de colonisation ou d'abandon des sites), plusieurs passages sont réalisés, le nombre relatif de détections positives permet une estimation de la probabilité de détection de l'espèce considérée. Ce type de plan d'échantillonnage est ainsi appliqué pour les protocoles POPAmphibien « Spécifiques » où les passages successifs sont concentrés sur la période la plus probable de présence de l'espèce cible. Dans le cas du POPAmphibien « Communauté », l'application stricte d'un « Robust Design » aurait nécessité de multiplier les passages tout au long de la saison de reproduction d'une communauté, ce qui représente un effort de terrain trop important pour les partenaires et utilisateurs potentiels. En se limitant à trois dates de passage en relation avec la phénologie des différentes espèces, les probabilités de détection observées varient de 0,40 (Alyte accoucheur) à 0,89 (Pélodyte ponctué) pour les anoues et de 0,63 (Triton marbré) à 0,92 (Triton ponctué) pour les urodèles (tableau 2). Ces différences peuvent provenir de la biologie des espèces, des méthodes de détection (époussettes, observations nocturnes, écoutes des chants, etc.) et de leurs abondances relatives (Tanadini et Schmidt 2011). La Salamandre tachetée est bien détectée (0,90) du fait de la présence de ces larves dans des milieux faciles à prospecter à vue et à l'époussette (ornières, fossés, sources, petites mares) dès le premier passage et jusqu'au troisième. L'Alyte accoucheur (0,40) se reproduit plus tard et n'est détectable que lors du deuxième passage (point d'écoute avec un chant pouvant être discret). La Rainette (0,62) chante moins régulièrement et plus tardivement que le Pélodyte (0,89) et le Crapaud calamite (0,73) en Normandie, ce qui générerait une probabilité de détection plus faible. L'application du POPAmphibien « spécifique » sur les tritons dans la réserve naturelle nationale de la forêt de Cerisy relève des abondances maximales dans l'ensemble des 12 sites de reproduction de 356 Tritons palmés, 85 Tritons alpestres et 6 Tritons marbrés en 2020 (Barrioz 2020). La probabilité de détection du Triton marbré (0,63) est la plus faible chez les espèces de tritons suivies et pourrait s'expliquer par leur abondance relative plus faible. Le choix des trois dates de passage est donc particulièrement important pour l'application du POPAmphibien « Communauté », et elles doivent être définies dans chaque région afin d'optimiser la détection des différentes espèces de la communauté de l'aire

étudiée.

En comparant différentes méthodes de détection, Petitot *et al.* (2014) ont pu évaluer la probabilité de détection de huit espèces d'amphibiens en zone méditerranéenne. À titre indicatif, des probabilités de détection de 0,88 pour le Crapaud calamite, 0,98 pour le Pélodyte ponctué et 0,96 pour la Rainette méridionale sont estimées au sud-ouest de l'Espagne (Gomez-Rodriguez *et al.* 2010), et de 0,44 pour le Crapaud calamite et de 0,72 pour la Rainette verte en Suisse (Pellet et Schmidt 2005).

B. Evolution de l'occurrence des populations d'amphibiens de Normandie

Les tendances des populations des amphibiens à large échelle sont déterminées conjointement par de multiples facteurs (e.g. Grant *et al.* 2020), et en Europe la présence d'espèces exotiques, les changements climatiques et la disponibilité des habitats favorables apparaissent comme des pressions majeures (Falaschi *et al.* 2019).

La Normandie n'accueille pas d'espèces d'amphibiens introduits ailleurs en France continentale comme la Grenouille taureau (*Lithobates catesbeianus*) ou le Xénope lisse (*Xenopus laevis*), connues pour impacter au moins à court terme les communautés d'amphibiens autochtones (Ouellet *et al.*, 2012 ; Ficetola *et al.*, 2006 ; Fouquet *et al.*, 2006 ; Lillo *et al.*, 2010). La Grenouille rieuse est la seule espèce allochtone rencontrée en Normandie (Barrioz *et al.* 2015). Sa tendance apparaît stable de 2007 à 2018, et son impact potentiel sur la communauté autochtone n'est pas renseigné. Plusieurs espèces d'écrevisses allochtones sont présentes en Normandie et seraient en pleine expansion dont l'Écrevisse de Louisiane *Procambarus clarkii* (Collas *et al.* 2015). L'impact de cette espèce est bien connu (altération des habitats, prédation, vecteur de pathogènes, etc. e.g. Kats et Ferrer 2003, Cruz et Rebelo 2005 ; Gallardo *et al.* 2016, Vilà *et al.* 2010), mais pas évalué en Normandie. Enfin, l'introduction de poissons est une pression démontrée sur les populations d'amphibiens (e.g. Knapp *et al.* 2000 ; Pope, 2008 ; Denoël et Winandy, 2015) mais non évalué dans la région considérée.

La modification des paysages (changements de pratiques agricoles, urbanisation) et la variation des conditions météorologiques régionales, susceptibles d'impacter la communauté d'amphibiens de la Normandie, sont par contre bien renseignées pour la Normandie et ces effets sont discutés ci-dessous.

1. Modification des paysages agricoles en Normandie et à l'échelle du domaine atlantique

La diversité et l'abondance batrachologique sont favorisées par la variété d'unités paysagères et leurs surfaces dans les paysages agricoles (densité de prairies, de mares et de haies), comme cela été montré dans l'Ouest (Boissinot 2009, Boissinot *et al.* 2015) et dans l'est de la France (Joly *et al.* 2001). L'intensification agricole et l'artificialisation (tissus urbain, zones industrielles et commerciales, réseaux de transport, etc.) sont responsables de la dégradation et de la disparition des habitats favorables aux amphibiens. Sur les 42 départements de la zone atlantique (hors Île-de-France), 35 ont connu une régression des prairies permanentes, notamment du fait du développement des cultures (baisse du cheptel laitier et développement du maïs fourrage entre 2005 et 2015, Agreste 2016). Les cinq départements normands sont particulièrement touchés par ces évolutions avec -16 % dans le Calvados, -19 % dans l'Orne, -20 % dans la Manche, -21 % en Seine-Maritime et -21 % dans l'Eure, ce qui correspond par exemple à une perte de 46 001 ha de prairies permanentes dans le département de la Manche. La disparition des prairies entraîne généralement la perte des mares et autres micro-zones humides (sources, fossés...) mais aussi la raréfaction des haies (afin de limiter l'ombrage porté sur les cultures et optimiser l'usage des machines (Joly *et al.* 2001, Boissinot *et al.* 2015). À titre d'exemple, et pour illustrer l'ampleur du phénomène, la Basse-Normandie (secteur le plus bocager de France) a perdu 9000 km de haies (soit près de 6 % du réseau) entre 2006 et 2010 (DREAL de Normandie 2017). Ce remplacement des prairies par des champs de cultures le plus souvent intensives induit aussi une augmentation des pollutions aquatiques et terrestres particulièrement néfastes pour les amphibiens (Mandrillon et Saglio 2005, Mann *et al.* 2009, Fryday *et al.* 2012) et peut-être avec une ampleur sous-estimée (Hayes *et al.* 2006, Brühl *et al.* 2013). Au cours de la même période, l'artificialisation des paysages est également importante dans la zone atlantique (Agreste 2016), et particulièrement en Normandie, avec une hausse des surfaces artificialisées de + 29 % dans l'Orne, + 21 % dans le Calvados, + 24 % dans la Manche, + 7 % en Seine-Maritime et + 8,5 % dans l'Eure. On peut considérer que ces pertes d'habitats participent aux tendances négatives observées de 2007 à 2018 chez les neuf espèces suivies en Normandie (Fig. 2), et particulièrement pour la Salamandre tachetée et la

Grenouille rousse qui utilisent les éléments boisés (boisements, haies, litière), mais aussi les prairies humides pour la reproduction, notamment dans le bocage (Barrioz *et al.* 2015).

Le Pélodyte ponctué présente une répartition limitée à la frange littorale (Barrioz *et al.* 2015), comme en Bretagne (Le Garff *et al.* 2014). Ces espaces sont préservés des atteintes précédentes car situés presque exclusivement au sein d'espaces protégés littoraux. Son statut actuel bénéficie très probablement des mesures de conservation, notamment sur les terrains du Conservatoire du Littoral principalement de la Manche. Le Crapaud calamite est également surtout réparti en zone littorale, et la stabilité de ses populations pourraient s'expliquer par l'effet des mesures de protection.

La Grenouille agile est en limite de répartition nord en Normandie (Barrioz *et al.* 2015) et sa répartition locale montre une progression vers le nord où elle colonise quasiment tous les types de paysages, y compris les secteurs de champs ouverts à la faveur des petites vallées plus ou moins boisées (Barrioz *et al.* 2015). La Grenouille agile illustre l'importance de la prise en compte des facteurs locaux (e.g. présence de micro-habitats relictuels favorables) dans l'interprétation de tendances régionales.

2. Variation météorologique et changements climatiques

Les tendances des populations d'amphibiens évaluées par le programme POPAmphibien sont basées sur la fréquentation des sites aquatiques. Les facteurs qui influencent la disponibilité de ces sites sont donc susceptibles d'impacter les tendances observées. Les variations interannuelles de la météorologie, qui peuvent correspondre à un changement climatique, peuvent directement influencer la dynamique des populations d'amphibiens via la disponibilité des sites de reproduction et l'activité en milieux terrestre (Carey et Alexander 2003, Collins et Storfer 2003, Corn *et al.* 2005). Plus globalement, de nombreuses espèces européennes pourraient perdre leur environnement climatique adéquat d'ici 2050 du fait des scénarii de changement climatique (Araújo *et al.* 2006, Araújo *et al.* 2011, Parmesan *et al.* 1999). La période des suivis (2007-2018) a été marquée en France, notamment dans le domaine atlantique et en Normandie, par sept années où l'écart à la normale fut supérieur aux températures moyennes enregistrées depuis plus d'un siècle, et avec quatre années records depuis 1900 : 2011, 2014, 2015 et 2017. À l'exception de 2014, un déficit de pluviosité responsable d'une

sécheresse importante est également observé au cours de ces années. Les sites aquatiques tels que les dépressions dans les prairies, les ornières forestières ou bocagères, les fossés, etc. ont été très impactés (volume et durée d'inondation), alors qu'ils sont typiquement utilisés pour la reproduction par la Grenouille rousse et la Salamandre tachetée (en déclin).

Des sites aquatiques fréquentés par le Pélodyte ponctué ont également été indisponibles pour la reproduction, mais cette perte a pu être contrebalancée par le surcreusement des dépressions dunaires dans les espaces protégés.

Le réchauffement climatique pourrait favoriser la colonisation de certaines espèces en Normandie. La Grenouille agile est rare sinon absente du Nord-Pas-de-Calais à la Lorraine, où elle semble limitée par la fraîcheur des températures lors de sa période de reproduction (Lescure et de Massary 2013). En Normandie, elle se raréfie du sud-est vers le nord-ouest, du climat océanique dégradé au climat océanique franc.

CONCLUSION

La mise en œuvre d'un protocole standard donnant accès aux tendances des populations d'amphibiens est une demande qui a mobilisé les partenaires du programme POPAmphibien (Poulain *et al.* 2014, Astruc *et al.* 2019). La technicité de ce protocole fait qu'il s'adresse plutôt à des professionnels ou des bénévoles experts. Des protocoles plus « grands publics » sont en développement par la SHF. Cette première analyse est basée sur les données recueillies en Normandie, suite à l'étude de faisabilité qui y avait été conduite et la quantité d'aires suivies sur ce territoire. Les résultats obtenus montrent que la majorité des espèces d'amphibiens a décliné au cours des dix dernières années. La répartition spatiale des aires suivies (paysages différents) et/ou leur statut de protection permet de tester différentes hypothèses sur les causes des tendances observées. Le déploiement du programme à l'échelle nationale amènera des retours d'expériences utiles pour la consolidation des détails du protocole et des comparaisons inter-régionales. La validation statistique de l'effet des pressions observées et des éventuelles pratiques de gestion considérées comme favorables aux amphibiens sera permise grâce à l'augmentation attendue de la quantité d'aires suivies dans les différentes catégories (types de paysage, statut de protection), et des analyses plus fines incluant des

variables paysagères locales mais aussi climatiques pourront être entreprises par la suite.

Remerciements :

BARTIER Marie, CPIE Vallée de Somme (80) pour l'OBHN (27 & 76) - BERNEDE Sébastien, Service Environnement Commune Ouistreham (14) - BINET Cécile, PNR des Marais du Cotentin et du Bessin (50) - BION Rodolphe, SYMEL (50) - BOUILLON Emmanuelle, PNR des Marais du Cotentin et du Bessin (50) - BRECIEN Benjamin, ONCFS (50) - BRUNET Laurent, BE Hydrobio - CANNY Aurélien, Maison de l'Estuaire de la Seine/RNF (27) - CHARPENTIER Jean-Loup, CPIE Terres de l'Eure (27) - CHEREAU Loïc, CEN Normandie Ouest (14) - DAVIAU Hervé, ONF 61 - DEGUINES Antoine, CPIE des Collines normandes (61) - DELABARRE Jérôme, Maison de l'Estuaire de la Seine/RNF (27) - DEMAREST Thierry, GONm/RNF (50) - DELARUE Eric, LPO HN (27) - DOMALAIN Jules (76) - DUFAY Lucie, CEN Normandie Ouest (50) - FILLLOL Nicolas, PNR des Marais du Cotentin et du Bessin (50) - FOLLET Audrey, Département de l'Eure (27) - FRODELLO Anne-Laure, LPO HN (27) - GABET Ludivine, SYMEL (50) - GIRARD Laurie, CPIE Vallée de Somme (80) pour l'OBHN (27 & 76) - GLERE Guillaume, Rouen Métropole (76) - GODEFROY Maïté, CPIE Vallée de Somme (80) - HANNOK Antony, SYMEL (50) - HARIVEL Roald, CPIE des Collines normandes (61) - HESNARD Olivier, CPIE des Collines normandes (61) - HOUILLER Sébastien, SYMEL (50) - JEGAT Renaud, Lycée Agricole de Sées (61) - JEGOUREL Jean-Yves, CPIE Vallée de l'Orne (14) - LAUNAY Johann, CPIE des Collines normandes (61) - LECAPLAIN Benoît, PNR des Marais du Cotentin et du Bessin (50) - LEMIERE Stéphane, Département de Seine-Maritime (76) - MACE Franck, Département de l'Eure (27) - MARCHALOT-LEMESLE Aurélie, PNR des Boucles de la Seine Normande (27) - MOUCHEL Yann, SYMEL (50) - NIMAL François, CEN Normandie Ouest (50) - POTEL Benjamin, CPIE Vallée de l'Orne (14) - RAIMBOURG Isabelle, Lycée Agricole Edouard de Chambray à Gouville (27) - RENAULT Kevin, Rouen Métropole (76) - SCHMITT Emmanuel, PNR des Marais du Cotentin et du Bessin (50) - SIMON Nathalie, CPIE du Cotentin (50) - SKRZYNIARZ Mégane, CPIE des Collines normandes (61) - STAUTH Séverine, CPIE du Cotentin/RNF (50) - TAISNE Julien, CPIE Vallée de Somme (80) pour l'OBHN (27 & 76) - THIBAUT Marie, CPIE du Cotentin (50) - TRAN VAN LOC Aurélie, PNR du Perche - TRAVERS Marie-Léa, GONm (50), VOELTZEL Vincent, CPIE Vallée de l'Orne (14), ZUCCHET-LE BELLER Magali, CPIE Vallée de l'Orne (14). Un grand merci à Mathieu BERRONEAU, Jean-Pierre VACHER, Mickaël BARRIOZ, et Céline LECOQ pour les photos et dessins des figures 3, 4 et 5. Nos remerciements également pour le travail très constructifs des rapporteurs de cet article.

Programme financé par l'Agence de l'Eau Seine Normandie, la Région Normandie et l'Europe (FEADER).

BIBLIOGRAPHIE

Adams M. J., Miller D.A.W., Muths E., Corn P.S., Grant E.H.C., Bailey L.L., ... & Walls, S.C. 2013 - Trends in amphibian occupancy in the United States. *PLoS One*, 8 : e64347(2013).

Agreste, Service de la statistique et de la prospective du Ministère de l'agriculture et de l'alimentation 2016 - Évolution des surfaces en herbe depuis 1990. In <http://www.web-agri.fr/actualite-agricole/economie-social/article/evolution-des-surfaces-en-herbe-depuis-1990-1142-119817.html>

Anonyme 1996 - Les paysages et les milieux naturels de Haute-Normandie, DIREN-DRAF de Haute-Normandie. Carte publiée en ligne, consultée en 2005.

Astruc G., Besnard A. & Miaud C. 2019 - Etat des lieux du déploiement des protocoles POPAmphibiens et premiers résultats. Comm Congrès SHF Moulis, 2019.

- Araújo M.B., Thuiller R. G. & Pearson W. 2006 - Climate warming and decline of amphibians and reptiles in Europe. *J. Biogeogr.*, 33: 1677-1688.
- Araújo M.B., Alagador D., Cabeta M., Nogues-Bravo D. & Thuiller W. 2011 - Climate change threatens European conservation areas. *Ecol. Lett.*, 14(5): 484-492.
- Barrioz M. 2012 - Présentation d'un protocole de suivi des populations d'Amphibiens élaboré par la Société Herpétologique de France et le Muséum national d'Histoire naturelle et stratégie d'échantillonnage à l'échelle régionale. Comm Congrès SHF Velaine-en-Haye, 2012.
- Barrioz M. (coord.) 2014 - Listes rouges des Amphibiens et des Reptiles de Normandie. Régions Basse-Normandie et Haute-Normandie. URCPiE de Basse-Normandie / OBHEN. Commanditaires : OBHN, DREAL BN et Agence de l'Eau Seine-Normandie. 60 p.
- Barrioz M. 2020 - Suivis 2010-2020 des Amphibiens de la Réserve Naturelle Nationale de la forêt de Cerisy (14 et 50). Rapport technique du CPIE du Cotentin pour l'ONF. 24 p.
- Barrioz M., Cochard P.-O. & Voeltzel V. 2015 - Amphibiens & Reptiles de Normandie. OBHEN, URCPiE de Normandie. 288 p.
- Barrioz M. & Miaud C. (coord.) 2016 - Protocoles de suivi des populations d'amphibiens de France, POPAmphibien. Société Herpétologique de France. 14 p. In <http://lashf.org/project/popamphibien/>
- Blaustein A. R., & Wake D. B. 1990 - Declining amphibian populations: a global phenomenon? *Trends Ecol. Evo.*, 5:203-204.
- Boissinot A. 2009 - Influence de la structure du biotope de reproduction et de l'agencement du paysage, sur les peuplements d'amphibiens d'une région bocagère de l'ouest de la France», Diplôme « Sciences et Vie de la Terre » de l'École Pratique des Hautes Etudes (EPHE). Laboratoire de Biogéographie et Ecologie des Vertébrés (CNRS/CEFE/EPHE UMR 5175 - Montpellier), 249 p.
- Boissinot A., Grillet P., Besnard A. & Lourdaïs O. 2015 - Small woods positively influence the occurrence and abundance of the common frog (*Rana temporaria*) in traditional farming landscape. *Amphib-reptil.*, 36(4):417-424.
- Brühl C.A., Schmidt T., Pieper S. & Alscher A. 2013 - Terrestrial pesticide exposure of amphibians: An underestimated cause of global decline? *Sci. Rep.*, 3 : 1135.
- Brunet P. avec la collaboration de Girardin, P. 2001 - Inventaire régional des paysages de Basse-Normandie, Conseil Régional de Basse-Normandie et Direction Régionale de l'Environnement.
- Burnham K. P., & Anderson D. R. 1998 - Practical use of the information-theoretic approach. In Model selection and inference (pp. 75-117). *Springer*, New York, NY.
- Carey C., & Alexander M. A. 2003 - Climate change and amphibian declines: is there a link? *Divers. Distrib.*, 9(2): 111-121.
- Cayuela H., Besnard B., Bechet A., Devictor V. & Olivier A. 2012 - Reproductive dynamics of three amphibian species in Mediterranean wetlands: the role of local precipitation and hydrological regimes. *Freshw. Biol.* 57(12): 2629-2640.
- Cayuela H., Besnard A., Bonnaire E., Perret H., Rivalen J., Miaud C., P. Joly 2014 - To breed or not to breed: past reproductive status and environmental factors drive current breeding decisions in a long-lived amphibian. *Oecologia* 176: 107-116.
- Cayuela H., Olgun K., Angelini C., Üzüm N., Peyronel O., Miaud C., Avci A., Lemaitre J.-F., & Schmidt B. R. 2019 - Slow life-history strategies are associated with negligible actuarial senescence in western Palaearctic salamanders. *Proc. Royal Soc. B.*, 286: 20191498.
- Collas M., Burgun V., Grandjean F., Poulet N. & Pénil C. 2015 - La situation des écrevisses en France - Résultats de l'enquête nationale 2014, ONEMA, 32 p.
- Collins J. P., & Storfer A. 2003 - Global amphibian declines: sorting the hypotheses. *Divers. Distrib.*, 9(2): 89-98.
- Corn P.S. 2000 - Amphibian declines: review of some current hypotheses. In *Ecotoxicology of amphibians and reptiles*. Edited by D.W. Sparling, C.A. Bishop, and G. Linder. Society of Environmental Toxicology and Chemistry, Pensacola, Fla., 663-696.
- Corn P. S., Muths E., Adams M. J., Dodd C. K. 2005 - The United States Geological Survey's Amphibian Research and Monitoring Initiative. *Alytes* 22: 65-71.
- Courtois E.A., Devillechabrolle J., Dewynter M., Pineau K., Gaucher P., Chave J. 2013 - Monitoring strategy for eight amphibian species in French Guiana, South America. *PLoS ONE* 8(6): e67486.
- Crovetto F., Salvidio S., & Costa A. 2019 - Estimating abundance of the stripeless tree-frog *Hyla meridionalis* by means of replicated call counts. *Acta Herpetol.*, 14(2), 147-151.
- Cruz M. J. & Rebelo R. 2005 - Vulnerability of Southwest Iberian amphibians to an introduced crayfish, *Procambarus clarkii*. *Amphib-reptil.*, 26: 293-303.
- Cushman S. A. 2006 - Effects of habitat loss and fragmentation on amphibians: a review and prospectus. *Conserv. Biol.*, 128(2): 231-240.
- Dejean T. Miaud C. & Ouellet M. 2007 - Proposition d'un protocole d'hygiène pour réduire les risques de dissémination d'agents infectieux et parasitaires chez les amphibiens lors d'intervention sur le terrain. *Bull. Soc. herpétol. Fr.*, 122 : 40-48.
- Denoël M. 2012 - Newt decline in Western Europe: highlights from relative distribution changes within guilds. *Biodivers. Conserv.*, 21(11): 2887-2898.
- Denoël M. & Winandy L., 2015 - The importance of phenotypic diversity in conservation: Resilience of palmate newt morphotypes after fish removal in Larzac ponds (France). *Biol. Conserv.*, 192: 402-408.
- DREAL de Normandie 2017 - Évolution du maillage bocager en Normandie. In <http://www.normandie.developpement-durable.gouv.fr/le-bocage-un-paysage->

[en-deliqescence-a-re-a1437.html](#)

Falaschi M., Maenti R., Thuiller W. & Ficetola G.F. 2019 - Continental-scale determinants of population trends in European amphibians and reptiles. *Glob. Chang. Biol.*, 25(10): 3504-3515.

Ficetola G. F., Coïc C., Detaint M., Berroneau M., Lorvelec O., & Miaud, C. 2006 - Pattern of distribution of the American bullfrog *Rana catesbeiana* in Europe. *Biol. Invasions*, 9(7): 767-772.

Ficetola G. F., Lunghi E., Canedoli C., Padoa-Schioppa E., Pennati R., & Manenti R. 2018 - Differences between microhabitat and broad-scale patterns of niche evolution in terrestrial salamanders. *Sci. Rep.*, 8(1): 1-12.

Fiske I., Chandler R. 2011 - « unmarked »: An {R} Package for Fitting Hierarchical Models of Wildlife Occurrence and Abundance. » *J. Stat. Softw.*, 43(10): 123. <http://www.jstatsoft.org/v43/i10/>.

Fouquet A., & Measey G. J. 2006 - Plotting the course of an African clawed frog invasion in Western France. *Anim. Biol.*, 56(1): 95-102.

Frétey T., E. Cam B. Le Garff & J.-Y. Monnat 2004 - Adult survival and temporary emigration in the common toad. *Can. J. Zool.*, 82(6): 859-872.

Fryday S. & Thompson H. 2012 - Toxicity of pesticides to aquatic and terrestrial life stages of amphibians and occurrence, habitat use and exposure of amphibian species in agricultural environments. EFSA Supporting Publications: EN-343 pp. 348. In : <http://www.efsa.europa.eu/en/supporting/pub/343e.htm>

Gallardo B., Clavero M., Sánchez M. I., & Vilà M. 2016 - Global ecological impacts of invasive species in aquatic ecosystems. *Glob. Chang. Biol.*, 22(1): 151-163.

Gautier C., Follea B., Specht H., Terpinian S. & Parret A. 2011 - Atlas des paysages de la Haute-Normandie, Conseil Régional de Haute-Normandie et Direction Régionale de l'Environnement.

