

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

INTRODUCTION

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

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

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

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

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

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

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Matériel

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

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

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

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

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

Étude moléculaire

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

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

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

RÉSULTATS ET DISCUSSION

Analyse génétique

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

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

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

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

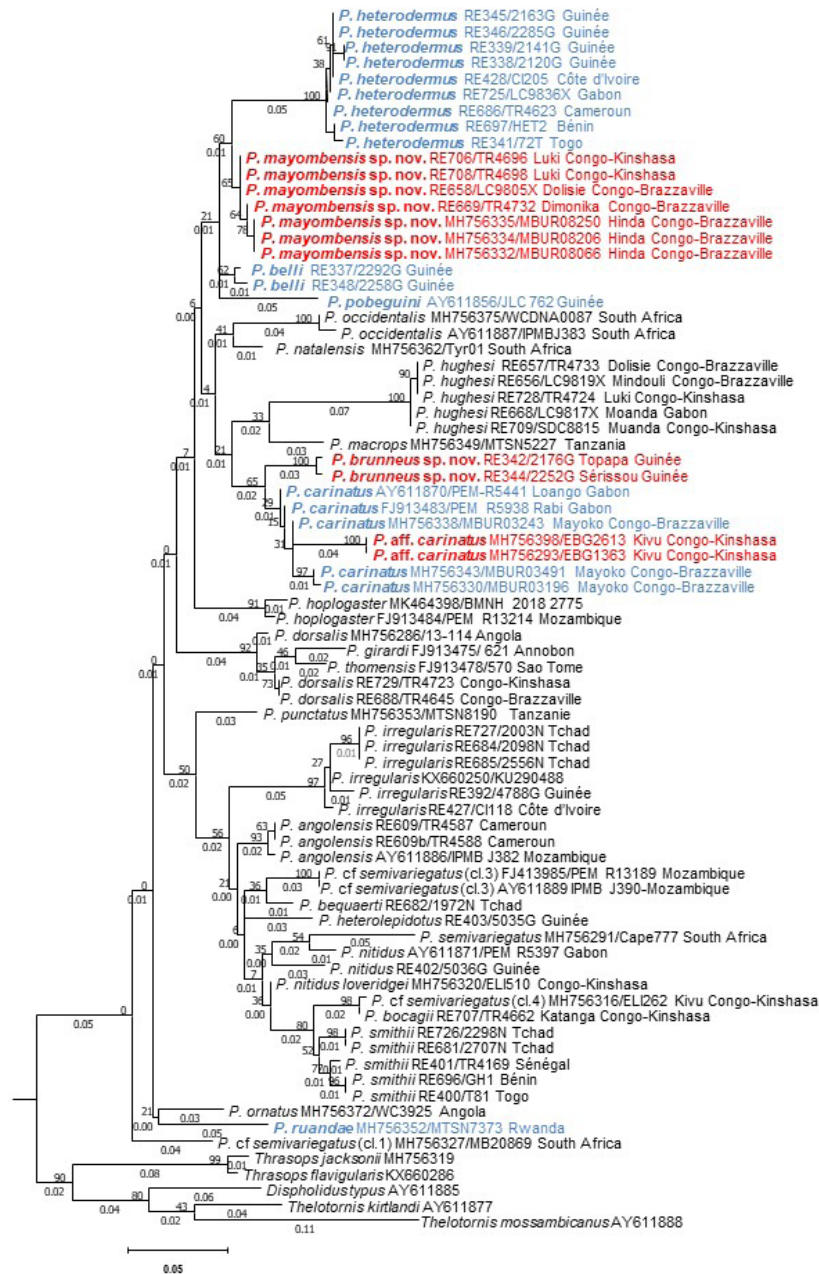


Figure 1 – Arbre phylogénétique mettant en évidence les positions des différentes espèces de *Philothamnus*. Les séquences de la portion du gène 16S mitochondrial de toutes les espèces de *Philothamnus* disponibles dans les bases de données génétiques ouvertes et les séquences obtenues au cours de la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

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

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

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

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

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

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



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

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



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

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

Étude systématique

Philothamnus brunneus Trape, Hughes & Mediannikov sp. nov.

Philothamne brun, Brown Bush Snake

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

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

ZooBank

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

GenBank

OK327029; OK327030

Holotype

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

Paratypes

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

Autres spécimens examinés

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



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

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

Diagnose

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

Description de l'holotype

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

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

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

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



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

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



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

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

Variation

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

Dimensions

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

Étymologie

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



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

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



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

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

Remarques

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

Contenus stomacaux

Cinq spécimens dont l'holotype avaient ingurgité

un amphibien anoure.

