

Bulletin de la Société Herpétologique de France

4^e trimestre 2017 / 4th quarter 2017

N° 164



Bulletin de la Société Herpétologique de France N° 164

Directeur de la Publication/Editor: Claude-Pierre GUILLAUME

Comité de rédaction/Managing Co-editors:

Max GOYFFON, Ivan INEICH, Jean LESCURE, Claude MIAUD,
Claude PIEAU, Jean Claude RAGE, Roland VERNET

Comité de lecture/Advisory Editorial Board:

Pim ARNTZEN (Leiden, Pays-Bas) ; Donald BRADSHAW (Crawley, Australie) ; Mathieu DENOËL (Liège, Belgique) ; Robert GUYETANT (Talent, France) ; Ulrich JOGER (Braunschweig, Allemagne) ; Pierre JOLY (Lyon, France) ; Bernard LE GARFF (Rennes, France) ; Gustavo LLORENTE (Barcelone, Espagne) ; Guy NAULLEAU (La Bernerie-en-Retz, France) ; Saïd NOUIRA (Tunis, Tunisie) ; Armand de RICQLÈS (Paris, France) ; Zbyněk ROČEK (Prague, Tchécoslovaquie) ; Tahar SLIMANI (Marrakech, Maroc) ; Sébastien STEYER (Paris, France) ; Jean-François TRAPE (Dakar, Sénégal) ; Sylvain URSENBACHER (Neuchâtel, Suisse).

Instructions aux auteurs / Instructions to authors:

Des instructions détaillées sont consultables sur le site internet de l'association : <http://lashf.org>

Les points principaux peuvent être résumés ainsi : les manuscrits sont dactylographiés en double interligne, au recto seulement. La disposition du texte doit respecter la présentation de ce numéro. L'adresse de l'auteur se place après le nom de l'auteur (en première page), suivie des résumés et mots-clés en français et en anglais, ainsi que du titre de l'article en anglais. Les figures sont réalisées sur documents à part, ainsi que les légendes des planches, figures et tableaux ; toutes les légendes des figures et tableaux seront traduites (bilingues). Les références bibliographiques sont regroupées en fin d'article.

Exemple de présentation de référence bibliographique :

Bons J., Cheylan M. & Guillaume C.P. 1984 - Les Reptiles méditerranéens. *Bull. Soc. Herp. Fr.*, 29: 7-17.

Tirés à part / reprints : Les tirés à part ne sont pas disponibles mais les auteurs recevront une version pdf couleur de leur article.

La rédaction n'est pas responsable des textes et illustrations publiés qui engagent la seule responsabilité des auteurs. Les indications de tous ordres, données dans les pages rédactionnelles, sont sans but publicitaire et sans engagement.

La reproduction de quelque manière que ce soit, même partielle, des textes, dessins et photographies publiés dans le Bulletin de la Société Herpétologique de France est interdite sans l'accord écrit du directeur de la publication. La SHF se réserve la reproduction et la traduction ainsi que tous les droits y afférents, pour le monde entier. Sauf accord préalable, les documents ne sont pas retournés.

ENVOI DES MANUSCRITS / MANUSCRIPT SENDING

Claude-Pierre GUILLAUME, 10 rue des Mûriers, 34110 Mireval, France. Envoi des manuscrits en trois exemplaires par courrier, ou MIEUX sous forme de fichier(s) texte attaché(s) à l'adresse e-mail :

bulletin@lashf.org

Abonnements 2017 (hors cotisations) / **Subscriptions to SHF Bulletin** (except membership)

France, Europe, Afrique : 50 €

Amérique, Asie, Océanie : 70 US \$

To our members in America, Asia or Pacific area: The SHF Bulletin is a quarterly. Our rates include airmail postage in order to ensure a prompt delivery.

N° 164

Photo de couverture : Vipère péliade femelle lovée dans une prairie fleurie. Photo : Sylvain Ursenbacher.

Front cover picture: female common European adder coiled in a flowery meadow. Picture: Sylvain Ursenbacher.

Photo de 4^e de couverture : gros plan de la tête d'une Vipère péliade. Photo : Sylvain Ursenbacher.

Back cover picture: close-up of the head of a common European adder. Picture: Sylvain Ursenbacher.

Imprimerie F. PAILLART, 86 chaussée Marcadé,
BP 30324, 80103 Abbeville Cedex

Mise en page : Claude-Pierre GUILLAUME

Dépôt légal : 4^e trimestre 2017

Société Herpétologique de France

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

Siège social : Muséum national d'Histoire naturelle, CP 41, 57 rue Cuvier, 75005 PARIS

CONSEIL D'ADMINISTRATION (2017-2018)

- Président :** Laurent BARTHE, Nature Midi-Pyrénées, la Capélanie, 32350 Ordan-Larroque.
president@lashf.org
- Vice-Président :** Claude-Pierre GUILLAUME, 10 rue des Mûriers, 34110 Mireval.
Claude-Pierre.Guillaume@outlook.fr
- Secrétaire général :** Franck PAYSANT, Laboratoire de Biologie, Cité scolaire Jean Guehenno,
11 rue du Champ-Rossignol, 35700 Fougères. *secretariat@lashf.org*
- Trésorier :** Matthieu BERRONEAU, Chemin du Moulinat, 33185 Le Haillan.
tresorier@lashf.org
- Autres membres du Conseil :** Damien AUMAÎTRE, Stéphane BELLENOUE, Gaëlle CAUBLLOT, Cécile PATRELLE,
Pierre RIVALLIN et Jacques SACCHI.
- Membres d'honneur :** Guy NAULLEAU, Président fondateur, Gilbert MATZ, Secrétaire fondateur et Jean LESCURE

ADRESSES UTILES

Responsable de la rédaction :

Claude-Pierre GUILLAUME, 10 rue des Mûriers, 34110 Mireval. *Claude-Pierre.Guillaume@outlook.fr*

Responsable de la commission Répartition :

Jean LESCURE, Laboratoire Amphibiens-Reptiles,
Muséum national d'Histoire naturelle, 25 rue Cuvier,
CP 30, 75005 Paris. *lescure@mnhn.fr*

Responsables de la commission Conservation :

Damien AUMAÎTRE, CEN de Lorraine, Chambley
Planet'Air, Tour de contrôle, 54470 Hagéville.
d.aumaitre@cren-lorraine.fr

Responsable de la commission Terrariophilie :

Vincent NOËL, 7A rue Aulach, 67170 Mittelhausen.
shf.terrariophilie@gmail.com

Responsable de la commission Outre-mer :

Ivan INEICH, Muséum national d'Histoire naturelle,
ISyEB, UMR 7205, 57 rue Cuvier, CP30,
75231 Paris Cedex 05. *ivan.ineich@mnhn.fr*

Responsables de la commission Cistude :

Stéphanie THIENPONT, Études et conseils en environ-
nement. Gestion des milieux naturels, 11 A Le Javet
38300 Succieu. *stephaniethienpont@yahoo.fr*

Laurent BARTHE, Nature Midi-Pyrénées, la Capélanie,
32350 Ordan-Larroque. *president@lashf.org*

Responsables de la commission "Réseau Tortues

Marines de Méditerranée Française" (RTMMF) :

Jacques SACCHI, Cathy CESARINI. *rtmmf@lashf.org*

Responsable des archives :

Claude MIAUD, PSL Research University, CEFE UMR
5175, CNRS, EPHE, Biogéographie et Écologie des
Vertébrés, 1919 rte de Mende, 34293 Montpellier,
Cedex 5. *Claude.Miaud@cefe.cnrs.fr*

Directeur :

Christophe EGGERT. *christophe.eggert@lashf.org*

Chargée de mission ; Coordinatrice du projet LIFE CROAA :

Myriam LABADESSE. *myriam.labadesse@lashf.org*

Responsable administrative et financière ;

Coordinatrice administrative et financière du LIFE CROAA :

Isabelle CHAUVIN. *isabelle.chauvin@lashf.org*

Site internet : <http://lashf.org>

<https://www.facebook.com/SocieteHerpetologiqueDeFranceSHF/>

ADMISSIONS : 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>) et renvoyer le tout accompagné de votre cotisation au secrétaire général de la SHF (adresse ci-dessus).

COTISATIONS 2018 (Adhésion avec ou sans 4 bulletins) / MEMBERSHIPS (Membership with or without 4 bulletins)

Tarifs (France, Europe, Afrique)	Taux annuel	4 Bulletins	Total
Découverte de la SHF (sans Bulletin – durée max. 3 ans)	15,00 €	----	15,00 €
Adhérent sans bulletin	22,00 €	----	22,00 €
Adhésion familiale (2 à 5 personnes) sans bulletin	25,00 €	----	25,00 €
Adhésion familiale (2 à 5 personnes) avec bulletin	25,00 €	+ 23,00 €	48,00 €
Adhérent de moins de 25 ans* (avec Bulletin)	17,00 €	+ 17,00 €	34,00 €
Adhérent de plus de 25 ans (avec Bulletin)	22,00 €	+ 23,00 €	45,00 €
Bienfaiteur (minimum)	≥ 70,00 €	=	≥ 70,00 €
Tarifs (Amérique, Asie, Océanie)	32,00 US \$	+ 32,00 US \$	64,00 US \$

* demandeurs d'emploi et étudiants

Le service de la revue est assuré aux membres à jour de la cotisation.

Modalités de paiement : 1. Chèque postal à l'ordre de la SHF, CCP 3796-24 R PARIS

2. Chèque bancaire à l'ordre de la SHF : envoi direct au secrétaire général (adresse ci-dessus).

Bulletin de la Société Herpétologique de France

4^e trimestre 2017 / 4th quarter 2017

N° 164

SOMMAIRE / CONTENTS

- **Génétique de la population des Vipères péliades (*Vipera berus* – Linnaeus, 1758 ; Serpentes : Viperidae) dans la région des Hauts-de-France – apport de la génétique à la conservation locale de l'espèce / *Genetics of the population of the common European adder (Vipera berus - Linnaeus, 1758; Serpentes: Viperidae) in the French region of "Hauts-de-France" – contribution of genetics in the local preservation of the species*
Sylvain URSENBACHER, Menad BEDDEK, Laura KAISER, Valerie ZWAHLEN, John HOLLIDAY, Gaëtan REY & Cédric VANAPPELGHEM 1-14**
- **Le régime alimentaire des serpents de la famille des Elapidae Boie, 1827, au Sénégal / *The diet of the snakes of the family Elapidae Boie, 1827, in Senegal***
Youssouph MANÉ & Jean-François TRAPE 15-28
- **Premier cas vérifié d'arboricolie chez l'Anaconda murin, *Eunectes murinus* (Linnaeus, 1758) (Serpentes, Boidae) / *First verified case of arboreal behaviour in the green anaconda, Eunectes murinus (Linnaeus, 1758) (Serpentes, Boidae)***
Jean-Luc SANCHEZ, Fausto STARACE & Ivan INEICH..... 29-36
- **Liste taxinomique de l'herpétofaune dans l'outre-mer français : I. Collectivité de Saint-Martin / *Taxinomic list of the herpetofauna in the overseas territories of France: I. Collectivity of Saint Martin***
Jean-Christophe DE MASSARY, Roger BOUR, Maël DEWYNTER, Ivan INEICH, Nicolas VIDAL & Jean LESCURE 37-54
- **Les méthodes d'échantillonnage et de suivi de l'Herpétofaune / *Sampling and monitoring methods for the herpetofauna***
Sébastien NYS & Aurélien BESNARD 55-86
- **Note – Notes on the reproductive ecology and courtship behavior of *Tylototriton pseudoverrucosus* Hou, Gu, Zhang, Zeng, Li & Lü 2012 in Sichuan province, China / *Notes sur l'écologie reproductive et la parade nuptiale de Tylototriton pseudoverrucosus Hou, Gu, Zhang, Zeng, Li & Lü 2012 dans la province du Sichuan, Chine***
Axel HERNANDEZ 87-90
- **Analyses d'ouvrages (2) / *Book reviews (2)* 91-100**
- **Résumé de diplôme / *Diploma summary*..... 101-103**



Directeur de la Publication/Editor : Claude-Pierre GUILLAUME

Le Bulletin de la Société Herpétologique de France est indexé dans les bases suivantes : BIOSIS PREVIEW, CURRENT CONTENTS (Agriculture, Biology & Environ-mental Sciences), PASCAL & ZOOLOGICAL RECORD. ISSN : 0754-9962

**Génétique de la population des Vipères péliades
(*Vipera berus* – Linnaeus, 1758 ; Serpentes : Viperidae)
dans la région des Hauts-de-France –
apport de la génétique à la conservation locale de l'espèce**

par

Sylvain URSENBACHER^(1,2), Menad BEDDEK⁽¹⁾, Laura KAISER⁽¹⁾,
Valerie ZWAHLEN⁽¹⁾, John HOLLIDAY⁽³⁾, Gaëtan REY⁽³⁾ &
Cédric VANAPPELGHEM⁽³⁾

- (1) *Department of Environmental Sciences, Section of Conservation Biology, University of Basel, St. Johannis-Vorstadt 10, CH-4056 Basel*
s.ursenbacher@unibas.ch ; menad.beddek@hotmail.com ; laurakaiser@hotmail.com ;
valerie.zwahlen@hotmail.com
- (2) *karch – info fauna, Passage Maximilien-de-Meuron 6, CH-2000 Neuchâtel*
sylvain.ursenbacher@unine.ch
- (3) *Conservatoire d'espaces naturels du Nord et du Pas-de-Calais,*
152, boulevard de Paris, F-62190 Lillers
john.b.holliday@gmail.com ; gaetan.rey@espaces-naturels.fr ;
cedric.vanappelghem@espaces-naturels.fr

Résumé L'outil génétique est actuellement d'une grande aide pour la protection et la conservation des espèces. Il a été utilisé pour étudier la diversité et la différenciation génétiques entre cinq populations de Vipères péliades (*Vipera berus* Linnaeus, 1758) dans le Pas-de-Calais. Les résultats montrent une diversité assez faible, surtout dans une population ; cette population semble d'ailleurs génétiquement isolée, alors que trois des cinq populations ont une différenciation génétique significative, mais peu marquée ; elles devaient donc historiquement échanger des gènes. Les résultats indiquent qu'une population est à suivre particulièrement, afin de voir si la faible diversité génétique se traduit dans une dynamique limitée au sein de cette population.

Mots-clés : génétique des populations, Vipère péliade, *Vipera berus*, Hauts-de-France, conservation, flux de gènes.

Summary – Genetics of the population of the common European adder (*Vipera berus* - Linnaeus, 1758; Serpentes: Viperidae) in the French region of “Hauts-de-France” – contribution of genetics in the local preservation of the species. Genetic tools are frequently used for the protection and conservation of species. We used genetic markers to investigate the genetic diversity and genetic differentiation between five populations of the adder (*Vipera berus*) in the French Hauts-de-France region. Results demonstrated a limited genetic diversity especially within one population; this one seems genetically isolated, whereas three of the five studied populations displayed a limited but significant genetic differentiation. Historically they must have been connected and exchanged genes. The population with a limited genetic diversity should be specifically monitored, in order to determine if the lack of genetic diversity has an impact on the population dynamic.

Key-words: population genetics, adder, *Vipera berus*, Hauts-de-France, conservation, gene flow.

I. INTRODUCTION

Depuis plus de 30 ans, le développement de la génétique a permis une meilleure compréhension de la biologie des espèces animales et végétales. Durant les premières années, ces techniques étaient réservées uniquement à la recherche fondamentale. Mais la réduction des coûts et l'augmentation du nombre de spécialistes ont permis leur utilisation à plus large échelle. De plus, l'intérêt de ces techniques pour la conservation des espèces a conduit à la création de la génétique de la conservation. Cette démarche, qui cherche à appliquer les approches de génétique des populations à des espèces menacées, s'est considérablement démocratisée, permettant actuellement l'analyse génétique d'espèces non emblématiques (Frankham *et al.* 2002). Ainsi, le nombre d'études portant sur la structuration génétique à petite ou à large échelle a explosé au cours de la dernière décennie. Les résultats peuvent alors être utilisés pour la protection et la conservation des populations de l'espèce cible. Par ailleurs, il est fréquent que ce genre d'analyses soit encouragé ou commandité directement par les organismes en charge de la conservation des espèces. Ces organismes peuvent alors utiliser les résultats ainsi obtenus pour, par exemple, améliorer la connectivité de populations afin de favoriser les échanges génétiques. Il est à noter que les autorités politiques sont souvent plus enclines à favoriser cette mise en réseau si des études scientifiques appuient leur importance et, dans ce cadre, les analyses génétiques peuvent grandement inciter les autorités à agir.

L'ancienne région Nord – Pas-de-Calais accueille actuellement six espèces de reptiles indigènes dont la Vipère péliade (*Vipera berus*) désormais uniquement présente dans le département du Pas-de-Calais. Elle y est considérée comme en danger (« EN ») dans la liste rouge régionale (Godin *et al.* 2015) et est connue sur environ 10 sites dont certains en coteaux calcaïques. Au début des années 2000, la région Nord – Pas-de-Calais a développé une démarche de définition de trames verte et bleue (TVB) sur l'ensemble de son territoire (Conseil régional 2005, Espaces naturels régionaux 2007). Le territoire régional, avec ses grandes entités urbaines du bassin minier et de la métropole lilloise, est soumis à une forte fragmentation de son paysage. Les pelouses calcaïques, cœur de la biodiversité, accueillent une forte richesse en espèce et constituent une des importantes entités paysagères de la région sur environ 1000 ha (Conservatoire des sites naturels du Nord et du Pas-de-Calais 2001). Ces coteaux calcaïques localisés dans leur grande majorité sur le territoire du Parc Naturel Régional des Caps et Marais d'Opale ont été progressivement isolés et le réseau qu'ils constituent est devenu de plus en plus morcelé. Pour répondre au besoin de limiter ce morcellement, le projet FoCoCa « *Analyse de la fonctionnalité des coteaux calcaires et des habitats de substitution des espèces cibles : la Vipère péliade et le Criquet de la Palène* » émerge en 2010 avec le soutien technique de la fondation pour la recherche sur la biodiversité (FRB) et les soutiens financiers du Conseil régional Nord – Pas-de-Calais, ainsi que du programme Interreg France (Manche) Angleterre « *Land and Nature for all* ». Ce projet vise à évaluer la fonctionnalité d'un habitat à l'aide de deux marqueurs biologiques, la Vipère péliade et le Criquet de la Palène, deux espèces typiques des coteaux calcaires, aussi présentes dans certains milieux de substitution et présentant des possibilités de dispersion différentes.

La Vipère péliade est une espèce possédant une aire de répartition très importante (Saint Girons 1980), mais elle peut être localement très menacée, surtout dans l'ouest de l'Europe (par exemple dans le Jura: Montadert 2000, Monney & Meyer 2005). Les principales menaces sont la réduction et la fragmentation de son habitat. Bien que les destructions volontaires soient actuellement très limitées, les exterminations massives au cours du XIX^e et début du XX^e siècles (Kaufmann 1893) ont aussi conduit à la disparition locale de nombreuses

populations. Ce petit serpent venimeux possède une faible dynamique, les femelles produisant entre cinq et 12 juvéniles tous les deux ou trois ans suivant les sites (Capula & Luiselli 1994, Monney 1994, Ursenbacher 1998). Elles sont par contre longévives puisque des individus de 20 ans et plus ont été observés à plusieurs endroits (Sylvain Ursenbacher & Jean-Claude Monney, observations personnelles), avec un record répertorié de plus de 30 ans (Phelps & Warrell 2010). Plusieurs travaux montrent que les individus de cette espèce sont capables de parcourir plusieurs centaines de mètres par an (Monney 1996, Graitson 2008b). Cependant, l'espèce semble peu encline à coloniser de nouveaux sites et les données génétiques tendent à montrer un flux de gènes limité entre les populations du Massif jurassien (Ursenbacher *et al.* 2009). Toutefois, ces résultats ne sont pas généralisables pour l'ensemble de l'aire de répartition de l'espèce. En effet, il a été montré chez d'autres espèces de serpents que le flux de gènes pouvait être très différent d'un site à l'autre. Dans le cas par exemple de la Coronelle lisse (*Coronella austriaca*), une différenciation significative a été observée entre des populations distantes de quelques kilomètres dans le Dorset (UK; Pernetta *et al.* 2011). Au contraire, les travaux de Jean-Pierre Vacher, en Alsace, tendent à montrer un important flux de gènes entre les différentes localités (Vacher 2010), avec des valeurs de différenciation génétique similaires à celles trouvées par Pernetta *et al.* (2011) pour des populations 10 fois plus éloignées entre elles. Les travaux récents de Cauwenbergh (2012) tendent à confirmer les résultats observés en Alsace, suggérant des comportements variables au sein d'une espèce dans des régions différentes. Ainsi, il est nécessaire de conduire d'autres analyses de génétique chez la Vipère péliade pour confirmer ou infirmer sa faible aptitude à la dispersion observée dans le Massif jurassien.

Dans le cadre du projet FoCoCa sur le réseau des coteaux calcaires du Pas-de-Calais, il nous est apparu intéressant d'étudier la génétique de la population de la Vipère péliade qui est régulièrement observée dans ces habitats, le lien entre les différents dèmes, ainsi que d'évaluer les flux de gènes dans le cadre de la conservation de l'espèce. Les résultats de ces travaux seront mis en relation avec les interventions en cours sur l'espèce dans la région et la mise en place d'un plan d'action régional en faveur de la Vipère péliade sur la période 2012-2016 (Cheyrezy *et al.* 2012).

II. MATÉRIEL ET MÉTHODES

A. Échantillonnage

Cinq sites ont été échantillonnés dans le cadre de ce projet (Fig. 1). Chaque site a fait l'objet de trois à 17 visites entre avril et septembre 2011. Tous les individus capturés ont été pesés, mesurés et, lorsque l'animal dépassait la taille totale de 35 cm, marqués à l'aide d'un transpondeur (microchip : DATAMARS®, Lugano, Suisse). De plus, un échantillon de salive a été prélevé pour faire l'objet d'analyses génétiques. Les recaptures ont aussi été notées, mais aucune mesure ou prélèvement génétique n'a été réalisé sur des animaux recapturés. Finalement, la surface favorable pour chaque site a été estimée sur carte, pour évaluer la densité locale moyenne. Comme pour les sites comparés, nous avons considéré la zone où des vipères pouvaient être rencontrée comme surface favorable. Même si la surface utilisée par la Vipère péliade peut être compliquée à évaluer, cette donnée permet une comparaison avec d'autres études déjà publiées.

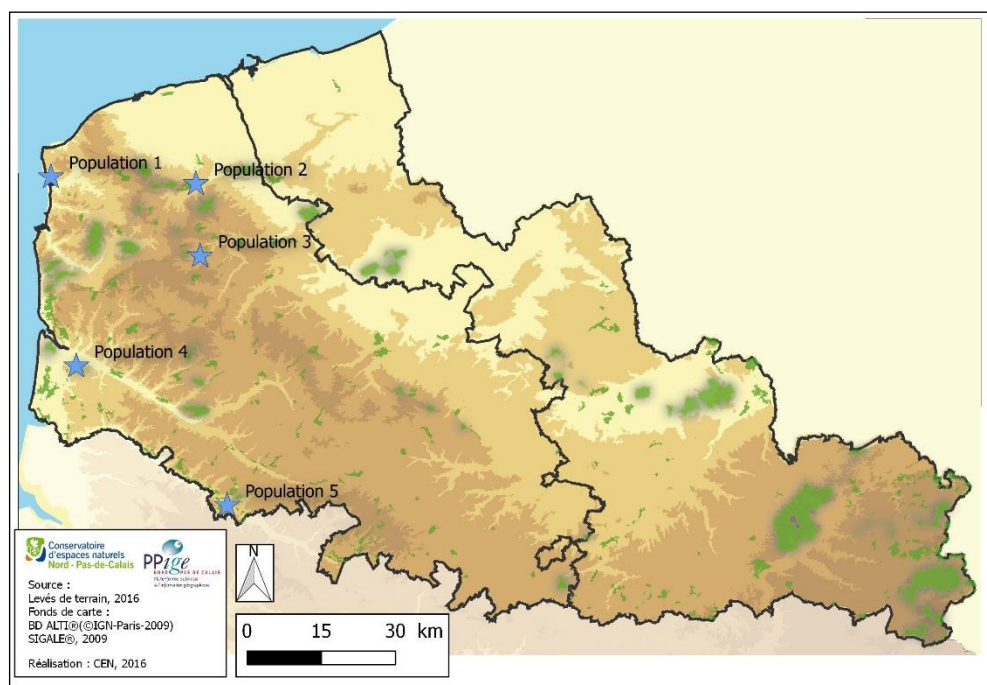


Figure 1 : Localisation des sites échantillonnés dans le département du Pas-de-Calais.

Figure 1: Localization of the sampled sites in the French Pas-de-Calais department.