Geffroy L. 2018 - Où sont passés les oiseaux des champs ? *CNRS-Le Journal*, 292: 23-25.

Gómez-Rodríguez C., Díaz-Paniagua C., Bustamante J., Porthault A., & Florencio, M. 2010 - Inter-annual variability in amphibian assemblages: implications for diversity assessment and conservation. *Aquat. Conserv.*, 20(6): 668-677.

Grant E. H. C., Miller D. A., & Muths E. 2020 - A synthesis of evidence of drivers of amphibian declines. *Herpetologica*, 76(2): 101-107.

Guérin S., Picard D., Choquet R., & Besnard A. 2017 - Advances in methods for estimating stopover duration for migratory species using capture-recapture data. *Ecol. Appl.*, 27(5): 1594-1604.

Hayes, T. B. (coord.). 2006 - Pesticide mixtures, endocrine disruption, and amphibian declines: Are we underestimating the impact? *Environ. Health Persp.* 114: 40-50.

Heyer W. R., Donnelly M. A., McDiarmid R. W., Hayek L. A. C., & Foster M. S. (eds.) 1994 - Measuring and Monitoring Biological Diversity: Standard Methods for Amphibians. Smithsonian Institution :84-92.

Houlahan J. E., Findlay, C. S., Schmidt, B. R., Meyer, A. H., & Kuzmin, S. L. 2000 - Quantitative evidence for global amphibian population declines. *Nature*, 404(6779): 752-755.

Jiguet F., Devictor V., Jullirad R. & Couvert D. 2012 - French citizens monitoring ordinary birds provide tools for conservation and ecological sciences. *Acta Oecol.*, 44:58-66.

Joly P., Miaud C., Lehmann A. & Grolet O. 2001 - Habitat matrix effect on pond occupancy in newts. *Conserv. Biol.*, 15(1): 239-248.

Kats L. B., & Ferrer R. P. 2003 - Alien predators and amphibian declines: review of two decades of science and the transition to conservation. *Divers. Distrib.*, 9(2): 99-110.

Kéry M., & Schmidt B. 2008 - Imperfect detection and its consequences for monitoring for conservation. *Community Ecol.*, 9(2): 207-216.

Knapp R. A & Matthews K. R. 2000 - Non-native fish introductions and the decline of the mountain yellow-legged frog from within protected areas. *Conserv. Biol.*, 14(2): 428-438.

Le Garff B. (coord.) 2014 - Atlas des Amphibiens et des Reptiles de Bretagne et de Loire-Atlantique. Penn ar Bed 216/2018. 200 p.

Lescure J. & de Massary J.C. 2013 - Atlas des amphibiens et reptiles de France. Collection Inventaires & biodiversité, Biotope Editions, Publications scientifiques du Muséum. 272 p.

Lillo F., Faraone F. P., & Lo Valvo M. 2010 - Can the introduction of *Xenopus laevis* affect native amphibian populations? Reduction of reproductive occurrence in presence of the invasive species. *Biol. Invasions* doi:10.1007/s10530-010-9911-8.

MacKenzie D. I., Nichols J. D., Lachman G. B., Droege S., Andrew Royle J., & Langtimm C. A. 2002 - Estimating site occupancy rates when detection probabilities are less than one. *Ecology*, 83(8): 2248-2255.

MacKenzie D. I., Nichols J. D., Hines J. E., Knutson M. G., & Franklin A. B. 2003 - Estimating site occupancy, colonization, and local extinction when a species is detected imperfectly. *Ecology*, 84(8): 2200-2207.

MacKenzie D. I., Nichols J. D., Royle J. A., Pollock K. H., Bailey L. A., & Hines J. E. 2006 - Occupancy modeling and estimation. Elsevier. San Diego, California, USA.

Mandrillon A.-L. & Saglio P. 2005 - Une revue des effets des pesticides sur la morphologie, le comportement et les traits d'histoire de vie des amphibiens, *Bull. Soc. Herp.* 116: 5-29.

Mann R., Hyne R., Choung C. & Wilson S. 2009 - Amphibians

- and agricultural chemicals: review of the risks in a complex environment. *Environ. Pollut.* 157: 2903-2927.
- Mazerolle M. J., Bailey L. L., Kendall W. L., Royle J. A., Converse S. J., & Nichols J. D. 2007 - Making great leaps forward: accounting for detectability in herpetological field studies. *J. Herpetol.*, 41(4): 672-689.
- McCaffery R. M., & Maxell B. A. 2010 - Decreased winter severity increases viability of a montane frog population. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 107(19): 8644-8649.
- Meek R. 2021 - Population trends of four species of amphibians in western France; results from a 15 year-time series derived from road mortality counts. *Acta Oecol.*, 110, 103713.
- Miaud C. 2013 - Un champignon menace les amphibiens. Qu'avons-nous appris de la Chytridiomycose ? *Courr. nat.*, 277: 30-36.
- Miaud C. 2014 - Protocole d'hygiène pour le contrôle des maladies des amphibiens dans la nature à destination des opérateurs de terrain. Agence de l'Eau Rhône-Méditerranée-Corse, Université de Savoie et Ecole Pratique des Hautes Etudes (Eds). 7 p.
- Muths E., Chambert T., Schmidt B. R., Miller D. A. W., Hossack B. R., Joly P., ... & Grant E. C. 2017 - Heterogeneous responses of temperate-zone amphibian populations to climate change complicates conservation planning. *Sci. Rep.*, 7(1): 1-10.
- Ouellet M, Dejean T, Galois P. 2012 - Occurrence of the amphibian chytrid fungus *Batrachochytrium dendrobatidis* in introduced and native species from two regions of France. *Amphib-reptil.*, 33:415-422.
- Parmesan C., Ryrholm N., Stefanescu C., Hill J. K., Thomas C. D., Descimon H., ... & Warren, M. 1999 - Poleward shifts in geographical ranges of butterfly species associated with regional warming. *Nature*, 399(6736): 579-583.
- Pellet J., & Schmidt B. R. 2005 - Monitoring distributions using call surveys: estimating site occupancy, detection probabilities and inferring absence. *Biol. Cons.*, 123(1): 27-35.
- Perret N., Pradel R., Miaud C., Grolet O. & Joly P. 2003 - Transience, dispersal and survival rates in newt patchy populations. *J. Anim. Ecol.*, 72: 567-575.
- Petitot M., Manceau N., Geniez P., & Besnard A. 2014 - Optimizing occupancy surveys by maximizing detection probability: application to amphibian monitoring in the Mediterranean region. *Ecol. Evol.*, 4(18): 3538-3549.
- Pollock K. H. 1982 - A capture-recapture design robust to unequal probability of capture. *J. Wildl.*, 46(3): 752-757.
- Pollock K. H., Nichols J. D., Simons T. R., Farnsworth G. L., Bailey L. L., & Sauer J. R. 2002 - Large scale wildlife monitoring studies: statistical methods for design and analysis. *Environmetrics*, 13(2): 105-119.
- Pope K. L. 2008 - Assessing Changes in Amphibian Population Dynamics Following Experimental Manipulations of Introduced Fish. *Conserv. Biol.*, 22(6): 1572-1581.
- Poulain M., Barrioz M., Baudran C., Berroneau M., Gourmand A.-L., Mailet G. & Miaud C. 2014 - Quelles sont les tendances des populations d'amphibiens de France ? Un état des lieux du déploiement des protocoles POPAmphibiens. Comm Congrès SHF Caen, 2014.
- R Development Core Team 2011 - R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org/>
- Romano A., Costa A., Salvidio S., Menegon M., Garollo E., de Fatis K. T., ... & Pedrini P. 2018 - Forest management and conservation of an elusive amphibian in the Alps: Habitat selection by the Golden Alpine Salamander reveals the importance of fine woody debris. *For. Ecol. Manag.*, 424: 338-344.
- Scheele B. C., Pasmans F., Skerratt L. F., Berger L., Martel A. N., Beukema W., ... & Canessa S. 2019 - Amphibian fungal panzootic causes catastrophic and ongoing loss of biodiversity. *Science*, 363(6434): 1459-1463.
- Schmidt B. 2004 - Declining amphibian populations: the pitfalls of count data in the study of diversity, distribution, dynamics and demography. *Herpetol.*, 14: 167-174.
- Tanadini L. G., & Schmidt B. R. 2011 - Population size influences amphibian detection probability: implications for biodiversity monitoring programs. *Plos one*, 6(12), e28244.
- UICN France, MNHN & SHF 2015 - La Liste rouge des espèces menacées en France-Chapitre Reptiles et Amphibiens de France métropolitaine.
- UICN France, MNHN & SHF 2009 - La Liste rouge des espèces menacées en France - Chapitre Reptiles et Amphibiens de France métropolitaine. Paris, France.
- Vilà M., Basnou C., Pyšek P., Josefsson M., Genovesi P., Gollasch S., ... & DAISIE partners. 2010 - How well do we understand the impacts of alien species on ecosystem services? A pan-European, cross-taxa assessment. *Front. Ecol. Environ.*, 8(3): 135-144.

Un cas de malformation mandibulaire chez la Grenouille rieuse *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771) (Anura, Ranidae) dans la commune de Paris, France

A case of brachygnathia, mandibular hypoplasia, in the Marsh Frog *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771) (Anura, Ranidae) in the city of Paris, France

Josep F. BISBAL-CHINESTA^(*1,2,3) et Elena BERDÚN⁽³⁾

⁽¹⁾ Institut Català de Paleoeologia Humana i Evolució Social (IPHES). Edifici W3, Zona Educacional 4. Campus Sescelades, Universitat Rovira i Virgili. 43007 Tarragona, Espagne.

⁽²⁾ Departament d'Història i Història de l'Art, Universitat Rovira i Virgili, Avinguda de Catalunya 35. 43002 Tarragona, Espagne.

⁽³⁾ Associació Herpetològica Timon (AHT). C/ València 32. 46195 Llobai. València, Espagne.

Corresponding author : Josep F. BISBAL-CHINESTA - jbisbal@iphes.cat

Abstract – A case of brachygnathia, mandibular hypoplasia, in the Marsh Frog *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771) (Anura, Ranidae) in the city of Paris, France. A post-metamorphic specimen of *Pelophylax ridibundus* with an anomaly of the lower jaw was discovered in the commune of Paris, France. This report provides new data into a generally poorly known malformation typology in an urban environment.

Les anomalies morphologiques des amphibiens ont longtemps fait l'objet d'intérêt scientifique (Héron-Royer, 1884), mais c'est au cours des dernières décennies que l'attention portée à ce phénomène s'est accrue. Ce regain d'intérêt est dû à l'interrelation possible entre plusieurs problèmes observés dans les communautés d'amphibiens au niveau mondial : leur déclin alarmant et l'observation d'une forte incidence d'anomalies morphologiques dans certaines populations, qui pourrait générer un problème de conservation (Henle *et al.* 2017a).

En plus des causes épigénétiques normales dans toute population animale, l'intervention humaine a été discutée comme causant des anomalies morphologiques chez les amphibiens, directement par la présence de contaminants dans l'environnement ou indirectement, comme une augmentation du rayonnement UV-B (Lannoo, 2009). D'autres causes possibles sont les infestations par des parasites trématodes ou des déformations dues à une mauvaise régénération après avoir survécu à une tentative de prédation (Henle *et al.* 2017b). Cependant, l'incidence la plus élevée d'anomalies est probablement causé par la synergie de deux ou plusieurs facteurs, d'origines environnementales et issus des interactions biotiques (Reeves *et al.* 2010).

Le 9 septembre 2019, un individu post-métamorphique de *Pelophylax ridibundus* qui présentait une anomalie morphologique de la mâchoire inférieure (Fig. 1) a été observée dans l'un des étangs du Jardin de l'école de botanique du Jardin des plantes du Muséum national d'histoire naturelle, sur la commune et le département de Paris, à une altitude de 34 m. L'individu montrait une réduction des os angulaires et dentaires, sans convergence dans la symphyse mandibulaire et avec la mâchoire inférieure déplacée latéralement vers le côté gauche, de sorte qu'il ne pouvait pas fermer la bouche de manière optimale. Cela a peut-être rendu l'alimentation impossible, une fois le processus de métamorphose complété. Dans le même étang, il y avait huit autres individus post-métamorphiques et des dizaines de larves de *P. ridibundus*, qui ne présentaient apparemment pas d'anomalies morphologiques.

Comme aucune radiographie ou étude histologique de l'individu n'a pu être effectuée, la cause de cette anomalie ne peut être déterminée. Celle-ci peut être due à une origine épigénétique, à la prédation, à un traumatisme ou à une infection. Contrairement à d'autres anomalies morphologiques, les cas de malformation mandibulaire sont beaucoup moins

documentés dans la littérature et ont une incidence en pourcentage très faible (Henle *et al.* 2017c). Les parallèles les plus proches proviennent d'individus de *Bufotes viridis* de Roßwag, Allemagne (Henle *et al.* 2017a), de *P. ridibundus* de la vallée de Khoper, Russie (Svinin *et al.* 2018) et de *Rana arvalis* d'Ekaterinbourg, Russie (Vershinin, 2002). De nouvelles observations pourraient donner un aperçu de l'ampleur des anomalies morphologiques de cette population parisienne. L'emplacement du Jardin des plantes, au sein d'une grande ville et grâce à sa facilité d'accès, pourrait en faire un excellent site pour étudier l'incidence d'un environnement

fortement anthropisé sur communauté d'amphibiens qui l'habite. Il permettrait plus largement de comprendre les causes qui sont à l'origine des anomalies morphologiques sur une population d'anoures.

Remerciements : les auteurs remercient le Dr Albert Martinez-Silvestre pour ses suggestions d'amélioration du manuscrit original.



Figure 1 - Individu de *Pelophylax ridibundus* avec malformation mandibulaire, observé le 9 septembre 2019 dans la commune de Paris, France. Photos : J.F. Bisbal-Chinesta.

Figure 1 - Individual of *Pelophylax ridibundus* with mandibular malformation, discovered on September 9th 2019 in the commune of Paris, France. Pictures: J.F. Bisbal-Chinesta.

BIBLIOGRAPHIE

- Henle K., Dubois A., Rimpp K. & Vershinin V. 2017a - Mass anomalies in green toads (*Bufotes viridis*) at a quarry in Roßwag, Germany: inbred hybrids, radioactivity or an unresolved case?. *Mertensiella*, 25: 185-242.
- Henle K., Dubois A. & Vershinin V. 2017b - A review of anomalies in natural populations of amphibians and their potential causes. *Mertensiella*, 25: 57-164.
- Henle K., Dubois A. & Vershinin V. 2017c - Commented glossary, terminology, and synonymies of anomalies in natural populations of amphibians. *Mertensiella*, 25: 9-48.
- Héron-Royer L.F. 1884 - Cas tératologiques observés chez quelques têtards de batraciens anoures et de la possibilité de prolonger méthodiquement l'état larvaire chez les batraciens. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 9: 162-168.
- Lannoo M.J. 2009 - Amphibian malformations. In: Amphibian Decline: Diseases, Parasites, Maladies and Pollution. Heatwole H. & Wilkinson J.W. (éds.). Vol. 8 (Amphibian Biology), pp. 3089-3111. Surrey Beatty and Sons, Chipping Norton, Australia, 330 p.
- Reeves M.K., Jensen P., Dolph C.L., Holyoak M. & Trust K.A. 2010 - Multiple stressors and the cause of amphibian abnormalities. *Ecol. Monogr.*, 80: 423-440.
- Svinin A.O., Bashinskiy I.V., Neymark L.A., Katsman E.A. & Osipov V.V. 2018 - Morphological deformities in anuran amphibians from the Khoper River Valley in the Privolzhskaya Lesostep Nature Reserve and adjacent territories. *KnE Life Sciences*, 2018: 150-155.
- Vershinin V.L. 2002 - Ecological specificity and microevolution in amphibian populations in urbanized areas. *Adv. Amph. Res. Former Soviet Union*, 7: 1-161.

Range extension of *Tylototriton uyanoi* discovered in Mae Wong National Park, Kamphaeng Phet province, western Thailand

Extension de l'aire de *Tylotriton uyanoi* découvert dans le Parc national de Mae Wong, province de Kamphaeng Phet, ouest de la Thaïlande.

Porraware POMCHOTE⁽¹⁾, Wichase KHONSUE⁽¹⁾, Panupong THAMMACHOTTI⁽¹⁾, Pitak SAPEWISUT⁽²⁾ et Axel HERNANDEZ⁽³⁾

⁽¹⁾ Department of Biology, Faculty of Science, Chulalongkorn University, Bangkok 10330, Thailand.

⁽²⁾ Department of Biology, Faculty of Science, Chiang Mai University, Chiang Mai 50200, Thailand.

⁽³⁾ *Department of Environmental Sciences, Faculty of Sciences and Technics, University Pasquale Paoli of Corsica, Corte, 20250, France.

Corresponding author email: Axel Hernandez - hernandez.axel.1989@gmail.com

Résumé – Extension d'aire de *Tylototriton uyanoi* découvert au Parc National de Mae Wong, province de Kamphaeng Phet, Thaïlande de l'Ouest. La salamandre crocodile d'Uéno a été observée pour la première fois au parc national de Mae Wong dans la province de Khamphaeng Phet, Thaïlande de l'ouest. Une seule femelle adulte a été trouvée au site de campement de Chong Yen dans la partie nord-ouest du parc à 1,322 m a.s.l. par Sukhuan Yangwachana. De nouvelles populations sont probablement présentes dans les montagnes environnantes. Nous discutons brièvement de la distribution de l'espèce.

Crocodile newts of the genus *Tylototriton* inhabits tropical and subtropical, moist broadleaf and montane evergreen forests close to water bodies, ephemeral ponds or small streams and springs at moderate to high elevations between 1,200 and 1,900 m above mean sea level (a.s.l.) in northern Thailand (Pomchote *et al.* 2008, Nishikawa *et al.* 2013, Hernandez 2016a,b, Dowwiangkan *et al.* 2018, Hernandez & Pomchote 2020a,b,c). Five species are reported in the mountainous and steep regions of this country including: *T. uyanoi*, *T. panhai*, *T. anguliceps*, *T. verrucosus* and *T. phukhaensis* (Nishikawa *et al.* 2013, Le *et al.* 2015, Pomchote *et al.* 2020a,b). Many field surveys were done in recent years to assess the poorly known distribution, natural history and ecological preferences of these threatened crocodile newts (Hernandez 2015, 2016a,b, Hernandez & Pomchote 2020a,c).

Tylototriton uyanoi shows the widest distribution compared to other crocodile newts found in Thailand (Hernandez *et al.* 2019, Hernandez & Pomchote 2020c). The species occurs in the northwestern parts of Thailand through the Daen Lao Hills, the Thanon Thong Chai Range up to the Dawna Range including Doi Ang Khang, Doi Chang Kien, Chiang Dao Wildlife Sanctuary, Doi Inthanon, Doi Pui, Doi

Suthep in Chiang Mai province; Namtok Mae Surin in Mae Hong Son province; Doi Mon Jong, Doi Soi Malai, Umphang Wildlife Sanctuary in Tak province and Khao Laem National Park in Kanchanaburi province (Pomchote *et al.* 2008, Nishikawa *et al.* 2013, Hernandez 2015, 2016a,b, Hernandez *et al.* 2019, Hernandez & Pomchote 2020c).

Here we report a new locality of *T. uyanoi* in western Thailand (Fig. 1). On 2 September 2020, around 8.00 a.m. in foggy weather at Chong Yen campsite and viewpoint located at northwestern part of Mae Wong National Park, Kamphaeng Phet province, western Thailand (16°06'01" N, 99°06'28" E) at 1,322 m a.s.l., Mr. Sukhuan Yangwachana, a park ranger, accidentally found one adult female (Fig. 2) hiding in a large grassland around a camping site through mixed broadleaf and montane evergreen forest (Fig. 3). The specimen showed morphological characters of *T. uyanoi* as previously described (Nishikawa *et al.* 2013, Pomchote *et al.* 2020a) by having snout rounded to blunt, the cranial crests wide and rather curved medially at posterior end, the sagittal ridge on the head distinct, the vertebral ridge wide and segmented, and the rib nodules rounded and isolated. This specimen had dark orange markings on the head, trunk, limbs, and tail. The venter is

moderately lighter than the dorsum. It measured a total length (TL) of about 170 mm.

Lastly, our new record supports that crocodile newts inhabit mainly moist mixed deciduous and hill evergreen forests in mountainous and steep areas through the southern Daen Lao range, the Dawna range up to the northern Tenasserim hills in the northwestern parts of Thailand (Pomchote *et al.* 2008, Nishikawa *et al.* 2013, Hernandez *et al.* 2019,

Hernandez & Pomchote 2020c). More field surveys are needed to resolve the exact distribution of *T. uyenoii* and to establish conservation priorities.

Acknowledgements: We would express our thanks to Kitiphat Tarapiban, Tongchai Thitiphuree and Chatmongkon Suwannapoom for kind support in our field work. We would like to thank Sukhuan Yangwachana for the precious information. We also thank the Department of National Parks, Wildlife and Plant Conservation (DNP) and the Chulalongkorn University.

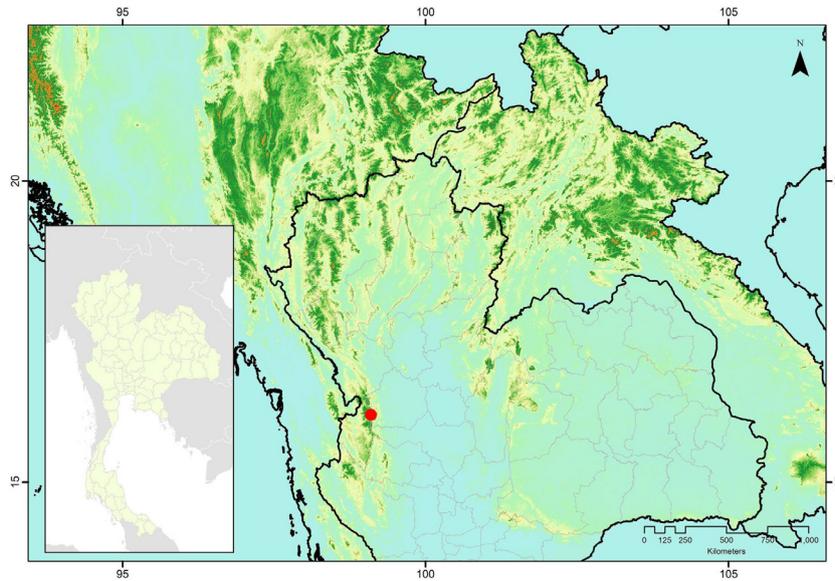


Figure 1 - Map showing the new record of *T. uyenoii* found in Mae Wong National Park, Kamphaeng Phet province, western Thailand.

Figure 1 - Carte montrant le nouveau signalement de *T. uyenoii* trouvé dans le parc national de Mae Wong, province de Kamphaeng Phet, ouest de la Thaïlande.



Figure 2 - Adult female of *T. uyenoii* found at the new locality. Picture: Sukhuan Yangwachana.

Figure 2 - Femelle adulte de *T. uyenoii* trouvée dans la nouvelle localité. Photo : Sukhuan Yangwachana.



Figure 3 – General view of the habitat where the specimen was found. Picture: Porrawee Pomchote.

Figure 3 - Vue générale de l'habitat où le spécimen a été trouvé. Photo : Porrawee Pomchote.