Répartition et habitat

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

° Deuxième maximum : 88.



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

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

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

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

Philothamnus heterodermus heterodermus (non *Philothamnus heterodermus* Hallowell) Loveridge 1951, 1958 (pro parte), de Witte 1962 (pro parte).

Philothamnus heterodermus (non *Philothamnus heterodermus* Hallowell) Hughes 1985 (pro parte), Trape 1985, Trape & Roux-Estève 1995 (pro parte), Chippaux 2006 (pro parte), Chippaux & Jackson 2019 (pro parte).

ZooBank

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

GenBank

OK327046, OK327062

Holotype

MNHN 2021.0104 (anciennement IRD TR.4696), collecté à Luki dans le Mayombe en République Démocratique du Congo (05°39'3", 10°03'E, altitude 160 m) par un villageois qui l'a remis à l'un des auteurs (MC).

Paratypes

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

Autres spécimens examinés

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

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



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

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



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

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



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

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

Diagnose

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

Description de l'holotype

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



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

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



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

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

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

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

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



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

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



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

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

Variation

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

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



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

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

Dimensions

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

Étymologie

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

Répartition et habitat

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

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

Le tableau 3 compare les nombres de ventrales et

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

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

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

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

** Cameroun et Gabon.

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



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

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

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

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



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

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

Clé de détermination des espèces du groupe *Philothamnus heterodermus*

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

- 1a** 13 rangs d'écaillés à mi-corps et à une longueur de tête avant la mi-corps. De 37 à 44 dents maxillaires.....2
- 1b** 15 rangs d'écaillés à mi-corps ou à une longueur de tête avant la mi-corps. De 30 à 38 dents maxillaires.....4
- 2a** Dos brunâtre sans barres transversales sombres à l'avant du corps. De 149 à 158 ventrales chez les mâles et de 159 à 166 ventrales chez les femelles. Bloc forestier ouest-africain.....
.....*Philothamnus brunneus* sp. nov.
- 2b** Dos brunâtre, vert ou olivâtre avec habituellement des barres transverses sombre à l'avant du corps. Afrique centrale.....3
- 3a** De 139 à 159 ventrales chez les mâles (moyennes 148,2) et de 145 à 166 ventrales chez les femelles (moyenne 157,1). Ouest du bloc forestier congolais et sud du Nigéria.....
.....*Philothamnus carinatus*
- 3b** De 145 à 157 ventrales chez les mâles

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

- 4a** De 164 à 172 ventrales chez les mâles et de 170 à 181 ventrales chez les femelles. Région du rift albertin.....*Philothamnus ruandae*
- 4b** De 141 à 160 ventrales chez les mâles et de 144 à 167 ventrales chez les femelles.....5
- 6a** Dessus de la tête, du corps et de la queue uniformément ou en majeure partie noir. Bloc forestier ouest-africain, présence dans le bloc forestier congolais à confirmer moléculairement.....*Philothamnus bellii*
- 6b** Coloration différente.....7
- 7a** Dessus de la tête, du corps et de la queue uniformément ou en majeure partie vert. Absence de barres transversales noirâtres ou brun foncé à l'avant du dos. Blocs forestiers et mosaïques forêt-savane d'Afrique occidentale et centrale.....
.....*Philothamnus heterodermus*
- 7b** Dessus du corps et de la queue brun olivâtre. Présence de points bleutés et de barres noires ou brun foncé à l'avant du corps. Forêts du Mayombe, présence possible dans d'autres régions d'Afrique centrale.....*Philothamnus mayombensis* sp. nov.

Remerciements

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

BIBLIOGRAPHIE

Bocage, J. V. Barboza du (1882) Notice sur les espèces du genre *Philothamnus* qui se trouvent au Muséum de Lisbonne. *Jornal de Ciências Mathemáticas, Physicas e Naturaes*, **9** : 1-19.

Boulenger, G. A. (1894) *Catalogue of the snakes in the British Museum (Natural History)*. Trustees, British Museum (Natural History), London.

Boundy, J. (2021) *Snakes of the world: a supplement*. Boca Raton, London, New York, CRC Press, 273 p.

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

Date de soumission : mardi 28 septembre 2021

Date d'acceptation : vendredi 24 décembre 2021

Date de publication : lundi 31 janvier 2022