B. Évaluation de la taille des populations

L'évaluation des effectifs des différentes populations a été réalisée à partir d'approches de type Capture-Marquage-Recapture (CMR). Nous avons supposé que les différentes populations étaient closes, car le taux de survie annuel des adultes est élevé (proche de 0,90 ; voir Ursenbacher 1998) et les possibilités d'immigration ou d'émigration sont très faibles au sein des cinq sites du fait de leur isolement géographique. Nous avons aussi testé la possibilité que la population soit close avec le programme CloseTest (Stanley & Richards 2011). De plus, les méthodes utilisées pour les populations closes sont plus adaptées pour une évaluation de la taille de populations de Vipères péliades dans des conditions similaires (Ursenbacher & Monney 2003). Les estimations ont été calculées avec le module CAPTURE du programme MARK v6.1 (White & Burnham 1999) à l'aide d'un modèle autorisant une capturabilité variable en fonction des sessions et des individus (mode M[th], Otis *et al.* 1978).

C. Extraction de l'ADN et amplification

À partir des échantillons buccaux prélevés sur tous les animaux capturés, ainsi que des mues trouvées sur le terrain (celles-ci ont été contrôlées pour ne pas appartenir à un individu déjà échantillonné), la diversité génétique a été évaluée à l'aide de neuf marqueurs microsatellites spécifiques à la Vipère péliade (Vb-A8, Vb-A11, Vb-B'2, Vb-B'9, Vb-B10, Vb-B'10, Vb-B18, Vb-D'10 et Vb-D17 ; Ursenbacher *et al.* 2009). Les modalités d'amplification des loci microsatellites sont similaires à celles indiquées dans Ursenbacher *et al.* (2009). En résumé, l'ADN a été extrait à l'aide de kits DNeasy Blood & Tissue Kit (Qiagen, Hombrechtikon, Suisse) suivant les conditions indiquées par le fabricant à

l'exception de deux modifications : l'écouvillon a été placé dans la colonne au niveau de l'étape 4, puis cet écouvillon a été enlevé avant l'étape 5. Les mues ont été traitées selon le protocole standard. L'amplification en chaîne par polymérase (PCR) de chaque marqueur a été conduite dans un volume de 10 µl comprenant 2 µl du produit d'extraction, 1X buffer PCR (Qiagen), 2mg/ml de solution Q (Qiagen), du $MgCl_2$ en concentration telle qu'indiquée dans Ursenbacher *et al.* (2009), 0,2mM de chaque nucléotide, 0,5µM du couple d'amorces et 0,5 Unité de *Taq* polymérase (Qiagen) avec des machines PCR Mastercycler (Eppendorf, Schönenbuch, Suisse). Un marquage fluorescent avait été ajouté aux amorces *forward*, permettant d'obtenir la longueur de chaque allèle lors du génotypage sur séquenceur AB3130xl (Applied Biosystems, Zug, Suisse) et lecture de la taille des marqueurs avec le programme PeakScanner v1.0 (Applied Biosystems, Foster City, USA).

D. Analyses génétiques

La présence d'allèles nuls ou d'erreurs de lecture a été recherchée avec le programme MICRO-CHECKER v2.1 (Van Oosterhout *et al.* 2004) pour chaque locus et pour chaque population séparément. Les loci présentant une trop haute probabilité d'allèles nuls au sein de plusieurs populations ne seront pas utilisés pour les analyses. La fréquence des différents allèles, le niveau d'hétérozygotie attendue (H_E), ainsi que la richesse allélique (A_R) ont été estimés avec le programme FSTAT 2.9.3 (Goudet 1995). Le déficit en hétérozygotes au sein de chaque population (F_{IS}) a été estimé avec le même logiciel, alors que le niveau de significativité a été évalué par permutation (1 000 permutations). La comparaison de la diversité génétique (A_R) entre les différents sites a été réalisée grâce à une ANOVA à l'aide du programme SPSS v20.0 (IBM, Armonk, USA). La possibilité d'un événement de bottleneck (ancienne et forte réduction de la taille de la population au cours d'une période de temps plus ou moins longue) ou d'un événement fondateur (création d'une population à partir d'un nombre limité d'individus) a été testée à l'aide du programme BOTTLENECK v1.2.02 (Cornuet & Luikart 1996; Piry *et al.* 1999).

Le niveau de différenciation entre les populations a été évalué avec les F -statistiques (Wright 1951). Une valeur de F_{ST} de zéro indique l'absence de différenciation génétique entre deux populations, alors qu'on considère une valeur significative et plus élevée que 0,25 comme un signe de forte différenciation (Frankham *et al.* 2002). Les évaluations ont été effectuées avec FSTAT et le niveau de significativité évalué grâce à 1 000 permutations. Une approche complémentaire, centrée "individu" et ne tenant pas compte de la localisation des individus, a été utilisée afin de déterminer l'appartenance de chaque individu à un cluster (groupe génétique relativement uniforme). Cette approche, implémentée dans le programme STRUCTURE v2.3.2 (Pritchard *et al.* 2000) permet d'indiquer le nombre de groupes génétiquement différenciés au sein d'un jeu de données suivant la méthode décrite par Evanno *et al.* (2005). Finalement, une analyse factorielle des correspondances (AFC) a été effectuée avec GENETIX v4.05.2 (Belkhir *et al.* 1996-2004) afin de visualiser les affinités des différents individus entre eux, complétant ainsi l'analyse individuelle effectuée avec STRUCTURE.

III. RÉSULTATS

A. Taille des populations et densités

Entre 15 et 23 individus (huit et 17 individus adultes) ont été capturés sur les cinq différents sites (Tab. I). Le manque de recapture n'a pas permis d'évaluer la taille de la population 4, ni d'évaluer si elle était close. Les quatre sites restants semblent être isolés et

clos selon les résultats de CloseTest (valeur de p-value du Stanley & Burnham Closure Test tous supérieur à 0.30), sauf pour la population 2. Les effectifs estimés pour les quatre sites varient entre 26 et 71 individus adultes (Tab. I). La densité moyenne varie entre 0,7 et 4,7 adultes par hectare de surface favorable à l'espèce.

Des différences de taille moyenne ont été observées entre les différentes populations (♀ SVL: entre 47,9 et 55,0 cm; ♂ SVL entre 47,1 et 53,2 cm; voir Tab. I), mais aucune différence n'est significative (♀ ANOVA: $F_{4,25} = 1,865$, $p = 0,148$; ♂ ANOVA: $F_{4,33} = 1,759$, $p = 0,161$).

Tableau I : Information sur les cinq populations de Vipère péliade (*Vipera berus*) dans le Pas-de-Calais : n = nombre d'échantillons analysés génétiquement ; N = taille des populations estimées par capture-marquage-recapture (voir la partie Matériel et Méthode pour plus de détails); la surface du site n'est qu'indicative; le nombre et la taille moyenne pour les mâles et les femelles n'incluent que les individus adultes.

Table I: information about five populations of the common European adder (*Vipera berus*) in the French Pas-de-Calais department: n = number of samples genetically analyzed; N = size of the populations estimated by capture-marking-recapture (see the part Material and Method chapter for more details); the surface of the site is only indicative; the number and the size averages for males and females include only the adult individuals.

Popul.	n	surface du site (ha)	nb sessions	N	densité (adultes/ha)	SVL ♀ (cm)	n ♀	SVL ♂ (cm)	n ♂
1	23	15	7	71 30-254	4,7	50,5 41,1-57,5	4	49,4 36,2-58,0	13
2	21	50	12	37 22-90	0,7	52,8 42,3-58,8	10	47,2 44,2-49,9	5
3	18	12	17	36 21-94	3,0	54,9 48,9-61,0	5	53,2 43,2-66,1	9
4	17	1.5	3	*	*	47.9 41,8-55,2	7	40,2	1
5	16	20	11	26 17-64	0,8	55,0 51,6-57,3	4	49,2 41,8-57,9	10

* À noter : pas d'estimation des effectifs de la population 4 à cause d'un manque de recapture après trois séances de captures.

* To note: no estimation of the size of the population 4 due to a lack of recapture after three sessions of captures.

B. Diversité génétique

La probable présence d'allèles nuls détectée au sein du locus Vb-B18 par MICROCHECKER dans quatre populations nous a conduits à réaliser toutes les analyses sans ce marqueur. La diversité génétique a donc été évaluée à partir de huit marqueurs microsatellites et elle montre une plus faible richesse allélique dans le site 1. Ce niveau, comparé à la population la plus riche (population 5) est approximativement deux fois plus

faible (mais la différence n'est pas significative : ANOVA $F_{4,35} = 1,278$, $p = 0,297$). Les trois autres populations ont une diversité génétique similaire (Tab. II). Les résultats de la comparaison de la diversité génétique mesurée par le niveau d'hétérozygotie attendue (H_E) sont similaires.

Tableau II : Diversité génétique observée au sein des cinq populations de Vipère péliade (*Vipera berus*) dans le Pas-de-Calais. n = nombre d'échantillons analysés génétiquement; A_R = richesse allélique, H_E = hétérozygotie attendue ; H_O = hétérozygotie observée ; na = nombre d'allèles privés ; $nfix$: nombre de loci fixés ; Bottleneck indique la présence ou non d'un "bottleneck" calculé avec le software BOTTLENECK (Cornuet & Luikart 1996, Piry *et al.*, 1999) ; F_{IS} correspond à la structuration interne (inbreeding) au sein de chaque population, les valeurs significatives étant en gras.

Table II: Observed genetic diversity within five populations of the common European adder (*Vipera berus*) in the French Pas-de-Calais department. N = number of samples genetically analyzed; AR = allelic richness; H_E = expected heterozygosity; H_O = observed heterozygosity; na = number of "private" alleles; $nfix$: number of fixed loci; Bottleneck indicates the presence or not of a "bottleneck" calculated with the software BOTTLENECK (Cornuet & Luikart 1996, Piry *et al.* 1999); F_{IS} corresponds to the heterozygote deficiency (inbreeding) within every population, significant values are in bold.

Population	n	A_R	H_E	H_O	na	$nfix$	Bottleneck	F_{IS}
1	23	2,07	0,28	0,20	1	1	oui	0,28
2	21	3,18	0,36	0,35	2	1	oui	0,02
3	18	3,02	0,46	0,41	1	0	non	0,11
4	17	4,15	0,58	0,45	3	0	non	0,23
5	16	3,13	0,46	0,41	2	1	non	0,11

L'analyse de détection d'anciennes réductions de la taille de la population ou d'événements fondateurs (bottleneck) a permis de détecter ce genre d'incidents anciens pour les populations 1 et 2 ($p < 0,05$).

Les mesures de déficit d'hétérozygotie (F_{IS}) indiquent une déviation significative pour la population 4 ($p < 0,05$) et une forte tendance pour la population 1 ($0,05 < p < 0,10$). Ces résultats peuvent indiquer soit une structuration interne, avec par exemple la présence de deux (ou plus) groupes homogènes au sein de ces deux populations, soit des populations présentant un fort taux de consanguinité (*inbreeding*).

C. Relations génétiques entre les différents sites

Les mesures de différenciation génétique (F_{ST}) entre les cinq populations étudiées indiquent une très forte structuration, avec une valeur moyenne de 0,34 (Tab. III). La population 1 présente l'isolement le plus important (F_{ST} moyen = 0,49). Les valeurs par paire les plus faibles étant observées entre les populations 2 et 3 ($F_{ST} = 0,11$) et entre les populations 3 et 4 ($F_{ST} = 0,13$) (Tab. III). Il est à noter que toutes les différenciations sont significatives ($p < 0,05$).

L'analyse "centrée individu" réalisée avec "STRUCTURE" indique une haute vraisemblance pour la présence de trois clusters. Le premier regroupe tous les individus de la population 1, alors que le second intègre majoritairement les individus de la population 5 et partiellement ceux de la population 4 ; le dernier cluster réunit les individus de la population 3 et la majorité des animaux de la population 2 (Fig. 2).

[Suite page 9]

Tableau III : Valeurs de différenciation génétique (F_{ST}) entre les cinq populations de vipère péliade (*Vipera berus*) dans le Pas-de-Calais calculées avec FSTAT v2.9.3.2 (Goudet, 1995); toutes les valeurs sont significatives. La dernière ligne indique la valeur moyenne pour chaque population.

Table III: Values of genetic differentiation (F_{ST}) between five populations of common European adder (*Vipera berus*) in the French Pas-de-Calais department calculated with FSTAT v2.9.3.2 (Goudet, 1995); all the values are significant. The last line indicates the mean value for each population.

	Population 1	Population 2	Population 3	Population 4	Population 5
Population 1		0,56	0,5	0,44	0,44
Population 2			0,11	0,21	0,46
Population 3				0,13	0,36
Population 4					0,22
valeur moyenne	0,49	0,33	0,28	0,25	0,37

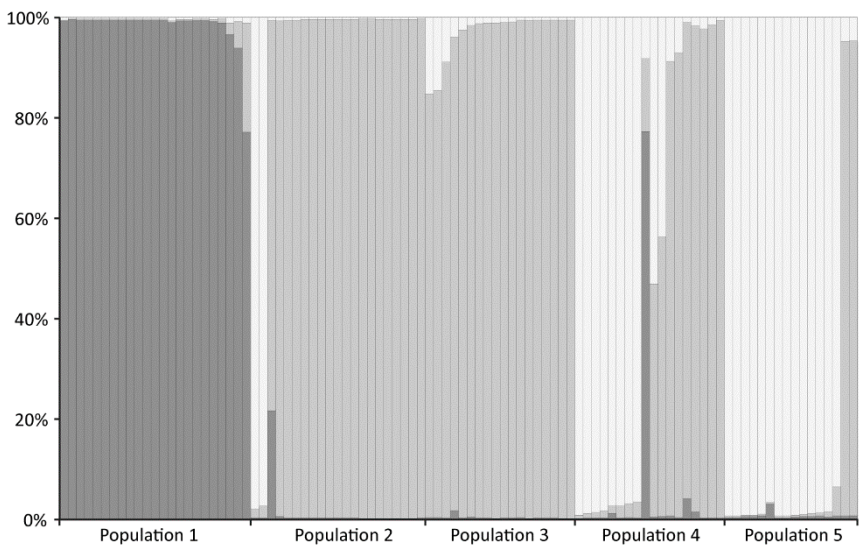


Figure 2 : Analyse "centré individu" réalisée avec STRUCTURE v2.3.2 (Pritchard *et al.* 2000) pour un nombre de clusters (k) de trois. Chaque barre verticale correspond à un individu et chaque couleur à un cluster. Le label de chaque population des abscisses correspond à la figure 1.

Figure 2: "Individual centered" analysis realized with STRUCTURE v2.3.2 (Pritchard *et al.* 2000) for three clusters (k). Every vertical bar corresponds to an individual and every color to a cluster. The label of each population on the x-axis corresponds to figure 1.

L'analyse en composante principale réalisée avec GENETIX confirme une isolation de des populations 1 et 5, alors que les populations 2, 3 et 4 sont un peu plus mélangées, indiquant des flux de gènes plus récents (Fig. 3).

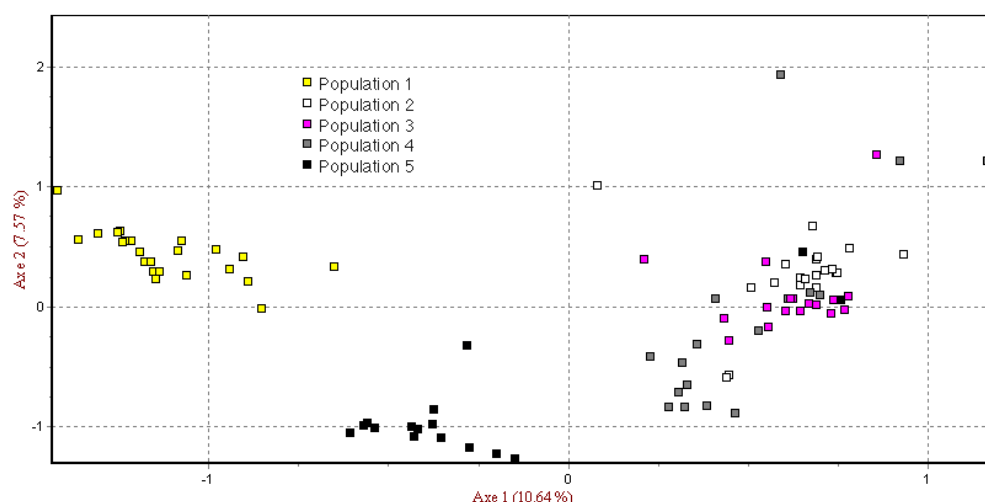


Figure 3 : Analyse factorielle des correspondances (AFC) des différents individus à partir de leurs génotypes réalisée avec GENETIX (Belkhir *et al.* 1996-2004). Plan principal. Chaque carré représente un individu, alors que chaque couleur correspond à une population. Le numéro de chaque population correspond à la figure 1.

Figure 3: Factorial analysis of correspondences (FAC) of the various individuals from their genome performed with GENETIX (Belkhir *et al.* 1996-2004). Principal plan. Each square represents an individual, while each color corresponds to a population. The number of each population corresponds to the figure 1.

IV. DISCUSSION

A. Taille des populations et densités

Les évaluations de la taille des différentes populations sont proches d'une cinquantaine d'individus adultes, indiquant que les populations sont probablement de taille suffisante pour une survie à long terme (Frankham *et al.* 2002). L'estimation de la densité d'individus adultes par hectare est particulièrement dépendante des limites utilisées pour le calcul de la surface, car on peut considérer uniquement les sites où des individus ont été trouvés, ou, plus largement, la zone entière comprenant aussi des sites moins favorables à l'espèce cible (voir p. ex. Graitson 2008b). Cependant, cette évaluation permet de comparer des sites entre eux. La densité observée sur les différentes populations du Pas-de-Calais semble faible à moyenne (entre 0,7 et 4,7), comparativement à celles de populations jurassiennes où la densité est faible (env. un adulte/ha ; Ursenbacher & Monney 2003), ou aux populations alpines plus denses (de trois à 11 adultes/ha ; Luiselli 1993, Monney 1996, Neumeyer 1987). Dans une zone similaire (Ardennes belges), la densité calculée sur la totalité du site a été évaluée à 3,5 adultes/ha (Graitson 2008b), soit un niveau très similaire aux densités maximales calculées dans le Pas-de-Calais.

La taille moyenne (SVL) des individus du Pas-de-Calais est d'environ 52 cm pour les femelles et 48 cm pour les mâles. Ces tailles sont assez similaires à celles observées par Forsman (1991) dans différentes îles scandinaves ou par Ursenbacher (1998) dans le massif Jurassien. Elles semblent cependant supérieures à celles des animaux alpins (Neumeyer 1987, Monney 1996).

B. Diversité génétique

L'étude de la diversité génétique tend à montrer que les populations de vipères du Pas-de-Calais les plus nordiques ont une diversité plus faible, plus particulièrement dans la population 1. Ces résultats confirment les observations publiées dans Ursenbacher *et al.* (2015) suggérant que les populations du nord de la France sont issues de recolonisations postglaciaires provenant de la côte Atlantique. De plus, la détection d'un "bottleneck" au sein de cette population pourrait indiquer une colonisation par un nombre limité d'individus plus récente que la recolonisation post-glaciaire. Il est difficile d'évaluer quand cette colonisation a eu lieu, mais le programme BOTTLENECK est capable de détecter ce genre d'événements entre deux et quatre N_e générations (N_e = taille efficace de la population). En évaluant le temps de générations entre six et 10 ans, avec une taille efficace comprise entre cinq et 20 individus (10-40 % des tailles de populations estimées), on peut considérer que l'événement fondateur a eu lieu entre 60 et 800 ans. Il est donc très probable que la colonisation soit relativement récente et ne découle pas directement de la recolonisation post-glaciaire ; il est néanmoins possible que le "bottleneck" puisse être lié à une forte réduction des effectifs suite, par exemple, à une forte destruction des individus comme observé au sein d'une population du Jura suisse (Ursenbacher *et al.* 2009). Cependant, la réduction devrait avoir été plus drastique dans la population du Pas-de-Calais que dans le Jura suisse, car la réduction de la diversité génétique est plus marquée. Le fort F_{IS} observé au sein de ce groupe pourrait indiquer une structuration interne. La présence d'allèles nuls (mais non détectés avec MICROCHECKER) pourrait aussi expliquer le fort F_{IS} observé. Mais au vu de l'habitat, ainsi qu'un signal génétique fort pour 4 marqueurs (sur 8), il est plus probable que cette valeur indique un fort niveau de consanguinité. Il serait ainsi tout particulièrement intéressant de suivre cette population, afin de noter si d'éventuelles réductions de la fitness existent, comme il a été observé en Suède (Madsen *et al.* 1996, Madsen *et al.* 1999) - voir page 11 : « Implication pour la conservation ».

C. Relations entre les sites

Toutes les différentes approches utilisées indiquent que la population 1 est particulièrement différenciée des autres. La population 5 montre des résultats plus contrastés, avec une différenciation importante lors de l'analyse AFC, mais moins marquée avec STRUCTURE. Au contraire, les sites 2 et 3, et dans une moindre mesure le site 4, semblent appartenir à la même entité génétique, même s'ils n'échangent plus ou peu de gènes actuellement. Les faibles distances géographiques et génétiques entre les populations 2 et 3 suggèrent que ces sites devaient être en contact dans un passé récent. Un niveau de différenciation génétique similaire observé entre les populations 3 et 4, alors que la distance géographique est plus importante qu'entre les populations 2 et 3, pourrait indiquer des échanges génétiques plus réguliers ou/et la présence de populations intermédiaires non échantillonnées. Il est aussi possible que les trois populations soit isolée de manière récente, par exemple à cause des activités humaines, alors qu'elles appartenaient historiquement à une population continue. Finalement, la population 5 ne semble pas en contact avec les autres sites comme indiqué par l'analyse AFC et la valeur élevée de F_{ST} moyenne. Des analyses complémentaires tendent à montrer que ce groupe est distinct des autres populations du

Pas-de-Calais, peut-être lié à une autre route de colonisation postglaciaire (Guillon 2012, Ursenbacher *et al.* 2015).

D. Implication pour la conservation

Il a été démontré à de nombreuses reprises que la diversité génétique était un facteur important pour la survie d'une population ou d'une espèce. Le cas de la population suivie par Madsen et ses collaborateurs (Madsen *et al.* 1996, Madsen *et al.* 1999, Madsen *et al.* 2004) montre que les reptiles, et plus particulièrement la Vipère péliade, sont aussi très sensibles à une diversité réduite. En effet, ils ont établi que le manque de diversité génétique était la source de la diminution des effectifs dans la population de Smygehuk (50 km au nord de Lund, Suède) et que l'introduction d'individus capturés à une vingtaine de kilomètres permettait de fournir de nouveaux allèles et conduisit à une augmentation significative de la population (Madsen *et al.* 1999, Madsen *et al.* 2004). On peut donc considérer une faible diversité génétique comme un signe potentiel de problèmes au sein de celle-ci. Cependant, les analyses génétiques doivent être confortées par des estimations réalisées sur le terrain : une diminution régulière de la taille de la population ou une réduction de fitness pourrait suggérer l'utilité d'une translocation. En effet, un lien direct entre une faible diversité génétique et une translocation est à éviter, car de nombreuses populations animales survivent avec une diversité génétique très faible et l'introduction de nouveaux individus pourrait conduire, dans ce cas, à une augmentation du risque de disparition par l'introduction de maladies, pathogènes voire d'"outbreeding" (croisement avec des individus génétiquement non "adaptés" au site). Dans le cas de la population 1, nous ne pouvons que conseiller la réalisation d'un suivi plus intensif pour évaluer si la dynamique de ce site est négative.

La différenciation génétique limitée entre les populations 2 et 3, ainsi qu'entre les populations 3 et 4 tendrait à indiquer que le flux génique soit actuellement faible ou que l'isolement soit récent. Il serait dès lors intéressant de prospecter les zones intermédiaires pour tenter de découvrir de nouvelles populations de Vipères péliades. Dans ce cas, l'aide de l'outil SIG pourrait permettre une sélection plus rapide des zones les plus favorables afin d'optimiser des prospections, comme réalisé par Lyet (2008) dans le cadre de la recherche de la Vipère d'Orsini dans les Alpes françaises. L'élargissement des recherches pourrait même être réalisé conjointement avec la Belgique, laquelle possède des populations proches de la frontière (Graitson 2008a). Une partie des actions ainsi suggérées ont déjà été conduites au cours de l'animation du plan régional d'actions en faveur de la Vipère péliade assuré par le Conservatoire d'espaces naturels du Nord et du Pas-de-Calais mis en place en 2011 pour une période d'au moins cinq ans, confirmant ainsi tout l'intérêt des informations génétiques obtenues par cette étude pour la mise en place d'actions concrètes de conservation.