REFERENCES

- Dowwiangkan T., Ponpituk Y., Chuaynkern C., Chuaykern Y. & Duengkae, P. 2018 – Population and habitat selection of *Tylototriton uyanoi* in Maesa-Kogma Biosphere Reserve, Chiang Mai Province, northern Thailand. *Alytes*, 36: 300-313.
- Hernandez A. 2015 – Etude des Amphibiens Urodèles en voie d'extinction et mise en place de projets de conservation au Parc Zoologique de Thoiry. Master Thesis – Biology and Ecology. Università di Corsica Pasquale Paoli, Corte, France. 224 pp.
- Hernandez A. 2016a – Crocodile Newts, The Primitive Salamandridae from Asia (Genera *Echinotriton* and *Tylototriton*). Edition Chimaira. 415 pp.
- Hernandez A. 2016b – *Tylototriton* Anderson, 1871: Observation du genre en Thaïlande et éléments de réflexions sur la diversité des sous-genres *Yaotriton* et *Tylototriton*. *Situla Revue Francophone d'Herpétoculture*, 28: 12-25.
- Hernandez A. 2017 – New localities for *Tylototriton panhai* and *Tylototriton uyanoi* Nishikawa, Khonsue, Pomchote and Matsui, 2013 in northern Thailand. *Bull. Soc. Herp. Fr.*, 162: 110-112.
- Hernandez A., Escoriza D. & Hou M. 2018 – Patterns of niche diversification in south-east Asian crocodile newts. *Zool. Anz.*, 276: 86-93.
- Hernandez A., Escoriza D., Pomchote P. & Hou M. 2019 – New localities for *Tylototriton uyanoi*, *T. panhai* and *T. anguliceps* in Thailand with remarks on the southernmost distribution of the genus. *Herpetol. Bull.*, 147: 15-18.
- Hernandez A. & Pomchote P. 2020a – Habitat, distribution and life history of the polytypic Panha's Crocodile Newt, *Tylototriton panhai* in northeastern Thailand. *Alytes*, 37: 26-47.
- Hernandez A. & Pomchote P. 2020b – New locality of the Angular-headed crocodile newt *Tylototriton anguliceps* Le et al., 2015, with remarks on the distribution of the genus in Thailand. *Herpetol. Notes*, 13: 993-996.
- Hernandez A. & Pomchote P. 2020c – New southernmost record for the genus *Tylototriton* in Asia: *Tylototriton uyanoi* Nishikawa, Khonsue, Pomchote and Matsui 2013 discovered in Khao Laem National Park, Kanchanaburi province, western Thailand. *Bull. Soc. Herp. Fr.*, 175: 164-167.
- Le D.T., Nguyen T.T., Nishikawa K., Nguyen S.L.H., Pham A.V., Matsui M., Bernardes M. & Nguyen T.Q. 2015 – A new species of *Tylototriton* Anderson, 1871 (Amphibia: Salamandridae) from Northern Indochina. *Curr. Herpetol.*, 34: 38-50.
- Nishikawa K., Khonsue W., Pomchote P. & Matsui M. 2013 – Two new species of *Tylototriton* from Thailand (Amphibia: Urodela: Salamandridae). *Zootaxa*, 3737: 261-279.
- Pomchote P., Pariyanonth P. & Khonsue W. 2008 – Two distinctive color patterns of the Himalayan newt *Tylototriton verrucosus* (Urodela: Salamandridae) found in Thailand and its implication on geographic segregation. *The Natural History Journal of Chulalongkorn University*, 8: 35-43.
- Pomchote P., Khonsue W., Sapewisut P., Eto K. & Nishikawa K. 2020a – Discovering a population of *Tylototriton verrucosus* (Caudata: Salamandridae) from Thailand: implications for conservation. *Trop. Nat. Hist.*, 20: 1-15.
- Pomchote P., Khonsue W., Thammachoti P., Hernandez A., Peerachidacho P., Suwannapoom C., Onishi Y. & Nishikawa K. 2020b – A new species of *Tylototriton* (Urodela: Salamandridae) from Nan Province, Northern Thailand. *Trop. Nat. Hist.*, 20: 144-161.

Première observation d'*Anguis* sp. sur l'île de Porquerolles (Var, France)

First observation of *Anguis* sp. in the island of Porquerolles (Var, France)

Gilles GARNIER⁽¹⁾, Peggy FOURNIAL⁽¹⁾, Xavier BONNET⁽²⁾, Laurent MAXIME⁽¹⁾, Sébastien CARON⁽³⁾
et Jean-Marie BALLOUARD⁽³⁾

⁽¹⁾ Parc national de Port-Cros, Allée du Castel Sainte-Claire, BP 70220, 83418 Hyères, France.

⁽²⁾ Centre d'Étude Biologique de Chizé, UMR-7372, CNRS, Université de La Rochelle, 79360 Villiers en Bois, France.

⁽³⁾ Station d'Observation et de Protection des Tortues et de leurs Milieux, Centre de Recherche et de Conservation des Chéloniens (SOPTOM-CRCC), 1065 Route du Luc, 83660 Carnoules, France.

Auteur correspondant : Jean-Marie Ballouard, jean-marie.ballouard@soptom.org

Abstract – First observation of *Anguis* sp. in Porquerolles island (French department of Var, France).

Despite numerous surveys, interviews with local people, and a network of more than 200 artificial refuges, slow worm (*Anguis* sp.) was never observed in Porquerolles Island. One individual was captured alive by a domestic cat (*Felis sylvestris catus*) the 7th of May 2019. The slow worm was photographed, measured, and released. Cats are a calamity for reptiles, but in this case, one individual was useful. Yet, the existence of an established slow worm population needs to be confirmed.

Connaître la distribution précise des espèces est un pré-requis fondamental pour leur conservation (Rodríguez et al. 2007). Chez les espèces cryptiques comme moult reptiles, de nombreuses techniques sont utilisées afin de les détecter (recherche à vue, inspections de refuges naturels et artificiels, recherche d'individus écrasés sur la route, pièges photos etc., Bonnet et al. 1999 ; Wilson 2017).

Le 7 mai 2019, un chat domestique (*Felis sylvestris catus*) dépose un Orvet (*Anguis* sp.) sur la terrasse de la maison de Peggy Fournial, garde monitrice du Parc national de Port-Cros à Porquerolles (42,996362°N - 6,195558°E ; Fig. 1). Il s'agit de la première observation de ce taxon sur cette île. Les espèces d'orvets sont particulièrement discrètes. Elles fréquentent les sous-bois, mais elles restent assez facile à détecter en soulevant des abris potentiels comme des pierres, des morceaux de bois ou des plaques posées au sol. Les inventaires herpétologiques réalisés par le passé n'en font pas mention (Knoepffler 1961 ; Cheylan 1983). En outre, les Porquerollais questionnés sur le sujet n'ont jamais signalé la présence de cette espèce. Plus étonnant, des suivis continus d'ophidiens réalisés de 2001 à 2005 (Cheylan & Cluchier 2005) et depuis 2012 (Ballouard et al. 2016), n'ont pas permis de trouver le moindre orvet, ou indice de sa présence,



Figure 1 – Orvet (*Anguis* sp.) mâle adulte de 19 cm de longueur museau-cloaque, découvert sur l'île de Porquerolles le 7 mai 2019 suite à sa capture par un chat domestique (*Felis sylvestris catus*). Photo : Peggy Fournial.

Figure 1 – An adult male slow worm (*Anguis* sp.) of 19 cm (Snouth-Vent Length) captured by a domestic cat (*Felis sylvestris catus*) in Porquerolles island. Picture: Peggy Fournial.

malgré le réseau de près de 200 plaques refuges dispersées sur l'île. Pourtant, cette méthode est particulièrement efficace pour détecter cette espèce, comme d'autres reptiles cryptiques (Reading 1997). Un seul chat aurait-il été plus performant que de

nombreux herpétologues ? Alternativement, l'orvet serait-il arrivé récemment, transporté depuis le continent ?

Le spécimen, un mâle adulte, était engourdi (probablement choqué). L'extrémité de sa queue était détachée, peut-être par autotomie. Après un court moment, l'animal reprenait de la vigueur. Des photos et des mesures ont été réalisées : longueur museau/cloaque de 19 cm et longueur de la queue de 24 cm (longueur totale de 43 cm). Gardé en observation pendant le reste de la journée, l'orvet a été relâché en fin d'après-midi non loin du lieu de sa découverte dans un endroit frais comme l'affectionne l'espèce (localisation du lieu de relâché : 42,995883°N - 6,195746°E). La queue a été récupérée et conservée dans de l'alcool à 70°C à la SOPTOM (Station d'Observation et de Protection des Tortues et de leurs Milieux) pour fournir le matériel génétique qui permettra de déterminer l'espèce. Deux espèces d'Orvet sont présentes en France : *Anguis fragilis* Linnaeus, 1758 et *Anguis veronensis* Pollini, 1818. La seconde espèce décrite récemment est présente sur le continent à 2 km de l'île (Gvoždík *et al.* 2013) et une population insulaire a été identifiée sur l'île Sainte-Marguerite dans les Alpes-Maritimes (Renet *et al.* 2018). L'individu découvert sur Porquerolles a pu être déplacé accidentellement (transport de matériaux, de végétaux, etc.) mais l'existence d'une population insulaire ne peut être exclue.

Les chats domestiques détruisent beaucoup de reptiles (Shine & Koenig, 2001 ; Woinarski *et al.* 2018). Ils représentent une menace indéniable pour la petite faune, surtout dans les villages et les campagnes (Mori *et al.* 2019). Dans ce cas, un chat domestique a toutefois été utile. Des prospections davantage ciblées pourraient voir le jour, par exemple en étendant le réseau de plaques refuges en place, a minima à proximité du lieu de la découverte, afin de tester l'existence d'une population insulaire.

BIBLIOGRAPHIE

Ballouard J.M., Ferrari T., Bonnet X., Caron S., Maxime L., Garnier G., Gillet P., & Ausanneau M. 2016 - Snakes of Port-Cros National Park islands: Capture-Mark-Recapture study of *Malpolon monspessulanus* and *Rhinechis scalaris*. *Sci. Rep. Port-Cros natl. Park*, 30: 23-44.

Bonnet X., Naulleau G. & Shine R. 1999 - The dangers of leaving home: dispersal and mortality in snakes. *Biol. Conserv.*, 89(1): 39-50.

Cheylan M. 1983 - Statut actuel des reptiles et amphibiens

de l'archipel des îles d'Hyères (Var, Sud-Est de la France). *Sci. Rep. Port-Cros natl. Park*, 9 35-51.

Cheylan M. & Cluchier A. 2005 - Statut des populations de serpents du parc national de Port-Cros (années 2001 à 2005). Rapport d'étude, Parc National de Port Cros, Laboratoire Biogéographie et Ecologie des Vertébrés, Ecole Pratique des Hautes Etudes. 30p.

Knoepffler L.P. 1961 - Contribution à l'étude des amphibiens et des reptiles de Provence I - généralités. *Vie et Milieu* : 67-76.

Gvoždík V., Benkovský N., Crottini A., Bellati A., Moravec J., Romano A., Sachi R. & Jandzik D. 2013 - An ancient lineage of slow worms, genus *Anguis* (Squamata: Anguinae), survived in the Italian Peninsula. *Mol. Phylogenetics. Evol.*, 69: 1077-1092.

Mori E., Menchetti M., Camporesi A., Caviglioli L., Tabarelli de Fatis K. & Girardell, M. 2019 - License to kill? Domestic cats affect a wide range of native fauna in a highly biodiverse Mediterranean country. *Front. Ecol. Evol.*, 7: 477. doi.org/10.3389/fevo.2019.00477

Reading C.J. 1997 - A proposed standard method for surveying reptiles on dry lowland heath. *J. Appl. Ecol.*, 34: 1057-1069.

Shine R. & Koenig J. 2001 - Snakes in the garden: an analysis of reptiles "rescued" by community-based wildlife carers. *Biol. Conserv.*, 102: 271-283.

Renet J. Lucente D., Delaugerre M., Gerriet O., Deso G., Abbattista C. & Cimmaruta R. 2018 - Discovery of an Italian slow worm (*Anguis veronensis* Pollini, 1818) population on a Western Mediterranean Island confirmed by genetic analysis. *Acta Herpetol.*, 13 : 165-169. DOI: 10.13128/Acta_Herpetol-23290.

Rodríguez J.P., Brotons L., Bustamante J., & Seoane J. 2007 - The application of predictive modelling of species distribution to biodiversity conservation. *Divers. Distrib.*, 13 : 243-251.

Wilson, J.D. 2017. Surface-dwelling reptiles. In : *Reptiles ecology and conservation A Handbook of Techniques*. Dodd C.K. jr, (éds) pp. 125-136 ; Oxford University press 462 p.

Woinarski J.C.Z., Murphy B.P., Palmer R., Legge S.M., Dickman C.R., Doherty T.S., Edwards G. Nankivell A., Read J.L. & Stokeld D. 2018 - How many reptiles are killed by cats in Australia?. *Wild. Res.*, 45 : 247-266.

Observation d'une Coronelle girondine (*Coronella girondica*) albinos dans le cadre SOS serpent

An albino *Coronella girondica* rescued through the "snake SOS"

Grégory DESO⁽¹⁾, Xavier BONNET⁽²⁾, Gérald DEAUZE⁽³⁾ et Jean-Marie BALLOUARD⁽⁴⁾

⁽¹⁾ AHPAM- Association Herpétologique de Provence Alpes Méditerranée, F-84100 Orange

⁽²⁾ Centre d'Étude Biologique de Chizé, UMR-7372, CNRS-Université de La Rochelle, 79360 Villiers en Bois

⁽³⁾ 1300 chemin du Thor, 04180 Villeneuve, France.

⁽⁴⁾ Station d'Observation et de Protection des Tortues et de leurs Milieux, Centre de Recherche et de Conservation des Chéloniens (SOPTOM-CRCC), 1065 Route du Luc, 83660 Carnoules, France.

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

Abstract – An albino Southern smooth snake rescued through snake SOS – A snake previously identified as an albino corn snake (*Pantherophis guttatus*), presumably escaped from captivity, was found in a garden in Villeneuve (French department of Alpes-de-Hautes-Provence) and was kept in a terrarium. A local herpetological association (AHPAM) was contacted. The snake was then correctly identified as a native Southern Smooth Snake (*Coronella girondica*) and was released in the field. An unusual colour pattern was the source of confusion. This issue should be considered during snake rescue operations.

Le 22 mai 2021 dans le cadre des opérations « SOS serpents », l'Association Herpétologique de Provence Alpes Méditerranée (AHPAM) a reçu un appel. Monsieur G. Deauze signalait un Serpent des blés albinos (*Pantherophis guttatus*) probablement issu du commerce et échappé d'un terrarium. L'animal a été découvert sur une marche d'escalier du jardin de la commune de Villeneuve (département des Alpes-de-Haute-Provence [Coord. Wgs84 : 43,8940 / 5,8629]). Mr Deauze a donc placé l'animal dans un terrarium et l'a nourri de souris congelées avant de faire appel à l'AHPAM.

Nous avons demandé des photographies de l'animal pour l'identifier et archiver la donnée. En effet, les mauvaises déterminations par les appelants sont fréquentes et une procédure de validation par photographies ou vidéos permet de limiter les erreurs puis d'apporter un accompagnement et des conseils. Grâce à cette procédure, le serpent a été identifié comme une Coronelle girondine adulte (Fig 1). L'animal a pu être examiné et mesuré par GD et JMB : il s'agissait d'un mâle adulte de longueur museau cloaque 43,0 cm, pour une longueur totale de 54,5 cm et une masse corporelle de 33,2 g. La très faible (voire l'absence) de pigmentation, concernait l'ensemble de l'animal, des dessins très atténués restant visibles toutefois. Puisque la dépigmentation

touchait tout l'animal y compris l'œil, il est préférable de parler d'albinisme plutôt que de leucisme qui est un phénotype où la mélanine est normalement exprimée dans certaines parties du corps, en particulier dans l'œil ou sur les bandes noires des tigres blancs par exemple (McCardle 2012 ; Ullate-Agote & Tzika 2021). Les mécanismes génétiques sous-jacents sont complexes et restent inconnus dans le cas présent (Ullate-Agote & Tzika 2021).

L'albinisme chez la Coronelle girondine a été signalé en Europe avec au moins deux cas en France (Geniez & Grillet 1989, Christophe de Franceschi & Philippe Geniez com. pers. 2020) et un autre en Espagne (Martínez-Silvestre *et al.* 2009). C'est donc, à notre connaissance, le quatrième cas d'albinisme de la Coronelle girondine. Cet individu est également le second albinos à avoir atteint l'âge adulte dans la nature, le premier ayant été vu en Camargue (Geniez & Grillet 1989). Une gène du type photophobie ne semble pas être impliquée ni même avoir été documentée chez les serpents albinos (Martínez-Silvestre & Soler 2018). Il est possible que la blancheur de l'animal altère ses capacités de thermorégulation, mais aucune donnée n'appuie cette hypothèse qui reste fragile. En l'absence de données solides, il est prudent de considérer qu'il est probable que les serpents

albinos atteignent difficilement l'âge adulte dans la nature car ils risquent d'être facilement détectés par les prédateurs (Prüst 1984). Selon Martínez-Silvestre et al. 2009, la discrétion des mœurs de la Coronelle girondine pourrait toutefois limiter le handicap de prédation accrue liée à l'albinisme.



Figure 1 - Coronelle girondine mâle adulte, village de Villeneuve, Alpes-de-Haute-Provence (04). Photos : G. Deso.

Figure 1 - An albino adult male of Southern Smooth Snake (*Coronella girondica*), wrongly identified as a corn snake (*Pantherophis guttata*) in the village of Villeneuve (04, France). Picture: G. Deso.

Les activités de « SOS Serpents » permettent de sauver des individus, d'améliorer la sensibilisation du public, et la récolte d'informations originales. Ce réseau va bientôt s'articuler autour d'une plateforme nationale coordonnée par la SHF (la Société Herpétologique de France). L'exemple de la couleuvre coronelle albinos le démontre clairement et permet d'ajouter un élément important : la prise en compte des espèces exotiques. En effet, l'engouement pour les nouveaux animaux de compagnie (NAC) s'accompagne de la recherche de phases et colorations particulières. C'est notamment le cas avec le serpent des blés et les différentes formes albinos qui sont prisées. Toujours dans le

cadre de « SOS serpents », trois signalements de Serpent des blés échappés dans la nature nous ont été rapportés (dont un traversant une route) dans le sud du département de l'Ardèche. Nous prenons donc ces appels très au sérieux. En effet la présence d'espèces exotiques de serpents dans la nature (peut-être potentiellement envahissants) est de plus en plus fréquente comme le montre le réseau SOS serpents (com. pers. SHF). Il est important de mettre en place une veille et d'obtenir des données géoréférencées avec chaque signalement, que l'espèce soit exotique ou non. Les confusions avec la faune locale sont possibles, surtout si l'animal présente une coloration inhabituelle. Il aurait été dommage qu'un mâle de Coronelle girondine finisse sa vie en terrarium.

Remerciement : Nous remercions Laurent Barthe et Matthieu Berroneau pour leur relecture avisée et constructive.

BIBLIOGRAPHIE

Geniez P. & Grillet P. 1989 - Les couleuvres et les vipères. Editions Payot. Lausanne. 64p.

Martínez-Silvestre A., Soler Massana J., Gener J.M., García M. & Martí C. 2009 - Albinismo total de *Coronella girondica* en la península ibérica. *Bol. Asoc. Herpetol. Esp.*, 20: 44-45.

Martínez-Silvestre, A. & J. Soler 2018 - Caso de albinismo en *Malpolon monspessulanus* (Hermann, 1804). *Bol. Asoc. Herpetol. Esp.* 29: 31-33

McCardle, B.S. 2012 - Albinism in wild vertebrates. MSc Thesis. Texas State University-San Marcos, Texas, 88 p.

Prüst, E. 1984 - Albinism in snakes. *Litteratura Serpentina*, 4: 6-15.

Ullate-Agote A. & Tzika A.C. 2021 - Characterization of the leucistic Texas rat snake *Pantherophis obsoletus*. *Front. Ecol. Evol.*, 9:583136. doi: 10.3389/fevo.2021.583136.

Les signaux ultraviolets des Lézards vivipares sont-ils conventionnels ? À la recherche de coûts sociaux par l'expérimentation comportementale

Are the ultraviolet signals of viviparous lizards conventional? In search of social costs through behavioural experimentation

Anna KAWAMOTO

Université Paris 13 Villetaneuse, Sorbonne Paris Cité, Villetaneuse, France

Institut d'écologie et des sciences environnementales, iEES-Paris, Sorbonne université, Paris, France

Centre de recherche en écologie expérimentale et prédictive (CEREEP-Ecotron IleDeFrance), Département de biologie, Ecole Normale Supérieure, CNRS, PSL Research University, Saint-Pierre-lès-Nemours, France

annakaw423@gmail.com

Mots-clés : Communication animale, coûts sociaux, signaux, ultraviolet, lézards, *Zootoca vivipara*.

Key-words: Animal communication, social costs, signals, ultraviolet, lizards, *Zootoca vivipara*.

Les animaux utilisent une grande variété de signaux pour communiquer entre eux. Selon la théorie en communication animale, un signal peut devenir stable au cours de l'évolution si l'émetteur et le receveur en acquièrent des bénéfices nets en termes de valeur sélective (Searcy & Nowicki 2005, Bradbury & Vehrencamp 2011). Pour atteindre cet équilibre, l'information transmise par le signal, dite honnête, doit être fiable et non falsifiable (Dawkins & Krebs 1978 ; Maynard Smith & Harper 2003). Un des mécanismes permettant de garantir l'honnêteté d'un signal requiert la présence de coûts associés à l'expression du signal (Searcy & Nowicki 2005). Ces coûts peuvent notamment être physiologiques ou sociaux (Bradbury & Vehrencamp 2011). D'une part, les signaux handicap (Zahavi 1975) sont associés à des coûts de production et/ou de maintenance du signal (i.e. physiologiques). D'autre part, les signaux dits conventionnels (Johnstone & Norris 1993) peuvent refléter un statut de motivation ou d'aptitude au combat sur la base d'une convention arbitraire. Ces derniers sont associés à des coûts sociaux imposés par les receveurs lors d'interactions agonistiques tels que des agressions (Maynard Smith & Harper 2003, Ligon & McGraw 2016).

Les signaux chromatiques constituent une classe majeure des signaux visuels en communication animale. Dans le contexte de la sélection sexuelle, ils reflètent généralement des traits de qualité individuelle (Andersson 1994, Stuart-Fox 2004).

Bien que les coûts garantissant l'honnêteté des signaux de couleurs pigmentaires (e.g. mélanine, caroténoïdes) soient bien étudiés, ceux associés aux couleurs structurelles, telles que l'ultraviolet (UV), restent encore peu connus. La gorge des Lézards vivipares (*Zootoca vivipara*) mâles adultes reflètent dans l'UV (Martin *et al.* 2013) et ces signaux jouent un rôle dans la compétition entre mâles (Martin *et al.* 2016) ainsi que dans le choix du partenaire par la femelle (Badiane *et al.* 2020). De plus, la saturation UV de la gorge des mâles augmenterait avec l'âge et la taille (Bonnaffé *et al.* 2018). Un dichromatisme sexuel de la gorge dans les UV apparaît à l'âge adulte et la réflectance varie entre individus (Fitze *et al.* 2008, Martin *et al.* 2013). Les mâles du Lézard vivipare présentent une coloration ventrale à deux principaux morphes : jaune pour les jeunes mâles et orange pour les mâles plus âgés. Les mâles adultes arborent également des ponctuations mélaniques ventrales et une coloration plus vive que les femelles. Ces traits de couleur sont plus prononcés chez les mâles que chez les femelles, indiquant un rôle de la sélection sexuelle dans leur évolution (Fitze *et al.* 2008, Martin *et al.* 2013).

Des coûts sociaux maintiendraient-ils l'honnêteté des signaux UV chez les mâles de cette espèce ? Pour chercher à répondre à cette question, des rencontres dyadiques expérimentales ont été menées entre des mâles focaux et des adversaires qui leur étaient plus petits ou plus grands et dont les signaux avaient

été manipulés (i.e., malhonnêtes) ou non (i.e., contrôles). Comme la taille corporelle est un indice de qualité individuelle chez les lézards (Names et al. 2019), nous avons décorrélé la relation entre la taille et les signaux UV. Les petits lézards étaient

soit UV-contrôles, soit UV-augmentés, créant alors des petits malhonnêtes dits 'bluffeurs', alors que les grands lézards étaient soit UV-contrôles soit UV-réduits, créant alors des grands malhonnêtes dits 'troyens' (Fig. 1).

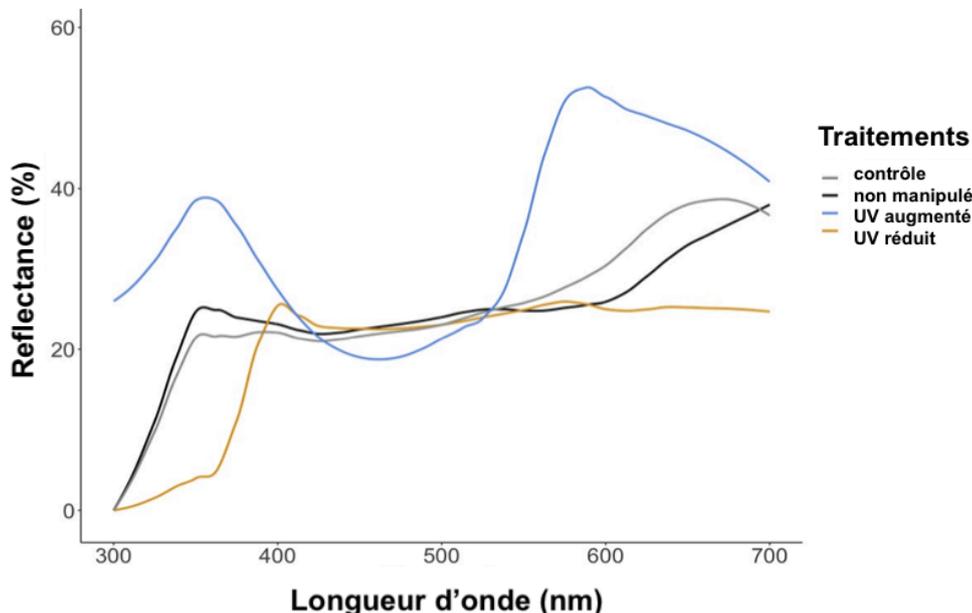


Figure 1 - Spectres de réflectance des différents traitements UV appliqués sur un individu. Les signaux UV des petits lézards mâles « bluffeurs » ont été augmentés à l'aide d'un marqueur orange. Leurs contrôles (i.e petits lézards mâles honnêtes) n'ont pas été manipulés. Les signaux UV des grands lézards mâles « troyens » ont été réduits par l'application d'un mélange d'agents inorganiques UV-bloquants et de matières grasses. Leurs contrôles (i.e grands lézards mâles honnêtes) ont été traités de la solution de matières grasses seulement.