Remerciements – Nous remercions vivement le Conseil régional Nord – Pas-de-Calais, la Fondation pour la Recherche sur la Biodiversité (FRB) et le programme Interreg France (Manche) Angleterre « *Land and Nature for all* » pour leurs soutiens financiers directs à ce projet, ainsi que le Fonds National de la Recherche Scientifique suisse pour le soutien aux différents travaux sur la Vipère péliade. Nous remercions également notre partenaire le Groupe Ornithologique et Naturaliste du Nord de France (GON) et particulièrement José Godin, Thomas Cheyrezy du CEN Nord – Pas-de-Calais, Sophie Declerq et Sandrine Gougoud pour leur aide sur le terrain, ainsi que le Parc Naturel régional des Caps et Marais d'Opale et EDEN 62 pour nous avoir autorisé à prospecter sur des sites dont ils assurent la gestion. Les captures et prélèvements génétiques ont été effectués avec l'autorisation de la Préfecture concernée.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Belkhir K., Borsa P., Chikhi L., Raufaste N. & Bonhomme F. 1996-2004 – *GENETIX 4.05, logiciel sous Windows TM pour la génétique des populations*. Laboratoire Génome, Populations, Interactions, CNRS UMR 5000, Université de Montpellier II, Montpellier (France).
- Capula M. & Luiselli L. 1994 – Reproductive strategies in alpine adders, *Vipera berus*. The black females bear more often. *Oikos*, 15: 207-214.
- Cauwenbergh J. 2012 – *Caractérisation génétique et conservation des populations de coronelles lisses (Coronella austriaca, Laurenti, 1768) en Wallonie*. MSc Faculté des Sciences – Département de Biologie, Écologie et Évolution, Université de Liège. 52 p.
- Cheyrezy T., Coquel L. & Holliday J. 2012 – *Plan d'actions régional Vipère péliade Vipera berus Nord – Pas-de-Calais. Conservatoire espaces naturels du Nord et du Pas-de-Calais*. Groupe Ornithologique et Naturaliste du Nord de la France. 120 p.
- Conseil régional Nord – Pas-de-Calais 2005 – *La Région et la Trame verte et bleue*. 6 p.
- Conservatoire des Sites Naturels du Nord et du Pas-de-Calais 2001 – *Atlas des pelouses sèches du Nord – Pas-de-Calais*. 639 p.
- Cornuet J.M. & Luikart G. 1996 – Description and power analysis of two tests for detecting recent population bottlenecks from allele frequency data. *Genetics*, 144: 2001-2014.
- Espaces naturels régionaux 2007 – *La Trame verte bleue, réflexions pour une déclinaison opérationnelle*. Document de travail. 12 p.
- Evanno G., Regnaut S. & Goudet J. 2005 – Detecting the number of clusters of individuals using the software structure: A simulation study. *Mol. Ecol.*, 14: 2611-2620.
- Forsman A. 1991 – Variation in sexual size dimorphism and maximum body size among adder populations - effects of prey size. *J. Anim. Ecol.*, 60: 253-267.
- Frankham R., Ballou J.D. & Briscoe D.A. 2002 – *Introduction to Conservation Genetics* Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom. 618 p.
- Godin J. & Quevillart R. 2015 – *Liste rouge des Reptiles et Amphibiens du Nord – Pas-de-Calais*. Centrale Herpétologique du Groupe ornithologique et naturaliste du Nord – Pas-de-Calais / Conservatoire faunistique régional. 7 p.
- Goudet J. 1995 – FSTAT (Version 1.2): A computer program to calculate *F*-statistics. *J. Hered.*, 86: 485-486.
- Graitson E. 2008a – Le peuplement herpétologique des pelouses calcaires en Belgique. *Parcs & Réserves*, 63: 4-12.
- Graitson E. 2008b – Eco-éthologie d'une population de vipères péliades (*Vipera b. berus* L.) dans une région de bocage du sud-ouest de la Belgique. *Bull. Soc. Herp. Fr.*, 128: 3-19.
- Guillon M. 2012 – *De la physiologie à la répartition : adaptations climatiques et sensibilité thermique chez une relique glaciaire*. Faculté des Sciences Fondamentales et Appliquées, Sciences pour l'Environnement Gay Lussac, Université de Poitiers. 243 p.
- Kaufmann M. 1893 – *Les Vipères de France: morsures – traitement*. Asselin et Houzeau, Paris. 180 p.
- Luiselli L. 1993 – Are sperm storage and within season multiple mating important components of the adder reproductive biology. *Acta Oecol.- Int. J. Ecol.*, 14: 705-710.

- Lyet A. 2008 – *Conservation des populations françaises de vipère d'Orsini: Approche multidisciplinaire et intégrative*. Systèmes Intégrés en Biologie, Agronomie, Géosciences, Hydrosociences, Environnement, Montpellier, University of Montpellier II. 154 p.
- Madsen T., Stille B. & Shine R. 1996 – Inbreeding depression in an isolated population of adders *Vipera berus*. *Biol. Conserv.*, 75: 113-118.
- Madsen T., Shine R., Olsson M. & Wittzell, H. 1999 – Conservation biology - Restoration of an inbred adder population. *Nature*, 402: 34-35.
- Madsen T., Ujvari B. & Olsson M. 2004 – Novel genes continue to enhance population growth in adders (*Vipera berus*). *Biol. Conserv.*, 120: 145-147.
- Monney J.-C. 1994 – Comparaison des cycles annuels d'activité de *Vipera aspis* et *Vipera berus* (Ophidia, Viperidae) dans une station des Préalpes bernoises (ouest de la Suisse). *Bull. Soc. Herp. Fr.*, 71-72: 49-61.
- Monney J.-C. 1996 – *Biologie comparée de Vipera aspis L. et de Vipera berus L. (Reptilia, Ophidia, Viperidae) dans une station des Préalpes bernoises*. University of Neuchâtel, Switzerland. Unpublished thesis. 179 p.
- Monney J.-C. & Meyer A. 2005 – *Liste Rouge des reptiles menacés en Suisse* Berne. OFEFP, Bern, 46 p.
- Montadert M. 2000 – la Vipère péliade *Vipera berus* (Linné, 1758). Pp 90-91 in Pinston H., Craney E., Pépin D., Montadert M. & Duquet M. (éds), *Amphibiens et Reptiles de Franche-Comté*. Atlas commenté de répartition. Groupe naturaliste de Franche-Comté, Besançon, France. 116 p.
- Neumeyer R. 1987 – Density and seasonal movements of the adder (*Vipera berus* L.) on a subalpine environment. *Amphibia-Reptilia*, 2: 63-82.
- Otis D.L., Burnham K.P., White G.C. & Anderson D.R. 1978 – Statistical inference from capture data on closed animal population. *Wildlife Monogr.*, 62: 7-135.
- Pernetta A.P., Allen J.A., Beebee T.J.C. & Reading C.J. 2011 – Fine-scale population genetic structure and sex-biased dispersal in the smooth snake (*Coronella austriaca*) in southern England. *Heredity*, 107: 231-238.
- Phelps T. & Warrell D.A. 2010 – *Old World Vipers*. Chimaira, Frankfurt am Main. 588 p.
- Piry S., Luikart G. & Cornuet J.M. 1999 – BOTTLENECK: A computer program for detecting recent reductions in the effective population size using allele frequency data. *J. Hered.*, 90: 502-503.
- Pritchard J.K., Stephens M. & Donnelly P. 2000 – Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics*, 155: 945-959.
- Saint Girons H. 1980 – Biogéographie et évolution des vipères européennes. *C.R. séances. Soc. Biogéogr.*, 496: 146-172.
- Stanley T.R. & Richards J.D. 2005 – Software review: a program for testing capture-recapture data for closure. *Wildlife Soc. B.* 33: 197-209.
- Ursenbacher S. 1998 – *Estimation de l'effectif et analyse du risque d'extinction d'une population de Vipère péliade (Vipera berus L.) dans le Jura vaudois*. Travail de diplôme, Université de Lausanne. 107 p.

- Ursenbacher S. & Monney J.C. 2003 – Résultats de cinq années de suivi d'une population de Vipère péliade (*Vipera berus*) dans le Jura suisse : estimation des effectifs et discussion des méthodes d'estimation. *Bull. Soc. Herp. Fr.*, 107: 15-25.
- Ursenbacher S., Monney J.-C. & Fumagalli L. 2009 – Limited genetic diversity and high differentiation among the remnant adder (*Vipera berus*) populations in the Swiss and French Jura Mountains. *Conserv. Genet.*, 10: 303-315.
- Ursenbacher S., Guillon M., Cubizolle H., Dupoué A., Blouin-Demers G. & Lourdais O. 2015 – Postglacial recolonization in a cold climate specialist in western europe: Patterns of genetic diversity in the adder (*Vipera berus*) support the central–marginal hypothesis. *Mol. Ecol.*, 24: 3639-3651.
- Vacher J.-P. 2010 – *Génétique des populations et conservation de la coronelle lisse* *Coronella austriaca* (Squamata: Colubridae) en Alsace. MSc, Muséum National d'Histoire Naturelle. 34 p.
- Van Oosterhout C., Hutchinson W.F., Wills D.P.M. & Shipley P. 2004 – MICRO-CHECKER: software for identifying and correcting genotyping errors in microsatellite data. *Mol. Ecol. Notes*, 4: 535-538.
- White G.C. & Burnham K.P. 1999 – Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study*, 46: 120-139.
- Wright S. 1951 – The genetical structure of populations. *Ann. Eugen.*, 15: 323-354.

Manuscrit accepté le 13 novembre 2017

Le régime alimentaire des serpents de la famille des Elapidae Boie, 1827, au Sénégal

par

Youssofouh MANÉ & Jean-François TRAPE

*Institut de Recherche pour le Développement (IRD),
Laboratoire de Paludologie et Zoologie médicale,
UMR MIVEGEC, B.P. 1386, Dakar, Sénégal.*

youssofouh.mane@ird.fr ; jean-francois.trape@ird.fr

Résumé – Le contenu stomacal de 601 Élapidés du Sénégal appartenant à huit espèces a été étudié. Une ou plusieurs proies étaient présentes chez 112 spécimens (19 %), dont 46 *Naja katiensis*, 26 *Elapsoidea trapei*, 15 *Naja nigricollis*, 13 *Elapsoidea semiannulata moebiusi*, six *Dendroaspis viridis*, trois *Naja melanoleuca*, deux *Naja senegalensis* et un *Dendroaspis polylepis*. Le régime alimentaire de *Naja katiensis* est caractérisé par une majorité d'amphibiens (59 %) et celui d'*Elapsoidea trapei* par une proportion très importante de scolopendres (81 %). Les serpents ont représenté 47 % des proies de *Naja nigricollis*, les amphibiens 38 % de celles d'*Elapsoidea semiannulata moebiusi*. Des rongeurs et des oiseaux ont été trouvés chez *Naja melanoleuca*, un serpent et un amphibien chez *Naja senegalensis* et des rongeurs chez *Dendroaspis polylepis* et *Dendroaspis viridis*.

Mots-clés : *Dendroaspis*, *Naja*, *Elapsoidea*, prédation, écologie, Afrique de l'Ouest.

Summary – The diet of the snakes of the family Elapidae Boie, 1827, in Senegal. The stomach contents of 601 Elapids from Senegal belonging to eight species were investigated. One or more preys were present in 112 specimens (19 %), including 46 *Naja katiensis*, 26 *Elapsoidea trapei*, 15 *Naja nigricollis*, 13 *Elapsoidea semiannulata moebiusi*, six *Dendroaspis viridis*, three *Naja melanoleuca*, two *Naja senegalensis* and one *Dendroaspis polylepis*. The diet of *Naja katiensis* is characterized by a majority of amphibians (59 %), and the diet of *Elapsoidea trapei* by a very high proportion of centipedes (81 %). Snakes represented 47 % of prey items for *Naja nigricollis*, amphibians 38 % for *Elapsoidea semiannulata moebiusi*. Rodents and birds were found in *Naja melanoleuca*, one snake and one amphibian in *Naja senegalensis*, and rodents in *Dendroaspis polylepis* and *Dendroaspis viridis*.

Key-words: *Dendroaspis*, *Naja*, *Elapsoidea*, diet, ecology, West Africa.

I. INTRODUCTION

Les serpents de la famille des Elapidae Boie, 1827, sont représentés au Sénégal par trois genres : *Naja* Laurenti, 1768 (quatre espèces), *Dendroaspis* Schlegel, 1848 (deux espèces), et *Elapsoidea* Bocage, 1866 (deux espèces), dont les deux premiers comprennent des espèces parmi les plus redoutables pour l'homme au Sénégal et ailleurs en Afrique (Spawls & Branch 1995, WHO 2010). Au total, huit espèces d'Elapidae sont actuellement connues au Sénégal (Trape & Mané 2006, Trape *et al.* 2009). Il s'agit de *Dendroaspis polylepis* Günther, 1864, *Dendroaspis viridis* Hallowell, 1844, *Elapsoidea semiannulata moebiusi* Werner, 1897, *Elapsoidea trapei* Mané, 1999, *Naja katiensis* Angel, 1922, *Naja melanoleuca* Hallowell, 1857, *Naja nigricollis* Reinhardt, 1843 et *Naja senegalensis* Trape, Chirio & Wüster, 2009. Dans ce travail, nous présentons les résultats de l'étude des contenus stomacaux des spécimens de ces huit espèces de notre collection du Sénégal.

II. MATÉRIEL ET MÉTHODES

Nous avons examiné les contenus stomacaux des 601 spécimens de la famille des Elapidae provenant de l'ensemble des régions du Sénégal qui sont conservés au Centre IRD de Dakar. Ces serpents ont été collectés de façon continue entre 1990 et 2016 sur l'ensemble des saisons de l'année. Le tube digestif (estomac et intestin) de chacun des spécimens a été ouvert pour établir le nombre et la nature des proies ingérées. Ces dernières ont été examinées à l'œil nu ou à la loupe binoculaire. L'identification a été faite chaque fois que possible jusqu'au niveau le plus précis, espèce, genre, famille ou ordre en fonction de l'état d'avancement de la digestion et du type de proie. Pour la plupart des serpents étudiés, nous avons également déterminé le sexe et mesuré leur longueur totale.

III. RÉSULTATS

Sur les 601 spécimens examinés, sept appartiennent à l'espèce *Dendroaspis polylepis* (Mamba noir), 16 à *Dendroaspis viridis* (Mamba vert), 43 à *Elapsoidea semiannulata moebiusi* (Élapsoïde semi-annelée occidentale), 58 à *Elapsoidea trapei* (Élapsoïde de Trape), 177 à *Naja katiensis* (Naja cracheur de Kati), 34 à *Naja cf. melanoleuca* (Naja noir et blanc, forme annelée des savanes d'Afrique occidentale du complexe *melanoleuca*), 192 à *Naja nigricollis* (Naja cracheur à cou noir) et 74 à *Naja senegalensis* (Naja du Sénégal). Le détail des numéros de collection ainsi que les coordonnées des localités de capture sont indiqués dans l'Annexe I.

Dendroaspis polylepis

Le Mamba noir est une espèce rare au Sénégal. Les sept spécimens de notre collection proviennent du sud-est du pays (cinq spécimens des environs de Kédougou) ainsi que de la région de Dakar (deux spécimens de la forêt de Bandia). C'est dans la région de Dakar (Sangalkam) que *Dendroaspis polylepis* avait été découvert pour la première fois en Afrique de l'Ouest (Villiers 1954). Dans notre étude un seul spécimen possédait une proie dans son tube digestif. Il s'agissait d'un rongeur (Tableau I).

[Suite page 19]

Tableau I : Contenus stomacaux et principales caractéristiques des spécimens étudiés des genres *Dendroaspis* et *Elapsoidea*. LT = Longueur totale en mm.

Table I: Stomach contents and main characteristic of the studied specimens of *Dendroaspis* and *Elapsoidea* genera. LT = Total length in mm.

Espèce	Localité	N°	Région	Sexe	LT	Contenu stomacal
<i>Dendroaspis polylepis</i>	Bandafassi	4276.S	Sénégal Oriental	F	2495	Rongeur
<i>Dendroaspis viridis</i>	Djibonker	4913.S	Basse Casamance	F	1031	Rongeur
<i>Dendroaspis viridis</i>	Mlomp	2205.S	Basse Casamance	M	1426	Rongeur
<i>Dendroaspis viridis</i>	Mlomp	1259.S	Basse Casamance	M	1430	Rongeur
<i>Dendroaspis viridis</i>	Mlomp	71.S	Basse Casamance	M	1470	Rongeur
<i>Dendroaspis viridis</i>	Mlomp	3355.S	Basse Casamance	M	1776	Rongeur
<i>Dendroaspis viridis</i>	Djibonker	5912.S	Basse Casamance			Rongeur
<i>Elapsoidea s. moebiusi</i>	Koumbacara	4694.S	Haute Casamance	M	261	Amphibien indéterminé
<i>Elapsoidea s. moebiusi</i>	Tiarap	4668.S	Haute Casamance	M	280	Ecailles reptile
<i>Elapsoidea s. moebiusi</i>	Goundaga	3956.S	Haute Casamance	M	290	Œufs, <i>Prosymna greigerti</i>
<i>Elapsoidea s. moebiusi</i>	Bourofaye	8428.S	Basse Casamance	M	320	Amphisbène
<i>Elapsoidea s. moebiusi</i>	Bourofaye	8331.S	Basse Casamance	M	330	Crapaud (<i>Sclerophrys</i> sp.)
<i>Elapsoidea s. moebiusi</i>	Singuère	5966.S	Moyenne Casamance	M	355	Œufs
<i>Elapsoidea s. moebiusi</i>	Bourofaye	6608.S	Basse Casamance	M	365	Amphibien indéterminé
<i>Elapsoidea s. moebiusi</i>	Bourofaye	6617.S	Basse Casamance	F	405	Termites (n = 7)
<i>Elapsoidea s. moebiusi</i>	Nématoba	4032.S	Haute Casamance	F	410	Scincidé
<i>Elapsoidea s. moebiusi</i>	Djibonker	4920.S	Basse Casamance	M	520	Amphibien
<i>Elapsoidea s. moebiusi</i>	Djibonker	7371.S	Basse Casamance	M	560	Œufs
<i>Elapsoidea s. moebiusi</i>	Goundaga	3947.S	Haute Casamance	F	560	Termite
<i>Elapsoidea s. moebiusi</i>	Médina Ségou	6980.S	Haute Casamance	M	630	Amphibien indéterminé

Tableau I – suite (2/3)

<i>Elapsoidea trapei</i>	Mamakono	4528.S	Sénégal Oriental	M	197	Scolopendre
<i>Elapsoidea trapei</i>	Ibel	4848.S	Sénégal Oriental	F	216	Scolopendre
<i>Elapsoidea trapei</i>	Sambarabougou	4440.S	Sénégal Oriental	M	220	<i>Afrotyphlops lineolatus</i>
<i>Elapsoidea trapei</i>	Landiéni	2442.S	Sénégal Oriental	F	237	Scolopendre
<i>Elapsoidea trapei</i>	Landiéni	2445.S	Sénégal Oriental	F	261	<i>Afrotyphlops</i> sp.
<i>Elapsoidea trapei</i>	Ibel	4860.S	Sénégal Oriental	M	265	Scolopendre
<i>Elapsoidea trapei</i>	Bandafassi	2595.S	Sénégal Oriental	M	317	Scolopendre
<i>Elapsoidea trapei</i>	Bandafassi	4820.S	Sénégal Oriental	F	325	Scolopendre
<i>Elapsoidea trapei</i>	Ibel	3113.S	Sénégal Oriental	F	333	Scolopendre
<i>Elapsoidea trapei</i>	Ibel	4849.S	Sénégal Oriental	F	335	Scolopendre
<i>Elapsoidea trapei</i>	Sambarabougou	4447.S	Sénégal Oriental	F	335	Scolopendre
<i>Elapsoidea trapei</i>	Bandafassi	2619.S	Sénégal Oriental	M	347	<i>Afrotyphlops</i> sp., Scolopendre
<i>Elapsoidea trapei</i>	Bandafassi	6294.S	Sénégal Oriental	M	353	<i>Rhinoleptus koniaqui</i>
<i>Elapsoidea trapei</i>	Ibel	4854.S	Sénégal Oriental	F	360	<i>Trachylepis</i> sp.
<i>Elapsoidea trapei</i>	Mamakono	4482.S	Sénégal Oriental	F	440	<i>Afrotyphlops lineolatus</i> , Scolopendre
<i>Elapsoidea trapei</i>	Landiéni	1907.S	Sénégal Oriental	M	455	Scolopendre
<i>Elapsoidea trapei</i>	Bandafassi	4842.S	Sénégal Oriental	M	470	Scolopendre
<i>Elapsoidea trapei</i>	Mamakono	4536.S	Sénégal Oriental	M	473	Scolopendre
<i>Elapsoidea trapei</i>	Landiéni	2146.S	Sénégal Oriental	M	490	Scolopendre
<i>Elapsoidea trapei</i>	Mamakono	4526.S	Sénégal Oriental	M	490	Scolopendre
<i>Elapsoidea trapei</i>	Landiéni	2416.S	Sénégal Oriental	M	493	Scolopendre
<i>Elapsoidea trapei</i>	Landiéni	1912.S	Sénégal Oriental	M	532	Scolopendre

Tableau I – suite et fin (3/3)

<i>Elapsoidea trapei</i>	Ibel	4856.S	Sénégal Oriental	M	550	Scolopendre
<i>Elapsoidea trapei</i>	Koté	5068.S	Sénégal Oriental	M	580	Non identifié
<i>Elapsoidea trapei</i>	Bandafassi	1991.S	Sénégal Oriental	M	681	Scolopendre
<i>Elapsoidea trapei</i>	Ibel	3072.S	Sénégal Oriental	M	> 220	Scolopendre

Dendroaspis viridis

Le Mamba vert est une espèce dont la présence au Sénégal est jusqu'à présent connue seulement en Basse Casamance. Sur les 16 spécimens de notre collection, six (38 %) présentaient une proie dans leur tube digestif. Il s'agissait chaque fois d'un rongeur (Tab. I).

Elapsoidea semiannulata moebiusi

Cette espèce, qui présente une vaste répartition en Afrique occidentale et centrale, est rencontrée dans la moitié sud du Sénégal à l'exception du sud-est du pays dont elle semble exclue par *Elapsoidea trapei*. Elle est représentée par 43 spécimens, dont 13 (30 %) présentaient une proie dans le tube digestif. Ces proies sont très diversifiées, avec en majorité des amphibiens qui ont représenté 38 % des contenus stomacaux (Tableau I). On relève aussi un amphibien, un Scincidé, un petit serpent de l'espèce *Prosymna greigerti* Mocquard, 1906 (Lamprophiidae) avec dans le même tube digestif des œufs de reptiles probablement régurgités par cette proie) et des termites (au nombre de sept chez le même spécimen adulte). Il ne semble pas y avoir de différences marquées entre adultes et juvéniles pour le choix des proies.

Elapsoidea trapei

Nous avons examiné 58 spécimens de cette espèce qui est abondante dans le sud-est du Sénégal. Elle est rare ailleurs dans ce pays où nous ne l'avons trouvée qu'à Médina Ségou en Haute-Casamance. Un exemplaire de la collection de l'IFAN aurait été collecté à Popenguine près de Dakar (J.-F. Trape, observation non publiée). Chez les 26 spécimens d'*Elapsoidea trapei* (45 %) ayant ingéré une ou plusieurs proies, le régime alimentaire est constitué majoritairement de scolopendres (*Scolopendra* spp, ordre des Scolopendromorpha) qui représentaient 75 % des proies dénombrées et 81 % des contenus stomacaux positifs. Les six autres proies identifiées de nos spécimens étaient exclusivement des reptiles fousseurs : un lézard Scincidé indéterminé, un serpent Leptotyphlopide *Rhinoleptus koniagui* (Villiers, 1956), deux serpents Typhlopidés *Afrotyphlops lineolatus* (Jan, 1863) (dont un associé à un scolopendre) et deux autres Typhlopidés *Afrotyphlops* sp. (dont un associé à un scolopendre). Ces différentes proies, à l'exception du Scincidé retrouvé chez un spécimen adulte, ont été observés aussi bien chez des juvéniles que chez des adultes et le régime alimentaire des mâles n'est pas différent de celui des femelles (Tab. I). *Elapsoidea trapei* est une espèce fousseuse qui s'abrite volontiers sous les blocs de rochers latéritiques particulièrement abondants dans la région de Kédougou.

Naja katiensis

Naja katiensis est un serpent très abondant dans toute la moitié sud du Sénégal, indépendamment de la nature du terrain, qu'il soit sablonneux comme dans le Sine-Saloum ou latéritique comme dans le sud-est du pays, et qu'il y ait ou non des biotopes humides à proximité. Sur les 177 spécimens de notre collection, 46 (26 %) avaient une proie dans leur tube digestif. Le régime alimentaire est constitué majoritairement d'amphibiens (crapauds Bufonidés du genre *Sclerophrys* principalement) qui ont été retrouvés chez 27 spécimens (59 %), dont jusqu'à sept crapauds chez un même individu (Tab. II). Les autres proies étaient des serpents dans quatre cas (le Typhlopidé *Afrotyphlops* sp., le Leptotyphlopidé *Myriopholis* sp., le Lamprophiidé *Lycophidion albomaculatum* Steindachner, 1870, et un serpent non identifié), des lézards dans trois cas (le Gekkonidé *Hemidactylus angulatus* Hallowell, 1852, et deux spécimens non identifiés), dans cinq cas des proies trop digérées pour être identifiées, et dans un cas deux oiseaux chez le même individu, un rongeur, des insectes et deux œufs de reptiles. Le régime alimentaire des mâles n'est pas différent de celui des femelles. Les juvéniles sont essentiellement batrachophages. *Naja katiensis* apparaît ainsi comme une espèce opportuniste caractérisée par un régime diversifié mais dominé par les Bufonidés.