Figure 1 - Reflectance spectra of different UV treatments applied to an individual. The UV signals of the small male "bluffing" lizards were enhanced with an orange marker. bluffers" were enhanced with an orange marker. Their controls (i.e. small honest male lizards) were not manipulated. The UV signals of the large male 'trojan' lizards were reduced by applying a mixture of inorganic UV-blocking agents and fat. Their controls (i.e. large "honest" male lizards) were treated with the fat solution only.

L'objectif de cette étude a ainsi été d'analyser parmi 60 Lézards vivipares mâles adultes : 1) des corrélations entre la couleur et les traits individuels de qualité, 2) les rôles de la couleur et de la taille des lézards lors d'interactions agonistiques et 3) si des individus arborant des signaux malhonnêtes recevaient plus de coût sociaux que des individus honnêtes. L'hypothèse de cette étude, dans le cas où les signaux seraient conventionnels, a été que les mâles seraient plus agressifs envers les mâles de signaux malhonnêtes qu'à leurs contrôles respectifs.

Pour ce faire, des arènes expérimentales constituées d'un point chaud en leur centre ont été réalisées. Lors des rencontres dyadiques, les mâles concouraient pour ce point chaud central. Les comportements des lézards ont été relevés pour chaque interaction selon un éthogramme préalablement établi (e.g approche, attaque, morsure, fuite, thermorégulation etc). Des scores d'agression, de soumission et de dominance ont été calculés à partir des comportements

observés. Des comportements démonstratifs tels que de foot-shake (i.e., frétilllements stéréotypés des pattes avant (Font *et al.* 2012), ainsi qu'indicateurs de stress tels que les grattements de parois ont également été reportés. Les forces de morsures, révélatrices d'une habilité au combat (Salvador et al. 2007, Henningsen & Irschick 2011, Pérez i de Lanuza *et al.* 2014) ont été mesurées. Les données morphologiques et spectrales des parties ventrales et de la gorge de chaque lézard ont été relevées. Nos résultats ont tout d'abord montré que les petits lézards avaient leur gorge saturée en UV et une luminance ventrale élevée. Nous supposons au contraire que la saturation UV de la gorge serait corrélée positivement avec la taille, augmentant avec l'âge par ontogénie (Bonnaffé *et al.* 2018). Également, plus la luminance UV de la gorge était élevée et moins la condition physique l'était. Cela pourrait s'expliquer par une augmentation de mélanine en sa couche dermique réduisant la luminance de ses couches superficielles (Shawkey 2017). La mélanine

à l'âge adulte corrèle positivement avec la qualité individuelle (San José *et al.* 2017) et indique une immuno-compétence (Vervust *et al.* 2013). La coloration jaune des jeunes mâles évoluant vers l'orangé, d'une luminance inférieure, expliquerait également nos résultats. Les grands mâles en bonne condition physique présenteraient donc moins de luminance UV. Enfin, les tonalités ventrales et de la gorge étaient plus élevées chez les mâles en bonnes conditions physiques et pour le morphe orange. Ainsi, hormis pour les résultats concernant la saturation, nos résultats confortent des liens entre les paramètres colorimétriques de la tonalité et de la luminance avec la qualité individuelle. Nous avons ensuite investigué les rôles de la couleur et de la taille lors d'interactions agonistiques chez les individus contrôles uniquement. Soutenant nos résultats précédents, les lézards les plus agressifs avaient une saturation UV de la gorge élevée et un morphe ventral orange. De plus, les lézards qui mordaient le plus fort avaient tendance à être dominants, à thermoréguler plus longtemps et présentaient une faible luminance UV de la gorge.

Notons que toute interaction mène à des coûts plus ou moins importants. Une confrontation entre deux individus de qualité similaire (e.g., écart de taille négligeable entre adversaires) peut engendrer un combat en escalade et conduire à des blessures, diminuant alors la valeur sélective de l'individu (Arnott 2009). Les lézards de notre étude thermorégulaient effectivement davantage à mesure que l'écart de taille avec leurs adversaires diminuait.

Le comportement indicateur de stress de gratter-parois a plus été observé chez les lézards d'une saturation UV de la gorge et d'une luminance ventrale faibles ainsi que d'une luminance UV de la gorge élevée. Un individu de petite taille et/ou de mauvaise condition physique effectuerait ainsi plus ces comportements de stress.

Les grands lézards effectuaient plus de comportements démonstratifs de foot-shake que les petits. Ce comportement était plus observé pour ceux dont la tonalité de la gorge était faible et lorsque l'écart de taille entre adversaires était faible, à l'instar des comportements agonistiques (Lappin *et al.* 2006). Néanmoins, ceux de faible force de morsure et du morphe orange faisaient également plus de foot-shake. Or, la force de morsure révèle une habilité au combat et une tonalité élevée vers l'orangé suggérerait qu'un comportement morphes-spécifique (e.g., agonistique) soit lié à la maturité de l'individu (Abalos *et al.* 2016). Les foot-shakes sont ainsi des comportements démonstratifs encore méconnus et notre étude en présente ses subtilités.

Enfin, nous avons cherché à élucider le rôle de l'honnêteté des signaux UV lors d'interactions agonistiques. La taille est un indicateur de qualité individuelle (López & Martín 2001, Martín *et al.* 2015b) et nos résultats ont conforté en ce sens, son influence comportementale lors des interactions (Fig. 2.).

Les lézards étaient plus dominants, moins soumis et avaient tendance à faire plus de foot-shake face aux

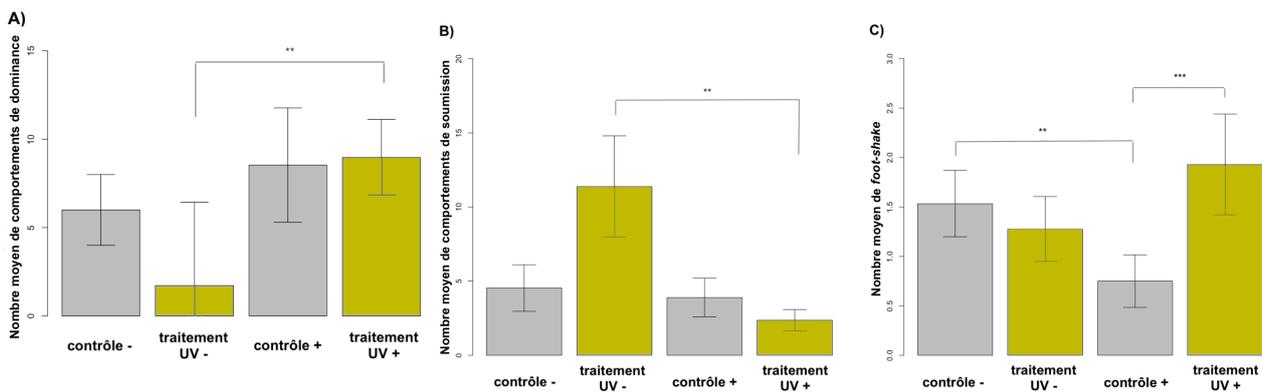


Figure 2 - Moyennes et écart-types (représentés par une barre d'erreur pour chaque histogramme) du nombre de comportements de dominance (A), de soumission (B) et de foot-shake (C) effectués par les mâles focaux selon le traitement des signaux UV du rival (i.e., augmentés (UV+) ou réduits (UV-) et leurs contrôles respectifs (contrôles + ou -). Auront été notées comme valeurs significatives de p, « * » pour $p < 0.05$, « ** » pour $p < 0.01$, « *** » pour $p < 0.001$.

Figure 2 - Means and standard deviations (error bars) of the number of dominance (A), submission (B), and foot-shake (C) behaviours performed by focal males according to the UV signal of the rival (i.e. increased (UV+) or reduced (UV-) and their respective controls (+ or - controls). * = $p < 0.05$; ** = $p < 0.01$; *** = $p < 0.001$.

bluffeurs qu'aux troyens. Ils étaient tendanciellement plus dominants face à leurs adversaires manipulés de tailles similaires à la leur, et faisaient plus de foot-shake à leurs adversaires contrôlés de grande taille que de petite taille (Fig. 2). Ainsi, tel qu'observé chez d'autres espèces animales (Tibbetts & Izzo 2010), les lézards de notre étude effectuaient plus de comportements agonistiques envers leurs adversaires malhonnêtes. De plus, ils effectuaient plus de foot-shake face aux adversaires de signaux UV augmentés. Par ailleurs, identiquement à l'étude faite sur les lézards des murailles (Names 2019), nos lézards étaient tendanciellement plus soumis et plus agressifs face aux adversaires de signaux UV réduits. Ainsi, si les lézards infligeaient des coûts sociaux aux troyens, dû à leurs signaux réduits, ils étaient également plus soumis face à ces grands adversaires qui ripostaient et finissaient par s'imposer. Ces résultats valideraient ainsi partiellement l'hypothèse telle que les signaux UV soient conventionnels.

Ainsi, nos résultats montrent qu'hormis pour la saturation, la couleur est associée avec les traits individuels de qualité. Les différences de couleur et de taille reflètent principalement des différences de qualité individuelle lors d'interactions agonistiques. Enfin, nos résultats suggèrent que les signaux UV auraient un rôle partiel parmi les signaux informatifs permettant d'arbitrer un engagement au combat. Les coûts sociaux semblent partiellement participer au maintien de l'honnêteté des signaux UV. Des études complémentaires seraient nécessaires afin d'examiner le potentiel rôle ornemental de ces signaux et leur maintien à travers la sélection sexuelle (Stuart-Fox 2004, Secondi 2012). Un autre type de coûts pourrait également être impliqué dans le maintien de ces signaux, tels que des coûts physiologiques (Zahavi 1975). D'autres études investiguant ces avenues seraient ainsi requises en vue d'approfondir nos connaissances sur les mécanismes de maintenance et de production de ces signaux encore très peu étudiés.

BIBLIOGRAPHIE

Abalos J., Pérez i de Lanuza G., Carazo P., Font E. 2016 - The role of male coloration in the outcome of staged contests in the European common wall lizard (*Podarcis muralis*). *Behaviour*. 153(5): 607-631.

Andersson MB. 1994 - Sexual selection. Princeton University Press. Vol. 72, Princeton. 624 p.

Arnott G, Elwood RW. 2009 - Assessment of fighting ability in animal contests. *Anim Behav*. 77: 991-1004.

Badiane A., Martin M, Meylan S, Richard M, Decencièrre B., et al. 2020 - Male ultraviolet reflectance and female mating history influence female mate choice and male mating success in a polyandrous lizard. *Biol J Linn Soc*. 130 (3): 586-598.

Bonnaffé W, Mugabo M., Le Galliard J.-F., Martin M., Meylan S. 2018 - Ontogenetic trajectories of body coloration reveal its function as a multicomponent nonsenescent signal. *Ecol Evol*. 8: 12299-12307.

Bradbury, J. W., Vehrencamp, S. L. 2011 - Principles of animal communication (2nd ed.) Sunderland, MA: Sinauer. 768 p.

Dawkins, R., Krebs, J. R. 1978 - Animal signals: information or manipulation? *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach*, (Krebs & Davies eds), pp. 380-402. Blackwell, Oxford. 512 p.

Fitze PS, Cote J, Martínez-Rica JP, Clobert J. 2008 - Determinants of male fitness: Disentangling intra- and inter-sexual selection. *J Evol Biol*. 21(1): 246-255.

Font, E., Carazo, P., Pérez i de Lanuza, G., & Kramer, M. 2012 - Predator-elicited foot shakes in wall lizards (*Podarcis muralis*): Evidence for a pursuit-deterrent function. *J Comp Psychol*, 126(1): 87-96.

Henningsen, J.P., & Irschick, D.J. 2011 - An experimental test of the effect of signal size and performance capacity on dominance in the green anole lizard. *Funct Ecol*, 26(3): 10.

Johnstone R.A, Norris K. 1993 - Badges of status and the cost of aggression. *Behav Ecol Sociobiol*. 32: 127-34.

Lappin AK., Brandt Y., Husak JF., Macedonia JM, Kemp DJ. 2006 - Gaping displays reveal and amplify a mechanically based index of weapon performance. *Am Nat*. 168: 100-113.

Ligon RA, McGraw KJ. 2016 - Social costs enforce honesty of a dynamic signal of motivation. *Proc R Soc B*. 283: 20161873.

López, P. & Martín, J. 2001 - Fighting rules and rival recognition reduce costs of aggression in male lizards, *Podarcis hispanica*. *Behav Ecol Sociobiol*. 49: 111.

Martin, M., Meylan, S., Gomez, D., & Galliard, J. 2013 - Ultraviolet and carotenoid-based coloration in the viviparous lizard *Zootoca vivipara* (Squamata: Lacertidae) in relation to age, sex, and morphology. *Biol J Linn Soc*, 110(1): 128-141.

Martin, M., Meylan, S., Perret, S., and Le Galliard, J.-F. 2015b - UV coloration influences spatial dominance but not agonistic behaviors in male wall lizards. *Biol J Linn Soc*. 69: 1483-1491.

Martin M., Meylan S., Haussy S., Decencièrre B., Perret S., Le Galliard J.-F. 2016 - UV color determines the issue of conflicts but does not covary with individual quality in a lizard, *Behav Ecol*. 27(1): 262-270.

Maynard Smith J, Harper DGC. 2003 - Animal signals. Oxford University Press, Oxford. 176 p.

Names, G., Martin, M., Badiane, A. et al. 2019 - The relative importance of body size and UV coloration in influencing male-male competition in a lacertid lizard. *Behav Ecol Sociobiol.* 73: 98.

Pérez i de Lanuza, G., Carazo, P., Font, E. 2014 - Colours of quality: Structural (but not pigment) coloration informs about male quality in a polychromatic lizard. *Anim Behav.* 90: 73-81.

Salvador A, Díaz JA, Veiga JP, Bloor P, Brown RP. 2007 - Correlates of reproductive success in male lizards of the alpine species *Iberolacerta cyreni*. *Behav Ecol.* 19: 169-176.

San José L., Huyghe K., Schuerch J., Fitze P. 2017 - More melanized males bite stronger but run slower: potential performance trade-offs related to melanin-based coloration. *Biol J Linn Soc.* 122(1): 1-13.

Searcy W., Nowicki S. 2005 - The evolution of animal communication. Princeton University Press, Monographs in Behavior and Ecology, Princeton. 288 p.

Secondi, J., Lepetz, V., & Théry, M. 2012 - Male attractiveness is influenced by UV wavelengths in a newt species but not in its close relative. *PLoS One*, 7: 30391.

Shawkey M.D. & D'Alba L. 2017 - Interactions between colour-producing mechanisms and their effects on the integumentary colour palette, *Philos Trans R Soc B Biol Sci.* 372(1724): 20160536.

Stuart-Fox, D. M., & Ord, T. J. 2004 - Sexual selection, natural selection and the evolution of dimorphic coloration and ornamentation in agamid lizards. *Proc Bio Sci.* 271(1554): 2249-2255.

Tibbetts EA, Izzo A. 2010 - Social punishment of dishonest signalers caused by mismatch between signal and behavior. *Curr Biol.* 20: 1637-1640.

Vervust B., Vroonen J., Van Damme R. 2013 - Melanin-based colouration as a potential indicator of male quality in the lizard *Zootoca vivipara* (Squamata: Lacertidae). *Amphibia-Reptilia.* 34: 539-549.

Zahavi A. 1975 - Mate selection - a selection for a handicap. *J. Theor. Biol.* 53: 205-214.

The Rise of Reptiles: 320 Million Years of Evolution, de Hans-Dieter Sues.

Ivan INEICH

Institut de Systématique, Évolution et Biodiversité (ISYEB)

Muséum national d'Histoire naturelle

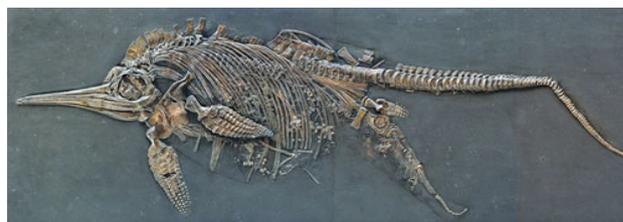
Sorbonne Université, École Pratique des Hautes Études, Université des Antilles, CNRS - ORCID: 0000-0003-1235-1505

CP 30, 57 rue Cuvier, 75005 Paris, France

Ouvrage - The Rise of Reptiles: 320 Million Years of Evolution, de Hans-Dieter Sues. 2019 – John Hopkins University Press, Baltimore, USA. xi + 385 pages. ISBN 9781421428680. Prix : env. 70 € (relié).

Qui n'a pas rêvé d'avoir sous la main un ouvrage à la fois complet et synthétique, clair et facile d'accès, qui présente, dans un cadre phylogénétique, tous les groupes de Reptiles depuis leur apparition jusqu'à nos jours ?

Ne cherchez plus, c'est exactement ce que propose *The Rise of Reptiles* de Hans-Dieter Sues. En effet, ce livre¹ présente une revue détaillée, sur plus de 300 millions d'années, de l'Histoire évolutive des Reptiles, un groupe qui a réussi à conquérir les milieux terrestres grâce à son embryon protégé par une membrane, l'amnios. Les Reptiles ont alors pu se diversifier et coloniser la majorité des milieux de la surface terrestre, donnant naissance à de nombreuses lignées actuellement éteintes, comme les ichthyosaures et les dinosaures, ou encore présentes comme les tortues, les crocodiles, les lézards et les serpents, et aussi les oiseaux. On y rencontre des formes marines, terrestres et aériennes ainsi que les plus grands animaux terrestres de tous les temps. C'est durant le Mésozoïque (autrefois appelé Ère secondaire), l'ère des Reptiles, que ce groupe a connu son apogée. La fin de cette ère est marquée par l'extinction complète des dinosaures. Plusieurs ouvrages antérieurs de grande qualité ont été consacrés à l'évolution des Reptiles au cours des temps géologiques (principalement Colbert & Germann 1945², Romer 1956³ et Carroll 1988⁴). Toutefois, aucun ne prend en compte, comme celui de Sues le fait, les données récentes qui ont révolutionné la discipline, principalement celles issues d'une meilleure connaissance de la phylogénie du groupe qui s'appuie sur une



THE RISE OF REPTILES



320 MILLION YEARS OF EVOLUTION | HANS-DIETER SUES



énorme quantité de nouveaux fossiles permettant de meilleures définitions des formes connues et la description de plusieurs formes inconnues⁵.

¹ Grand format, 28,8 x 22,7 cm ; épaisseur 2,7 cm.

² Réédité en 1951.

³ Réédité en 1965, 1968, 1976 puis 1997.

⁴ Citons également ici l'ouvrage de Janvier (1973) en langue française, complet mais orienté vers un public moins spécialisé.

⁵ Il faut mentionner ici l'ouvrage très récent de Michael Wayne Caldwell (2020) consacré à l'évolution des serpents uniquement, largement basé sur du matériel fossile et dédié à notre collègue disparu Jean-Claude Rage (1943-2018).

Hans-Dieter Sues est né le 13 janvier 1956 en Allemagne. C'est un scientifique confirmé, paléontologiste, conservateur des collections de Vertébrés fossiles au Muséum national d'Histoire naturelle de la célèbre Smithsonian Institution à Washington. Avant l'ouvrage analysé ici, il co-écrit plusieurs autres livres consacrés à la paléontologie des Vertébrés du Mésozoïque avec Nicholas C. Fraser (par exemple : Fraser & Sues 1994, Sues & Fraser 2010). Ses recherches se déroulent depuis près de quarante années et concernent plusieurs des groupes du présent ouvrage. Outre la rédaction de plus de 150 publications scientifiques, Sues a découvert quelques dinosaures nouveaux et d'autres Vertébrés fossiles du Mésozoïque. C'est sans aucun doute l'une des personnes les plus compétentes pour réaliser une synthèse consacrée à l'histoire évolutive des Reptiles.

L'ouvrage débute par une préface de deux pages suivie d'une phylogénie indentée sur trois pages présentant l'ensemble de la classe Reptilia incluant toutes les lignées actuelles et fossiles, y compris les oiseaux indiqués par le taxon Aves, sans plus de détails. Ces derniers ne seront pas concernés par l'ouvrage.

Le premier chapitre introduit très clairement le groupe des Reptiles dans un cadre temporel avant de présenter les techniques phylogénétiques moléculaires modernes et les principes de la classification zoologique. L'auteur montre l'importance des données issues des fossiles puis présente les principales caractéristiques du crâne des grandes lignées de Reptiles, sans oublier les dents et les vertèbres, des pièces ostéologiques fréquentes dans les gisements fossiles car particulièrement résistantes et donc mieux conservées. Plusieurs schémas et dessins illustrent agréablement le texte, le rendant accessible à un plus large public.

Le second chapitre est consacré à l'œuf et son évolution spectaculaire au sein des Amniotes qui a permis la sortie des eaux et la colonisation des milieux aériens par les Mammifères et les Reptiles, alors totalement affranchis des milieux aquatiques pour leur reproduction. Ce chapitre traite de cette question sur sept pages dans un contexte phylogénétique incluant les Amniotes actuels et fossiles.

Le chapitre 3 présente le groupe frère des Reptilia, les Parareptilia, comprenant les Mesosauridae, le clade totalement aquatique le plus ancien connu

au sein des Amniotes⁶. Ce groupe était présent en Afrique et en Amérique du Sud, confirmant ainsi l'hypothèse d'une connexion passée entre ces deux continents. On trouve aussi dans ce chapitre les Millerettidae et les Procolophonomorpha largement diversifiés en de nombreux clades bien définis.

Le chapitre 4 aborde les prémices de l'évolution des Reptiles modernes. Il décrit les formes les plus primitives au sein des Eureptilia, un clade comprenant principalement les Diapsida, groupe diversifié auquel appartiennent les Sauria (lézards et serpents actuels) et les tortues. Comme dans l'ensemble de l'ouvrage, des dessins de squelettes complets et des photographies en couleur de pièces fossiles illustrent le texte et rendent sa lecture agréable. Il est fréquent que des avis divergents soient exposés mais l'auteur explique clairement sa position tout en analysant les oppositions comme, par exemple, dans la définition du clade Sauria.

Le chapitre 5 traite, sur 29 pages, des Tortues et des formes les plus primitives du groupe rassemblées ici dans le clade des Testudinata qui comprend également les formes actuelles (Testudines). Relativement appauvri avec moins de 400 espèces actuelles, le groupe était bien plus diversifié dans le passé. Les hypothèses phylogénétiques proposées pour les relations des sous-clades au sein des Testudinata sont discutées et matérialisées par un arbre phylogénétique qui illustre la position retenue par l'auteur. L'origine et l'évolution des tortues sont discutées, accompagnées de magnifiques illustrations et d'une hiérarchie très rigoureuse des informations qui suivent l'ordre phylogénétique. On apprend énormément de ces informations, tout en étant émerveillé par la diversité des formes.

Le chapitre 6, sur 32 pages, concerne l'invasion des océans par deux groupes de Reptiles diapsides, les Sauropterygia et les Ichthyosauromorpha, deux lignées qui ont survécu à l'extinction de la fin du Trias. Ce clade marin Mésozoïque, groupe frère des Sauria, comprend également quelques autres reptiles diapsides. Ces animaux étaient abondants durant le Jurassique et le Crétacé. En relation avec la locomotion, la diversification des formes est spectaculaire. L'une des figures (Fig. 6.32) illustre un squelette fossile de *Stenopterygius* sp. en parfait état, mais ce qui est encore plus spectaculaire c'est la forme complète du corps de l'animal qui est conservée grâce à des bactéries particulières ayant permis sa lithification !

⁶ À ne pas confondre avec les *Mososauridae* (voir plus loin).

L'important chapitre 7 (55 pages) est dédié aux Lepidosauromorpha, comprenant les Rhynchocephalia, les Squamates et lézards fossiles alliés ainsi que les fameux Mosasaures (Mosasauria). Le groupe monophylétique des Sauria comprend deux branches, Protosauridae, Rhynchosauria, Allokotosauria et Archosauriformes clairement séparés des Rhynchocephalia et Squamata. Tous ces reptiles sauriens présentent un ancêtre commun plus récent avec le sphénodon actuel (Tuatara) et les Squamates plutôt qu'avec les crocodiliens et les oiseaux. Les nombreuses discordances entre les données issues de la morphologie et celles issues des phylogénies moléculaires sont discutées et largement illustrées. Comme dans l'ensemble de l'ouvrage, chaque groupe est clairement défini par son ostéologie et ses synapomorphies⁷, les divergences sur ses relations phylogénétiques sont discutées. Les références bibliographiques, très nombreuses, sont toujours clairement indiquées afin de justifier toutes les affirmations de l'auteur. Les Mosasaures⁸, redoutables prédateurs marins du Crétacé largement répartis sur la planète, dont certains atteignaient au moins 13 m, sont aussi présentés dans ce chapitre. On y apprend que l'étymologie de leur nom provient de la Meuse et signifie littéralement « lézards de la Meuse ». La position phylogénétique de certains groupes actuels quasi-apodés problématiques comme les Dibamidae est abordée, même si aucun fossile n'en est connu. Les groupes actuels de Squamates (Gekkota, Scincomorpha, Anguimorpha, Ophidia⁹) et leur contenu sont présentés dans ce chapitre. Les synapomorphies qui les définissent sont précisées. Le groupe des Ophidia est ici composé des Serpentes, groupe frère du genre fossile *Dinilysia* et ensemble du genre fossile *Najash*. Les formes actuelles et fossiles sont richement illustrées par de nombreuses photographies en couleur de représentants de chaque groupe ou de restes fossiles. Les principales caractéristiques des vertèbres de serpents, pièces fossiles les plus fréquentes et les mieux conservées, font l'objet d'un schéma très informatif. Quelques illustrations montrent clairement le potentiel des fossiles pour révéler des informations sur la biologie d'une espèce. Ainsi la figure 7.61 présente un boa fossile avec dans son estomac un lézard et un fragment d'insecte. Passionnant ! Le boa basal le plus ancien, *Titanoboa*, du Paléocène de Colombie,

est le plus grand serpent connu et devait atteindre 13 mètres de longueur totale. Une photographie présente l'une de ses vertèbres à côté d'une vertèbre d'un Boa constrictor de 3,4 m. La différence de taille est impressionnante. Les travaux de notre collègue paléontologue récemment disparu, Jean-Claude Rage (1943-2018), sont très largement cités dans ce chapitre. Certaines différences marquantes entre les classifications actuelles et celles adoptées par Sues pour les serpents sont sans doute liées à l'absence d'analyses du squelette dans des familles nouvellement définies.