[Suite page 22]

Tableau II : Contenus stomacaux et principales caractéristiques des spécimens étudiés de *Naja katiensis*. LT = Longueur totale en mm.

Table II: Stomach contents and main characteristics of the studied specimens of *Naja katiensis*. LT = Total length in mm.

Espèce	Localité	N°	Région	Sexe	LT	Contenu stomacal
<i>Naja katiensis</i>	Ibel	2906.S	Sénégal Oriental	M	210	Crapaud (<i>Sclerophrys</i> sp.)
<i>Naja katiensis</i>	Ndébou	1817.S	Sénégal Oriental	F	320	<i>Myriopholis</i> sp.
<i>Naja katiensis</i>	Ibel	3118.S	Sénégal Oriental	M	483	Crapaud (<i>Sclerophrys</i> sp.)
<i>Naja katiensis</i>	Ndébou	1825.S	Sénégal Oriental	M	513	Œufs (n = 2)
<i>Naja katiensis</i>	Badiara	3857.S	Haute Casamance	M	566	Crapaud (<i>Sclerophrys</i> sp.)
<i>Naja katiensis</i>	Ibel	3134.S	Sénégal Oriental	M	590	Crapaud (<i>Sclerophrys</i> sp.)
<i>Naja katiensis</i>	Landiéni	2432.S	Sénégal Oriental	M	603	Crapaud (<i>Sclerophrys</i> sp.)
<i>Naja katiensis</i>	Koté	5059.S	Sénégal Oriental	M	612	Crapaud (<i>Sclerophrys</i> sp.)
<i>Naja katiensis</i>	Ibel	4135.S	Sénégal Oriental	M	615	Reptile indéterminé
<i>Naja katiensis</i>	Keur Santhiou	1289.S	Saloum	M	630	Non déterminé
<i>Naja katiensis</i>	Landiéni	2430.S	Sénégal Oriental	M	633	Crapaud (<i>Sclerophrys</i> sp.)
<i>Naja katiensis</i>	Landiéni	2427.S	Sénégal Oriental	M	647	Crapaud (<i>Sclerophrys</i> sp.)
<i>Naja katiensis</i>	Saroudia	5306.S	Sénégal Oriental	M	648	Crapaud (<i>Sclerophrys</i> sp.)

Tableau II – suite (2/3)

<i>Naja katiensis</i>	Saroudia	5309.S	Sénégal Oriental	M	655	<i>Lycophidion albomaculatum</i>
<i>Naja katiensis</i>	Badiara	3845.S	Haute Casamance	M	678	Lézard indéterminé
<i>Naja katiensis</i>	Ibel	1738.S	Sénégal Oriental	M	685	Non déterminé
<i>Naja katiensis</i>	Landiéni	1898.S	Sénégal Oriental	M	700	Crapauds (n = 2) (<i>Sclerophrys</i> sp.)
<i>Naja katiensis</i>	Landiéni	1890.S	Sénégal Oriental	M	703	Rongeur
<i>Naja katiensis</i>	Kaoné	4698.S	Haute Casamance	F	711	<i>Hemidactylus angulatus</i>
<i>Naja katiensis</i>	Landiéni	2429.S	Sénégal Oriental	M	735	Crapaud (<i>Sclerophrys</i> sp.)
<i>Naja katiensis</i>	Bandafassi	2575.S	Sénégal Oriental	M	740	Crapaud (<i>Sclerophrys</i> sp.)
<i>Naja katiensis</i>	Boundoukondi	2500.S	Sénégal Oriental	M	750	Crapaud (<i>Sclerophrys</i> sp.)
<i>Naja katiensis</i>	Mamakono	4471.S	Sénégal Oriental	M	772	Crapaud (<i>Sclerophrys</i> sp.)
<i>Naja katiensis</i>	Landiéni	1878.S	Sénégal Oriental	M	780	Crapaud (<i>Sclerophrys</i> sp.)
<i>Naja katiensis</i>	Oubadji	5096.S	Sénégal Oriental	M	782	Crapaud (<i>Sclerophrys</i> sp.)
<i>Naja katiensis</i>	Badiara	3862.S	Haute Casamance	M	791	Crapaud (<i>Sclerophrys</i> sp.)
<i>Naja katiensis</i>	Ibel	3055.S	Sénégal Oriental	M	810	Crapaud (<i>Sclerophrys</i> sp.)
<i>Naja katiensis</i>	Bandafassi	2570.S	Sénégal Oriental	M	811	Serpent indéterminé
<i>Naja katiensis</i>	Nathia	2029.S	Sénégal Oriental	F	827	<i>Afrotyphlops</i> sp.
<i>Naja katiensis</i>	Keur Gadj	861.S	Saloum	M	835	Non déterminé
<i>Naja katiensis</i>	Boundoukondi	2100.S	Sénégal Oriental	F	858	Crapaud (<i>Sclerophrys</i> sp.)
<i>Naja katiensis</i>	Ibel	2965.S	Sénégal Oriental	M	865	Crapaud (<i>Sclerophrys</i> sp.)
<i>Naja katiensis</i>	Nathia	2854.S	Sénégal Oriental	M	875	Rongeur
<i>Naja katiensis</i>	Keur Santhiou	1286.S	Saloum	F	890	Crapaud (<i>Sclerophrys</i> sp.)
<i>Naja katiensis</i>	Landiéni	2124.S	Sénégal Oriental	M	904	Crapaud (<i>Sclerophrys</i> sp.)
<i>Naja katiensis</i>	Landiéni	1880.S	Sénégal Oriental	F	935	Rongeur
<i>Naja katiensis</i>	Keur Lahine Fatim	1025.S	Saloum	M	1031	Insectes
<i>Naja katiensis</i>	Keur Lahine Fatim	406.S	Saloum	F	1068	Non déterminé
<i>Naja katiensis</i>	Keur Lahine Fatim	1030.S	Saloum	M	> 1015	Oiseaux (n = 2)
<i>Naja katiensis</i>	Nathia	2008.S	Sénégal Oriental	M	> 520	Crapaud (<i>Sclerophrys</i> sp.)

Tableau II – suite et fin (3/3)

<i>Naja katiensis</i>	Keur Gadji	857.S	Saloum	F	> 683	Non déterminé
<i>Naja katiensis</i>	Mamakono	4456.S	Sénégal Oriental	M	> 888	Lézard indéterminé
<i>Naja katiensis</i>	Ibel	2940.S	Sénégal Oriental			Crapaud (<i>Sclerophrys</i> sp.)
<i>Naja katiensis</i>	Ibel	7698.S	Sénégal Oriental			Crapauds (n = 7) (<i>Sclerophrys</i> sp.)
<i>Naja katiensis</i>	Oubadji	5088.S	Sénégal Oriental			Crapaud (<i>Sclerophrys</i> sp.)
<i>Naja katiensis</i>	Ségoto	6683.S	Sénégal Oriental			Amphibien indéterminé

Naja melanoleuca

Cette espèce est représentée par 34 spécimens du Saloum, de Casamance et du sud-est du Sénégal, la plupart provenant de localités proches de petites rivières permanentes ou semi-permanentes. Trois d'entre eux avaient ingéré des proies, chaque fois plusieurs spécimens de même nature, respectivement trois rongeurs, deux rongeurs et deux oiseaux (Tab. III).

Naja nigricollis

Naja nigricollis est l'espèce d'Elapidé la plus abondante au Sénégal où elle est commune dans la plupart des régions du pays. Sur les 192 spécimens de notre collection, 15 (8 %) avaient ingéré une proie. Il s'agissait de serpents dans sept cas, soit 47 % des proies (deux Colubridés *Dasypeltis gansi* Trape & Mané 2006, un Colubridé *Dasypeltis* sp., deux Colubridés *Crotaphopeltis hotamboeia* (Laurenti, 1768), un Lamprophiidé *Boaedon lineatus* Duméril, Bibron & Duméril, 1854, et un serpent indéterminé), d'amphibiens dans cinq cas, d'un rongeur dans un cas et de proies indéterminées dans deux cas (Tab. III). Le régime alimentaire des mâles, femelles et juvéniles ne semble pas distinct.

Naja senegalensis

Cette espèce longtemps confondue avec *Naja haje* est représentée dans notre collection par 74 spécimens de différentes régions du Sénégal, dont deux (3 %) contenaient une proie dans leur tube digestif, respectivement un crapaud Bufonidé et un serpent Lamprophiidé : *Sclerophrys xeros* (Tandy, Keith & Duff-MacKay, 1976) et *Rhamphiophis oxyrhynchus* (Reinhardt, 1843) (Tab. III).

IV. DISCUSSION

Les proies des Elapidés au Sénégal sont très diverses et comportent à la fois des vertébrés et des invertébrés : amphibiens, serpents, lézards, rongeurs, oiseaux, scolopendres, insectes et œufs de reptiles ont été observés. L'importance de chaque catégorie de proies varie suivant le genre et l'espèce considérée.

Dans le genre arboricole *Dendroaspis*, seulement des rongeurs ont été trouvés dans notre étude mais les effectifs disponibles étaient faibles. Dans la littérature, *Dendroaspis polylepis* et *Dendroaspis viridis* sont connus pour se nourrir de proies à sang chaud, rongeurs et oiseaux surtout (Cansdale 1961, Pitman 1974).

Tableau III : Contenus stomacaux et principales caractéristiques des spécimens étudiés de *Naja melanoleuca*, *N. nigricollis* et *N. senegalensis*. LT = Longueur totale en mm.

Table III: Stomach contents and main characteristics of the studied specimens of *Naja melanoleuca*, *N. nigricollis* and *N. senegalensis*. LT = Total length in mm.

Espèce	Localité	N°	Région	Sexe	LT	Contenu stomacal
<i>Naja melanoleuca</i>	Ndébou	3277.S	Sénégal Oriental	F	555	Oiseaux (n = 2)
<i>Naja melanoleuca</i>	Landiéni	1873.S	Sénégal Oriental	M	948	Rongeurs (n = 3)
<i>Naja melanoleuca</i>	Landiéni	1879.S	Sénégal Oriental	M	1145	Rongeurs (n = 2)
<i>Naja nigricollis</i>	Nématoba	4038.S	Haute Casamance	F	371	<i>Crotaphopeltis hotamboeia</i>
<i>Naja nigricollis</i>	Keur Bakar Mané	448.S	Saloum	F	406	Crapaud (<i>Sclerophrys</i> sp.)
<i>Naja nigricollis</i>	Keur Bakar Mané	449.S	Saloum	M	475	<i>Dasypeltis gansi</i>
<i>Naja nigricollis</i>	Bourofaye	5996.S	Basse Casamance	F	875	Grenouille
<i>Naja nigricollis</i>	Saroudia	5305.S	Sénégal Oriental	M	1350	Rongeur
<i>Naja nigricollis</i>	Boukote	6839.S	Basse Casamance			<i>Boaedon lineatus</i>
<i>Naja nigricollis</i>	Boundoukondi	2480.S	Sénégal Oriental			Non déterminé
<i>Naja nigricollis</i>	Kabrousse	6813.S	Basse Casamance			<i>Crotaphopeltis hotamboeia</i>
<i>Naja nigricollis</i>	Kabrousse	6890.S	Basse Casamance			Crapaud (<i>Sclerophrys</i> sp.)
<i>Naja nigricollis</i>	Kabrousse	6891.S	Basse Casamance			<i>Dasypeltis gansi</i>
<i>Naja nigricollis</i>	Kaguite	6787.S	Basse Casamance			<i>Dasypeltis</i> sp.
<i>Naja nigricollis</i>	Mahamouda Chérif	6759.S	Basse Casamance			Non déterminé
<i>Naja nigricollis</i>	Mbao	206.S	Dakar			Amphibien indéterminé
<i>Naja nigricollis</i>	Médina Ségou	7062.S	Haute Casamance			Serpent non identifié
<i>Naja nigricollis</i>	Touba Ndiaye	7201.S	Thiès			Crapaud (<i>Sclerophrys</i> sp.)
<i>Naja senegalensis</i>	Keur Bakar Mané	2302.S	Saloum	M	511	<i>Rhamphiophis oxyrhynchus</i>
<i>Naja senegalensis</i>	Keur Lamine Diamé	6204.S	Saloum	F	986	<i>Sclerophrys xeros</i>

Dans le genre *Elapsoidea*, pour lequel les données étaient jusqu'à présent absentes dans le cas d'*Elapsoidea trapei* et très rares dans le cas d'*Elapsoidea semiannulata moebiusi*, nos observations montrent des différences remarquables dans l'alimentation de ces deux espèces qui partagent pourtant le même mode de vie semi-fouisseur et sont de dimensions similaires. Pour *Elapsoidea trapei*, les scolopendres sont à la base de l'alimentation, tandis que pour *Elapsoidea semiannulata moebiusi* les amphibiens sont la proie dominante. Pour cette dernière espèce, les rares données de la littérature indiquaient surtout une consommation de reptiles (Trape & Mané 2006). Dans notre étude, les petits reptiles fouisseurs (Amphisbènes, Scincidés, Typhlopidae, Leptotyphlopidae et autres petits serpents) ne constituent que des proies secondaires tant pour *Elapsoidea trapei* que pour *Elapsoidea semiannulata moebiusi*.

Dans le genre *Naja*, de nombreuses données étaient déjà disponibles dans la littérature pour *Naja nigricollis* et *Naja melanoleuca* (voir notamment Luiselli & Angelici 2000 et Luiselli et al. 2002) mais non pour *Naja katiensis* ni pour *Naja senegalensis*. Pour cette dernière espèce, la plupart des contenus stomacaux étaient malheureusement vides, mais un crapaud et un serpent ont néanmoins été trouvés. Pour *Naja katiensis* 46 spécimens de diverses régions du Sénégal contenaient des proies, ce qui a révélé un régime alimentaire à la fois très diversifié (amphibiens, serpents, lézards, oiseaux, rongeurs, insectes, œufs de reptiles) mais néanmoins nettement dominé par les amphibiens (crapauds surtout), en particulier chez les juvéniles. Pour *Naja nigricollis*, la majorité des proies étaient des couleuvres, les amphibiens venaient ensuite tandis qu'un seul rongeur a été trouvé. Au sud-est du Nigeria, dans une série de 37 contenus stomacaux, les lézards étaient la proie la plus fréquente de *Naja nigricollis* (19 cas), suivis par les amphibiens (10 cas), les poissons (quatre cas), les rongeurs (trois cas) et les serpents (un cas) (Luiselli & Angelici 2000). Concernant *Naja melanoleuca*, nos effectifs étaient faibles et seuls des rongeurs et des oiseaux ont été trouvés. Au sud-est du Nigeria, dans une série 45 contenus stomacaux, il a été dénombré environ un tiers de rongeurs et musaraignes, un tiers d'amphibiens, un tiers de poissons et deux serpents (Luiselli & Angelici 2000).

Pour l'ensemble des Elapidés étudiés, il ressort de ce travail qu'au Sénégal les lézards sont globalement peu représentés dans les contenus stomacaux, que les serpents sont des proies habituelles d'autres serpents (ophiophagie) sans que des cas de cannibalisme aient été observés, que les rongeurs sont absents chez les *Elapsoidea*, et que les amphibiens ne semblent guère consommés par les mambas mais qu'ils constituent une proie fréquente des autres Elapidés à l'exception remarquable d'*Elapsoidea trapei* qui se nourrit principalement de scolopendres.

Remerciements – Nous remercions vivement Olivier Pauwels, Ivan Ineich et Laurent Chirio pour leurs très utiles commentaires sur une version préliminaire de ce manuscrit.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Cansdale G.S. 1961 – *West African snakes*. Harlow, Longman, 74 p.
- Luiselli L. & Angelici F.M. 2000 – Ecological relationships in two Afrotropical cobra species (*Naja melanoleuca* and *Naja nigricollis*). *Can. J. Zool.*, 78: 191-198.
- Luiselli L., Angelici F.M. & Akani G.C. 2002 – Comparative feeding strategies and dietary plasticity of the sympatric cobras *Naja melanoleuca* and *Naja nigricollis*, in three diverging Afrotropical habitats. *Can. J. Zool.*, 80: 55-63.
- Mané Y. 1999 – Une espèce nouvelle du genre *Elapsoidea* (Serpentes, Elapidae) au Sénégal. *Bull. Soc. Herp. Fr.*, 91: 13-18.
- Pitman R.S. 1974 – *A guide to the snakes of Uganda*. Codicote, Wheldon & Wesley, 290 p.
- Spawls S. & Branch B. 1995 – *The dangerous snakes of Africa*. London, Cassell Pub., 192 p.
- Trape J.-F. & Mané Y. 2006 – *Guide des serpents d'Afrique occidentale. Savane et désert*. Paris, IRD, 226 p.

Trape J.-F., Chirio L., Broadley D.G. & Wüster W. 2009 – Phylogeography and systematic revision of the Egyptian cobra (Serpentes: Elapidae: *Naja haje*) species complex, with the description of a new species from West Africa. *Zootaxa*, 2236: 1-25.

Villiers A. 1954 - Un mamba noir au Sénégal. *Notes africaines*, 62: 59-61.

WHO 2010 – *Guidelines for the prevention and clinical management of snakebite in Africa*. Brazzaville, WHO Regional Office for Africa, 129 p.

Manuscrit accepté le 17 juillet 2017

ANNEXE

ANNEXE I. – Numéros de collection IRD Dakar et coordonnées des localités de capture des spécimens étudiés.

Appendix I – Voucher numbers of the IRD Dakar collection and coordinates of the capture localities of the studied specimens.

Dendroaspis polylepis

Bandafassi (12°32'N, 12°19'W), 2 spécimens : 4276.S, 2554.S; Bandia (14°33'N, 17°01'W), 2 spécimens : 371.S, 344.S; Landiéni (12°33'N, 12°22'W), 2 spécimens : 2120.S, 2465.S; Ndébou (12°31'N, 12°27'W), 1 spécimen : 1801.S.

Dendroaspis viridis

Boucote (12°25'N, 16°45'W), 1 spécimen : 6807.S ; Djibonker (12°32'N, 16°21'W), 7 spécimens : 4924.S, 5912.S, 6575-76.S, 4913.S, 5910.S, 5942.S ; Kabrousse (12°21'N, 16°42'W), 1 spécimen : 6812.S ; Mlomp (12°34'N, 16°35'W), 7 spécimens : 71.S, 187.S, 1259.S, 1285.S, 2205.S, 2213.S, 3355.S.

Elapsoidea semiannulata moebiusi

Badion (13°04'N, 14°21'W), 1 spécimen : 8080.S ; Boukote (12°25'N, 16°45'W), 1 spécimen : 6809.S ; Bourofaye (12°30'N, 16°16'W), 6 spécimens : 6608.S, 6617.S, 8331.S, 8339.S, 8406.S, 8428.S ; Dielmo (13°43'N, 16°25'W), 4 spécimens : 1425.S, 4118-19.S, 6340.S ; Djibonker (12°32'N, 16°21'W) , 4 spécimens : 4920.S, 5931.S, 7371.S, 7384.S ; Fafakourou (13°04'N, 14°33'W), 1 spécimen : 7512.S ; Goundaga (12°51'N, 14°05'W), 3 spécimens : 3947.S, 3956.S, 3983.S ; Guénoto (13°33'N, 13°30'W), 4 spécimens : 4726.S, 4740.S, 5171.S, 5173.S ; Koumbacara (12°42'N, 14°29'W), 1 spécimen : 4694.S ; Mahamouda Chérif (12°58'N, 16°30'W), 4 spécimens : 5937.S, 5946.S, 6781.S, 8237.S ; Marawé (12°52'N, 14°08'W), 1 spécimen : 8667.S ; Médina Ségou (12°57'N, 13°39'W), 3 spécimens : 6980.S, 7012.S, 7554.S ; Némataba (12°48'N, 15°01'W), 5 spécimens : 4017-18.S, 4032.S, 4072.S, 4076.S ; Saroudia (12°32'N, 11°35'W), 1 spécimen : 5394.S ; Singuère (12°32'N, 15°57'W), 1 spécimen : 5966.S ; Takoudialla (12°50'N, 14°04'W), 1 spécimen : 6910.S ; Thionk-Essyl (12°47'N, 16°31'W), 1 spécimen : 5973.S ; Tiarap (12°46'N, 14°31'W), 1 spécimen : 4668.S.

Elapsoidea trapei

Bandafassi (12°32'N, 12°19'W), 8 spécimens : 1965.S, 1991.S, 2595.S, 2612.S, 2619.S, 4820.S, 4842.S, 6294.S ; Boundoukondi (12°31'N, 12°20'W), 2 spécimens : 2089.S, 2516.S ; Ibel (12°31'N, 12°23'W), 20 spécimens : 1749.S, 1756.S, 1760.S, 3021.S, 3029.S, 3060.S, 3072.S, 3076.S, 3113.S, 4848.S, 4849.S, 4854.S, 4856.S, 4860.S, 5603.S, 5619.S, 5736.S, 7143.S, 7731-32.S ; Koté (12°33'N, 12°51'W), 1 spécimen : 5068.S ; Landiéni (12°33'N, 12°22'W), 12 spécimens : 1875.S, 1907.S, 1912.S, 2114.S, 2143.S, 2146.S, 2411.S, 2413-14.S, 2416.S, 2442.S, 2445.S ; Mamakono (13°13'N, 12°03'W), 4 spécimens : 4482.S, 4526.S, 4528.S, 4536.S ; Massamassa (12°55'N, 11°55'W), 1 spécimen : 4578.S ; Médina Ségou (12°57'N, 13°39'W), 1 spécimen : 7040.S. Ndébou (12°31'N, 12°27'W), 3 spécimens : 1858.S, 3253.S, 3273.S ; Sabodala (13°10'N, 12°07'W), 1 spécimen : 8630.S ; Sambarabougou (13°06'N, 11°51'W), 4 spécimens : 4440.S, 4447.S, 5413.S, 5450.S ; Saroudia (12°32'N, 11°35'W), 1 spécimen : 5357.S.

Naja katiensis

Badiara (13°13'N, 14°12'W), 4 spécimens : 3845.S, 3847.S, 3857.S, 3862.S ; Badion (13°04'N, 14°21'W), 2 spécimens : 8854.S, 8870.S ; Bandafassi (12°32'N, 12°19'W), 8 spécimens : 2572-73.S, 2578.S, 1927.S, 1992.S, 2565.S, 2570.S, 2575.S ; Boundoukondi (12°31'N, 12°20'W), 4 spécimens : 2082.S, 2100.S, 2509.S, 2500.S ; Dabo (12°53'N, 14°29'W), 1 spécimen : 3868.S ; Dendoudy (15°28'N, 15°11'W), 1 spécimen : 8559.S ; Ebarakh (12°38'N, 12°52'W), 1 spécimen : 4968.S ; Fafakourou (13°04'N, 14°33'W), 4 spécimens : 8007-08.S, 8024.S, 8058.S ; Goundaga (12°51'N, 14°05'W), 4 spécimens : 3955.S, 3931.S, 3949.S, 3975.S ; Ibel (12°31'N, 12°23'W), 33 spécimens : 215.S, 1746.S, 2940.S, 2972.S, 3050.S, 2894.S, 2897.S, 2967.S, 3004.S, 3131.S, 3166.S, 4228.S, 1732.S, 1738.S, 2906.S, 2965.S, 3046.S, 3055.S, 3118.S, 3121.S, 3126.S, 3130.S, 3134-35.S, 3183.S, 4135.S, 7660.S, 7673.S, 7698.S, 7714.S, 7730.S, 7740-41.S ; Kaoné (12°43'N, 14°15'W), 1 spécimen : 4698.S ; Keur Bakar Mané (13°37'N, 16°17'W), 1 spécimen : 617.S ; Keur Gadji (13°38'N, 16°19'W), 3 spécimens : 857.S, 954.S, 861.S ; Keur Lahine Fatim (13°44'N, 16°23'W), 9 spécimens : 1100.S, 405-06.S, 1029-31.S, 407.S, 1025-26.S ; Keur Santhiou (13°39'N, 16°20'W), 10 spécimens : 1282.S, 1286-91.S, 1336-37.S, 1296.S ; Koté (12°33'N, 1°51'W), 2 spécimens : 5052.S, 5059.S ; Landiéni (12°33'N, 12°22'W), 17 spécimens : 1925.S, 1880.S ; 2107.S, 2431.S, 1878.S, 1881.S, 1890.S, 1898.S, 2103-04.S, 2124.S, 2427-30.S, 2432-33.S ; Mamakono (13°13'N, 12°03'W), 5 spécimens : 4458.S, 4456.S, 4463.S, 4471.S, 4524.S ; Médina Ségou (12°57'N, 13°39'W), 14 spécimens : 7004.S, 7048.S, 7529.S, 7533.S, 7550.S, 7559.S, 7565.S, 8815.S, 8821-23.S, 8825.S, 8827.S, 8830.S ; Nathia (12°28'N, 12°22'W), 8 spécimens : 2013.S, 2029.S, 2752.S, 2814.S, 2848.S, 2008.S, 2764.S, 2854.S ; Ndébou (12°31'N, 12°27'W), 15 spécimens : 3236.S, 3242.S, 5629.S, 1799.S, 1809.S, 1817.S, 3205.S, 1804.S, 1825.S, 1840-41.S, 1854.S, 3246.S, 5623.S, 5648.S ; Ndiop (13°41'N, 16°21'W), 1 spécimen : 8634.S ; Némataba (12°48'N, 15°01'W), 1 spécimen : 4026.S ; Oubadji (12°40'N, 13°03'W), 9 spécimens : 5087-88.S, 5101.S, 5084.S, 5092-93.S, 5095-97.S ; Sambarabougou (13°06'N, 11°51'W), 5 spécimens : 5444.S, 5403.S, 4413.S, 5458.S, 5464.S ; Saroudia (12°32'N, 11°35'W), 4 spécimens : 5325.S, 5306.S, 5309.S, 5316.S ; Ségoto (13°18'N, 11°49'W), 1 spécimen : 6683.S ; Takoudialla (12°50'N, 14°04'W), 2 spécimens : 4755.S, 9053.S ; Toubacouta (13°47'N, 16°28'W), 1 spécimen : 5863.S ; Wassangara (13°12'N, 11°3'W), 4 spécimens : 5511.S, 5505.S, 5526.S, 5530.S ; sans localité: 2 spécimens.