Le chapitre 8, sur 18 pages, présente le groupe fossile des Archosauromorpha comprenant les Archosauria en indiquant, comme à chaque fois, sa phylogénie, sa définition, ses variations au cours du temps et sa composition. Il inclut par exemple les Protosauridae, les Tanystropheidae, les Crocopoda (Rhynchosauria, Allokotosauria et *Prolacerta* + *Teyujagua*), les Choristodera et d'autres formes sans doute à rattacher à ce groupe.

Le groupe des Pseudosuchia, la lignée des crocodiles au sein des Archosaures (oiseaux et crocodiles), est présenté dans le chapitre 9 (32 pages). C'est au sein du groupe des Pseudosuchia que les crocodiles actuels ont pris naissance. La diversification passée des formes dans ce groupe, bien plus importante qu'aujourd'hui, est remarquable.

Le chapitre 10 aborde la lignée de Reptiles Archosaures à l'origine des oiseaux mais sans présenter les dinosaures qui seront traités dans quelques chapitres suivants. Dénommée Avemetatarsalia, elle a quelquefois été appelée Ornithosuchia. On y trouve les très célèbres Ptérosaures, premier groupe d'Amniotes ayant présenté un vol actif mais aussi plusieurs autres clades composés de formes capables de voler. Les dinosaures sont sans aucun doute les Reptiles les plus spectaculaires et les plus populaires parmi les animaux éteints. Ils renferment les plus grands tétrapodes terrestres de tous les temps et leur diversification est tout aussi remarquable que celle des Mammifères du Cénozoïque (autrefois Ère Tertiaire). Il existe actuellement un consensus sur le fait que les oiseaux, groupe le plus diversifié des vertébrés terrestres actuels, descendent d'un

⁷ Le glossaire définit 'synapomorphie' par : « état apomorphique d'un caractère partagé par deux ou plusieurs taxons. Les synapomorphies caractérisent (diagnose) les clades ». Une apomorphie est un caractère évolué, nouveau, qui apparaît dans une lignée.

⁸ Ne pas confondre avec Mésosaures (voir plus haut).

⁹ Ce groupe inclut ici les « Serpentes » mais aussi quelques autres genres fossiles.

petit dinosaure théropode. Le succès évolutif des dinosaures est tout à fait spectaculaire et bien illustré ici.

Toujours dans le même clade du chapitre 10 (Avematatarsalia), le chapitre 11 traite, sur 40 pages, d'un premier groupe de dinosaures (Dinosauria), les Saurischia. On y trouve plusieurs lignées, par exemple les différents clades au sein des Theropoda : *Averostra*, *Tetanurae* et bien entendu les fameux *Tyrannosaurus rex* (Tyrannosauridae) et *Diplodocus* (Diplodocidae). Le chapitre 12 poursuit l'analyse par les Ornithischia, second clade majeur au sein des Dinosauria. Ce sont surtout des herbivores de grande taille du Crétacé tardif qui se sont éteints à la fin du Mésozoïque. On y trouve par exemple *Stegosaurus*, qui possédait de larges plaques vascularisées issues d'ostéodermes qui participaient sans doute à la thermorégulation, comme l'ont montré les travaux de notre collègue Vivian de Buffrénil au Muséum national d'Histoire naturelle. D'autres dinosaures bien connus du grand public appartiennent aussi à ce groupe, *Iguanodon*, *Protoceratops*, et *Triceratops* par exemple. Cette fois encore la diversification des formes est impressionnante dans le groupe et cet ouvrage le montre merveilleusement.

Le chapitre 13 propose sur cinq pages un survol synthétique de l'évolution des reptiles. Un schéma très informatif présente les neuf principales lignées et leur répartition temporelle : quatre sont éteintes (Parareptilia, Ichthyosauromorpha, Sauropterygia et Pterosauria) et cinq actuelles (Testudines¹⁰, Rhynchocephalia, Squamata, Pseudosuchia et les oiseaux (Avialae, Aves) au sein des Dinosauria). L'auteur conclut en affirmant que la diversité actuelle des grandes lignées de Reptiles non aviens est fortement diminuée avec seulement trois clades majeurs qui survivent : les Crocodyliens, les Lépidosauriens (*Sphenodon* et Squamates) et les Tortues. Parmi eux seuls les Squamates sont véritablement diversifiés morphologiquement et écologiquement.

Le chapitre 14 conclut l'ouvrage sur cinq pages. Le futur des Reptiles y est abordé du point de vue d'un paléontologiste, ce qui est assez inhabituel. Les menaces auxquelles les Reptiles sont soumis sont énumérées et les risques d'extinction, bien que variables selon le groupe concerné, ne sont pas nuls. Et de conclure que malgré la survie des Reptiles après trois crises majeures d'extinctions

massives étalées sur plus de 300 millions d'années d'évolution, leur avenir en cohabitation avec les humains est devenu malheureusement incertain. Un glossaire sur cinq pages définit près de 200 termes, suivi par une bibliographie colossale sur 68 pages de 1 641 références, des plus anciennes aux plus récentes. Un index sur 9 pages clôt l'ouvrage. Il répertorie tous les taxons décrits mais s'arrête aux genres, n'incluant pas les espèces. Il ne sera donc pas facile de retrouver un taxon qui change de genre d'ici quelques années sans un minimum de connaissances.

The Rise of Reptiles comprend 236 illustrations en couleur (photographies et schémas de pièces ostéologiques fossiles et reptiles actuels principalement) et 120 en noir et blanc (divers dessins de pièces ostéologiques ou de squelettes complets). Notons toutefois que la quasi-totalité de ces figures ne sont pas localisées géographiquement ce qui me gêne. Savoir si un fossile est asiatique, africain ou américain, par exemple, est important. De plus, malgré cette richesse iconographique, on ne trouve absolument aucune carte de répartition ou de localisation dans tout l'ouvrage. Même la dérive des continents n'est pas illustrée. Ceci semble ahurissant ! C'est une grave lacune. La rareté des informations géographiques se reflète également dans les textes qui sont en grande majorité descriptifs. Ils sont axés sur la présentation minutieuse des pièces ostéologiques, des synapomorphies des clades identifiés et sur les relations phylogénétiques des taxons considérés, n'accordant que peu d'importance à leur répartition et à leur phylogéographie. C'est l'une des principales lacunes de ce livre. Les textes sont clairs mais il est souvent difficile pour le non-spécialiste de savoir où se situe un groupe concerné dans la phylogénie globale des Reptilia. Un petit schéma pour le localiser à chaque fois aurait été utile. J'aurais souhaité avoir plus de subdivisions dans le texte présentant chaque taxon, par exemple « taille », « répartition », « écologie », « habitat », « alimentation ». J'aurais également apprécié un petit résumé à la fin de chaque chapitre.

Malgré ces quelques remarques et regrets, ce livre est une œuvre monumentale qui servira sans aucun doute de référence pour longtemps. C'est un travail colossal qui permet de retrouver l'information cherchée, bref un véritable outil de travail à conserver à portée de main, très proche de son bureau, car il sera utile, très souvent.

¹⁰ *Chelonii Brongniart, 1800 en fait, comme l'ont démontré Bour & Dubois (1984).*

Bour R. & Dubois A. 1984 - *Nomenclature ordinale et familiale des tortues (Reptilia)*. Stud. Geol. Salmant. Stud. Palaeochel. I, vol especial 1: 77-86.

BIBLIOGRAPHIE

Caldwell M.W. 2020 – The Origin of Snakes: Morphology and the Fossil Record. CRC Press, Taylor and Francis Group, Boca Raton, Florida. xxv + 299 p.

Carroll R.L. 1988 – Vertebrate paleontology and evolution. W.H. Freeman, New York. 698 p.

Colbert E.H. & Germann J.C. 1945 – The dinosaur book: the ruling reptiles and their relatives. American Museum of Natural History, New York, NY. 156 p.

Fraser N.C. & Sues H.-D. 1994 – In the shadow of the dinosaurs: early Mesozoic tetrapods. Cambridge University Press. 448 p.

Janvier P. 1973 – Le monde des reptiles. Albin Michel. 268 p.

Romer A.S. 1956 – Osteology of the reptiles. University of Chicago Press, Chicago. xxi + 772 p.

Sues H.-D. & Fraser N.C. 2010 – Triassic life on land. The great transition. Columbia University Press. 224 p.

Islands and Snakes: Isolation and Adaptive Evolution, sous la direction de Harvey B. Lillywhite et Marcio Martins.

Ivan INEICH

Institut de Systématique, Évolution et Biodiversité (ISYEB)

Muséum national d'Histoire naturelle

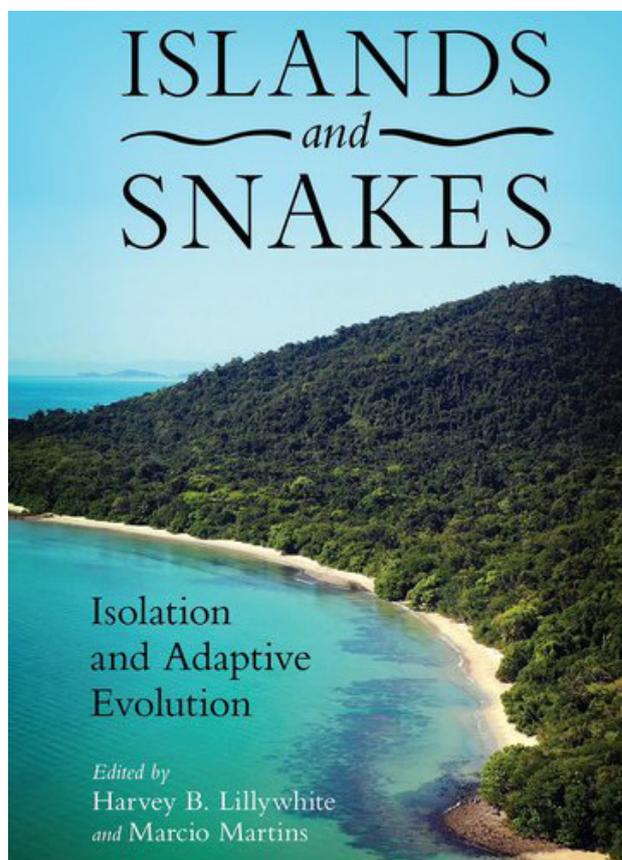
Sorbonne Université, École Pratique des Hautes Études, Université des Antilles, CNRS - ORCID: 0000-0003-1235-1505.

CP 30, 57 rue Cuvier, 75005 Paris, France

Ouvrage - Islands and Snakes: Isolation and Adaptive Evolution, sous la direction de Harvey B. Lillywhite et Marcio Martins. 2019 – Oxford University Press, New York. i-xvi + 343 pages. ISBN 978-0-19-067641-4. Prix : 99,38 €.

Cet ouvrage, publié sous la direction de Harvey B. Lillywhite (USA) et de Marcio Martins (Brésil), rassemble les travaux réalisés sur les serpents insulaires par 21 auteurs de neuf pays (Australie, Brésil, Costa Rica, États-Unis, France, Japon, Mexique, Suède et Taiwan).

Harvey B. Lillywhite est professeur de Biologie à Gainesville (Université de Floride, États-Unis). Ses nombreuses publications concernent surtout les serpents, tout particulièrement les espèces marines et/ou insulaires. La majorité de ses travaux sont dédiés aux serpents marins, à la famille des Acrochordidae Bonaparte, 1831 (par exemple leur mue) et aux crotalinés nord-américains. Il est auteur d'un ouvrage de synthèse remarquable sur l'écophysiologie des serpents (voir l'analyse de cet ouvrage : Ineich 2016). En effet, ses travaux sont principalement orientés vers cette discipline. Citons, par exemple, l'influence de la gravité sur la longueur de la queue des serpents, leur cœur et sa physiologie, leur circulation sanguine ou la variabilité de la position des organes dans la cavité abdominale. H.B. Lillywhite aborde aussi l'anatomie cardio-pulmonaire des serpents, la composition de leur sang et ses capacités de transport de l'oxygène, plus généralement les adaptations cardio-vasculaires chez les vipères ou encore le métabolisme énergétique des serpents. Un travail original concerne la variation ontogénique de la position du cœur chez les serpents. D'autres de ses recherches se penchent sur la locomotion des serpents, surtout marins, ou encore sur l'étude de leur mue. Son intérêt s'est également porté vers l'écologie



trophique de populations insulaires d'un crotaliné de Floride qui vit au bord de la mer, *Agkistrodon conanti* (Gloyd, 1969), tout particulièrement la fréquence élevée du cannibalisme qu'il constate dans ces populations. Concernant les serpents marins, ses travaux les plus originaux analysent leurs capacités de déshydratation et leur gestion corporelle de l'eau¹, l'influence de la Lune sur leur rythme d'activité ou encore leur capacité à

¹ Par exemple l'impact des précipitations sur la répartition des serpents marins ; voir la très complète et récente synthèse des comportements liés à la balance hydrique chez les vertébrés faite par Rash & Lillywhite (2019).

détecter les cyclones. H.B. Lillywhite étudie aussi la faune et la flore épibiontes des serpents marins ou modélise les courants marins pour évaluer leur impact sur la phylogéographie de ces reptiles. Une de ses publications tente d'expliquer l'absence de serpents marins dans l'Océan Atlantique. La salinité et les mécanismes évolutifs mis en place par les serpents pour la contrôler sont souvent abordés, tout comme la structure et la fonction de la peau chez un serpent marin pélagique. H.B. Lillywhite étend ses recherches à l'influence de la salinité sur une couleuvre d'eau douce paléarctique qui s'aventure quelquefois en Mer Noire. Plusieurs de ses publications sont consacrées à l'écologie trophique des serpents, par exemple l'influence de la taille des proies et de leur toxicité sur les serpents qui les consomment. Outre les serpents, il consacre quelques travaux aux lézards. Citons par exemple le rôle de leur couleur dans la spéciation. Il porte aussi son intérêt vers certaines techniques comme par exemple celle qui permet de prélever du tissu hépatique de façon non létale. Il participe à une étude globale du rôle défensif de certaines toxines séquestrées² par les vertébrés tétrapodes.

Marcio Martins est professeur d'écologie à l'Université de São Paulo au Brésil. Ses travaux concernent les amphibiens et les reptiles néotropicaux, principalement les serpents. Il étudie les mécanismes de défense mis en place par les serpents tropicaux, l'arboricole chez les vipères, la relation forme du corps/alimentation chez une espèce malacophage d'Amérique tropicale, l'écologie de *Crotalus durissus* Linnæus, 1758 ou encore le régime alimentaire d'un crotale mexicain, *Crotalus enyo* Cope, 1861. Il aborde l'écophysologie en étudiant le métabolisme des crotalinés. Marcio Martins participe aussi à plusieurs inventaires herpétofaunistiques, étudie l'écologie d'un assemblage de serpents dans la forêt Atlantique brésilienne ou encore l'évolution du régime alimentaire au sein d'une tribu de serpents sud-américains. Une de ses publications, très intéressante, est consacrée à la diversité des serpents dans les zones inondées néotropicales. Ses travaux abordent également la diversification et la spéciation chez les vipères d'un point de vue phylogéographique et phylogénétique ainsi que leur histoire évolutive, l'évolution de leur appareil venimeux ou encore les espèces rares de crotales néotropicaux. Plusieurs de ses collaborations analysent l'écologie trophique, la reproduction et la démographie de vipères sud-

américaines souvent insulaires et endémiques telles que *Bothrops insularis* (Amaral, 1921) ou *Crotalus catalinensis* Cliff, 1954. Accessoirement il décrit un cas d'envenimation par un serpent opisthoglyphe sud-américain, étudie le mimétisme des serpents corail, la biologie de la conservation des vipères ou encore la mortalité routière des serpents dans une zone protégée de forêt Atlantique au Brésil. Quelques-uns de ses travaux sont consacrés aux lézards, par exemple l'écologie du lézard aquatique *Crocodilurus amazonicus* (Spix, 1825) ou l'écologie trophique au sein de certains peuplements de lézards. Ses nombreuses missions sur le terrain lui permettent également de participer à la description de plusieurs taxons nouveaux, lézards ou serpents Crotalinae Oppel, 1811, ou de réaliser une synthèse des serpents du genre *Atractus* Wagler, 1828 dans la région de Manaus.

L'ouvrage analysé ici débute par deux pages de sommaire présentant le titre et les auteurs des 13 chapitres. Un court avant-propos, rédigé par Kate Sanders, replace sommairement les études des serpents insulaires dans le cadre des grandes avancées dans l'histoire de la biologie. Une préface, courte elle aussi, rédigée par les deux directeurs éditoriaux, nous informe que cet ouvrage est issu d'un séminaire d'écologie insulaire qui s'est déroulé à l'Université de Floride en 2013. On y indique que la littérature concernant les squamates insulaires se réfère majoritairement (60%) aux serpents, ce qui m'étonne car j'aurais plutôt pensé que les lézards insulaires étaient plus concernés dans la littérature en référence, par exemple, aux très nombreuses publications consacrées aux *Anolis* antillais. Par ailleurs, les serpents sont ici décrits comme des colonisateurs insulaires très performants. Ce qualificatif me gêne un peu. En effet, quand on étudie les îles océaniques les plus isolées au monde, comme j'ai pu le faire avec ceux de l'Archipel des Marquises en Polynésie française, on se rend très vite compte que les lézards sont bien plus aptes à coloniser de telles îles que les serpents. Cela ne fait aucun doute. Les lézards présentent en effet de nombreuses caractéristiques morphologiques, écologiques, comportementales et reproductives qui les rendent bien plus aptes que les serpents à des voyages transocéaniques et/ou à des transports humains involontaires, ou encore à des adaptations rapides de leur régime alimentaire en fonction de la disponibilité des ressources trophiques (Ineich & Blanc 1987). Par conséquent les termes « very

² On parle de toxines séquestrées lorsqu'un animal obtient et stocke des toxines obtenues d'un autre animal ou d'une plante et les utilise pour sa propre défense.

successful colonizers » attribués ici aux serpents me semblent excessifs, voire inadaptés par rapport aux lézards. Une page entière avec un petit paragraphe est consacrée aux remerciements suivie d'une page entière blanche qui aurait pu être mieux utilisée. La liste des 21 contributeurs est indiquée avec leur adresse postale mais curieusement sans leur adresse électronique.

L'ouvrage se poursuit par les 13 chapitres. Le premier, sur 44 pages, rédigé par les deux éditeurs (Marcio & Lillywhite), est une synthèse sur l'écologie des serpents insulaires. Le boa *Candoia paulsoni* (Stull, 1956) y est présenté comme, sans doute, l'espèce la plus présente sur des îles car elle est signalée sur plus de 60 îles dans leur base de données. Ce nombre me semble toutefois bien inférieur au nombre d'îles occupées par le typhlopidé *Indotyphlops braminus* (Daudin, 1803)³, souvent introduit accidentellement par l'homme et qui doit détenir ce record au sein des serpents. Après avoir décrit les caractéristiques des îles occupées par des serpents, analysé les patrons de l'endémisme dans le cadre des théories de la biogéographie insulaire, les auteurs abordent les différents mécanismes d'arrivée et d'installation des serpents sur les îles dans un cadre théorique illustré par quelques exemples comme les serpents de la famille des Uropeltidae. Les problèmes liés au métabolisme et à la taille corporelle des formes insulaires sont largement débattus en faisant référence au rôle de la plasticité phénotypique, aux bagages phylogénétiques et aux contraintes physiologiques. Les menaces liées à la survie des formes insulaires, souvent endémiques, sont discutées en citant deux exemples de serpents insulaires de la famille des Dipsadidae Bonaparte, 1838, sans doute éteints aux Antilles, *Clelia errabunda* Underwood, 1993 et *Erythrolamprus perfuscus* (Cope, 1862). De nombreux autres exemples de taxons gravement menacés sont cités du monde entier. La base de données des auteurs renfermant les références de tous les serpents insulaires de la planète est rapidement présentée, suivie d'une bibliographie détaillée.

Le second chapitre est rédigé par Harold Heatwole, pionnier incontestable dans l'étude des serpents marins. Il est consacré à la dispersion de ces serpents marins durant les fluctuations des niveaux marins. L'auteur y présente ses premières activités de chercheur. À juste titre, il attire notre attention sur la répartition des serpents marins amphibies

du genre *Laticauda* Laurenti, 1768, bien plus vaste que la zone où l'espèce se reproduit vraiment. Seule cette dernière doit être prise en compte dans les projets de conservation. En effet, la superposition de deux répartitions représente un danger pour la conservation du groupe, menacé, car elle peut faire croire à l'existence de populations bien plus prospères que dans la réalité. H. Heatwole nous fait ensuite revivre, de façon très entraînante, ses expéditions au Japon, en Océanie sur l'île de Niue, à Wallis et Futuna et en Nouvelle-Guinée puis en Thaïlande. Il aborde la passionnante histoire de la coévolution entre les serpents marins amphibies et leurs proies composées surtout de murènes. Le modèle paléogéographique qu'il a développé depuis plusieurs décennies illustre parfaitement bien le cadre physique dans lequel ces serpents ont évolué, isolés sur des îles émergées ou sollicités par de nouveaux espaces vierges favorables créés par les oscillations des niveaux marins au cours du temps⁴ et les fluctuations des courants marins.

Le troisième chapitre analyse l'influence de la disponibilité des habitats terrestres favorables sur la répartition spatiale et l'abondance des serpents marins amphibies en Nouvelle-Calédonie. Il est rédigé par Xavier Bonnet et François Brischoux (CNRS, Chizé). La biologie de ces serpents amphibies en Nouvelle-Calédonie est rappelée à la lumière des découvertes les plus récentes. Leurs activités terrestres sont détaillées : digestion, mue, incapacité physique après des blessures, repos et reproduction. Les coûts et les bénéfices du mode de vie mixte entre terre et mer sont discutés avant d'examiner la répartition spatiale des serpents en relation avec les habitats disponibles.

Le chapitre 4 expose l'écophysiologie des deux espèces de serpents marins amphibies (genre *Laticauda*) sur Orchid Island à Taiwan. Rédigé par Ming-Chung Tu et Harvey B. Lillywhite, ce texte décrit les caractéristiques reproductrices de ces serpents, leur écologie alimentaire, leurs activités et les habitats occupés puis leur balance hydrique et leur comportement pour s'abreuver en fonction de la disponibilité d'eau douce. Le comportement de ces serpents durant les violents cyclones tropicaux est détaillé en faisant référence à l'existence de mécanorécepteurs très performants leur permettant de se mettre à l'abri avant l'arrivée des perturbations météorologiques.

³ Je ne prends pas ici en compte le nouveau genre *Virgotyphlops* Wallach, 2021 créé récemment pour cette unique espèce (Wallach 2021).

⁴ Libérant ou créant des barrières géographiques en fonction des masses insulaires émergées ou submergées.

Le chapitre 5 change de continent. En effet, M. Martins et ses collègues nous y présentent l'Île de Quemada Grande au sud du Brésil, à environ 33 km des côtes de l'État de São Paulo. On y rencontre un crotaliné endémique, *Bothrops insularis*, décrit en 1921 par le célèbre herpétologiste brésilien Afrânio do Amaral (1894-1982) de l'Institut Butantan. Les études génétiques ont montré que cette espèce est issue de la colonisation de l'île par une forme continentale proche mais à vaste répartition, *Bothrops jararaca* (Wied-Neuwied, 1824). C'est durant la baisse des niveaux marins liée aux glaciations que cette colonisation s'est faite, donc relativement récemment. En 1959, le zoologiste belge Alphonse Richard Hoge (1912-1982), également chercheur à l'Institut Butantan, a montré avec ses collaborateurs que plusieurs femelles de cette espèce insulaire présentaient des hémipénis identiques à ceux des mâles. Hoge *et al.* décrivent aussi un individu hermaphrodite possédant à la fois des gonades mâles et femelles actives. Les études ultérieures ont montré que toutes les femelles présentent des hémipénis, toujours plus petits que ceux des mâles et quelquefois malformés. La reproduction de l'espèce et son rythme d'activité diurne, opposé au rythme nocturne de son cousin continental, sont présentés. La densité de la population avant son déclin était sans doute l'une des plus élevées chez les serpents, de l'ordre de 160 individus par hectare ! Le régime alimentaire des juvéniles est identique à celui de l'espèce continentale mais en revanche celui des adultes est presque exclusivement ornithophage (oiseaux migrateurs uniquement) chez l'espèce insulaire alors que l'espèce continentale se nourrit surtout des mammifères présents. Des différences dans la composition du venin entre forme insulaire et forme continentale sont constatées et liées au régime alimentaire. Ce chapitre se conclut par la présentation des menaces, sérieuses, qui pèsent sur ce crotaliné et rappelle que l'espèce est l'une des trois vipères insulaires au monde, toutes endémiques d'une petite île, dont l'alimentation est presque exclusivement constituée d'oiseaux migrateurs.

Le chapitre 6, rédigé par Fabien Aubret (CNRS, Moulis), est consacré aux populations insulaires du serpent-tigre australien, *Notechis scutatus* (Peters, 1861). Ces populations ont été isolées sur de petites îles durant les glaciations par la baisse puis la remontée des niveaux marins. Elles diffèrent des populations continentales par plusieurs aspects : taille et masse corporelles bien plus grandes, comportement bien plus docile et

besoins alimentaires assurés principalement par la consommation des poussins de plusieurs espèces d'oiseaux marins. Ces petites îles sont occupées par les serpents mais le prix à payer est élevé. En effet, ils sont soumis à des attaques violentes de la part des oiseaux très abondants, pouvant être eux-mêmes des proies, ou attaqués lorsqu'ils prélèvent des poussins défendus par les parents. De nombreuses blessures, souvent très handicapantes, sont décrites.

Le chapitre 7, rédigé par Robert W. Powell, est consacré au boa endémique de La Grenade, *Corallus grenadensis* (Barbour, 1914)⁵, dont il est l'un des spécialistes du genre. Tout comme Harold Heatwole dans l'un des chapitres précédents, R.W. Powell dresse ici un bilan de ses nombreuses années de recherche sur ce boa insulaire endémique. Après une présentation détaillée de l'histoire évolutive de l'espèce, plusieurs anecdotes font référence aux techniques d'étude et aux difficultés du terrain, avant d'aborder la biologie et l'écologie du serpent, ses interactions avec l'homme puis de conclure sur la connaissance encore imparfaite de l'espèce, malgré des années d'étude.

Le chapitre 8, rédigé par le suédois Göran Nilson, présente une espèce plus proche de nous géographiquement, *Macrovipera schweizeri* (Werner, 1935), endémique de quelques îles de l'ouest des Cyclades en Grèce. Après des rappels historiques d'un grand intérêt, l'auteur présente minutieusement un ancien projet mis en place dès les années 1993 pour tenter de préserver les populations de cette espèce. Les informations biologiques obtenues sont exposées et les différentes menaces analysées : mortalité routière et collectes illégales principalement. Heureusement, le statut de zone Natura 2000 de la majorité de l'île de Milos semble assurer une protection effective quoique fragile à cette espèce qui, elle aussi, se nourrit d'oiseaux migrateurs.

Le chapitre 9, rédigé par Harvey B. Lillywhite et Coleman M. Sheehy III, présente une population insulaire unique en Floride. Il est bien plus long et détaillé que les autres. *Agkistrodon conanti* est une espèce relativement abondante qui vit isolée sur une petite île située au large de la Floride. Elle est proche d'une espèce continentale à vaste répartition, *Agkistrodon piscivorus* (Lacépède, 1789). L'espèce insulaire se distingue des autres espèces par sa particularité alimentaire due à sa dépendance des colonies d'oiseaux aquatiques. En

⁵ Voir Ineich (2017).

effet, ces serpents se nourrissent principalement des poissons perdus ou régurgités par ces oiseaux qui vivent en colonies très denses. Leurs proies sont très souvent des cadavres. Le chapitre synthétise nos connaissances sur la biologie de cette population puis aborde sa gestion de l'eau douce et ses comportements sociaux originaux liés aux densités élevées souvent constatées. Plusieurs observations semblent montrer que les couples restent formés durant de longues durées ; tout comme les serpents-tigres australiens cités plus haut, leur agressivité semble nettement amenuecée par rapport aux populations continentales. Une autre observation intéressante montre que la mue semble synchronisée dans l'ensemble de la population, sans doute par la proximité et l'abondance des individus, favorisant ainsi la diffusion de certaines phéromones impliquées dans ce comportement. Malheureusement, ce chapitre se clôt par une information alarmante : les oiseaux marins ont quitté cette île au printemps 2015 pour une raison inconnue, entraînant la chute des populations de serpents. Une figure pleine page illustre le réseau trophique détaillé sur l'île, Seahorse Key, avec au centre du réseau les serpents venimeux et la colonie d'oiseaux.

Le chapitre 10, rédigé par Gustavo Arnaud et Marcio Martins, présente la biologie et la conservation des populations de *Crotalus catalinensis*, un crotale qui a perdu la presque totalité de sa sonnette au cours de son évolution et qui ne vit qu'au Mexique, sur l'île de Santa Catalina dans le Golfe de Californie. Les données moléculaires montrent que cette espèce endémique se serait différenciée au Pléistocène à partir de *Crotalus ruber* Cope, 1892, son parent le plus proche. Sa biologie et son écologie sont présentées, ainsi que sa physiologie, son alimentation et sa reproduction, avant que soient abordés les problèmes liés à la conservation de l'espèce. Celle-ci est protégée par la loi mexicaine mais malheureusement est encore tuée par les pêcheurs locaux ou collectée pour le commerce international de la terrariophilie.

Le chapitre suivant (11), dont les auteurs sont Richard B. King et Kristin M. Stanford, traite également d'un grand classique des serpents insulaires, les couleuvres aquatiques du Lac Érié, *Nerodia sipedon insularum* (Conant & Clay, 1937), une sous-espèce endémique à 18 îles situées entre le Canada et les États-Unis. Ce chapitre expose, de façon très détaillée, les problèmes liés à leur conservation. L'une des principales menaces est

l'arrivée massive d'espèces envahissantes parmi lesquelles des poissons dont les serpents se nourrissent à présent, jusqu'à s'en gaver, ce qui perturbe leur biologie. Par la présence d'espèces introduites, diverses substances polluantes sont maintenant plus facilement disponibles dans la chaîne trophique, ce qui menace les serpents. Un autre challenge pour assurer la conservation de l'espèce est la préservation de ses habitats dans une zone surpeuplée et soumise à de fortes pressions humaines et industrielles.

Le chapitre 12, rédigé par une équipe japonaise composée d'Akira Mori, Hidetoshi Ota et Koichi Hirate, relate la consommation de tortues marines nouveau-nées par des serpents sur certaines îles isolées au sud du Japon. En effet, sur les îles Ryukyu, dans la Préfecture d'Okinawa, le serpent *Dinodon semicarinatum*, à présent *Lycodon semicarinatus* (Cope, 1860), se nourrit de tortues marines fraîchement écloses, *Chelonia mydas* (Linnæus, 1758) surtout, mais également *Caretta caretta* (Linnæus, 1758). Ce chapitre décrit les mécanismes comportementaux mis en place par ces serpents insulaires, principalement la défense des ressources alimentaires vis-à-vis des autres individus de leur espèce. Les auteurs abordent également les mécanismes par lesquels les serpents parviennent à détecter les éclosions des tortues marines dont ils vont se nourrir jusqu'à satiété et plus encore. Ce chapitre présente ainsi un cas original de défense des ressources par une espèce de serpent insulaire, un phénomène très rare au sein de ces reptiles. Cette étude démontre que les serpents, généralement considérés comme solitaires, peuvent manifester des comportements flexibles pouvant aboutir à des interactions sociales très élaborées pour défendre non seulement leur partenaire sexuel, mais également leur territoire ou leurs ressources alimentaires.

Le dernier chapitre (13), à mon avis le plus original et le moins connu, est passionnant. Rédigé par D. Bruce Means et César Barrio-Amorós, il synthétise nos connaissances sur la biodiversité ophidienne des îles continentales (« sky islands ») que sont les tépuis d'Amérique du Sud. Ces massifs isolés au cœur de la forêt tropicale constituent de véritables îles de par leurs substrats et l'altitude atteinte par leurs reliefs (jusqu'à plus de 3 000 m). Ils se localisent principalement au sud du Venezuela et à l'ouest du Guyana. La première partie du chapitre dresse un inventaire historique de l'évolution des connaissances et des grandes explorations

herpétologiques des tépuis. Le tableau 13.1 établit de façon précise la liste des 34 espèces de serpents répertoriées sur ces formations géologiques, avec pour chacune son niveau d'endémisme (à un unique tépui, à plusieurs tépuis, au bouclier des Guyanes ou à large répartition). Vingt espèces sont endémiques à un ou plusieurs tépuis, ce qui est considérable et n'est pas sans rappeler l'endémisme issu de radiations spectaculaires rencontrées sur certaines îles. Toutefois les auteurs concluent en précisant que la faune ophidienne des tépuis ne semble pas permettre, du fait de son évolution in situ plus limitée, certaines découvertes spectaculaires de taxons endémiques comme cela a été le cas pour quelques lignées anciennes sud-américaines d'amphibiens anoures (genres *Stefania* Rivero, 1968 et *Oreophrynella* Boulenger, 1895).

Un index détaillé sur 13 pages par thème, localité géographique et taxons (nom commun anglais et nom scientifique) clôt l'ouvrage.

Très richement illustré et avec de nombreux graphiques, rédigé par les spécialistes du domaine, ce livre constitue une magnifique synthèse des connaissances sur les serpents insulaires les plus spectaculaires et les plus médiatisés. Il ne reflète toutefois pas la richesse et la diversité de ces animaux dans ces milieux car il donne priorité aux grands classiques qui ont fait l'objet de nombreuses publications préalables, souvent relativement anciennes. Pour celui qui s'intéresse aux reptiles insulaires, ce livre n'apportera pas beaucoup de nouveautés car presque tout son contenu a déjà été publié. Il permettra surtout d'avoir une rapide vue d'ensemble dans un document unique. Regrettons toutefois l'absence d'un résumé en début ou en fin de chaque chapitre. Il est aussi dommage de ne pas pouvoir disposer de la vision d'un paléontologue ou encore de celle d'un archéozoologiste afin d'avoir une échelle spatiale plus étendue et une idée de l'évolution temporelle de l'impact de l'homme sur les serpents insulaires. Certaines régions insulaires du monde, comme Madagascar ou les Galápagos, auraient mérité de figurer dans l'ouvrage, tout comme on aurait apprécié une synthèse des travaux entrepris sur d'autres cas « classiques » comme le Serpent brun arboricole *Boiga irregularis* introduit sur de très nombreuses îles ou encore sur le célèbre crotaliné insulaire chinois *Gloydus shedaoensis* (Zhao, 1979) qui, lui aussi, se nourrit d'oiseaux migrants. Malgré ces remarques, ce livre passionnant est à recommander très vivement à tous les amateurs de faunes insulaires

et plus largement aux biologistes pour les beaux modèles offerts par les serpents insulaires (ainsi que les lézards et autres reptiles) dans l'étude des adaptations, souvent spectaculaires, au milieu du comportement animal.

BIBLIOGRAPHIE

Ineich I. 2016 – Analyse d'ouvrage. "How snakes work. Structure, Function, and Behavior of the World's Snakes", par Harvey B. Lillywhite. 2014 – Oxford University Press, New York, USA. *Bull. Soc. Herp. Fr.*, 159: 118-120.

Ineich I. 2017 – Analyse d'ouvrage. "Natural History of Neotropical Treeboas (genus *Corallus*)", par Robert W. Henderson. 2015 – Edition Chimaira, Frankfurt am Main (Allemagne). *Bull. Soc. Herp. Fr.*, 163: 111-113.

Ineich I. & Blanc C.P. 1987 – Le peuplement herpétologique de Polynésie française. Adaptations et aléas. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 112: 381-400.

Rash R. & Lillywhite H.B. 2019 – Drinking behaviors and water balance in marine vertebrates. *Mar. Biol.*, 166(10):[122] 21 pp. <https://doi.org/10.1007/s00227-019-3567-4>.

Wallach V. 2021 – Addendum to the proposal for a new generic name, *Virgotyphlops*, for the species *Eryx braminus* Daudin, 1803 (Serpentes: Typhlopidae). *Pod@rcis*, 12: 16-18.

The Dangerous Snakes of Africa, de Stephen Spawls et Bill Branch.

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 - ORCID: 0000-0003-1235-1505.

CP 30, 57 rue Cuvier, 75005 Paris, France

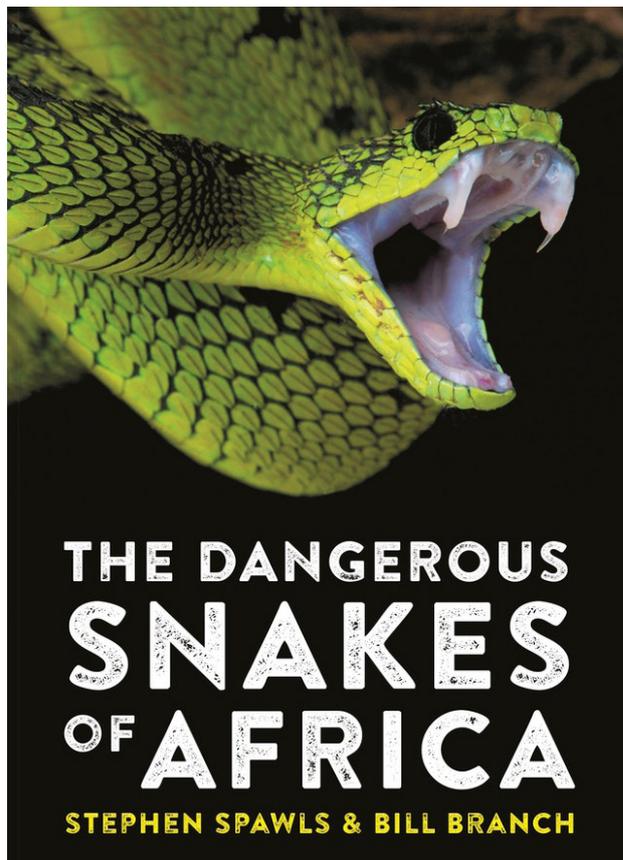
Ouvrage - The Dangerous Snakes of Africa, de Stephen Spawls et Bill Branch. 2020 - Bloomsbury Wildlife, Bloomsbury Publishing Plc, London, Royaume-Uni¹. 336 pages. ISBN 978-1-4729-6028-3.
Prix : env. 30 €

Les serpents venimeux du continent africain n'ont finalement fait l'objet que de très peu d'ouvrages ou de chapitres d'ouvrages² récents (postérieurs à 1960), que ce soit à l'échelle de l'ensemble du continent ou de grandes régions englobant plusieurs pays³, encore moins d'ouvrages leur étant intégralement consacrés comme le montre le tableau page suivante.

The Dangerous Snakes of Africa était déjà le bienvenu lors de sa première publication en 1995 (Spawls & Branch 1995), apprécié aussi bien par les scientifiques que par le personnel médical, les employés des parcs nationaux en Afrique et plus généralement par la communauté herpétologique dans son ensemble et même par les touristes naturalistes. Il comblait un grand vide, d'autant plus que l'incidence annuelle des morsures par serpents venimeux est estimée entre 80 000 et 420 000⁴ sur le continent.

Plus tard, Doherty et Vogel (2007) ont proposé une mise à jour de nos connaissances de la répartition des serpents venimeux du continent africain. Leur ouvrage fait partie d'une série des Éditions Chimaira qui contraint fortement les informations en ne proposant pour chaque espèce qu'une iconographie de grande qualité, une carte de répartition précise et actualisée qui sont accompagnées d'une synthèse grossière des informations concernant sa biologie, sa reproduction et son maintien en captivité.

Près de vingt-cinq années après la première publication de The Dangerous Snakes of Africa, les progrès dans nos connaissances ont été



¹ Également publié le 4 août 2020 aux USA par Princeton University Press, Princeton, New Jersey. ISBN: 9780691207926.

² J'exclus ici les publications scientifiques et je ne retiens que les livres. Les ouvrages ne traitant que de taxinomie et de nomenclature ne sont pas non plus pris en compte, tout comme certains chapitres d'ouvrages.

³ Par ex. Afrique du Nord, Afrique de l'Ouest, Afrique Centrale... Je ne considère pas ici les ouvrages qui n'abordent qu'un seul pays.

⁴ La mortalité annuelle est, quant à elle, estimée entre 3 500 et 30 000.

	Afrique (totalité)	Afrique du Nord	Afrique de l'Ouest	Afrique Centrale	Afrique du Sud	Afrique de l'Est	Monde entier
Tous les serpents		Gruber (1992), Schleich <i>et al.</i> (1996), Geniez (2018)	Cansdale (1961), Villiers (1975), Roman (1984), Villiers & Condamin (2005), Chippaux (2006), Trape & Mané (2006), Chippaux & Jackson (2019)	Isemonger (1962), Chippaux (2006), Trape & Mané (2006), Chippaux & Jackson (2019)	Isemonger (1962), Alexander & Marais (2007)	Isemonger (1962), Skinner (1973), Spawls <i>et al.</i> (2002, 2006, 2018)	
Les serpents venimeux uniquement	Spawls & Branch (1995), Dobiey & Vogel (2007), Weinstein & Warrell (2019)		Roman (1976)	Broadley (1968)	Broadley (1968)		O'Shea (2005)
Venins et/ou envenimations uniquement	Chippaux (2000), Warrell (2010), Chippaux <i>et al.</i> (2017)			Christensen (1968)	Christensen (1968)		Mackessy (2010)

spectaculaires et le livre daté de 1995 n'est plus d'actualité tant les changements sont considérables. Ils concernent à la fois la répartition des espèces, la redéfinition de certains taxons, la description d'espèces nouvelles et de nombreux apports dans nos connaissances de leur biologie. Prenons par exemple les cobras africains, longtemps considérés comme comprenant quatre espèces (*Naja haje* (Linnæus, 1758), *N. nivea* (Linnæus, 1758), *N. melanoleuca* Hallowell, 1857 et *N. nigricollis* Reinhardt, 1843). Le genre *Naja* Laurenti, 1768 totalisait sept espèces africaines dans la version de 1995 mais... 21 dans cette nouvelle version. Toutes ne sont pas vraiment nouvelles car plusieurs résultent de la redéfinition de lignées monophylétiques et du rétablissement de taxons au niveau de l'espèce grâce aux techniques modernes de génétique⁵.

La nouvelle version de *The Dangerous Snakes of Africa* n'est pas une réédition mais plutôt un nouvel ouvrage. Son premier auteur est Stephen Spawls. Je l'ai déjà présenté dans l'une de mes précédentes analyses d'ouvrages à laquelle je renvoie le lecteur (Ineich 2020). Ses ouvrages sont toujours très pratiques et complets. Rappelons que S. Spawls est un homme de terrain, herpétologiste amateur, auteur de très nombreuses publications scientifiques, qui connaît parfaitement bien l'herpétofaune africaine. Le second auteur, William Roy Branch (1946-2018), dénommé « Bill Branch », était un herpétologiste professionnel de renom, responsable de collections dans un grand musée sud-africain, à l'origine de progrès considérables de nos connaissances unanimement reconnus. Son décès récent, le 14 octobre 2018, a fait l'objet de plusieurs notices commémoratives (Bauer & Rödel 2019, Conradie

et al. 2019, Bates & Bauer 2020) et a provoqué une grande tristesse dans l'ensemble de la communauté herpétologique. L'herpétologie africaine, à laquelle il a consacré sa vie entière, lui doit énormément.

Présenté sous la forme d'un guide de terrain (environ 13 x 20 cm), l'ouvrage analysé ici concerne près de 150 espèces de serpents dangereuses pour l'homme (136 espèces appartenant à des familles clairement identifiées comme venimeuses et certaines « couleuvres » responsables d'envenimations), mais également des espèces sans danger pouvant être confondues avec des serpents venimeux. Dédié à un herpétologiste kenyan, Royjan Taylor (1975-2019), l'ouvrage débute par un sommaire suivi d'une préface rédigée par Stephen Spawls. Ce dernier y présente l'historique de cette nouvelle édition achevée après le décès de Bill Branch et conclut en espérant que leur collaboration permettra de réduire la souffrance du peuple africain. Deux pages bien remplies de remerciements précèdent l'introduction. Avec moins de 20% des espèces mondiales réparties dans neuf familles, soit environ 600 espèces de serpents, l'Afrique héberge de nombreuses espèces venimeuses : environ 55 vipères (Viperidae), un peu plus de 40 élapidés, une vingtaine d'espèces du genre *Atractaspis* A. Smith, 1849 (Lamprophiidae, Atractaspidinae) et une petite quinzaine d'espèces opisthoglyphes dont les morsures représentent un danger réel ou potentiel pour l'homme. Certaines sont responsables de morts humaines (Colubridae et Lamprophiidae). On y trouve également quelques espèces sans dents spécialisées, bien que certaines soient allongées, mais secrétant une salive toxique. La notion d'espèce est ici discutée et les auteurs gardent à l'esprit que de nombreuses espèces

⁵ Par exemple, le genre aquatique *Boulengerina* Dollo, 1886 appartient à une lignée monophylétique incluant les véritables cobras du genre *Naja* Laurenti, 1768, genre plus ancien dans lequel ses espèces sont à présent placées ; les petites vipères à cornes du complexe *Bitis cornuta* (Daudin, 1803) sont maintenant scindées en cinq espèces.

identifiables uniquement par leur profil génétique ne représentent probablement qu'une fraction d'un continuum de variabilité géographique (cline) au sein d'une même espèce. Les 20 pages de l'introduction, richement illustrées, présentent la répartition des serpents venimeux sur le continent africain. Les auteurs expliquent ensuite comment utiliser les cartes de répartition qu'ils proposent. Une carte de l'Afrique avec un découpage politique par pays est proposée, une autre avec les grands types de végétation et une troisième avec les reliefs. Elles sont très claires et agréables à consulter. Suivent quelques considérations sur les problèmes liés à la protection des serpents sur le continent. Les difficultés liées à l'identification des serpents sont abordées et quelques illustrations permettent au lecteur de prendre conscience des ressemblances quelquefois spectaculaires entre espèces venimeuses et non venimeuses, par exemple *Causus rhombeatus* (Lichtenstein, 1823) et *Dasypeltis scabra* (Linnæus, 1758). Notons ici que deux espèces du genre *Causus* Wagler, 1830, autrefois très largement confondues ou délicates à séparer, sont parfaitement identifiées [*C. rhombeatus* et *C. maculatus* (Hallowell, 1842)]. La nomenclature des plaques céphaliques et d'autres caractéristiques méristiques utilisées pour identifier les serpents sont expliquées et illustrées. Des conseils sont fournis au lecteur afin qu'il puisse réaliser des observations précises et détaillées des serpents dans la nature, sans prendre de risques inutiles. Plusieurs règles d'identification claires et pratiques permettant de séparer les serpents venimeux des non-venimeux sont suggérées : à partir de la coloration, de l'écaillage, du comportement ou de la taille, comme par exemple « tout serpent africain mesurant plus de deux mètres est probablement dangereux », ou encore « aucun lézard africain n'est dangereux ». D'autres recommandations relatives à l'ouvrage sont indiquées ici, par exemple l'utilisation et les limites des clés dichotomiques proposées.

Le premier chapitre qui suit l'introduction constitue le cœur de l'ouvrage. Non numéroté, il est consacré aux serpents venimeux présentant des dents modifiées placées à l'avant de la bouche pour injecter du venin. Une première clé dichotomique permet de séparer les quatre superfamilles africaines de

serpents : Typhlopoidea, Colubroidea, Booidea et Pythonoidea. Notons toutefois que Zaher *et al.* (2019) identifient un découpage différent et reconnaissent la superfamille des Elapoidea renfermant cinq familles (Elapidae, Lamprophiidae, Pseudoxynophiidae, Atractaspididae et Psammophiidae). Une autre clé dichotomique sépare les familles, sous-familles et genres au sein des Colubroidea.

Les auteurs commencent par les vipères (famille des Viperidae) en présentant rapidement la famille, puis la seule sous-famille du continent (Viperinae), avant de fournir une clé dichotomique d'identification des genres africains (dans l'ordre d'apparition dans la clé : *Causus* ; *Bitis* Gray, 1842 ; *Echis* Merrem, 1820 ; *Atheris* Cope, 1862 ; *Montatheris* Broadley, 1996 ; *Proatheris* Broadley, 1996 ; *Cerastes* Laurenti, 1768 ; *Pseudocerastes* Boulenger, 1896 ; *Vipera* Laurenti, 1768 ; *Daboia* Gray, 1842 ; *Macrovipera* A.F.T. Reuss, 1927). Les espèces sont ensuite présentées au sein de chaque genre, avec une description pour chacun et une clé d'identification dichotomique permettant de les séparer. Au sein d'un genre, on trouve pour chaque espèce son nom scientifique anglais⁶, son nom scientifique universel (sans auteur(s) et année, ce qui est regrettable⁷), une description précise permettant de la reconnaître, la description de son habitat et sa répartition (regroupés dans la même rubrique⁸), son histoire naturelle et enfin son importance médicale. Dans quelques rares cas, une rubrique additionnelle précise quelques points de taxinomie⁹. Pour chaque espèce, on trouve également une carte de répartition relativement claire¹⁰ et plusieurs photographies avec l'origine géographique de chaque individu, laquelle est souvent réduite au seul nom du pays. Pour quelques photographies, seul est mentionné 'spécimen captif' sans précision du pays d'origine, suivi par le nom de l'auteur de la photographie. La répartition de l'espèce est figurée sur chaque carte par une surface colorée, sauf pour les espèces rares où seuls les points de collectes sont matérialisés.