Naja melanoleuca

Bandafassi (12°32'N, 12°19'W), 2 spécimens : 2616.S, 4281.S ; Bourofaye (12°30'N, 16°16'W), 4 spécimens : 8317.S, 8334.S, 8387.S, 8395.S ; Guénoto (13°33'N, 13°50'W), 1 spécimen : 4718.S ; Ibel (12°31'N, 12°23'W), 2 spécimens : 7703.S, 1773.S ; Kédougou (12°13'N, 12°11'W), 1 spécimen : 1731.S ; Keur Bakar Mané (13°37'N, 16°17'W), 1 spécimen : 603.S ; Keur Lamine Diamé (13°37'N, 16°16'W), 1 spécimen : 6469.S ; Keur Sény Gueye (13°36'N, 16°19'W), 6 spécimens : 9001.S, 9003.S, 9005.S, 9012.S, 9014.S, 8490.S ; Landiéni (12°33'N, 12°22'W), 8 spécimens : 1874.S, 2119.S, 2129.S, 1873.S, 1879.S, 1884.S, 2109.S, 2370.S ; Mako (12°51'N, 12°21'W), 1 spécimen : 2518.S ; Médina Djikoye (13°37'N, 16°18'W), 3 spécimens : 5590.S, 6155.S, 6185.S ; Nathia (12°28'N, 12°22'W), 1 spécimen : 2844.S ; Ndébou (12°31'N, 12°27'W), 1 spécimen : 3277.S ; Tomento Samba (12°56'N, 14°51'W), 1 spécimen : 8112.S ; Touba Baria (13°38'N, 16°14'W), 1 spécimen : 6240.S.

Naja nigricollis

Bandafassi (12°32'N, 12°19'W), 6 spécimens : 2550.S, 4280.S, 4366.S, 1935.S, 1939.S, 4340.S ; Bandia (14°33'N, 17°01'W), 1 spécimen : 213.S ; Boukote (12°25'N, 16°45'W), 5 spécimens : 6821.S, 6839.S, 6841-42.S, 6870.S ; Boundoukondi (12°31'N, 12°20'W), 3 spécimens : 2480.S, 5752.S, 2077.S ; Bourofaye (12°30'N, 16°16'W), 5 spécimens : 8315.S, 8340.S, 8367.S, 8391.S, 5996.S ; Coumbacara (12°42'N, 14°29'W), 1 spécimen : 4690.S ; Dakar (14°43'N, 17°28'W), 19 spécimens : 149.S, 342.S, 380.S, 1721.S, 146.S, 154.S, 3420.S, 4864.S, 7791.S, 209.S, 212.S, 381.S, 210.S, 7748.S, 7787.S, 7776.S, 7773-73.S, 7789.S ; Diattacounda (12°34'N, 15°41'W), 1 spécimen : 5976.S ; Dielmo : 1 spécimen : 9162.S ; Djibonker (12°32'N, 16°21'W), 10 spécimens : 6803.S, 7370.S, 4908.S, 5928.S, 5904-06.S, 7609.S, 8437.S, 8439.S ; Ebarakh (12°38'N, 12°52'W), 2 spécimens : 4970.S, 4972.S ; Guénoto (13°33'N, 13°50'W), 1 spécimen : 5856.S ; Ibel (12°31'N, 12°23'W), 17 spécimens : 3048.S, 5733.S, 7131-32.S, 7135.S, 2950.S, 5593.S, 2975.S, 2985.S, 4200.S, 4211.S, 4230.S, 7661-62.S, 7693.S, 7696.S, 7699.S ; Kabrousse (12°21'N, 16°42'W), 6 spécimens : 6813.S, 7355.S, 6889-91.S, 6895.S ; Kaguite (12°24'N, 16°23'W), 5 spécimens : 6785.S, 6787.S, 8891.S, 8894.S, 8916.S ; Keur Ali Gueye (15°07'N, 16°51'W), 1 spécimen : 7217.S ; Keur Bakar Mané (13°37'N, 16°17'W), 6 spécimens : 448.S, 450.S, 602.S, 608.S, 449.S, 601.S ; Keur Lahine Fatim (13°44'N, 16°23'W), 1 spécimen : 408.S ; Keur Momat Souna (13°38'N, 16°17'W), 2 spécimens : 5810-11.S ; Keur Moussa (14°47'N, 17°07'W), 1 spécimen : 53.S ; Keur Sény Gueye (13°36'N, 16°19'W), 2 spécimens : 761.S, 7867.S ; Koté (12°33'N, 12°51'W), 1 spécimen : 5050.S ; Kountanto (13°39'N, 16°14'W), 2 spécimens : 6442-43.S ; Landiéni (12°33'N, 12°22'W), 2 spécimens : 2132.S, 2368.S ; Mahamouda Chérif (12°58'N, 16°30'W), 12 spécimens : 6755.S, 6759-60.S, 6771.S, 5934.S, 8197.S, 8210.S, 8218.S, 8243.S, 8269.S, 8296.S, 8301.S ; Mako (12°51'N, 12°21'W), 1 spécimen : 2068.S ; Marawé (12°52'N, 14°08'W), 1 spécimen : 6884.S ; Mboro (15°08'N, 16°53'W), 4 spécimens : 7803-05.S, 8560.S ; Médina Djikoye (13°37'N, 16°18'W), 3 spécimens : 5898.S, 5864.S, 8498.S ; Médina Ségou (12°57'N, 13°39'W), 3 spécimens : 7031.S, 7062.S, 8818.S ; Mlomp (12°34'N, 16°35'W), 30 spécimens : 52.S, 259.S, 118-24.S, 168.S, 254.S, 307.S, 319.S, 1175.S, 1205.S, 2166.S, 5820.S, 11.S, 128.S, 251.S, 253.S, 255.S, 292.S, 1605.S, 2149.S, 2167.S, 2238.S, 2250.S, 3361.S, 3393.S ; Nathia (12°28'N, 12°22'W), 3 spécimens : 2710.S, 2775.S, 2877.S ; Ndébou (12°31'N, 12°27'W), 4 spécimens : 1813.S, 1835.S, 1857.S, 1870.S ; Ndiop (13°41'N, 16°23'W), 1 spécimen : 8995.S ; Nématoba (12°48'N, 15°01'W), 8 spécimens : 4038.S,

4086.S, 4014.S, 4021.S, 4033.S, 4068.S, 4071.S, 4073.S ; Oubadji (12°40'N, 13°03'W), 1 spécimen : 5090.S ; Podom (14°30'N, 16°20'W), 1 spécimen : 3836.S ; Saroudia (12°32'N, 11°35'W), 1 spécimen : 5305.S ; Ségou (12°24'N, 12°17'W), 1 spécimen : 5674.S ; Takoudialla (12°50'N, 14°04'W), 2 spécimens : 4756.S, 9076.S ; Tialé (15°14'N, 16°49'W), 3 spécimens : 4802.S, 4807.S, 4815.S ; Tiarap (12°46'N, 14°31'W), 1 spécimen : 4645.S ; Tomento Samba (12°56'N, 14°51'W), 1 spécimen : 8113.S ; Touba Ndiaye (1°09'N, 16°52'W), 2 spécimens : 7201-02.S ; Toubab Diallaw (14°38'N, 17°08'W), 1 spécimen : 3419.S ; Wassangara (13°12'N, 11°3'W), 1 spécimen : 5540.S.

Naja senegalensis

Badiara (13°13'N, 14°12'W), 1 spécimen : 3849.S ; Dielmo (13°43'N, 16°25'W), 13 spécimens : 1411.S, 1439.S, 1442.S, 1461.S, 1472.S, 1482.S, 5982.S, 1429.S, 1435.S, 1440.S, 3429.S, 605.S, 3430.S ; Goundaga (12°51'N, 14°05'W), 1 spécimen : 3952 ; Guénoto (13°33'N, 13°50'W), 4 spécimens : 5849.S, 5851.S, 5853-54.S ; Keur Ayip Kâ (13°39'N, 16°19'W), 1 spécimen : 462.S ; Keur Bakar Mané (13°37'N, 16°17'W), 6 spécimens : 443.S, 604.S, 606.S, 664.S, 2302.S, 2306.S ; Keur Gadji (13°38'N, 16°19'W), 5 spécimens : 855-56.S, 858.S, 1634.S, 1640.S ; Keur Lahine Fatim (13°44'N, 16°23'W), 6 spécimens : 409.S, 1027-28.S, 1588-89.S, 1578.S ; Keur Lamine Diamé (13°37'N, 16°16'W), 1 spécimen : 6204.S ; Keur Momat Souna (13°38'N, 16°17'W), 2 spécimens : 5795.S, 6090.S ; Keur Santhiou (13°39'N, 16°20'W), 6 spécimens : 1279-81.S, 1283.S, 1292-93.S ; Keur Sény Gueye (13°36'N, 16°19'W), 4 spécimens : 762.S, 5283.S, 9002.S, 9007.S ; Landiéni (12°33'N, 12°22'W), 1 spécimen : 2113.S ; Makhana (16°05'N, 16°22'W), 2 spécimens : 7880.S, 8881.S ; Médina Djikoye (13°37'N, 16°18'W), 1 spécimen : 5862.S ; Médina Ségou (12°57'N, 13°39'W), 2 spécimens : 8820.S, 8829.S ; Oubadji (12°40'N, 13°03'W), 1 spécimen : 5085.S ; Samba Gueye (13°39'N, 16°21'W), 1 spécimen : 8549.S ; Sambarabougou (13°06'N, 11°51'W), 1 spécimen : 5427.S ; Saroudia (12°32'N, 11°35'W), 2 spécimens : 5307.S, 5344.S ; Ségoto (13°18'N, 11°49'W), 1 spécimen : 6680.S ; Takoudialla (12°50'N, 14°04'W), 6 spécimens : 6656.S, 6911.S, 7483.S, 8124.S, 8172.S, 9057.S ; Tialé (15°14'N, 16°49'W), 1 spécimen : 4806.S ; Touba Baria (13°38'N, 16°14'W), 2 spécimens : 6239.S, 6461.S ; Touba Ndiaye (15°09'N, 16°52'W), 1 spécimen : 7200.S ; sans localité : 1 spécimen : 343.S.

Premier cas vérifié d'arboricole chez l'Anaconda murin, *Eunectes murinus* (Linnaeus, 1758) (Serpentes, Boidae)

par

Jean-Luc SANCHEZ⁽¹⁾, Fausto STARACE⁽²⁾ & Ivan INEICH⁽³⁾

⁽¹⁾5, rue Pierre Terrasson
F-01000 Bourg-en-Bresse
jlsamazone@aol.com

⁽²⁾BP 127, F-97393 Saint-Laurent-du-Maroni cedex, Guyane française
fausto.snake@hotmail.fr

⁽³⁾Muséum national d'Histoire naturelle – Sorbonne Universités
Département de Systématique et Évolution
UMR 7205 (CNRS, MNHN, UPMC, EPHE)
Institut de Systématique, Évolution et Biodiversité (ISyEB)
57 rue Cuvier, CP 30 (Reptiles & Amphibiens)
F-75005 Paris
ivan.ineich@mnhn.fr

Résumé – Connue pour ses mœurs aquatiques, l'Anaconda murin (*Eunectes murinus*) est classiquement observé installé sur des troncs d'arbres couchés ou des rochers surplombant une rivière, toujours à des hauteurs n'excédant pas un ou deux mètres. Nous rapportons ici un cas de comportement arboricole concernant trois individus observés jusqu'à près de 10 m pour le plus grand d'entre eux, dans des arbres en Amazonie équatorienne. Nous suggérons ensuite quelques hypothèses pour tenter d'expliquer ce comportement inhabituel chez ce serpent lourd et massif dont la morphologie n'est pas celle d'un animal arboricole. Il est tout à fait vraisemblable que des mœurs arboricoles en milieu forestier et en bordure de zone humide fassent partie, durant certaines périodes de l'année, du répertoire comportemental habituel de ce serpent dont la biologie est encore largement méconnue en Amazonie.

Mots-clés : Anaconda murin ; *Eunectes murinus* ; comportement arboricole ; Amazonie ; Équateur.

Summary – First verified case of arboreal behaviour in the green anaconda, *Eunectes murinus* (Linnaeus, 1758) (Serpentes, Boidae). Well known for its aquatic behavior, the Green Anaconda (*Eunectes murinus*) is often observed lying on horizontal tree trunks or on rocks overlooking rivers, always at elevations below two or three meters above ground. We here report the first case of arboreal behavior concerning three snakes observed as high as about 10 meters above ground for the largest of them in the trees of Ecuadorian Amazonia. We suggest some hypothesis to explain such an uncommon behaviour of that heavy and bulky snake whose morphology is distinct from that commonly encountered in arboreal snakes. We conclude that arboreal behaviour in green anaconda could represent, during some times of the year, a more common occurrence than previously expected in the biology of that snake which remains poorly known in forested Amazonia.

Key-words: Green anaconda; *Eunectes murinus*; arboreal behaviour; Amazonia; Ecuador.

I. INTRODUCTION

Serpent bien connu du grand public, l'Anaconda murin (*Eunectes murinus* (Linnaeus, 1758)) est un reptile qui a toujours fasciné les occidentaux tant par sa taille que par son habitat que le subconscient collectif situe dans les profondeurs les plus inaccessibles de la forêt tropicale moite et pleine de dangers, ce qui n'est pas exact. À présent mieux connu du fait des nombreuses études dont il a bénéficié et de sa rencontre plus habituelle avec l'homme liée à une cohabitation de plus en plus fréquente, il reste malgré tout le sujet de nombreuses légendes et d'histoires fausses colportées et souvent très largement médiatisées. Des récits fortement basés sur l'imagination du narrateur mentionnent des tailles gigantesques mais on sait à présent qu'un Anaconda de plus de dix mètres n'a jamais été observé ou mesuré (Minton & Rutherford Minton 1973, Gilmore & Murphy 1993, Anonyme 1996, Greenwell 1996).

La répartition de l'Anaconda murin s'étend sur la presque totalité des milieux humides d'Amérique du Sud en dessous de 850 m d'altitude (Strimple 1993, Reed & Rodda 2009), englobant également des populations insulaires sur l'île de Trinidad. Elle inclue les bassins de l'Amazone et de l'Orénoque, la majorité des rivières du plateau guyanais, les fleuves São Francisco, Paraná et Paraguay au Brésil, et atteint au sud le Tropique du Capricorne au Nord-Est du Paraguay, soit une répartition localisée entre les latitudes 10° N et 26° S (Murphy & Henderson 1997). L'espèce est absente d'Amérique Centrale, sans doute en raison de la barrière infranchissable que constituent les Andes. Sa présence en Argentine reste douteuse (Reed & Rodda 2009).

En Guyane française, les plus grands individus observés atteignent une taille oscillant entre cinq et six mètres (Starace 2013). La cohabitation forcée de ce prédateur avec l'homme entraîne des conflits homme/animal de plus en plus fréquents qui s'achèvent souvent au détriment du reptile. Ce serpent est capturé occasionnellement dans des filets de pêcheurs. On le signale consommant des chiens dans les villages comme c'est par exemple régulièrement le cas en Guyane française (Starace 2013), ou encore des veaux comme on a pu l'observer dans les élevages extensifs de bovins au Brésil. Plus rarement des cas d'attaques humaines sont répertoriés (Minton & Rutherford Minton 1973, Duarte *et al.* 2000, Sanchez 2002, Barone 2006, Reed & Rodda 2009, Starace 2013).

De mœurs semi-aquatiques, l'Anaconda murin est capable d'ingérer des proies dont la taille est impressionnante, comme par exemple les Cabiais qui sont des rongeurs dont le poids atteint jusqu'à 70 kg. Ce serpent chasse à l'affût sous l'eau ou alors perché à faible hauteur sur des troncs plus ou moins horizontaux ou des rochers, le plus souvent dans l'eau, en bordure ou à proximité d'un cours d'eau ou d'une étendue d'eau (Fig. 1). Il est capable d'ingérer sa proie en restant sous l'eau (Belluomini & Hoge 1959). Sa biologie reste toutefois très mal connue en milieu forestier amazonien car les études écologiques les plus détaillées ne concernent que les populations des llanos du Venezuela, une zone pratiquement dépourvue d'arbres et donc ne permettant pas au comportement arboricole de s'exprimer. Nous n'avons trouvé aucun cas de comportement arboricole dans la nombreuse littérature consultée. Reed et Rodda (2009) envisagent toutefois la possibilité de mœurs arboricoles mais sans en fournir d'exemple vérifié. Nous détaillons ici un comportement arboricole chez plusieurs individus dont l'un a été observé à près de dix mètres de hauteur dans la canopée.



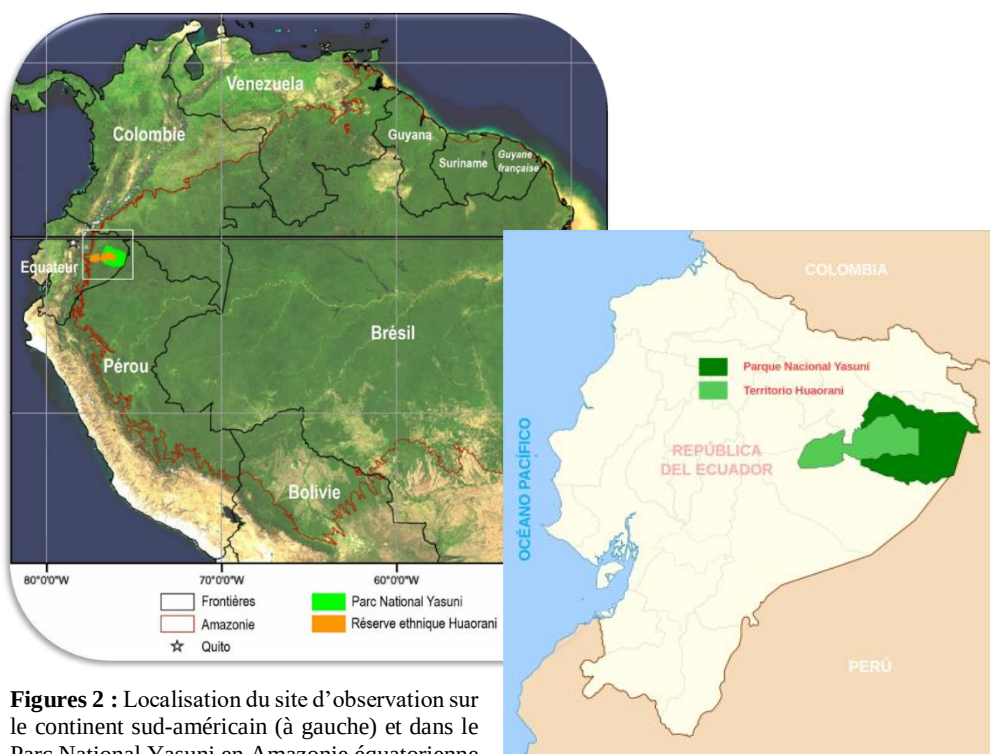
Figure 1 : *Eunectes murinus* avoisinant cinq mètres de longueur totale, perché sur une branche dominant le fleuve Maroni, nord-ouest de la Guyane française, à environ deux mètres au-dessus de l'eau. Photo prise *in situ*, en saison sèche (octobre 2011), période propice à ce type d'observation relativement courante. Photo : F. Starace.

Figure 1: *Eunectes murinus* reaching nearly five meters of total length, perched on a branch dominating the river Maroni, northwest of the French Guiana, at approximately two meters above water level. Photograph taken *in situ*, during the dry season (in October, 2011), favorable period for this type of relatively common observation. Picture: F. Starace.

II. MATÉRIEL ET MÉTHODES

Notre observation s'est déroulée en octobre 1993 en Amazonie équatorienne, durant la saison sèche, le long des berges du rio Yasuni lors d'une expédition de l'un d'entre nous (JLS) pour rencontrer les amérindiens Huaorani (encore dénommés Wao ou Aucas). Cette rivière traverse le Parc naturel Yasuni. Le rio Yasuni est un affluent du rio Napo, lui-même affluent du fleuve Amazone dans lequel il se jette en aval d'Iquitos, en Amazonie péruvienne. Il naît en moyenne Amazonie équatorienne (Province d'Orellana), à une altitude d'environ 250 m avant de se jeter dans le rio Napo, près de la frontière entre Équateur et Pérou (Figs 2). Le lieu d'observation n'était accessible que par bateau au départ de Nuevo Rocafuerte, une petite bourgade localisée sur le rio Napo, près de la frontière péruvienne. Le rio Yasuni, qui traverse le Parc Yasuni, est bordé en certains endroits de lacs et de bras morts, vestiges d'anciens méandres de la rivière (nommés respectivement « cochas » et « tipishcas » au Pérou ; « oxbow lakes » par les anglo-saxons).

Le Parc National Yasuni occupe une zone couvrant 10 227 km² en Amazonie équatorienne dans la province d'Orellana, dans le Nord-Est du pays, à 250 kilomètres de sa capitale Quito, entre le rio Napo et le rio Curaray, dans une des 19 zones mondiales de mégabiodiversité (hotspot de biodiversité). C'est l'une des 44 zones protégées en Équateur, un pays qui sauvegarde à présent 20 % de son territoire. Le parc est situé à faible altitude, entre 200 m et 350 m.



Figures 2 : Localisation du site d’observation sur le continent sud-américain (à gauche) et dans le Parc National Yasuni en Amazonie équatorienne (à droite).

Figures 2: Localization of the observation area on the South American continent (left) and in the Yasuni National Park in equatorial Amazonia (right).

III. RÉSULTATS

Sur quelques centaines de mètres de distance, l’un d’entre nous (JLS) a aperçu trois anacondas, deux subadultes et un adulte de 3 m 50. Seul ce dernier a été capturé puis relâché. Ces trois spécimens se trouvaient dans le même périmètre, sur la même rive du rio Yasuni en moyenne Amazonie. Les deux plus jeunes exemplaires étaient camouflés et lovés au-dessus de la rivière, dans des branchages de la végétation, recouverts d’un épais feuillage. Le plus petit se trouvait à environ 2 m de hauteur tandis que celui de taille intermédiaire (environ 2 m de longueur totale) était à près de trois mètres de hauteur. Le dernier, donc le plus grand, était perché beaucoup plus haut (estimation à une dizaine de mètres) dans les fourches d’un arbre (Fig. 3). Il a été capturé en le faisant glisser pour descendre de branche en branche à l’aide d’une longue perche après que l’un de nous (JLS) avait atteint la mi-hauteur du tronc d’arbre qui dominait la rivière. Il a été mesuré sans trop de précision puis libéré dans l’eau. Cette observation a été faite au mois d’octobre, au début de la saison sèche qui s’étend de septembre à mars.



Figure 3 : Capture d'images vidéo montrant le plus gros des trois anacondas *in situ* dans l'arbre à une dizaine de mètres de hauteur.

Figure 3: Video image capture showing the largest of the three Green Anacondas *in situ* in a tree about ten meters above ground.

V. DISCUSSION

Le comportement arboricole de ces trois anacondas est très original et pourrait être lié à certaines caractéristiques de leur milieu de vie. Nous envisageons trois hypothèses pour tenter de l'expliquer.

Première hypothèse : la chasse

Ces trois anacondas pouvaient être postés en bordure de la rivière pour chasser à l'affût, espérant le passage dans l'eau de mammifères (Tapir, Pécari, Cabiai par ex.). Les deux plus gros anacondas auraient été capables de capturer de jeunes Pécaris ou Cabiais, même un tout jeune Tapir pour le plus grand des trois. Tous les trois pouvaient chasser des oiseaux ou rechercher leurs nids car ils étaient capables de se mouvoir avec assez d'aisance dans les branches. Le site d'observation abritait une multitude d'Hoazin huppé (*Opisthocomus hoazin* ; Opisthocomidae), incluant des nids et des jeunes, attestant de la présence proche d'un lac ou d'un marigot. Ces oiseaux grégaires et arboricoles sont inféodés aux milieux aquatiques. Ils se nourrissent de fruits et de feuilles poussant en bordure de marais et de lagunes. Durant la saison sèche, la localisation restreinte des points d'eau en milieu forestier amazonien concentre la faune pour mettre en contact plus étroit prédateurs et proies sur certains endroits qui deviennent ainsi des sites de chasse privilégiés. Postés en hauteur près d'un cours d'eau qu'ils dominent, les anacondas jeunes et de taille moyenne pourraient observer les mouvements des mammifères sur la rivière avant de tenter de les capturer.