La famille des Elapidae succède à celle des Viperidae. Deux sous-familles sont rencontrées en Afrique, celle, diversifiée, des Elapinae et celle des Hydrophiinae qui ne comprend qu'un unique serpent marin pélagique (*Hydrophis platurus*

⁶ Quelquefois plusieurs noms scientifiques anglais sont proposés.

⁷ Auteur(s) et année de description véhiculent de l'information et il est dommage de s'en priver dans un tel ouvrage !

⁸ Pour ma part, j'aurais préféré voir ces deux informations placées dans des rubriques séparées.

⁹ Par exemple, à la page 43 les auteurs signalent qu'*Atheris acuminata* Broadley, 1998 est sans doute un individu aberrant d'*Atheris hispida* Laurent, 1955.

¹⁰ Souvent, pour les espèces à répartition restreinte, une seule partie du continent est concernée par la carte et il n'est pas toujours évident de savoir quels sont les pays représentés sur la petite partie du continent sélectionnée.

(Linné, 1766)). La sous-famille des Atractaspidinae (famille des Lamprophiidae) est ensuite présentée, toujours selon le même modèle. Le genre *Atractaspis* A. Smith, 1849 est très riche avec 23 espèces sur le continent.

Sont ensuite traités, dans le second chapitre, les serpents opisthoglyphes et aglyphes dangereux. On y trouve les grands pythons africains (*Python natalensis* A. Smith, 1840 et *P. sebae* (Gmelin, 1789)) et plusieurs couleuvres (Colubridae, Colubrinae) comme le Boomslang (*Dispholidus typus* (A. Smith, 1828)) et les quatre espèces de serpents-lianes africains (*Thelotornis* spp.), ainsi que des espèces moins connues : *Xyelodontophis uluguruensis* Broadley & Wallach, 2002, les deux espèces du genre *Toxicodryas* Hallowell, 1857¹¹ (autrefois dans le genre *Boiga* Fitzinger, 1826) ou encore *Thrasops jacksonii* Günther, 1895. Toujours dans la famille des Lamprophiidae, la sous-famille des Psammophiinae¹² (genres *Psammophis* H. Boie in Fitzinger, 1826 et *Malpolon* Fitzinger, 1826¹³), celle des Aparallactinae (genre *Macrelaps* Boulenger, 1896) et celle des Pseudoxyrhophiinae (genre *Amplorhinus* A. Smith, 1847) renferment des espèces responsables d'envenimations non mortelles. Elles sont traitées de la même façon que les espèces précédentes.

Le troisième et dernier chapitre (non numéroté) est consacré à quelques espèces non venimeuses, souvent confondues avec des formes dangereuses pour l'homme, certaines ne présentant toutefois que peu de ressemblances à mon avis (par ex. *Python regius* (Shaw, 1802) confondu avec *Bitis arietans* Merrem, 1820 ou encore *Calabaria reinhardtii* (Schlegel, 1851) avec *Atractaspis* !). On y trouve surtout des pythons et des typhlops, ou encore des espèces inoffensives, très colorées (par ex. *Bothrophthalmus lineatus* Peters, 1863, *Dendrolycus elapoides* (Günther, 1874), *Grayia* spp.), ou, au contraire petites et uniformément noires (*Lycophidion* spp., *Prosymna* spp. ou *Aparallactus* spp. et *Micrelaps* spp.), ou vert plus ou moins uniforme comme les mambas verts (*Philothamnus* spp., *Dipsadoboa viridis* (Peters, 1869)), ou encore à patron de coloration du type vipère (*Dasympeltis*

spp., *Telescopus variegatus* (Reinhardt, 1843), *Natrix maura* (Linnæus, 1758)). Certaines espèces ont un comportement de cobra (coiffe déployée ; par ex. *Crotaphopeltis hotamboeia* (Laurenti, 1768)). Dans ce chapitre, les espèces ne sont plus traitées comme dans les chapitres précédents mais un seul petit paragraphe, accompagné d'excellentes photographies, présente plus sommairement chacune d'entre elles.

Une importante partie de ce troisième chapitre est consacrée aux venins et aux envenimations. Des photographies spectaculaires d'envenimations humaines sont présentées. Un paragraphe expose les comportements à adopter pour éviter les morsures de serpents à son domicile et dans la nature. Les techniques de manipulation des serpents venimeux sont présentées. L'épidémiologie des envenimations est ensuite traitée, suivie par la présentation des conséquences médicales d'une morsure grave et des premiers soins à prodiguer (« à faire et à ne pas faire »). Les différentes médecines traditionnelles sont décrites et leurs bénéfices éventuels clairement rejetés par les auteurs. Certaines pratiques traditionnelles comme l'utilisation de la fameuse pierre noire¹⁴ peuvent toutefois être employées dans le but de rassurer la victime. Le cas particulier des cobras cracheurs est détaillé. Les soins à réaliser en milieu hospitalier sont précisés, suivis par une énumération des syndromes provoqués par les envenimations ophidiennes. À la fin du chapitre, l'utilisation de sérum antivenimeux est envisagée selon la gravité de l'envenimation.

Une première annexe établit la liste des producteurs de sérum antivenimeux pour le continent africain, fournit des références bibliographiques pour chacune de ses grandes régions (Afrique de l'Est, Afrique du Sud...), puis indique des liens vers des sites internet et des forums de discussion. Plusieurs grands tableaux synthétisent la présence de chaque espèce pays par pays pour l'Afrique du Nord, les pays du Sahel, l'Afrique de l'Ouest, l'Afrique Centrale, l'Afrique de l'Est, le Sud-Central de l'Afrique (Angola, Zambie, Malawi, nord du Mozambique) et le sud de l'Afrique (Namibie, Botswana...). Un index alphabétique définit certains termes médicaux utilisés, suivi par un glossaire plutôt biologique

¹¹ Deux espèces nouvelles seront décrites en 2021 dans ce genre africain qui totalisera alors quatre espèces.

¹² Quelquefois considérée au rang familial (voir par ex. Zaher et al. (2019)).

¹³ Trois espèces : *M. moilensis* (A. Reuss, 1834), *M. monspessulanus* (Hermann, 1804) et *M. insignitus* (I. Geoffroy Saint-Hilaire, 1827).

¹⁴ Cette « pierre » est constituée d'os carbonisé (bovin le plus souvent) qui permet, sans toutefois que son efficacité soit spectaculaire, d'aspirer par capillarité une partie du venin. Son application rapide après la morsure doit être précédée d'une incision profonde du site de la morsure. Son utilisation est souvent bien plus dangereuse que l'envenimation elle-même.

puis un index par nom scientifique anglais et nom scientifique universel, mais uniquement au sein d'un genre (par ordre alphabétique dans chaque genre)¹⁵. Cet index achève l'ouvrage.

Ce guide de terrain est un apport important à l'herpétologie africaine et il faut féliciter Stephen Spawls de l'avoir achevé après le décès de son co-auteur. Il s'adresse à un très large public incluant à la fois les scientifiques, le personnel médical et plus largement tous les amateurs de faune africaine et de nature. Ses illustrations sont nombreuses, diversifiées et de grande qualité, même s'il est regrettable que la localité précise ne soit que rarement indiquée. Dans d'autres cas, comme pour *Pseudocerastes fieldi* Schmidt, 1930, on ne trouve que « Sinai » pour répartition sans indiquer l'Égypte comme pays ! Les auteurs illustrent chaque espèce et, quand aucune photographie d'un individu vivant n'est disponible, ils n'hésitent pas à présenter un exemplaire préservé dans une collection, une démarche que j'apprécie (par ex. pour *Elapsoidea chelazziorum* Lanza, 1979). Comme tous les ouvrages de Stephen Spawls, celui-ci est clair et pratique, complet et à jour. On sent l'homme de terrain. Son besoin de connaître et d'identifier, ainsi que de partager ses connaissances se fait ressentir sur chaque page. Que mange ce serpent ? Est-il dangereux ? Où vit-il ? Comment se reproduit-il ? Est-il agressif ? Pour chaque espèce, vous trouverez dans cet ouvrage des réponses à toutes ces questions. Sans réserve, je recommande d'avoir ce livre chez soi !

BIBLIOGRAPHIE

Alexander G. & Marais J. 2007 - A guide to the Reptiles of Southern Africa. Struik Publishers, Cape Town, South Africa. 408 p. [ouvrage réédité en 2013].

Bates M.F. & Bauer A.M. 2020 - William Roy Branch: Bibliography, taxonomic discoveries and patronyms. *Afr. J. Herpet.*, 69: 119-150.

Bauer A.M. & Rödel M.-O. 2019 - William Roy Branch (1946-2018): Celebration of a Life in African Herpetology. *Herp. Rev.*, 50: 434-436.

Broadley D.G. 1968 - The Venomous Snakes of Central and South Africa. Pp. 403-435 in Bücherl E., Buckley E. & Deulofeu V. (éds). 687 p.

Venomous Animals and their Venoms. Vol. 1, Venomous Vertebrates. Academic Press, New York & London.

Cansdale G.S. 1961 (1981) - West African Snakes. African Nature Handbooks, Longman, Essex, UK. vi + 74 p., 15 pls.

Chippaux J.-P. 2000 - Envenimation ophidienne en Afrique. *Epidémiologie, clinique et traitement*. Pp. 35-52 in Bon C. (éd.).

Les venins. Annales de l'Institut Pasteur/actualités, Elsevier: Paris, Amsterdam, Lausanne, New York, Oxford, Shannon, Tokyo.

Chippaux J.-P. 2006 - Les serpents d'Afrique occidentale et centrale (édition revue et augmentée). IRD éditions, Institut de Recherche pour le Développement, Paris. Vol. 35. 311 p.

Chippaux J.-P. & Jackson K. 2019 - Snakes of Central and Western Africa. Johns Hopkins University Press, Baltimore. x + 429 p.

Chippaux J.-P., White J. & Habib A.G. 2017 - African Snakes. Pp. 2319-2342 in Brent J., Burkhart K., Dargan P., Hatten B., Megarbane B., Palmer R. & White J. (éds), *Critical Care Toxicology. Diagnosis and Management of the Critically Poisoned Patient*. Cham, Springer Verlag. 87p.

Christensen P.A. 1968 - The Venoms of Central and South African Snakes. Pp. 437-461 in Bücherl E., Buckley E. & Deulofeu V. (éds). *Venomous Animals and their Venoms*. Vol. 1, *Venomous Vertebrates*. Academic Press, New York & London.

Conradie W., Grieneisen M.L. & Hassapakis C.L.E. 2019 - Compilation of personal tributes to William Roy Branch (1946-2018): a loving husband and father, a good friend, and a mentor. *Amph. & Rept. Cons.*, 13: i-xxix (e186).

Dobey M. & Vogel G. 2007 - Venomous snakes of Africa / Giftschlangen Afrikas. *Terralog* Vol. 15, Edition Chimaira, Frankfurt am Main, Germany. 150 p.

Geniez P. 2018 - Snakes of Europe, North Africa and the Middle East: A Photographic Guide (translated into English by Tony Williams). Princeton University Press, Princeton, New Jersey. 392 p.

Gruber U. 1992 - Guide des serpents d'Europe, d'Afrique du Nord et du Moyen-Orient. Delachaux et Niestlé, Neuchâtel, Suisse. 248 p.

Ineich I. 2020 - Analyse d'ouvrage. "Field Guide to East African Reptiles". 2nd edition, par Stephen Spawls, Kim Howell, Harald Hinkel et Michele Menegon. 2018. Bloomsbury Publishing, London, New Delhi, New York, Sydney. *Bull. Soc. Herp. Fr.*, 174: 107-110.

Isemonger R.M. 1962 - Snakes of Africa: Southern, Central and East. Thomas Nelson and Sons (Africa) (Party) Ltd., Johannesburg, South Africa. viii + 236 p.

Mackessy, S.P. (éd). 2010 - Handbook of venoms and toxins of reptiles. CRC Press, Taylor & Francis Group, Boca Raton, London, New York. xvi + 521 p. + 8 pls.

¹⁵ Il faut donc connaître le genre d'appartenance adopté par les auteurs pour une espèce afin de parvenir à la retrouver dans l'ouvrage. Si une espèce change de genre après la parution du livre elle sera plus délicate à retrouver dans cet index. Les auteurs ont toutefois pris soin d'y indiquer certains genres récemment invalidés mais très largement cités dans la littérature, comme par exemple Boulengerina.

O'Shea M. 2005 – Venomous snakes of the world. New Holland & Princeton University Press, London, Auckland, Sydney, Cape Town. 160 p.

Roman B. 1976 – Les serpents mortels de l'Ouest africain. Études scientifiques, éditions et publications des Pères Jésuites. 60 p.

Roman B. 1984 – Serpents des pays de l'Entente. D.G.R.S.T., Ouagadougou, Burkina Faso. Imprimerie de la Savane, Bobo-Dioulasso. 45 p.

Schleich H.H., Kästle W. & Kabisch K. 1996 – Amphibians and reptiles of North Africa: Biology, Systematics, Field Guide. Koeltz Scientific Publishers, Koenigstein, Germany. 627 pp.

Skinner H.A. 1973 – Snakes and Us: An Introduction to East African Herpetology. East African Literature Bureau, Nairobi, Kampala and Dar es Salaam. xvi + 146 p.

Spawls S. & Branch B. 1995 – The Dangerous Snakes of Africa: Natural History - Species Directory - Venoms and Snakebite. Blandford Press, London & Southern Books Publishers (South Africa) & Ralph Curtis Books (USA). 192 p.

Spawls S., Howell K.M. & Drewes R.C. 2006 – Reptiles and amphibians of East Africa. Princeton University Press, London, UK. 240 p.

Spawls S., Howell K., Drewes R. & Ashe J. 2002 – A field guide to the reptiles of east Africa. Kenya, Tanzania, Uganda, Rwanda and Burundi. Academic Press, San Diego, San Francisco, New York, Boston, London, Sydney, Tokyo. 543 p.

Spawls S., Howell K., Hinkel H. & Menegon M. 2018 – Field Guide to East African Reptiles, 2nd edition. Bloomsbury Wildlife, London. 624 p. [première édition en 2002].

Trape J.-F. & Mané Y. 2006 – Guide des serpents d'Afrique occidentale – savane et désert. IRD éditions, Institut de Recherche pour le Développement, Paris. 226 p.

Villiers A. 1975¹⁶ – Les serpents de l'Ouest Africain (3ème édition). Dakar, Initiations et études Africaines, 3. 195 p.

Villiers A. & Condamin M. 2005¹⁷ – Les serpents de l'Ouest Africain, édition 2005. Initiation et études africaines, volume 2, 4ème édition. Les Nouvelles Éditions Africaines du Sénégal. Université Cheikh Anta Diop de Dakar, Sénégal et Institut Fondamental d'Afrique Noire Cheikh Anta Diop (IFAN). 205 p.

Warrell D.A. 2010 – Guidelines for the prevention and clinical management of snakebite in Africa. World Health Organization, Regional Office for Africa, Brazzaville. xiv + 129 p.

Weinstein S.A. & Warrell D.A. 2019 – The African and Middle Eastern Burrowing Asps (*Atractaspis* spp.) and Their Allies: Biology, venom and envenoming. Frankfurt Contributions to Natural History Vol 82, Edition Chimaira, Frankfurt am Main, Germany. 391 p.

Zaher H., Murphy R.W., Arredondo J.C., Graboski R., Machado-Filho P.R., Mahlow K., Montingelli G.G., Quadros A.B., Orlov N.L., Wilkinson M., Zhang Y.-P. & Grazziotin F.G. 2019 – Large-scale molecular phylogeny, morphology, divergence-time estimation, and the fossil record of advanced caenophidian snakes (Squamata: Serpentes). *PLoS ONE*, 14: e0216148.

¹⁶ *Publié auparavant en 1950 (première édition) puis réédité et mis à jour en 1963.*

¹⁷ *Cet ouvrage correspond à la quatrième édition mise à jour du « Villiers (1975) ».*

Anaconda. The Secret Life of the World's Largest Snake de Jesús A. Rivas.

Ivan INEICH

Institut de Systématique, Évolution et Biodiversité (ISYEB)

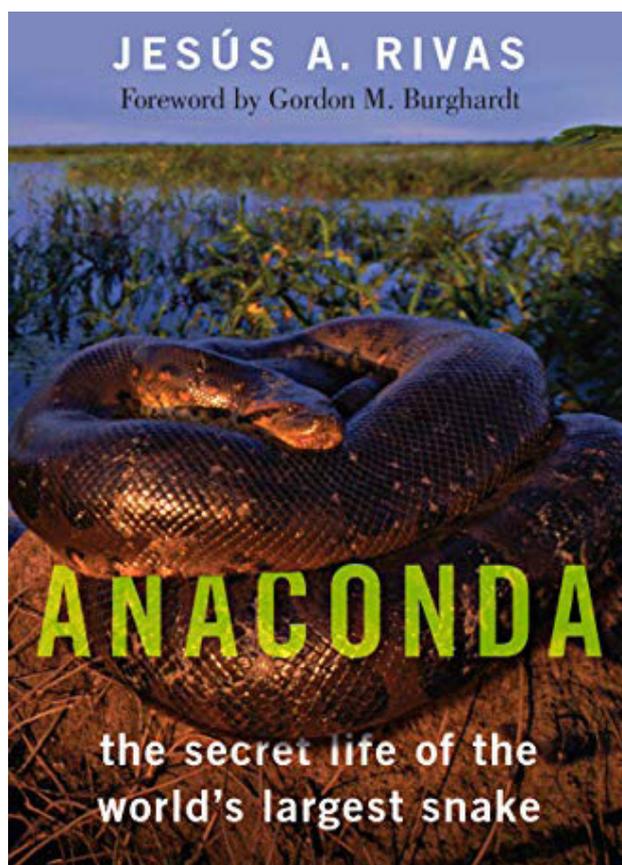
Muséum national d'Histoire naturelle

Sorbonne Université, École Pratique des Hautes Études, Université des Antilles, CNRS - ORCID: 0000-0003-1235-1505.

CP 30, 57 rue Cuvier, 75005 Paris, France

Ouvrage - The Secret Life of the World's Largest Snake de Jesús A. Rivas. 2020 - Oxford University Press, New York. xvii + 329 pages. ISBN-13: 9780199732876. DOI: 10.1093/oso/9780199732876.001.0001. Prix : env. 52 € (relié ; 59,95 US \$).

Animal charismatique et sans doute l'un des serpents les plus connus du grand public, l'Anaconda murin (également appelé Anaconda vert ou encore Anaconda géant), *Eunectes murinus* (Linnæus, 1758), intrigue. On le rattache inconsciemment à l'enfer vert et aux grandes forêts vierges et inhospitalières, bien que ce ne soit pas son unique habitat. Il a largement inspiré la littérature et le cinéma, ainsi que les artistes. Plusieurs ouvrages de qualité, dont un récent (Murphy & Crutchfield 2019), établissent des synthèses de nos connaissances sur les serpents géants dont il fait partie (voir la revue dans Ineich (2020)). Bien que de nombreux articles scientifiques et chapitres d'ouvrages abordent sa biologie, finalement très peu de livres sont intégralement consacrés à l'Anaconda murin. Le premier que je connaisse est l'ouvrage de Dirksen (2002) traitant toutefois de l'ensemble du genre *Eunectes* Wagler, 1830 et le second, celui de Jesús A. Rivas (2015), qui y reproduit principalement les résultats obtenus durant sa thèse. Le nouveau livre que propose maintenant J.A. Rivas est donc le bienvenu car son spectre est élargi à l'ensemble de la biologie et de l'évolution de l'Anaconda murin. Avec sa couverture rigide, de format 16,8 x 24,4 cm et son épaisseur d'environ 3-4 cm, ce n'est pas un guide de terrain mais plutôt une histoire naturelle de ce boïdé s'appuyant sur les recherches de l'auteur qui l'étudie depuis près de trente années au Venezuela. Il se lit comme un récit et doit être considéré comme tel, un roman scientifique fondé uniquement sur des faits réels directement issus du terrain. Je vous préviens, se plonger dedans ne permettra de relever la tête qu'une fois le livre dévoré ! Il est bien plus complet



et diversifié que celui de 2015 alors consacré principalement à la reproduction de l'espèce dans une partie de son habitat (Venezuela).

Jesús A. Rivas étudie la biologie au Venezuela, à l'Universidad Central de Venezuela de Caracas. Après avoir participé à plusieurs projets dans son pays, il débute une thèse à l'University of

Tennessee de Knoxville (Tennessee, USA) sous la direction du Dr Gordon Burghardt, herpétologiste de renom¹. Son ouvrage de 2015 (Rivas 2015) est le premier totalement consacré à l'Anaconda murin. Depuis 2010, Jesús Rivas est professeur de Biologie et directeur d'un département scientifique à la Highlands University au Nouveau-Mexique (sud-ouest des États-Unis d'Amérique). Il se rend régulièrement au Venezuela, son pays natal, dans les Llanos, une vaste plaine herbeuse inondable du nord-ouest de l'Amérique du Sud située à cheval entre la Colombie et le Venezuela. C'est surtout durant la saison humide, qui s'étend de mai à octobre, qu'il effectue ses séjours, mais pas uniquement. Une grande partie des recherches qu'il réalise est consacrée à l'Anaconda murin car, comme il le dit, il faut connaître pour protéger. Très actif scientifiquement² et aussi médiatiquement, il est correspondant de séries documentaires pour National Geographic Wildlife et réalise d'autres documentaires pour Discovery Channel, la BBC, Animal Planet et Smithsonian Channel. Ses spectaculaires interventions sur des serpents ou des caïmans de taille honorable sont passées sur toutes les télévisions, vous l'avez certainement vu vous aussi pataugeant dans les marécages vénézuéliens à la recherche des anacondas qu'il manipule avec adresse une fois capturés ! Aucun doute, on sent dès la première vue l'expérience et la passion.

Après une courte dédicace et une page de sommaire répertoriant les onze chapitres du livre, on trouve cinq pages de préface rédigées par le mentor et Directeur de Thèse de Jesús A. Rivas, Gordon M. Burghardt. J'y ai particulièrement apprécié sa comparaison des « top-prédateurs » comme l'Anaconda murin avec le canari emporté par les mineurs dans les entrailles de la terre : s'il venait à mourir, c'était leur tour peu de temps après. A quand notre tour à nous ? Les remerciements de l'auteur, qui occupent ensuite un peu plus de deux pages, sont suivis par les onze chapitres qui constituent l'ouvrage. La quatrième de couverture contient deux courts textes de présentation, l'un rédigé par l'herpétologiste australien Rick Shine, le second par Gordon M. Burghardt.

Dans le premier chapitre, Science, Love, and

Anaconda Research, l'auteur se présente en même temps que son sujet d'étude. Rivas y fait la très intéressante comparaison entre deux types de biologistes : ceux qui sont guidés par des hypothèses et qui utilisent un « animal modèle » pour les tester, peu leur importe lequel, et ceux qui étudient les organismes. Le premier type de biologistes peut produire plusieurs dizaines d'articles scientifiques chaque année dans les meilleures revues du domaine. L'expérimentation est souvent facile à réaliser une fois le modèle trouvé et la bonne question posée. Sa réalisation ne peut prendre que quelques jours, voire moins. On teste une hypothèse à partir d'un modèle. La demande pressante de résultats et de publications émanant des instances scientifiques pousse naturellement la majorité des biologistes vers cette première option. Le second type de biologistes, souvent dénommés « ... ologistes » comme dans notre cas « herpétologistes », mettra plusieurs années avec des séjours longs et pénibles sur le terrain, pour répondre à des questions, par exemple sur la reproduction naturelle ou le comportement d'une espèce alors qu'expérimentalement une manipulation similaire pourra se faire en quelques heures sur des drosophiles captives. Les premiers sont à la recherche d'un organisme permettant de répondre aux questions qu'ils se posent alors que les seconds sont attirés par un organisme qui leur indique ce qui mériterait d'être étudié. Dans ce premier chapitre, J.A. Rivas décortique minutieusement le problème de l'importance des questions qu'un scientifique doit se poser. Il y aborde le lien affectif qui unit un scientifique de terrain avec les individus qu'il étudie, allant lui-même jusqu'à attribuer un prénom à chacun d'eux durant son étude à long terme. Après des semaines de suivi par télémétrie, un individu peut être retrouvé très facilement par un scientifique même si l'émetteur du serpent est hors d'usage, simplement parce que ses habitudes sont connues... la connexion est établie !