La proie capturée sera noyée avant d'être ingérée à terre ou sous l'eau. L'hypothèse d'une recherche alimentaire par ces anacondas arboricoles est également confortée par l'aspect des serpents qui ne montraient aucune déformation de leur corps engendré par une proie fraîchement capturée. Ils n'étaient sans doute pas perchés pour digérer leur(s) proie(s). Le comportement arboricole utilisé durant l'affût est tout à fait envisageable dans notre cas, sans doute limité aux individus de petite et moyenne taille comme ceux observés. Ces individus restent agiles et peuvent se mouvoir avec une relative aisance en hauteur entre les branches.

Deuxième hypothèse : la thermorégulation

Elle semble moins évidente car l'amplitude des conditions d'ensoleillement recherchées par *E. murinus* est a priori accessible dans notre site d'observation au niveau de strates plus basses sans avoir recours à l'arboricolie. Chez l'Anaconda murin, le comportement d'insolation n'est observé que chez les femelles en reproduction ou encore chez les individus blessés ou malades, mais rarement chez d'autres individus (Reed & Rodda 2009). Nos individus n'ont pas été sexés. Le plus gros, qui a été capturé, ne présentait aucune blessure mais était plutôt amaigri pour un serpent de cette taille.

Troisième hypothèse : une adaptation locale

Une arboricolie très localisée pourrait être liée soit à une caractéristique du milieu, soit à la disponibilité de certaines proies durant une période de l'année seulement. En effet, ce comportement d'arboricolie pourrait éventuellement être saisonnier. Le lézard teiidé *Crocodylus amazonicus* (Spix, 1825) a tendance, au Brésil, à devenir arboricole durant la saison des pluies. Dans les régions alors totalement inondées de l'igapó brésilien, ce lézard, bien qu'aquatique, se disperse dans la forêt et devient arboricole. À ce moment de l'année, quand la couverture nuageuse est très importante, il est possible qu'il soit à la recherche de zones ensoleillées pour réguler sa température. Il a ainsi été observé dans des arbres à 10/15 m du sol (Vitt, com.pers. in Martins 2006).

Il ne faut pas confondre cette arboricolie volontaire avec l'arboricolie imposée par la montée des eaux dans les zones inondables durant la saison des pluies. Elle oblige alors certaines espèces franchement terrestres ou mêmes aquatiques à grimper dans les arbres pour rester au sec. Le Caïman à lunettes, *Caiman crocodilus* (Linnaeus, 1758), est quelquefois rencontré dans les arbres ; c'est la montée des eaux qui le contraint à grimper pour se reposer hors de l'eau qui recouvre tout le sol. C'est le cas pour bien d'autres animaux comme *Chelonoidis denticulata* (Linné, 1766), une tortue terrestre qui, en Amazonie, a donné naissance au mythe de "la tortue qui grimpe aux arbres". Lorsque la décrue s'amorce, parfois de manière rapide, nombre de ces chéloniens restent coincés dans les branches et meurent... On a même retrouvé des raies du genre *Potamotrygon* desséchées loin à l'intérieur des terres après le retrait de l'inondation.

Durant la saison sèche dans les llanos, la zone occupée par chacun des anacondas qui ont été suivis par télémétrie est restreinte (environ 25 ha), mais les serpents migrent ensuite (en moyenne sur une distance de 1,3 km) pour rejoindre des zones plus élevées au début de la saison des pluies avec leur surface d'activité qui augmente sensiblement (environ 37 ha) (Reed & Rodda 2009). Il est par conséquent possible d'extrapoler cette observation et d'envisager également une réduction de l'aire occupée par ce serpent en forêt amazonienne durant la saison sèche, contraignant quelquefois l'animal à grimper dans les arbres pour y trouver des conditions favorables.

Notre observation semble montrer que les Anacondas d'Amazonie, à la différence de ceux des llanos (prairies herbeuses et savanes inondées) colombiens et vénézuéliens ou du Pantanal, peuvent occuper occasionnellement les branches des arbres, parfois à plusieurs

mètres de hauteur. Elle s'est déroulée durant la journée. On admet généralement que l'Anaconda murin est de mœurs nocturnes et s'alimente préférentiellement la nuit alors qu'il se repose durant la journée (Martins & Oliveira 1998). Une activité mixte, à la fois nocturne et diurne, serait toutefois plus en accord avec les données à présent disponibles (Reed & Rodda 2009). Les résultats obtenus dans les llanos du Venezuela par radio-télémétrie semblent montrer que l'espèce ne manifeste aucune préférence pour une activité nocturne ou diurne bien que son activité soit fortement réduite tard dans la nuit et en tout début de matinée, entre 2h et 8h. (J. Rivas, comm. pers., *in* Reed & Rodda 2009).

V. CONCLUSION

Les études de radio-télémétrie réalisées au Venezuela suggèrent que les rencontres de l'homme avec ce serpent ne reflètent pas le comportement typique de l'espèce mais sont plutôt le résultat d'une plus forte détectabilité par les humains lorsque les animaux font des mouvements d'un habitat vers un autre (Reed & Rodda 2009). Pour le moment nous ne pouvons privilégier aucune des hypothèses formulées pour expliquer le comportement arboricole diurne que nous avons observé en Équateur. Bien entendu d'autres observations d'arboricolie chez l'Anaconda murin permettront un choix entre nos hypothèses.

Les variations saisonnières d'activité semblent très marquées chez ce boa au Venezuela, mais les études similaires dans les zones forestières inondables ou non font encore défaut (Rivas 1999 cité par Reed & Rodda 2009). Les individus classiquement observés en milieu forestier amazonien ne semblent refléter qu'une très faible partie de la biologie de l'espèce. Ceux-ci pourraient très bien ne représenter qu'une étape de transition entre deux milieux de vie, terrestre et semi-arboricole. Il nous semble à présent tout à fait réaliste d'envisager des mœurs semi-arboricoles dans certaines populations et durant certaines périodes de l'année chez l'Anaconda murin des forêts amazoniennes. Bien entendu, l'habitus de l'espèce n'est en aucune façon en accord avec un mode de vie arboricole mais nous pensons que notre observation mérite d'être signalée, même si elle n'est fondée que sur une unique observation anecdotique et ancienne. L'arboricolie pourrait être un passage transitoire chez l'espèce pour s'accommoder de certaines variations du milieu. Ce comportement arboricole, sans doute occasionnel, devra être confirmé par d'autres observations. Des travaux par marquages et suivi d'individus (télémétrie) pourraient fournir des indications sur les changements de comportement des serpents forestiers dans les zones inondables amazoniennes entre la saison sèche et la saison des pluies. La mise en place de batteries d'appareils photographiques à déclenchement automatique dans les arbres en bordure de rivière pourrait permettre d'autres observations similaires. Par ailleurs, il serait intéressant de réaliser une enquête auprès des indiens Oyampis ou Wayapis en Guyane française afin de connaître leur avis sur l'observation anecdotique réalisée en Équateur. La coloration cryptique de ce serpent pourrait fortement réduire le repérage des individus perchés dans les branches hautes des arbres en bordure des cours d'eau, ce qui pourrait expliquer l'absence d'autres observations depuis 1993. Notre connaissance de la biologie de ce serpent géant dans les habitats forestiers pourrait très bien n'être que partielle...

Remerciements – Les auteurs expriment leur gratitude à Jean Lescure et Claude-Pierre Guillaume pour leurs commentaires sur une première version de ce travail.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Anonyme 1996 – Colonel Fawcett and the giant anaconda. *The ISC Newsletter*, 11(2 (1992)): 8-10.
- Barone S. 2006 – Python vs. Tiger! Incredible but true attacks by giant snakes. *Reptilia*, 46(June 2006): 71-76.
- Belluomini H.E. & Hoge A.R. 1958 – Contribuição à biologia de *Eunectes murinus* (Linnaeus 1758) (Serpentes). Observações sobre hábitos alimentares de "sucuris" em cativeiro. *Mem. Inst. Butantan*, 28(1957-1958): 207-216.
- Duarte M.R., Almeida-Santos S.M. & Cardoso J.L. 2000 – An attack on a human by a green anaconda (*Eunectes murinus*). *Bulletin of the Chicago Herpetological Society*, 35(7): 164.
- Gilmore R.M. & Murphy J.C. 1993 – On large anacondas, *Eunectes murinus* (Serpentes: Boidae), with special reference to the Dunn-Lamon record. *Bulletin of the Chicago Herpetological Society*, 28(9): 185-188.
- Greenwell J.R. 1996 – Editorial - Colonel Fawcett and the giant anaconda. *The Int. Soc. of Cryptozoology Newsletter*, 11(2 [daté 1992]): 8-10.
- Martins M. 2006 – Life in the water: ecology of the jacarerana lizard, *Crocodylus amazonicus*. *Herpetological Journal*, 16(2): 171-177.
- Martins M. & Oliveira M.E. 1998 – Natural History of Snakes in Forests of Manaus Region, Central Amazonia, Brazil. *Herpetological Natural History*, 6(2): 78-150.
- Minton S.A.J. & Rutherford Minton M. 1973 – *Giant Reptiles*. Charles Scribner's Sons, New-York, USA. i-xiv + 346 p.
- Murphy J.C. & Henderson R.W. 1997 – *Tales of giant snakes. A historical natural history of anacondas and pythons*. Krieger Publishing Company, Malabar, Florida. 215 p.
- Reed R.N. & Rodda G.H. 2009 – *Giant constrictors: biological and management profiles and an establishment risk assessment for nine large species of pythons, anacondas, and the boa constrictor*. U.S. Department of the Interior, United States Geological Survey (USGS). Open-File Report 2009-1202. 302 p.
- Rivas J.A. 1999 – The life history of the Green Anaconda (*Eunectes murinus*), with emphasis on its reproductive biology. Knoxville, Univ. Tennessee, Ph.D. dissertation. 168 p.
- Sanchez J.-L. 2002 – Les anacondas mangeurs d'hommes, mythes et réalités. *Reptil mag*, 10: 34-39.
- Starace F. 2013 – *Serpents et amphibènes de Guyane française*. Ibis Rouge Éditions, Matoury, Guyane française. 604 p.
- Strimple P.D. 1993 – Overview of the natural history of the green anaconda (*Eunectes murinus*). *Herpetological Natural History*, 1(1): 25-35.

Manuscrit accepté le 21 août 2017

Liste taxinomique de l'herpétofaune dans l'outre-mer français : I. collectivité de Saint-Martin

par

Jean-Christophe DE MASSARY⁽¹⁾, Roger BOUR⁽²⁾, Maël DEWYNTER⁽³⁾, Ivan INEICH⁽⁴⁾,
Nicolas VIDAL⁽⁴⁾ & Jean LESCURE⁽⁴⁾

⁽¹⁾*Muséum national d'Histoire naturelle, UMS 2006 - Patrimoine Naturel
CP 41, 57 rue Cuvier, F-75005 Paris
massary@mnhn.fr*

⁽²⁾*35 rue des Cottages F-91230 Montgeron
bour@mnhn.fr*

⁽³⁾*Fondation Biotope. 1900 Chemin de la Désirée, F-97351 Matoury. Guyane française.
mael.dewynter@gmail.com*

⁽⁴⁾*Muséum national d'Histoire naturelle, Département Systématique et Évolution,
UMR 7205, MNHN, UPMC, EPHE, CNRS,
Institut de Systématique, Évolution et Biodiversité – CP 30
57 rue Cuvier, F-75005 Paris
Ivan.ineich@mnhn.fr ; nvidal@mnhn.fr ; lescure@mnhn.fr*

Résumé – La liste taxinomique de référence est établie pour les Amphibiens et les Sauropsides non aviens de la collectivité d'outre-mer français de Saint-Martin, dans les Petites Antilles. Elle tient compte des publications les plus récentes. Le choix des noms des taxons et la validation de la liste ont été opérés par le comité scientifique de validation mixte du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris et de la Société herpétologique de France. A côté du nom scientifique zoologique, un nom scientifique français est joint à chaque taxon. Il est pour beaucoup inspiré des noms disponibles dans la littérature scientifique à partir de Duméril et Bibron (1834-1844), mais a été créé quand il n'était pas disponible ou non applicable.

Mots-clés : Petites Antilles, Saint-Martin, Herpétofaune, Amphibiens, Sauropsides non aviens, liste taxinomique, noms scientifiques français.

Summary – **Taxinomic list of the herpetofauna in the overseas territories of France: I. Collectivity of Saint Martin.** The taxinomic checklist is established for the Amphibians and non-avian Sauropsids of the French collectivity of Saint Martin, in the Lesser Antilles. It takes into account the most recent publications. The choice of taxinomic names and the validation of the checklist have been made by the scientific validation committee of the Muséum national d'Histoire Naturelle de Paris and the Société herpétologique de France. In addition to zoological scientific names, a French scientific name is attached to each taxon. It mostly has been taken from the scientific literature since Duméril and Bibron (1834-1844), but has been created when names were not available or inappropriate.

Key-words: Lesser Antilles, Saint Martin, Herpetofauna, Amphibians, non-avian Sauropsids, taxinomic checklist, French scientific names.

I. INTRODUCTION

La classification des êtres vivants ou taxinomie n'est pas figée. Elle est en perpétuelle évolution à mesure que l'on étudie l'existant et que l'on découvre des nouvelles espèces ou des liens insoupçonnés entre taxons. Avec l'avènement des études génétiques, nous connaissons actuellement une accélération de la connaissance qui se traduit par un renouvellement de la systématique et de la nomenclature, plus ou moins important selon les groupes. Il est donc nécessaire, pour être en phase avec l'avancement des connaissances, de réviser régulièrement les listes taxinomiques pour être à même de répondre au mieux aux enjeux de conservation. Dans la même logique et pour mieux communiquer tant avec le monde naturaliste qu'avec les instances administratives, il apparaît nécessaire de joindre un nom scientifique français à chaque taxon, parce que celui-ci est inséré dans les textes réglementaires (arrêtés nationaux, annexes de conventions internationales) et prend alors un caractère officiel. Cette liste a aussi pour vocation de contribuer à l'amélioration et la mise à jour du référentiel taxinomique national TAXREF (Gargominy *et al.* 2016).

Nous publions ici et dans les articles à venir les listes taxinomiques de référence des espèces d'Amphibiens et de Sauropsides non aviens (Crocodiles, Tortues, Amphisbènes, Lézards, Serpents) de chaque territoire, collectivité et département français d'outre-mer. Nous présentons ci-dessous celle de la collectivité de Saint-Martin, c'est-à-dire de la partie française de l'île de Saint-Martin (Fig. 1) dans les Petites Antilles, établie à partir de publications récentes traitant de biogéographie et de systématique (Breuil 2002, Lowe *et al.* 2007, Breuil & Ibéné 2008, Köhler & Vesely 2011, Yokoyama 2012, 2013, Pyron *et al.* 2013, Karin *et al.* 2015, Lambert *et al.* 2015, Powell *et al.* 2015, Costa *et al.* 2016, Goicoechea *et al.* 2016, Lorgelec *et al.* 2017, Miralles *et al.* 2017, Poe *et al.* 2017, Rhodin *et al.* 2017, Tucker *et al.* 2017)¹.

II. MATÉRIEL ET MÉTHODE

Localisée géographiquement au nord des Petites Antilles, la collectivité de Saint-Martin comprend la partie française de l'île de Saint-Martin avec ses îlets périphériques et l'île Tintamarre (Fig. 1). Saint-Martin et Tintamarre appartiennent au Banc d'Anguilla, qui compte aussi les îles de Saint-Barthélemy, Anguilla et leurs îlets périphériques (Fig. 2). Administrativement, la collectivité de Saint-Martin et celle de Saint-Barthélemy constituent deux collectivités d'outre-mer français, distinctes et séparées du département de la Guadeloupe depuis 2007. La partie néerlandaise de Saint-Martin est un État autonome du Royaume des Pays-Bas.

La liste des espèces et des sous-espèces d'Amphibiens et de Sauropsides de Saint-Martin a été établie par quelques membres du Comité scientifique de validation du Muséum national d'Histoire naturelle (MNHN) et de la Société herpétologique de France (SHF). Elle comprend les espèces mentionnées dans les temps historiques. Il est convenu actuellement par l'UICN (Anonyme 2012) que la limite de ces temps historiques ne doit pas être antérieure à l'an 1500 de notre ère. Au niveau des sous-espèces, il n'est pris en compte que celles qui sont particulières à Saint-Martin. La liste a été validée par l'ensemble du Comité scientifique de validation MNHN-SHF, qui est composé actuellement de 10 membres : Roger Bour, Marc Cheylan, Pierre-André Crochet, Maël Dewynter, Philippe Geniez, Ivan Ineich, Jean Lescure, Jean-Christophe de Massary, Annemarie Ohler et Nicolas Vidal.

[Suite page 40]

¹ Cette liste a été arrêtée au 31 août 2017, avant le cyclone Irma.

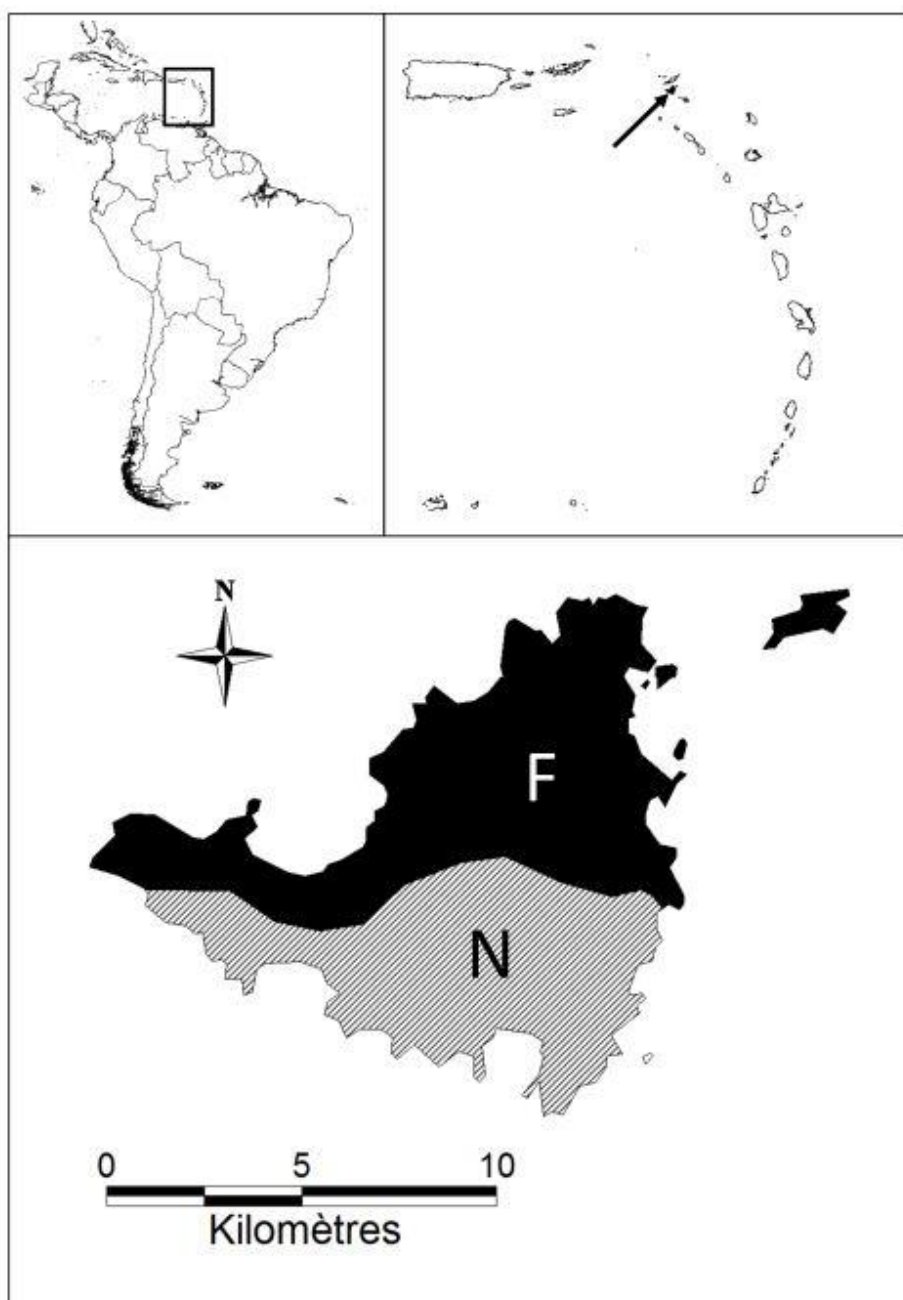


Figure 1 : Localisation géographique et carte de l'île de Saint-Martin. La flèche noire montre l'emplacement de l'île dans l'arc des Antilles. En noir, la partie française (F), en grisé la partie néerlandaise (N).

Figure 1: Geographic location and map of the island of Saint Martin. The black arrow shows the location of the island in the Caribbean arc. In black, the French administrated island part (F), in gray the Dutch administrated island part (N).

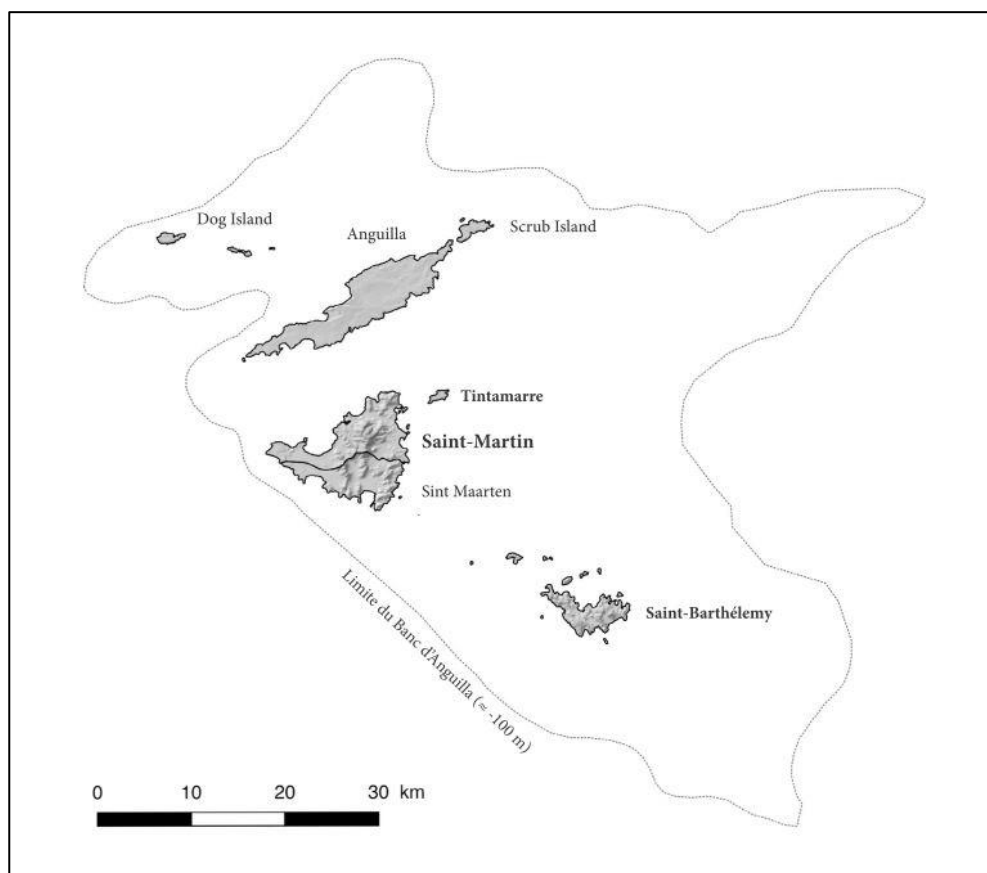


Figure 2 : Vue d'ensemble du Banc d'Anguilla et sa délimitation.

Figure 2: Overview of the Anguilla Bank and its delimitation.

La liste taxinomique de l'herpétofaune de la collectivité de Saint-Martin 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 pour lesquelles au moins une population reproductrice est connue. Sont donc exclus tous les taxons introduits observés de façon ponctuelle. Dans chacune des deux parties, la liste des espèces est ordonnée alphabétiquement, par ordre, sous-ordre, famille, genre, espèce et sous-espèce, d'abord pour les Amphibiens, puis pour les Sauropsides non aviens. Le symbole « † » apposé à un taxon indique qu'il a été déclaré disparu récemment du territoire considéré, mais qu'il n'est pas forcément éteint dans la nature. Le symbole « ^E » apposé à un taxon indique qu'il est endémique de l'île de Saint-Martin et le symbole « ^S », subendémique, qu'il est non exclusivement présent à Saint-Martin, mais toutefois endémique du Banc d'Anguilla (Fig. 2).