Le second chapitre, The Anaconda Challenge, Learning How to Learn, permet à l'auteur de présenter son terrain d'étude, les Llanos du Venezuela. Il reconnaît que le succès de ses recherches tient à la fraction de l'habitat de l'espèce qui a été étudiée, les plaines inondables. En effet, l'Anaconda murin vit

¹ Éditeur d'un prestigieux ouvrage consacré aux iguanes du monde (Burghardt & Rand (eds) 1982).

² En plus de l'Anaconda murin, les travaux de J.A. Rivas sont surtout consacrés à la dynamique des populations de reptiles, à l'éthologie des grands serpents constricteurs, aux phylogénies, à l'écologie et aux invasions biologiques dans les milieux tropicaux, principalement en Amérique du Sud ou encore à la pédagogie et à l'enseignement universitaire de la Biologie de la conservation. Il a aussi découvert une méthode simple, non intrusive et facile à mettre en place, pour identifier le sexe des jeunes iguanes (*Iguana iguana* (Linnaeus, 1758)) à l'éclosion (Rivas 1996).

également dans les profondes forêts amazoniennes où son étude est bien plus difficile et jamais les résultats n'auraient été aussi abondants en forêt. Les premières études entreprises par J.A. Rivas l'ont été sous couvert de plusieurs organismes nationaux et internationaux dont la Convention de Washington (CITES). Durant la saison sèche, les serpents sont recherchés pour les déloger à l'aide de bâtons enfoncés dans la végétation des berges et des zones inondables plus ou moins asséchées. On les détecte aussi dans certaines cavernes situées sous les enchevêtrements des racines sur les berges des cours d'eau. Le talon d'Achille de ce serpent massif est sa tête, rapidement protégée sous les anneaux du corps en cas de danger. Ce deuxième chapitre décrit les techniques utilisées pour manipuler les animaux sur le terrain et présente les comportements de défense qu'ils adoptent. Malgré leurs nombreuses dents, celles-ci ne sont pas faites pour couper ou déchiqueter mais plutôt pour maintenir fermement une proie. Une fois le serpent maîtrisé, la façon d'opérer pour collecter les données est expliquée, particulièrement la méthode de mesure de la longueur qui peut atteindre couramment plusieurs mètres.

Le chapitre 3, *What Is a Good real Estate for an Anaconda?*, explique l'utilisation de la télémétrie sur l'Anaconda murin, qui, fort heureusement, n'est pas craintif et d'observation facile une fois repéré. Jusqu'à douze individus sont suivis à la fois par cette technique, leur émetteur étant implanté par chirurgie, une opération particulièrement délicate chez les mâles plus petits que les femelles. Peu mobiles, tous pouvaient être détectés en une seule journée, du moins durant la saison sèche. Ne disposant que de petits budgets au début de ses recherches, Rivas utilisait des grains de riz pour déshydrater son matériel électronique - la débrouille ! Très vite, il se rendit compte que les anacondas n'appréciaient pas les eaux profondes. Durant la saison des pluies, ils ne s'éloignaient pas mais remontaient les berges au fur et à mesure, suivant la montée des eaux de façon à se maintenir en permanence dans des eaux d'environ 60 cm de profondeur, pas plus. Le suivi des individus devenait relativement aisé et les observations nombreuses, concernant aussi bien l'alimentation et l'activité au quotidien que les déplacements. Toutefois, tous les individus ne suivaient pas ce modèle de comportement et certains s'aventuraient plus loin et dans des eaux plus profondes, d'autres disparaissaient, sans doute victimes de la sécheresse. Ce troisième chapitre aborde aussi les problèmes

d'éthique auxquels un scientifique peut-être confronté dans ce type d'étude, y compris le décès inévitable d'individus durant les manipulations. Le comportement de thermorégulation de l'espèce est rapidement présenté.

Le chapitre 4, *Anaconda's Tales. Sickness and Health, Birth and Death in the Life of a Giant Snake*, plus conséquent, occupe 30 pages. L'auteur y présente les premiers résultats de ses suivis. La mise en place de l'analyse démographique est détaillée. Elle se fonde sur la classique méthode « capture-marquage-recapture ». La médiane de la longueur museau-cloaque est de 2,25 m chez les mâles et 2,75 m chez les femelles. J.A. Rivas montre clairement que son travail n'a été possible qu'avec l'aide d'une équipe de plusieurs personnes provenant d'horizons divers : membres de sa famille, amis, étudiants, collègues herpétologistes, touristes, journalistes et curieux. L'Anaconda murin est tellement médiatique que J.A. Rivas n'a éprouvé aucune difficulté à trouver des bras bénévoles pour assurer l'aide nécessaire à la réalisation de ses manipulations sur le terrain, en gardant toutefois à l'esprit que celles-ci nécessitent une grande expérience et ne sont pas sans dangers. De la même façon, il lui a été facile de trouver un médecin qui accepte de réaliser les échographies des femelles gravides afin de compter et mesurer leurs œufs et leurs embryons par une méthode non-invasive. Les premières estimations de densité de population sont à présent possibles, tout comme l'analyse de la mortalité et les calculs de survie. La présence d'ectoparasites et de parasites sanguins, très fréquents, est mise en évidence, bien que les animaux porteurs semblent en parfaite santé. L'auteur observe aussi l'existence de cancers lymphatiques. Étudier les jeunes durant les premiers jours qui suivent leur naissance n'est pas facile car ils sont discrets et leur comportement est particulier ; on les rencontre plus fréquemment sur les routes. J.A. Rivas en profite pour discuter de certaines définitions comme par exemple celle des « nouveau-nés ». Dans sa définition, il n'hésite pas à inclure les acquisitions liées à l'apprentissage par les serpenteaux tout en précisant que leur taille n'est pas un critère solide car une grosse femelle donnera naissance à des petits plus grands (jusqu'à 90 cm versus 65 cm), idem pour le poids variant du simple au double. En combinant ces facteurs avec l'écologie des serpents, il définit la taille de 92 cm comme seuil supérieur de la taille corporelle des nouveau-nés sur son site d'étude. J.A. Rivas présente ensuite de nombreuses données sur la

biologie de cette classe d'âge. Les dernières page du chapitre sont consacrées à la durée de vie de l'Anaconda murin dans les Llanos.

Le chapitre 5, How Much Is Supper? Predator Diet and Prey Retaliation, traite de l'écologie alimentaire de l'Anaconda murin dans les Llanos vénézuéliens : sites de recherche alimentaire, capture puis maîtrise des proies et moyens mis en œuvre pour les tuer. Une fois la proie capturée, l'anaconda prend son temps pour la manger ! Un anaconda de grande taille peut passer plusieurs heures pour l'ingérer, huit heures n'est pas rare ! La méthode très utile d'analyse des fèces est présentée, suivie par des données quantitatives sur le volume et la masse des repas. Un graphique présente le pourcentage de la masse corporelle des proies par rapport à celle des serpents en fonction de leur longueur museau-cloaque et du sexe ; le dimorphisme sexuel est évident car les besoins énergétiques des femelles sont très nettement supérieurs à ceux des mâles. Le coût de la prédation n'est pas négligeable et les blessures infligées sont fréquentes³, aboutissant de temps à autre à la mort du serpent prédateur. D'autres blessures ou lésions proviennent de pathologie diverses comme des infections au niveau de la bouche, des abcès oculaires ou encore des coups de machette d'origine humaine. Ce coût peut être estimé par la présence de blessures cicatrisées, bien plus abondantes chez les femelles, surtout les plus grandes. Le texte qui suit aborde les relations entre l'homme et l'Anaconda murin, avec une discussion toute particulière sur les attaques humaines. Le récit de deux observations d'anacondas voulant dévorer les assistants de l'auteur est impressionnant et comique à la fois !

Le chapitre 6, The Largess of Motherhood. Fecundity and Female Reproductive Strategy, est très long, occupant 62 pages. Il est entièrement consacré à la reproduction de l'espèce, une thématique abordée de longue date par l'auteur depuis sa thèse de doctorat. Il débute toutefois par plusieurs anecdotes sur l'exagération quasi-constante de la taille des serpents observés par les habitants, souvent augmentée par un facteur de plus de 4 par rapport à la réalité ! Les courbes de régression établies par l'auteur sur 660 individus permettent rapidement de souligner les incohérences entre taille, poids ou encore longueur de la tête dans des récits farfelus. Aucun individu de plus de 5 m n'a été observé durant l'ensemble des séjours sur le

terrain de l'auteur⁴. D'autres cas démontrent une confusion entre anaconda et crocodile (*Crocodylus intermedius* (Graves, 1819)) lors d'observations dans des conditions non optimales. Comme il est démontré dans tous les ouvrages consacrés aux serpents géants, l'analyse soignée des observations disponibles diminue la taille et le poids des serpents décrits par un facteur pouvant aller jusqu'à 10 ! La suite du chapitre explique admirablement les contraintes physiologiques qui limitent la taille des femelles. Une femelle en âge de se reproduire sera face à une alternative : se reproduire de suite en engendrant quelques serpenteaux ou attendre encore pour accumuler des réserves afin d'accroître sa descendance ensuite. La réponse sera conditionnée à la fois par le milieu et ses ressources et par l'état physiologique de la femelle. Plusieurs exemples issus de l'analyse des observations de l'auteur illustrent ce dilemme. Rivas discute également du risque encouru par l'homme lors de la manipulation des grosses femelles et de l'utilité d'une peur saine mais contrôlée. Les nombreuses anecdotes dans l'ouvrage rendent sa lecture légère et amusante. Par exemple, cette plongée dans l'eau par trois personnes pour saisir un anaconda supposé de très grande taille qui s'est soldée par deux serpents, tenus par leur queue dans des mains différentes, mais dont la taille était tout à fait normale, pesant quand même 60 et 105 kg respectivement ! Les anacondas sont vivipares. Une fois capturés, certains individus sont maintenus dans des enclos adaptés pour observer leur progéniture après la mise-bas. Pour une femelle gravide, tenter de se nourrir engendre un risque considérable, ce qui explique son aversion pour tout type d'aliment qui la rendrait trop vulnérable aussi bien lors de sa recherche et de sa capture que durant son ingestion ou sa digestion. L'origine et l'évolution de la viviparité chez les serpents est discutée. D'autres histoires font prendre conscience au lecteur des dangers collatéraux fréquents sur le terrain, par exemple cet étudiant attaqué par un essaim d'abeilles africaines exotiques particulièrement agressives. Le texte qui suit et le graphique qui l'accompagne présentent très clairement la répartition annuelle des mises-bas, avec un très net pic fin novembre et décembre, alors que la sécheresse à venir est encore loin devant. Des indices de condition corporelle établis par l'auteur permettent de déterminer avec précision si une femelle est gravide ou non. En effet, l'accumulation de réserves adipeuses suffisantes est la principale condition requise pour permettre

³ Par exemple par un alligatoridé.

⁴ Cette taille aux alentours de cinq mètres semble également être celle des grands individus de Guyane.

à une femelle de se reproduire. La mise-bas ne se fait pas n'importe quand dans la journée, avec une prédilection pour la fin de journée. Chaque portée comprend ou non des œufs non fécondés et des mort-nés. La suite de ce chapitre discute de la taille supérieure des femelles par rapport à celle des mâles et de l'importance évolutive de cette différence. L'investissement dans la reproduction est décortiqué et le désavantage des grosses femelles démontré. Les jeunes femelles engendrent une progéniture moins nombreuse mais de plus grande taille tandis que les grosses femelles produisent une descendance plus nombreuse avec une survie plus élevée en investissant proportionnellement moins d'énergie par descendant. Tout ceci devrait aboutir à la sélection des femelles de taille plus grande mais d'autres facteurs doivent être pris en compte. L'environnement aquatique permet à ces boïdés une locomotion aisée malgré leur grande taille mais aussi un camouflage efficace sous la végétation aquatique leur assurant de surprendre leurs proies, abondantes dans cet habitat. Toutefois, il semblerait que la demande énergétique pour assurer la reproduction d'une très grosse femelle soit difficile à atteindre. Les grosses femelles reproductrices sont souvent chétives. D'ailleurs la proportion de femelles en reproduction diminue nettement passé un certain seuil de taille corporelle. La durée entre deux reproductions oscille entre deux et trois années, avec rarement une reproduction deux années consécutives. La disponibilité des proies et donc la météorologie influent sur la fréquence des reproductions. L'existence de deux stratégies de reproduction chez l'Anaconda murin, selon qu'une femelle dépasse ou non 3,40 m de longueur museau-cloaque, est démontrée. Le chapitre 6 aborde aussi les passionnantes interactions entre les capybaras (ou cabiais, le plus gros rongeur du monde, *Hydrochoerus hydrochaeris* (Linné, 1766)) et l'Anaconda murin, l'un de leurs prédateurs.

Le court chapitre 7, How Big Can a Giant Be?, discute de la taille de l'Anaconda murin. Sans entrer dans la polémique des mentions de plus de 10 m de la littérature, l'auteur précise que parmi les près de 1 000 individus qu'il a capturés, un seul dépassait 5 m de longueur du museau au cloaque⁵. Il donne ses interprétations pour expliquer la grande taille de certains spécimens. Les techniques de mesure d'un serpent de grande taille qui se débat et peut infliger des morsures sérieuses sont répétées et affinées, tout comme le sont les explications concernant les contraintes biologiques et physiologiques qui

limitent la taille. L'auteur conclut en prédisant que des anacondas de grande taille peuvent encore exister dans des masses d'eau permanentes mais loin de la présence humaine. Les serpents géants fossiles sont ensuite présentés, surtout le célèbre *Titanoboa cerrejonensis*[†] Head, Bloch, Hastings, Bourque, Cadena, Herrera, Polly & Jaramillo, 2009 dont les restes d'ossements fossiles ont été découverts récemment en Colombie où il vivait juste après l'extinction des dinosaures. Sa taille a été estimée à près de 13 mètres de longueur totale pour un poids de plus de 1 100 kg. Les comparaisons et extrapolations faites ici entre *Titanoboa* et l'Anaconda murin, sans doute relativement proches phylogénétiquement, sont intéressantes, surtout pour ce qui concerne la taille maximale de ce fossile, la longueur de sa queue par rapport à celle de son corps, sa possible reproduction, son alimentation et la taille estimée de ses proies.

C'est dans le chapitre 8, "Hey, It's Me, It's Me!" Courtship and Confusion in the Male Reproductive Strategy, que l'auteur nous explique le déroulement de sa carrière et son attrait pour la Biologie. Le dimorphisme sexuel de taille, considérable chez l'Anaconda murin, est ensuite analysé. C'est proportionnellement le plus important en faveur des femelles au sein des Vertébrés. Les avantages d'une petite taille sont expliqués et les avantages liés à la sélection d'une taille supérieure des mâles chez certaines espèces sont énumérés. Les rassemblements d'individus reproducteurs des deux sexes sont fréquents. Faciles à repérer sur le terrain, les Anacondas murins en reproduction constituent une masse dont le relief est visible de loin, surtout quand plusieurs mâles sont agglutinés, en moyenne presque quatre, autour d'une seule femelle. L'étude de ces rassemblements sexuels est délicate car ils se déroulent souvent sous la boue, ce qui rend les individus dangereux à manipuler, mais leur connaissance est indispensable pour apprécier la biologie de l'espèce. L'origine de leur formation et la rencontre des individus mettent en œuvre les sens très développés des serpents permettant une communication chimique optimale. Notons toutefois que les phéromones, ces substances naturelles permettant une communication chimique intraspécifique, ne sont pas très volatiles ni solubles dans l'eau. Les mâles doivent donc beaucoup bouger pour tenter de repérer les odeurs laissées plutôt sur la terre ferme par les femelles en reproduction. D'autres indices que les odeurs sont également perçus dans l'eau (vibrations ou frémissements,

⁵ Le plus grand individu connu et mesuré avec précision atteint 7,62 m de longueur totale (Murphy & Crutchfield 2019).

sons...). Une femelle sera courtisée par plusieurs mâles (jusqu'à 13) durant quelques semaines (jusqu'à 5-6) avec sans doute des accouplements multiples et un pic saisonnier en avril. Une étude est en cours pour déterminer l'origine du sperme retrouvé dans les voies génitales de la femelle afin de vérifier la polyandrie (poly-paternité), c'est-à-dire la copulation d'une femelle avec plusieurs mâles. La compétition entre mâles durant les regroupements est souvent féroce bien qu'imparfaitement démontrée et sans doute effective aussi entre les spermatozoïdes de différents individus dans les voies génitales femelles.

Le court chapitre 9, *The Origin of the Mystery. Adapting to Life in a Big Dam*, débute par 36 pages en couleur présentant 60 superbes photographies, deux graphiques et 6 cartes illustrant la paléohistoire de l'Amérique du Sud. Consacré à l'histoire géologique de la région d'étude, un texte de onze pages montre l'importance de la formation des Andes, constituant alors un gigantesque barrage empêchant le paléo-Amazone de se jeter dans l'océan Pacifique, provoquant ainsi l'apparition de zones inondables gigantesques plus ou moins permanentes permettant à des serpents d'atteindre des tailles importantes du fait de leur locomotion en milieu aquatique principalement, donc moins soumis à la gravité terrestre. L'impact de ces transformations géologiques est discuté pour les quatre genres de Boidae sud-américains (*Corallus* Daudin, 1803 ; *Boa* Linnaeus, 1758 ; *Epicrates* Wagler, 1830 ; *Eunectes*), y compris dans un cadre phylogénétique.

Le chapitre 10, *Conservation of Anacondas and Beyond. The Interface of Biology, Politics, and Economics*, nous ramène à la vraie vie, celle où les espèces sont menacées et malmenées. Il est consacré à la protection de l'Anaconda murin, surtout au Venezuela, et aborde la préservation de l'espèce aussi bien d'un point de vue économique que politique, des préoccupations qui répondent à des impératifs bien différents de ceux de la Science mais que l'auteur maîtrise. Les différentes méthodes de gestion des populations animales exploitées commercialement sont abordées dans le cadre de la protection de l'Anaconda murin : farming, ranching et prélèvements dans la nature, principalement pour l'industrie du cuir (tanneries) car sa peau est recherchée. La gestion des populations et la législation en vigueur au Venezuela ne permettent pas encore de préserver efficacement l'espèce et son habitat (toutefois peu menacé en ce qui concerne les

Llanos). La biologie de la conservation et ses échecs sont expliqués au lecteur. J.A. Rivas développe ici ses positions originales sur la discipline en se fondant sur des exemples concrets, par exemple les caïmans au Venezuela ou encore l'Anaconda jaune en Argentine comme il l'avait déjà fait dans l'une de ses publications précédentes. Loin du seul Anaconda murin, ce chapitre présente la position originale de J.A. Rivas par rapport à la conservation des espèces et des habitats en Amérique du Sud.

Enfin les 12 pages du chapitre 11, le dernier, *Epilogue. A Different Approach*, présentent les confessions intimes de l'auteur, sa vision du monde et ses questionnements sur l'exploitation de la nature, la demande des pays riches envers les pays moins riches, le passage du flambeau d'ici quelques années à son successeur avant sa retraite, sa contribution à la discipline et son parcours dans la vie, bref une véritable introspection avec une analyse critique de l'utilité et l'impact de ses travaux de recherche.

La bibliographie totalise sur 11 pages 195 références dont une majorité antérieure à l'année 2000. Ces références ne sont pas classées alphabétiquement ni chronologiquement, mais par numéro croissant reflétant leur ordre de citation dans le texte. Certains numéros peuvent correspondre à plusieurs références. Autant dire que cette bibliographie n'est pas pratique et peu informative. Si vous voulez savoir si l'article de « x » a été cité, il vous faudra passer en revue les 195 numéros ! Pour ma part, quand je lis une information qui m'interpelle, j'apprécie qu'elle soit suivie d'une référence complète « auteur(s)/année » qui m'indique l'époque à laquelle elle a été obtenue et la ou les personnes qui en sont à l'origine, Rivas par exemple, un autre auteur ou une autre équipe d'auteurs ? Ces précisions sont importantes car, à mon avis, elles contribuent à la compréhension et à l'histoire des connaissances ayant permis la rédaction de l'ouvrage. J'ai vérifié plusieurs références au hasard et trouvé de très nombreuses erreurs, y compris dans les références des propres travaux de l'auteur. Voici quelques exemples. Le titre de la référence d'un article de Rivas « [2] » indique « Conservation of anacondas... » alors que le titre exact est « Conservation of Green Anacondas... », ce qui n'est pas du tout identique car dans le premier cas on pense au genre *Eunectes* dans sa totalité alors que dans la référence exacte il ne s'agit que de l'Anaconda murin. La référence « [8] » « Rivas J.A., What is the length of a snake? *Contemporary Herpetology* 2008 (2), 1 (2008) » présente une pagination incomplète et en plus l'auteur se l'est

accaparée, omettant de citer ses collaborateurs : « Rivas J.A., Ascanio R.E. & Munoz M.D.C., 2008. ... Contemporary Herpetology 2008(2): 1-3 » ! Le titre de la référence « [6] », « Natural death associated with skeletal injury in the f. » est en fait « Natural death associated with skeletal injury in the terciopelo, *Bothrops asper* (Viperidae) ». La présentation de la pagination est souvent totalement aléatoire, citée en entier (de temps à autre) ou seulement par la première page (le plus souvent), ou même la page centrale uniquement (158) pour la référence « [24] » de trois pages (157-159) ! Le titre indiqué pour cette dernière référence « Predatory attack of a green anaconda (*Eunectes murinus*) on an adult human » n'est pas exact et est : « Predatory attacks of a green anacondas (*Eunectes murinus*) on an adult human beings », en effet, deux cas y sont présentés. De toute évidence, la bibliographie a été bâclée et elle ne remplit pas son rôle.

L'index complet sur 19 pages vient clore l'ouvrage. Par curiosité j'ai de suite vérifié si la mention « arboricolie », « arboreal » ou encore « arboreality » y figurait en se rapportant dans le texte à un article récent auquel j'ai participé, ce qui explique pourquoi il m'est venu à l'esprit. Cet article (Sanchez *et al.* 2017) signale, en Équateur, la première observation d'un Anaconda murin dans un arbre à près de 10 m de hauteur. Aucune mention n'est faite de l'arboricolie chez l'Anaconda murin dans l'ouvrage.

Malgré les négligences déplorables dans la bibliographie, j'ai adoré lire cet ouvrage qui m'a appris énormément, d'autant plus qu'il concerne une espèce française aussi. En effet, l'Anaconda murin est présent dans plusieurs habitats de Guyane où il reste inféodé aux cours d'eau et aux zones marécageuses. L'ouvrage est bien construit, riche en informations claires et digestes. L'auteur est original, attachant, et ses idées intéressantes. Ses récits et anecdotes relatant le quotidien d'un chercheur sur le terrain rendent le texte aéré, léger et abordable, facile à lire. Les illustrations accompagnent agréablement les propos. Le lecteur s'attache rapidement aux animaux, à chacun des individus suivis par l'auteur sur plusieurs années, affublé d'un prénom qui renforce encore les liens. Il faut toutefois garder à l'esprit que les plaines inondables du nord de l'Amérique du Sud ne représentent qu'une petite partie de l'habitat de l'Anaconda murin. L'espèce occupe également les forêts amazoniennes où les contraintes écologiques doivent être différentes, ce qui ne doit pas manquer d'influer sur sa biologie, sans doute distincte de

celle observée dans les Llanos du Venezuela qui ne représentent que l'un de ses habitats. C'est un peu comme si un livre intitulé « Le Lézard vivipare » ne traitait que de l'espèce dans les tourbières ou encore si un autre consacré au « Le Lézard à deux raies » n'abordait que la biologie de ce reptile dans le bocage. En gardant cela à l'esprit, je recommande sans réserve cet ouvrage qui doit se lire comme un récit, celui de la vie d'un chercheur et de son sujet d'étude, le plus grand serpent du monde. Un régal !

BIBLIOGRAPHIE

Burghardt G.M. & Rand S.A. (eds) 1982 - Iguanas of the World: Their Behavior, Ecology, and Conservation. Noyes Publications, Park Ridge, NJ. 472 p.

Dirksen L. 2002 - Anakondas : monographische Revision der Gattung *Eunectes* Wagler, 1830. Natur und Tier - Verla GmbH, Münster, Allemagne. 189 p.

Ineich I. 2020 - Analyse d'ouvrage. "Giant Snakes. A Natural History", par John C. Murphy et Tom Crutchfield. 2019. Publié par les auteurs. *Bull. Soc. Herp. Fr.*, 175: 68-72.

Murphy J.C. & Crutchfield T. 2019 - Giant Snakes - A Natural History. Publié par les auteurs (Book Services). xvi + 346 p.

Rivas J.A. 1996 - Sex identification in juvenile green Iguanas (*Iguana iguana*) by cloacal analysis. *Copeia*, 1996(1): 219-220.

Rivas J.A. 2015 - Natural history of the green anaconda (*Eunectes murinus*): with emphasis on its reproductive biology. CreateSpace Independent Publishing Platform, North Charleston, SC. 206 p.

Sanchez J.-L., Starace F. & Ineich I. 2017 - Premier cas vérifié d'arboricolie chez l'Anaconda murin, *Eunectes murinus* (Linnaeus, 1758) (Serpentes, Boidae). *Bull. Soc. Herp. Fr.*, 164: 29-36.