Les noms scientifiques français, qui ne sont ni des noms français vernaculaires ni des noms créoles, ont été établis selon l'histoire de ces noms et certaines règles établies par Lescure (1989), Lescure *et al.* (1990) ainsi que Lescure et Le Garff (2006). La référence de base pour les noms scientifiques français est l'*Erpétologie générale* de Duméril et Bibron (1834-1844), et de Duméril, Bibron et Duméril (1854) comme l'est le *Systema Naturæ* de Linnæus (1758) pour les noms scientifiques latins. Fontaine *et al.* (2010) définissent ainsi un nom scientifique français : « nom en français, désignant une espèce ou une sous-espèce, de

façon non équivoque. Chaque nom scientifique français correspond à une et une seule espèce ou sous-espèce, sur toute son aire de répartition, chaque taxon possède un et un seul nom scientifique français. Il est l'équivalent français du nom latin valide de ce taxon ». Dans les cas où il n'y a pas eu un nom scientifique français lié à un taxon (par ex. une espèce décrite récemment), nous l'avons créé selon les règles indiquées ci-dessus.

III. LISTE TAXINOMIQUE DE L'HERPÉTOFAUNE DE LA COLLECTIVITÉ DE SAINT-MARTIN

ESPÈCES AUTOCHTONES

SAUROPSIDA Huxley, 1864.....	SAUROPSIDES
TESTUDINES Batsch, 1788.....	TORTUES
CRYPTODIRA Cope, 1868.....	CRYPTODIRES
CHELONIIDAE Oppel, 1811.....	CHÉLONIIDÉS
<i>Caretta</i> Rafinesque, 1814.....	Caouanne
▪ <i>Caretta caretta</i> (Linnæus, 1758).....	La Tortue caouanne
<i>Chelonia</i> Brongniart, 1800.....	Chélonée
▪ <i>Chelonia mydas</i> (Linnæus, 1758)	La Tortue franche
<i>Eretmochelys</i> Fitzinger, 1843	Éretmochélyde
▪ <i>Eretmochelys imbricata</i> (Linné, 1766).....	La Tortue caret
DERMOCHELYIDAE Fitzinger, 1843	DERMOCHÉLYIDÉS
<i>Dermochelys</i> Blainville, 1816.....	Dermochélyde
▪ <i>Dermochelys coriacea</i> (Vandelli, 1761)	La Tortue luth
SQUAMATA Oppel, 1811.....	SQUAMATES
“ SAURIA ” Brongniart, 1800	SAURIENS
DACTYLOIDAE Fitzinger, 1843	DACTYLOÏDÉS
<i>Anolis</i> Daudin, 1802	Anolis
▪ <i>Anolis gingivinus</i> Cope, 1864.....	L'Anolis d'Anguilla
▪ <i>Anolis pogus</i> Lazell, 1972 ^S	L'Anolis de Saint-Martin
IGUANIDAE Gray, 1827	IGUANIDÉS
<i>Iguana</i> Laurenti, 1768	Iguane
▪ <i>Iguana delicatissima</i> Laurenti, 1768 ^{†?}	L'Iguane des Petites Antilles
PHYLLODACTYLIDAE Gamble, Bauer, Greenbaum & Jackman, 2008	PHYLLODACTYLIDÉS
.....	
<i>Thecadactylus</i> Oken, 1817.....	Thécadactyle
▪ <i>Thecadactylus oskrobapreinorum</i> Köhler & Vesely, 2011 ^E	Le Thécadactyle de Saint-Martin
▪ <i>Thecadactylus rapicauda</i> (Houttuyn, 1782).....	Le Thécadactyle à queue turbinée
.....	
SCINCIDAE Gray, 1825.....	SCINCIDÉS
<i>Spondylurus</i> Fitzinger, 1826.....	Spondylure
▪ <i>Spondylurus martinae</i> Hedges & Conn, 2012 ^E	Le Scinque de Saint-Martin
▪ <i>Spondylurus powelli</i> Hedges & Conn, 2012 ^S	Le Scinque d'Anguilla

SPHAERODLIDAE Underwood, 1954	SPHÉRODACTYLIDÉS
<i>Sphaerodactylus</i> Wagler, 1830	Sphérodactyle
▪ <i>Sphaerodactylus parvus</i> King, 1962 ^S	Le Sphérodactyle de Saint-Martin
▪ <i>Sphaerodactylus sputator</i> (Sparman, 1784) ..	Le Sphérodactyle d'Anguilla
TEIIDAE Gray, 1827.....	TÉIIDÉS
<i>Pholidoscelis</i> Fitzinger, 1843.....	Pholidoscèle
▪ <i>Pholidoscelis plei</i> (Duméril & Bibron, 1839) ^S	L'Ameive de Plée
• <i>P. p. analifera</i> (Cope, 1869) ^E	L'Ameive de Plée de Saint-Martin
• <i>P. p. plei</i> (Duméril & Bibron, 1839) ^S L'Ameive de Plée de Saint-Barthélemy	
SERPENTES Linnæus, 1758.....	SERPENTS
DIPSADIDAE Bonaparte, 1838	DIPSADIDÉS
<i>Alsophis</i> Fitzinger, 1843	Alsophis
▪ <i>Alsophis rijgersmaei</i> Cope, 1869 ^{S†} ?	La Couresse d'Anguilla

ESPÈCES INTRODUITES ÉTABLIES

AMPHIBIA Linnæus, 1758.....	AMPHIBIENS
ANURA Duméril, 1805	ANOURES
ELEUTHERODACTYLIDAE Lutz, 1954	ÉLEUTHÉRODACTYLIDÉS
<i>Eleutherodactylus</i> Duméril & Bibron, 1841.....	Éleuthérodactyle
▪ <i>Eleutherodactylus johnstonei</i> Barbour, 1914	L'Éleuthérodactyle de Johnstone
▪ <i>Eleutherodactylus martinicensis</i> (Tschudi, 1838)	L'Éleuthérodactyle de la Martinique
HYLIDAE Rafinesque, 1815.....	HYLIDÉS
<i>Osteopilus</i> Fitzinger, 1843	Ostéopile
▪ <i>Osteopilus septentrionalis</i> (Duméril & Bibron, 1841).	La Rainette de Cuba
SAUROPSIDA Huxley, 1864.....	SAUROPSIDES
TESTUDINES Batsch, 1788.....	TORTUES
CRYPTODIRA Cope, 1868.....	CRYPTODIRES
EMYDIDAE Rafinesque, 1815	ÉMYDIDÉS
<i>Trachemys</i> Agassiz, 1857	Trachémyde
▪ <i>Trachemys scripta</i> (Thunberg in Schoepff, 1792) ...	La Trachémyde écrite
TESTUDINIDAE Batsch, 1788.....	TESTUDINIDÉS
<i>Chelonoidis</i> Agassiz, 1857.....	Chélonoïde
▪ <i>Chelonoidis carbonarius</i> (Spix, 1824)	La Tortue charbonnière
SQUAMATA Oppel, 1811.....	SQUAMATES
“SAURIA” Brongniart, 1800	SAURIENS
DACTYLOIDAE Fitzinger, 1843	DACTYLOÏDÉS
<i>Anolis</i> Daudin, 1802	Anolis
▪ <i>Anolis bimaculatus</i> (Sparman, 1784).....	L'Anolis tacheté
▪ <i>Anolis cristatellus</i> Duméril & Bibron, 1837.....	L'Anolis à crête

GEKKONIDAE Gray, 1825	GEKKONIDÉS
<i>Hemidactylus</i> Oken, 1817.....	Hémidactyle
▪ <i>Hemidactylus mabouia</i> (Moreau de Jonnès, 1818) L'Hémidactyle mabouia	
GYMNOPHTHALMIDAE Fitzinger, 1826.....	GYMNOPHTHALMIDÉS
<i>Gymnophthalmus</i> Merrem, 1820	Gymnophthalme
▪ <i>Gymnophthalmus underwoodi</i> Grant, 1958.....	Le Gymnophthalme d'Underwood
IGUANIDAE Gray, 1827	IGUANIDÉS
<i>Iguana</i> Laurenti, 1768	Iguane
▪ <i>Iguana iguana</i> (Linnæus, 1758).....	L'Iguane commun
SERPENTES Linnæus, 1758	SERPENTS
TYPHLOPIDAE Oppel, 1811	TYPHLOPIDÉS
<i>Indotyphlops</i> Hedges, Marion, Lipp, Marin & Vidal, 2014	Indotyphlops
▪ <i>Indotyphlops braminus</i> (Daudin, 1803).....	Le Typhlops brahme

IV. COMMENTAIRES

A. Amphibiens

- *Eleutherodactylus johnstonei*

Eleutherodactylus johnstonei a été signalé pour la première fois de l'île de Saint-Martin par Schwartz (1967), qui le dit absent d'Anguilla et de Saint-Barthélemy. Toutefois, comme il était auparavant confondu souvent avec *Eleutherodactylus martinicensis*, il aurait pu arriver à Saint-Martin avant cette date. *Eleutherodactylus johnstonei* est sans doute originaire de Sainte-Lucie selon les travaux de Censky et Kaiser (1999). Lescure (2000) le croyait issu du Banc d'Antigua parce que des fossiles d'*Eleutherodactylus* de Barbuda avaient été déterminés comme des *Eleutherodactylus johnstonei* par Pregill *et al.* (1988). Toutefois, il faut plutôt considérer ces fossiles comme des *Eleutherodactylus* sp., car leur identification au niveau spécifique n'est fondée que sur des critères de taille et non sur des caractères morphologiques particuliers (Lescure et Bochaton, comm. pers.). *Eleutherodactylus johnstonei*, qui circule très facilement avec l'Homme et a envahi beaucoup d'îles des Antilles, a été déclaré « I » (Introduit) par Henderson et Breuil (2012).

- *Eleutherodactylus martinicensis*

Eleutherodactylus martinicensis n'est pas signalé de Saint-Martin jusque dans les années 1978-1990 par Lescure (1979), Censky et Kaiser (1999) et Breuil (2002). On voit très bien qu'il y a un hiatus entre son aire actuelle de répartition dans les îles du centre des Petites Antilles (Martinique, Dominique, Guadeloupe et même Antigua) et ses stations dans les îles françaises du nord des Petites Antilles. A cause des nombreuses communications avec la Guadeloupe, « cette espèce a pu arriver à Saint-Martin dans les années 80, voire avant » (Breuil 2002), car l'un de nous (JL) y a récolté huit spécimens (MNHN-RA 2000.6461-6468) en novembre 1983. Toutefois, Cope (1869) avait signalé sa présence à Saint-Martin à partir d'un spécimen envoyé par Rijgersma (Holthuis 1959), mais cette mention reprise par Barbour (1914) a été oubliée. L'espèce a été déclarée « I » (Introduite) par Henderson et Breuil (2012).

- *Eleutherodactylus planirostris*

Eleutherodactylus planirostris (Cope, 1862) des Bahamas a été signalé de la partie néerlandaise de Saint-Martin par Yokoyama (2012) et Powell *et al.* (2015). Il a pu arriver dans la partie française, mais nous n'avons aucun document sur son observation dans celle-ci.

- *Osteopilus septentrionalis*

Lors du passage de l'un d'entre nous (JL) à Saint-Martin en novembre 1983, on ne parlait pas de la présence d'une Rainette dans les arbres à Saint-Martin. Peu après, une Rainette trouvée dans la partie néerlandaise de l'île en 1987 a été identifiée par erreur comme *Oloolygon rubra* (= *Scinax ruber*) et citée sous ce nom dans Schwartz et Henderson (1991). Elle a été re-déterminée comme *Osteopilus septentrionalis* et mentionnée sous son vrai nom par Powell *et al.* (1992). Cet Hylidé a été ensuite observé par Breuil (2002) dans plusieurs localités de la partie française en 1996 ; il y est très répandu maintenant (Yokohama 2012).



Figure 3 : *Osteopilus septentrionalis*, une espèce de Rainette introduite à Saint-Martin, photographiée ici à Marigot en mars 2004. Photo : André Dutertre.

Figure 3: *Osteopilus septentrionalis*, an Hylid species introduced in Saint Martin, here photographed in Marigot in March 2004. Picture: André Dutertre.

B. Sauropsides

- Testudines

Pour l'ordre des Tortues, nous adoptons le nom scientifique de Testudines Batsch, 1788 à la place de Chelonii Brongniart, 1800, selon la nomenclature adoptée par Rhodin *et al.* 2017.

- *Eretmochelys imbricata*

Nous remarquons que dans « *Turtles of the World* », Rhodin et ses collaborateurs (2017) ont écrit *Eretmochelys imbricata* (Linnaeus, 1766). Or le créateur du taxon, le célèbre auteur du *Systema Naturae*, qui s'appelait Carolus Linnaeus en 1758, a été anobli en 1761, a changé son nom en Carl von Linné en 1762 et a signé « CAROLI A LINNÉ » sa 12^e édition du *Systema Naturae* en 1766. Le nom de l'auteur du taxon *E. imbricata* est donc Linné et non Linnæus.

- *Lepidochelys olivacea*

Nous n'avons ni donnée de collection ni témoignage ni observation précise de la présence de la Tortue olivâtre, *Lepidochelys olivacea* (Eschscholtz, 1829), dans les eaux ou sur le littoral de Saint-Martin. Fretey et Lescure (1999) affirment qu'elle est très rare mais présente dans l'archipel Guadeloupéen et en Martinique. Ils écrivent : « *Quant aux îles du nord, Saint Barthélémy [sic] et Saint-Martin, éloignées de l'archipel guadeloupéen, ni Putney (1982), ni Meylan (1983), ni Fretey (1991, 1997) n'y signalent la présence de l'une ou de l'autre des deux espèces du genre Lepidochelys* ». Depuis cette déclaration, la Tortue olivâtre n'a pas été observée à Saint-Martin ni du côté français ni du côté néerlandais (Chalifour, Saladin, comm. pers.) mais il est possible qu'elle y soit vue un jour, car cette espèce, plutôt pélagique, venant de l'Atlantique sud mais en expansion vers le nord a déjà été vue autour de Porto-Rico (Caldwell & Erdman 1969). *Lepidochelys olivacea* est toujours très rare dans l'archipel guadeloupéen (Jolt, Bédel et Delcroix, comm. pers.).

- *Chelonoidis carbonarius*

Selon l'article 30.1.4.4. du Code international de nomenclature zoologique (ICZN), les noms latins terminant en *oides* doivent être considérés comme masculins à moins que l'auteur du nom (en l'occurrence Fitzinger, 1835) ait indiqué qu'il soit féminin ou neutre. Or, ce n'est pas le cas dans les écrits de Fitzinger ; au contraire, celui-ci a considéré comme masculin les autres genres de Reptiles qu'il a créés et qui se terminent en *oidis* (latinisation du suffixe grec *oides*) (ex., *Dracontoidis* et *Elapoidis*) (Olson & David 2014). Rhodin *et al.* (2017) rappellent la stricte application du Code entraînant cette modification nomenclaturale.

- « SAURIA »

Nous conservons le terme Sauria dans le sens traditionnel, qui désigne l'ensemble des Lézards séparément des Serpents et des Amphisbènes. Nous savons aujourd'hui que ce taxon n'est pas monophylétique (Rage 1994, Reeder *et al.* 2015, Streicher & Wiens 2017). C'est pour cette raison que nous l'écrivons entre guillemets.

- *Anolis*

La systématique des *Anolis* est complexe et discuté au fur et à mesure des différentes études génétiques les concernant. Le genre *Anolis*, selon les auteurs, est parfois scindé en plusieurs genres : par exemple, *Ctenonotus*, *Dactyloa*, *Draconura*, *Norops*, *Xyphosurus*. Au contraire, dans une révision récente (Poe *et al.* 2017), ces genres sont réutilisés pour nommer les différents clades au sein du seul genre *Anolis*.

- *Anolis cristatellus*

Duméril et Bibron (1837) emploient exceptionnellement un nom français trinomial « le petit Anolis à crête » pour cette espèce, par opposition au « grand Anolis à crête » de Cuvier (1816), *Anolis velifer*, considéré aujourd'hui comme un synonyme d'*Anolis cuvieri* Merrem, 1820. Afin de rendre binominal ce nom français d'espèce, nous l'avons réduit à « Anolis à crête ».

- *Anolis sagrei*

Cette espèce est dédiée à Ramón de la Sagra (1798-1871), botaniste et économiste espagnol qui a été Directeur du Jardin botanique de Cuba, de 1820 à 1835. Rentré en Europe, ce naturaliste, disciple de Proudhon, a vécu un certain temps à Paris et a été l'auteur d'une monumentale *Histoire physique, politique et naturelle de Cuba* (1838-1857, 13 vol.), à laquelle ont collaboré Cocteau et Bibron pour la description des « Reptiles » et des Amphibiens des Antilles rapportés par Ramón de la Sagra. Il n'y a actuellement pas de preuve de la présence d'*Anolis sagrei* dans la partie française de l'île de Saint-Martin. Toutefois, celui-ci est cité avec certitude de la partie néerlandaise (Yokoyama 2012, 2013, Powell *et al.* 2015).

- Les Iguanidés

Iguana delicatissima est une espèce endémique des Petites Antilles contrairement à *Iguana iguana*, espèce d'Amérique du Sud, qui a pénétré en Amérique Centrale et a été introduite dans les Antilles, dont Saint-Martin. L'Iguane des Petites Antilles aurait aujourd'hui disparu de l'île de Saint-Martin (Powell *et al.* 2015).

- Les Scincidés

En 2012, Hedges et Conn ont proposé la famille des Mabuyidae à côté de celle des Scincidae. Cependant des travaux récents s'accordent majoritairement à rejeter cette classification familiale (Pyron *et al.* 2013, Karin *et al.* 2015, Lambert *et al.* 2015, Miralles *et al.* 2017). Nous suivons leur position : les Mabuyinae restent à l'intérieur de la famille des Scincidae.

- *Spondylurus*

La systématique des Scincidae caribéens a profondément été revue avec le travail de Hedges et Conn (2012). De nombreux genres ont été créés à cette occasion et de nouvelles espèces décrites. Aujourd'hui, il s'avère que deux genres sont paraphylétiques (Pinto-Sanchez *et al.* 2015) et doivent être, de fait, abandonnés. Ce n'est pas le cas du genre *Spondylurus*, que nous conservons ici.

- *Spondylurus powelli*

Cette espèce endémique du Banc d'Anguilla, décrite seulement en 2012 par Hedges et Conn, a été découverte très récemment sur l'île Tintamarre (Lorvelec *et al.* 2017).

- *Sphaerodactylus sputator* et *Sphaerodactylus parvus*

On devrait donner à *Sphaerodactylus sputator* le nom français créé par Duméril et Bibron (1836), Sphérodactyle sputateur, qui signifie Sphérodactyle « cracheur », mais ce nom colporte une erreur : ce Sphérodactyle, comme tous les autres Geckos, ne crache pas. Nous adoptons le nom français donné par Breuil (2002) à cette espèce : Sphérodactyle d'Anguilla, car ce Sphérodactyle vit sur les îles du nord des Petites Antilles, en particulier sur celles du Banc d'Anguilla.

Breuil (2002) a donné le nom de « petit Sphérodactyle à grosses écailles » à *Sphaerodactylus parvus* mais ce nom français trinomial fait croire que *S. parvus* est une sous-espèce de *Sphaerodactylus macrolepis* des Grandes Antilles or ce taxon est maintenant une espèce et le nom de Sphérodactyle à grosses écailles doit être réservé à l'espèce *Sphaerodactylus macrolepis*, dont il est la traduction. Nous attribuons finalement le nom français de Sphérodactyle de Saint-Martin à *Sphaerodactylus parvus* par parallélisme à Sphérodactyle d'Anguilla, le nom attribué à *Sphaerodactylus sputator*.

- *Thecadactylus oskrobapreinorum* et *T. rapicauda*

La présence de *Thecadactylus rapicauda* à Saint-Martin est bien signalée en plus de l'espèce endémique congénérique (Henderson & Breuil 2012, Powell *et al.* 2015).

- Les Téliidés

L'Ameive de Plée, *Pholidoscelis plei*, est représenté sur l'île de Saint-Martin par deux sous espèces, dont une endémique. Les Ameives des Antilles, comme ceux du continent sud-américain, étaient tous placés dans le genre *Ameiva* jusqu'à deux études récentes de phylogénie moléculaire (Goicoechea *et al.* 2016, Tucker *et al.* 2017), qui a montré une nette divergence génétique entre les formes continentales et celles des Antilles. C'est pourquoi l'Ameive de Plée est placé aujourd'hui dans le genre *Pholidoscelis*. (Cf. photo H.T., p. 54.)

- *Alsophis rijgersmaei*

A cause des multiples orthographes données au nom du naturaliste néerlandais, le Dr. Hendrik Eling (ou Elingsz) van Rijgersma (voir Holthuis 1959), à qui Cope (1869) a dédié son espèce *Alsophis rijgersmaei*, nous ne créons pas un nom français, traduction du nom latin de l'espèce, pour cette Couresse antillaise, mais nous suivons le raisonnement et le commentaire de Breuil (2002), qui lui a donné comme nom français : Couresse d'Anguilla. Les dernières observations certaines de ce serpent remontent à 1992 (Powell *et al.* 1992) sur la partie néerlandaise et à 1951 (Brongersma 1959) sur la partie française. Des individus auraient été aperçus plus récemment « dans les mornes² situés à l'est de Colombier et vers le Pic du Paradis » (Breuil 2002). Faute d'observations fiables récentes, nous considérons aujourd'hui l'espèce comme probablement disparue de l'île.

V. CONCLUSION

Dans l'état actuel des connaissances, l'herpétofaune de la collectivité de Saint-Martin comprend 15 espèces autochtones et 11 espèces introduites.

Quatre des espèces autochtones sont marines (les Tortues marines) et les onze autres, terrestres (par ex. *Anolis gingivinus* ; cf. Fig.4). Parmi ces dernières, nous ne trouvons aucun Amphibien, et que des Lézards, si la disparition de la seule espèce autochtone de Serpent, la Couresse d'Anguilla, *Alsophis rijgersmaei*, devait être confirmée. Six espèces sont sub endémiques et trois autres taxons sont endémiques (deux espèces et une sous-espèce), dont deux espèces décrites récemment, le Scinque de Saint-Martin, *Spondylurus martinae*, et le Thécadactyle de Saint-Martin, *Thecadactylus oskrobapreinorum* (Fig. 5).

Parmi les 11 espèces introduites, on rencontre trois espèces d'Amphibiens Anoures, deux de Tortues, cinq de Lézards et une de Serpent. Signalons pour finir que d'autres espèces allochtones ont été observées de façon ponctuelle, par exemple, la Couleuvre à gouttelettes, *Pantherophis guttatus* (Linné, 1766), une espèce fréquente chez les terrariophiles.

[Suite page 50]

² Un morne en créole est une petite montagne.



Figure 4 : *Anolis gingivinus*, photographié à Saint-Martin, Loterie Farm en avril 2005.
Photo : André Dutertre.

Figure 4: *Anolis gingivinus*, photographed in Saint Martin, Loterie Farm in April 2005.
Picture: André Dutertre.



Figure 5 : *Thecadactylus oskrobapreinorum*, une espèce de Gecko endémique de Saint-Martin, photographié dans son habitat naturel à la Loterie Farm en avril 2004. Photo : André Dutertre.

Figure 5: *Thecadactylus oskrobapreinorum*, an endemic Gekkonid species of Saint Martin, photographed in its natural habitat, at Loterie Farm in April 2004. Picture: André Dutertre.

Remerciements – Nous remercions vivement Claire Saladin et Julien Chalifour, Sophie Bédel, Eric Delcroix, Jolt Evva et David Lafitte pour les informations sur la Tortue olivâtre. Nos remerciements vont aussi à Corentin Bochaton pour son avis sur les *Eleutherodactylus* fossiles d'Antigua. Merci également à André Dutertre pour la communication de ses photographies et à Bernard Le Garff pour ses conseils avisés dans la formation des noms scientifiques en français. Merci également aux relecteurs de cet article, en particulier à Olivier Lorvelec pour sa relecture très détaillée et ses nombreuses remarques constructives.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

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.

Barbour T. 1914 – A contribution to the zoögeography of the West Indies, with especial reference to amphibians and reptiles. *Mem. Mus. Comp. Zoöl.*, 44(2): 209-359, 1 pl.

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. & Ibéné B. 2008 – Les Hylidés envahissants dans les Antilles françaises et le peuplement batrachologique naturel. *Bull. Soc. Herp. Fr.*, 125: 41-67.

Brongersma L.D. 1959 – Some snakes from the Lesser Antilles. *Studies Fauna Curaçao*, 37: 50-60.

Caldwell D.K. & Erdman D.S. 1969 – Pacific Ridley Sea Turtle, *Lepidochelys olivacea*, in Puerto-Rico. *Bull. S. Calif. Acad. Sci.*, 68(2): 112.

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.

Cope E.D. 1869 – Seventh contribution to the herpetology of tropical America. *Proc. Amer. Phil. Soc.*, XI: 147-169.

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.

Duméril A.M.C. & Bibron G. 1834-1844 – *Erpétologie générale ou histoire naturelle complète des Reptiles*. Paris, Roret. T. I, 1834, 447 p. ; II, 1835, 680 p. ; III, 1836, 517 p. ; IV, 1837, 571 p. ; V, 1839, 854 p. ; VI, 1844, 609 p. ; VIII, 1841 (1838 partim), 792 p.

Duméril A.M.C., Bibron G. & Duméril A.H.A. 1854 – *Erpétologie générale ou histoire naturelle complète des Reptiles*. Paris, Roret. VII, vol. 1, 1-780, vol 2, 781-1536 ; IX, 440 p.; atlas, 24 p. 120 pl.

Fitzinger L.J. 1835 – Entwurf einer systematischen Anordnung der Schildkröten nach den Grundsätzen der Natürlichen Methode. *Ann. Wiener Mus. Naturgesch.*, 1: 105-128.

Fontaine B., Bichain J.-M., Cucherat X., Gargominy O. & Prié V. 2010 – Les noms français des mollusques continentaux de France : processus d'établissement d'une liste de référence. *La Terre et la Vie*, 65: 1-25.

Fretey J. 1991 – *Tortues marines dans l'Archipel guadeloupéen*. Rapport DNP-CEE.10 p.

- Fretey J. 1997 – *Propositions de sites de nidification des tortues marines prioritaires dans les Départements français d'Amérique*. Rapport préliminaire, DNP-WWF. 53 p.
- Fretey J. 1999 – Répartition des tortues du genre *Lepidochelys* Fitzinger, 1843. I. L'Atlantique ouest. *Biogeographica*, 75(3): 97-117.
- Fretey J. & Lescure J. 1999 – Présence de *Lepidochelys olivacea* (Eschscholtz, 1829) (Chelonii; Cheloniidae) dans les Antilles françaises. *Bull. Soc. Herp. Fr.*, 90: 41-49.
- Gargominy O., Tercerie S., Régnier C., Ramage T., Dupont P., Vandel E., Daszkiewicz, P. Lévêque, A., Leblond, S. Massary J.-C. de, Dewynter M., Horellou, A., Noël P., Noblecourt T., Comolet J., Touroult J., Barbut J., Rome Q., Bernard, J.-F., Bock, B., Malécot V., Bouillet V., Robbert Gradstein S., Lavocat Bernard E. & Ah-Peng C. 2016 – *TAXREF v10.0, référentiel taxonomique pour la France*. Muséum national d'Histoire naturelle, Paris. Archive de téléchargement contenant quatre fichiers. (<https://inpn.mnhn.fr/docs-web/docs/download/170248>)
- 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/Gymnophthamoidea: Squamata) based on the analysis of 48 loci under tree-alignment and similarity alignment. *Cladistics*, 32: 1-48.
- Hedges S.B. & Conn C.E. 2012 – A new skink fauna from Caribbean islands (Squamata, Mabuyidae, Mabuyinae). *Zootaxa*, 3288: 1-244.
- 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.
- Hothuis L.B. 1959 – H.E. Van Rijgersma - a little-known naturalist of St.Martin (Netherlands Antilles). *Stud. Fauna Curaçao oth. Carib Isl.*, 39: 69-78.
- 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.
- Köhler G. & Vesely M. 2011 – A new species of *Thecadactylus* from Sint Maarten, Lesser Antilles (Reptilia, Squamata, Gekkonidae). *ZooKeys*, 118: 97-107.
- 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.
- Lescure J. 1979 (1978) – Singularité et fragilité de la faune en Vertébrés des Petites Antilles. *C. R. Soc. Biogéogr.*, 482: 93-109.
- Lescure J. 1989 (1988) – 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, Leptodactylidae). *Bull. Soc. Herp. Fr.*, 94: 13-23.
- Lescure J. & Le Garff B. 2006 – *L'étymologie des noms d'Amphibiens et de Reptiles d'Europe*. Belin, Paris. 207 p.
- Lescure J., Bour R. & Ineich I. 1990 – Les noms scientifiques français des Reptiles d'Europe. *Bull. Soc. Herp. Fr.*, 54: 23-54

- Linnaeus 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.
- Linné C. 1766 – *Systema naturæ per regna tria naturæ, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. Editio Duodecima, Reformata.* Holmiæ, Laurentii Salvii, Stockholm. Tomus 1. 528 p.
- Lorvelec O., Pisanu B., Schmitt A. & Vallon T. 2013 – *Spondylurus martinae* (Saint Martin Skink). Distribution. *Carib. Herp.*, 39: 1.
- Lorvelec O., Barré N., Chalifour J., Teynié A., Pisanu B. & Hedges S.B. 2017 – Discovery of a population of *Spondylurus powelli* (Squamata: Mabuyidae) on Île Tintamarre (Saint-Martin, French Antilles) and comments on relationships among skinks of the Anguilla Bank. *Carib. Herp.*, 59: 1-8.
- Lowe S., Browne M., Boudjelas S. & Poorter M. 2007 – *100 espèces exotiques envahissantes parmi les plus néfastes au monde. Une sélection de la Global Invasive Species Database.* Invasive Species Specialist Group (ISSG). 12 p.
- Merrem B. 1820 – *Versuch eines Systems der Amphibien.* Johann Christian Krieger Marburg. xv + 291 p.
- Meylan A.B. 1983 – Marine turtles of the Leeward Island, Lesser Antilles. *Atoll Res. Bull.*, 278: 1-24.
- Miralles A., Gomes R., Angin B. & Ibéné B. 2017 – Étude systématique des scinques *Mabuya* de l'archipel guadeloupéen (Squamata, Scincidae). *Bull. Soc. Herp. Fr.*, 163: 67-84.
- Olson S.L. & David N. 2014 – The gender of the tortoise genus *Chelonoidis* Fitzinger, 1835 (Testudines: Testudinidae). *Proceed. Biol. Soc. Washington*, 126(4): 393-394.
- 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., Passaro R.J. & Henderson R.W. 1992 – Noteworthy herpetological records from Saint Maarten, Netherlands Antilles. *Caribb. J. Sci.*, 28(3-4): 234-235.
- Powell R., Henderson R.W. & Parmelee Jr. J.S. 2015 – *The Reptiles and Amphibians of the Dutch Caribbean Saba, St. Eustatius, and St. Maarten. Second edition, revised and expended.* Nature Guide Series n°004. Dutch Caribbean Nature Alliance, Bonaire, Dutch Caribbean. 344 p.
- Pregill G.K., Steadman D.W., Olson S.L. & Grady F.V. 1988 – Late Holocene Fossil Vertebrates from Burqua Quarry, Antigua, Lesser Antilles. *Smithson. Contr. Zool.*, 463: 1-27.
- Putney A.D. 1982 – *Survey of Conservation Priorities in the Lesser Antilles.* Final report. ECNAMP, resource data maps. 29 p.
- Pyron R.A., Burbrink F.T. & Wiens J.J. 2013 – A phylogeny and revised classification of Squamata, including 4 161 species of lizards and snakes. *BMC Evol. Biol.*, 13: 1-53.

- Rage J.-C. 1994 (1992) – Phylogénie et systématique des Lépidosauriens. Où en sommes nous ? *Bull. Soc. Herp. Fr.*, 62: 19-36.
- Reeder T.W., Townsend T.M., Mulcahy D.G., Noonan B.P., Wood Jr. P.L., Sites Jr. J.W. & Wiens J.J. 2015 – Integrated analyses resolve conflicts over squamate reptile phylogeny and reveal unexpected placements for fossil taxa. *PLoS ONE* 10(3): e0118199.
- 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.
- Schwartz A. 1967 – Frogs of the genus *Eleutherodactylus* in the Lesser Antilles. *Stud. Fauna Curaçao Carib. Isl.*, 23: 1-62.
- Streicher J.W. & Wiens J.J. 2017 – Phylogenomic analyses of more than 4000 nuclear loci resolve the origin of snakes among lizard families. *Biology Letters*, 13: 20170393.
- 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.
- Yokoyama M. 2012 – Reptiles and Amphibians introduced on St. Martin, Lesser Antilles. *IRCF Reptiles & Amphibians Conservation and Natural History*, 19(4): 271-279.
- Yokoyama M. 2013 – *The incomplete guide to the wildlife of Saint Martin. Revised and expanded second edition with over 500 photographs in full-color*. 128 p.

Manuscrit accepté le 9 novembre 2017



Anolis pogus Lazell, 1972 L'Anolis de Saint-Martin. Photo : Francis Girard.



Sphaerodactylus parvus King, 1962 Le Sphérodactyle de Saint-Martin. Photo : Francis Girard.



Pholidoscelis plei (Duméril & Bibron, 1839) L'Ameive de Plée (jusq'à récemment dans le genre *Ameiva*). Photo : Francis Girard.

Les méthodes d'échantillonnage et de suivi de l'Herpétofaune

par

Sébastien NYS⁽¹⁾ & Aurélien BESNARD⁽²⁾

(1) *Syndicat de l'Orge, 163 route de Fleury – F-91172 Viry-Châtillon cedex
sebastien.nys@syndicatdelorge.fr*

(2) *EPHE, Biogéographie et Écologie des Vertébrés,
Centre d'Écologie Fonctionnelle et Évolutive,
UMR 5175, 1919 route de Mende, F-34293 Montpellier cedex 5
aurelien.besnard@cefe.cnrs.fr*

Résumé – L'herpétofaune constitue un groupe taxinomique particulièrement touché par le déclin de la biodiversité mondiale. La conservation des espèces et de leurs populations nécessite que les herpétologues disposent de méthodes efficaces et rigoureuses pour évaluer leur état et suivre l'évolution de leurs tailles de population ou de leurs distributions au cours du temps afin de mettre en œuvre des mesures de gestion adaptées. Pourtant, très peu de travaux ont été entrepris pour évaluer l'efficacité des méthodes d'inventaires et de suivis des populations de Reptiles ; ce constat est particulièrement prononcé pour les Squamates et surtout pour les populations de serpents. Dans cet article, nous fournissons une revue des différentes techniques qui ont été utilisées pour détecter les Reptiles dans différents contextes. Nous expliquons en quoi les problèmes de détection peuvent impacter les conclusions des travaux menés sur le terrain et décrivons les différentes approches méthodologiques utilisées chez les Reptiles pour gérer ce problème avec leurs atouts et leurs limites. Nous concluons que la diversité des espèces, mais aussi des contextes font qu'il n'existe pas d'approche idéale pour l'étude des populations de Reptiles. Nous espérons que cette revue aidera les observateurs à faire des choix pertinents au regard de la diversité des expériences passées.

Mots-clés : Reptiles, herpétofaune, méthodes de détection, méthodes de suivi, échantillonnage, Capture-Marquage-Recapture, « distance sampling », « site occupancy ».

Summary – Sampling and monitoring methods for the herpetofauna. Herpetofauna is a taxonomic group that is particularly affected by the global decline biodiversity. The conservation of species and their populations requires that herpetologists have effective and rigorous methods for assessing their status and monitoring the evolution of their population sizes or distributions over time in order to implement relevant management measures. However, very little work has been undertaken to evaluate the efficiency of inventory and monitoring methods of the reptile populations; this remark is particularly accurate for the squamates and especially for snake populations. In this article, we provide a review of the different techniques that have been used to detect reptiles in different contexts. We explain how detection problems can impact on the findings during field work and we describe the different methodological approaches used with reptiles to manage this problem with their strengths and limitations. We conclude that the diversity of species but also of contexts makes it impossible to use a single ideal method to study the populations of reptiles and we hope that this review will help observers to apply choices that are relevant according to diversity of past experiences.

Key-words: Reptiles, herpetofauna, detection methods, monitoring methods, sampling, Capture-Marking-Recapture, distance sampling, site occupancy.

I. INTRODUCTION

L'herpétofaune est un groupe taxinomique particulièrement complexe à appréhender pour les chercheurs, écologues et naturalistes, en particulier lorsqu'il s'agit de mener des inventaires ou des suivis de leurs populations. En effet, ces animaux ont pour la plupart des rythmes d'activités variables dans le temps (principalement en raison de leur besoin thermique), des colorations souvent cryptiques et des mœurs généralement discrètes, ce qui rend leur détection particulièrement difficile et variable dans le temps et dans l'espace. À titre d'exemple, une étude portant sur la tortue d'Hermann indique que les probabilités de détection des individus restent faibles, de l'ordre de 8 % pour un effort d'une heure sur 5 hectares (Couturier *et al.* 2013). De même, des suivis menés sur des coronelles lisses et des couleuvres d'Esculapes munies d'émetteurs ont démontré que les individus étaient rarement visibles dans leur habitat naturel et ce, même lorsque les conditions étaient idéales pour l'observation (Naulleau *et al.* 1989, Gent *et al.* 1996). En effet, seulement 38 % des coronelles lisses localisées par émetteurs étaient visibles lors des prospections (Gent *et al.* 1996). L'échantillonnage et le suivi de l'herpétofaune sont en conséquence particulièrement compliqués puisqu'ils sont contraints et influencés par des variables à la fois environnementales et comportementales (Pellet & Schmidt 2005, Adria & Bull 2008).

Or, la détection est une variable prépondérante lorsque l'on aborde les questions de richesse spécifique, d'abondance ou même d'occurrence, puisqu'une détection non-exhaustive des individus sur le terrain induira systématiquement une sous-estimation de ces paramètres (Measey 2006, Hutchens & DePerno 2009).

En raison de la difficulté majeure que représente la détection chez les Reptiles, les naturalistes et les chercheurs ont eu recours à un certain nombre de techniques à travers le monde pour essayer de maximiser leur détection. Nous présentons ici une synthèse de ces différentes techniques utilisées pour des inventaires ou des suivis de l'herpétofaune dans différentes régions géographiques.

Parmi les objectifs les plus communs des naturalistes, nous pouvons citer en premier lieu les inventaires qui visent à caractériser la richesse spécifique d'un site ou à obtenir des indices d'abondance notamment dans le but de les comparer dans le temps pour caractériser les tendances des populations. Or, bien que largement utilisées aujourd'hui, ces méthodes souffrent des biais induits par les difficultés de détection tout comme les estimations d'abondances pour lesquelles ces biais sont à priori mieux admis (voir Besnard & Salles 2010). Nous nous attacherons donc dans cet article à traiter des méthodes de suivi les plus rigoureuses, notamment les méthodes de recensement, de « *distance sampling* », de Capture-Marquage-Recapture ainsi que celles de « *site occupancy* » avec leurs avantages et leurs limites lorsqu'il s'agit d'estimer des paramètres populationnels pour l'herpétofaune.

Les Reptiles : une situation préoccupante

La situation de l'herpétofaune (Amphibiens et Reptiles) au plan mondial est particulièrement préoccupante. En effet, les Amphibiens et les Reptiles connaissent un déclin de leurs populations particulièrement marqué (Alford & Richards 1999, Houlahan *et al.* 2000) et sont actuellement considérés comme deux des groupes faunistiques les plus menacés à travers le monde (Pough *et al.* 1998, Gibbons *et al.* 2000, Stuart *et al.* 2004). Les déclin constatés sur de nombreuses populations de Reptiles sont relativement similaires à ceux rencontrés pour les Amphibiens en termes d'ampleur taxinomique, de portée géographique, et de gravité.

Par ailleurs, la connaissance de la diversité chez les Reptiles est étonnamment disparate en fonction des groupes et des espèces (Bohm *et al.* 2013). Certains taxons comme les

serpents restent globalement méconnus et pour ces espèces, le risque d'extinction peut actuellement être sous-estimé en raison du manque crucial d'information sur l'état des populations, alors qu'en comparaison les tortues et les menaces qu'elles subissent sont bien mieux connues (Gibbons *et al.* 2000).

Les menaces constatées sur les Reptiles concernent à la fois une ampleur géographique d'ordre mondial et touchent les différents ordres de ce groupe taxinomique : les *Testudines*, *Crocodylia*, *Sphenodontia* et *Squamata*. De nombreuses études attestent du déclin observé parmi les différents ordres de ce groupe ; les *Testudines* (Stubbs & Swingland 1985, Dodd 1988, Asian Turtle Trade Working Group 2000, Cadi & Joly 2004, Buhlmann *et al.* 2009), les *Squamata* (Bonnet 1995, Baron 1997, Cooper & Davies, 1997, Zuiderwijk *et al.* 1998, Bonnet & al. 1999, Filippi 2003, Goiran & Shine 2012), les *Sphenodontia* (Castanet & Saint Girons 1988, Daugherty *et al.* 1990, Cree & Butler 1993), les *Crocodylia* (Crocodile Specialist Group 1996) et ce, à l'échelle mondiale sur de nombreux territoires géographiques, l'Europe (Strijbosch & Van Gelder 1997, Guiller & Legentilhomme 2006, Cox & Temple 2009, Guiller 2009, UICN France, MNHN & SHF 2009), l'Amérique du Nord (Rosen & Lowe 1994, Row *et al.* 2007, Winne *et al.* 2007), l'Asie (Asian Turtle Trade Working Group 2000), l'Australie (Shine 1991), l'Afrique (Bates *et al.* 2014).

Parmi les causes de déclin avérées des populations de Reptiles, six grandes menaces sont aujourd'hui identifiées comme facteurs déterminants de la baisse des populations mondiales : (1) **la perte, la dégradation et la fragmentation des habitats** (Vos & Chardon 1998, Diaz *et al.* 2000, Gibbons *et al.* 2000, Feyrer *et al.* 2007, Lee & Slak 2007, Beaupre & Douglas 2009), cette dernière induisant aussi **une perte de diversité génétique** (Jaggi *et al.* 2000, Ujvari *et al.* 2002), (2) **l'introduction d'espèces invasives** (Stolzenburg 1999, Cadi & Joly 2004, Dubois 2006), (3) **la pollution environnementale** (Harshbarger *et al.* 2000), (4) **les maladies et le parasitismes** (Pounds *et al.* 2006), (5) **le commerce et l'exploitation non durable** (Dodd 1997, Todd 2008), et (6) **le changement climatique global** (Bairlein & Winkel 2001, Araújo *et al.* 2006, Botkin *et al.* 2007, Pachauri *et al.* 2008, Sinervo *et al.* 2010).

Un besoin fondamental d'évaluation

Les menaces qui pèsent sur l'herpétofaune impliquent de pouvoir évaluer l'état de conservation des espèces et de leurs populations à travers le monde de manière à développer des politiques publiques de conservation visant ces espèces.

Les programmes de surveillance par le biais de **suivis**, ou « **monitoring** » (terme anglais que nous utiliserons par la suite du fait de son manque d'équivalent strict en français) servent à suivre les changements dans la répartition et l'abondance des espèces et sont à la base des évaluations menées dans les espaces protégés et sur les espèces protégées (Yoccoz *et al.* 2001, Lindenmayer *et al.* 2012). Les « **monitoring** » visent donc à caractériser la tendance (stable, à la hausse, à la baisse, fluctuant) de la surface d'un habitat ou des effectifs d'une espèce, au moyen d'une comparaison pluriannuelle de valeurs simples telles que la présence/absence par maille (permettant le calcul d'une fréquence dans un système de maillage) ou l'évolution des superficies occupées par l'habitat/espèce par exemple.

La détection : un problème majeur pour les suivis et « **monitoring** »

Un des problèmes majeurs avec la plupart des programmes de surveillance est que la détection des espèces reste souvent imparfaite et certains individus, voire populations, sont inévitablement manqués lors des visites sur le terrain et de ce fait, la vraie distribution et/ou l'abondance d'une espèce sur un ou plusieurs sites peuvent être largement sous-estimées (Pellet & Schmidt 2005).

Ainsi, la sous-détection d'individus peut entraîner d'importants biais pour l'estimation des tailles de population (Kéry & Schmidt 2008), mais aussi pour celle de la richesse spécifique (Pellet & Schmidt 2005); il convient donc de multiplier les méthodes de détection et, lors des analyses, de modéliser des probabilités de détection des espèces/individus ciblées (Kéry & Schmidt 2008). En effet, de nombreuses études ont démontré la nécessité de prendre en compte la détectabilité des espèces dans les phases d'analyses pour pouvoir interpréter, sans risque, les données obtenues sur le terrain (Boulinier *et al.* 1998).

L'échantillonnage de l'herpétofaune s'avère aussi complexe, car les variables environnementales telles que la température, l'humidité, le vent ou la saison influent fortement sur l'activité des individus, activité qui à son tour influence la détectabilité des animaux (Vogt & Hine 1982, William & Berkson 2004).

La probabilité de détection des individus, peut être également sensible à d'autres variables, telles que l'espèce, le type d'habitat, la période de prospection, la zone étudiée, la taille de la population, ou l'observateur (Kéry 2002). La probabilité de détection d'une espèce, et cela pour toutes les espèces, est aussi fortement influencée par la taille des populations (Kéry 2002). Par exemple, chez *Vipera aspis*, la probabilité de détection de l'espèce sur des sites est respectivement de 0,23 à 0,50 et 0,70 dans les petites, moyennes et grandes populations. De même, la probabilité de détection de l'espèce sur divers sites est de 0,09 à 0,45 et 0,56 dans les petites, moyennes et grandes populations chez *Coronella austriaca* (Kéry 2002). Avec ces estimations, Kéry (2002) conclut que les sites de prospection doivent être visités au moins 12 fois sans détection de l'espèce pour *Vipera aspis*, 34 fois pour *Coronella austriaca*, et 26 fois pour *Natrix natrix*, avant de pouvoir affirmer, avec 95% de probabilité de ne pas se tromper, que le site est inoccupé par l'espèce. La démonstration de la présence ou de l'absence de ces espèces sur des sites, nécessite, en conséquence, d'importants efforts de prospection.

En fonction des difficultés de détection des espèces, il est souvent nécessaire de mettre en place des études complémentaires pour limiter les biais liés à cette détection non-exhaustive, par exemple à l'aide de la radio-télémetrie (Naulleau *et al.* 1996, Whitaker & Shine 2003, Couturier *et al.* 2013), ou par double comptage (Schindler *et al.* 2008, Couturier *et al.* 2013) pour corriger les estimations fournies par les méthodes de comptage usuelles.

II. LES MÉTHODES DE DÉTECTION DE L'HERPÉTOFAUNE

Confrontés à ces difficultés de détection, les chercheurs et naturalistes ont testé différentes techniques pour améliorer la détection de ces animaux. Pour les Reptiles, le choix des méthodes d'échantillonnage employées a une grande importance pour la qualité des résultats d'une étude, car plusieurs travaux ont démontré que les probabilités de capture ou de détection des individus diffèrent selon les techniques d'échantillonnage employées (Vogt & Hine 1982, Williams & Berkson 2004), mais aussi en fonction des espèces et de la taille des individus (Gibbons & Semlitsch 1981, Enge 2001).

Comme l'ont soulignées diverses études, la plupart des méthodes d'échantillonnage utilisées pour les Reptiles ont été utilisées à la fois pour la collecte d'Amphibiens et de Reptiles (Ribeiro-Júnior *et al.* 2008). En effet, les deux groupes sont souvent associés et certaines espèces peuvent être détectées avec les mêmes techniques d'échantillonnage (Ryan *et al.* 2002). Par exemple, aux États-Unis, des systèmes de pièges à entonnoir (« *funnel traps* ») combinés avec des systèmes de clôtures de dérives (« *drift fence* ») ont permis de détecter à la fois des espèces d'Amphibiens et des espèces de Reptiles. Parmi ces animaux, des Grenouilles (*Ascaphus truei*, *Pseudacris regilla*, *Rana draytonii*), des Salamandres (*Dicamptodon tenebrosus*, *Ambystoma gracile*, *Aneides ferreus*, *Batrachoseps wrighti*,

Ensatina eschscholtzii, *Plethodon dunni*, *Taricha granulosa*), des lézards (*Plestiodon skiltonianus*, *Elgaria coerulea*, *Sceloporus occidentalis*) et des serpents (*Charina bottae*, *Thamnophis ordinoides*, *Common garter snake*) (Corn & Bury 1990).

Pour atteindre l'exhaustivité de la détection des espèces et des individus, la combinaison de plusieurs techniques semble nécessaire (Greenberg *et al.* 1994). Ainsi, diverses études comparatives sur ces techniques d'échantillonnage de l'herpétofaune ont révélé que chacune présentait ses propres avantages et ses propres inconvénients ainsi qu'un ensemble de biais d'échantillonnage (Campbell & Christman 1982, Vogt & Hine 1982, Corn & Bury 1990, Rice *et al.* 1994, Fair 1995, Fair & Henke 1997, Jorgensen *et al.* 1998, Ryan *et al.* 2002, Ribeiro-Júnior *et al.* 2008). Par exemple, Clawson et Baskett (1982), ont rapporté une forte efficacité pour la capture de serpents, lézards et grenouilles des pièges à entonnoirs simples et doubles (« *single and double-ended funnel traps* ») dans le Missouri. Cependant, Bury et Corn (1987) concluent, eux, que les pièges à entonnoir s'avèrent inefficaces pour la capture de grands serpents. Diversifier les techniques permet donc d'obtenir une vision plus exhaustive de l'herpétofaune sur des sites.

Parmi les techniques les plus couramment mentionnées dans la littérature, citons la **prospection à vue** ou observation directe, considérée comme une méthode active, souvent associée à la recherche d'exuvies (Cheylan 1981b). Il s'agit d'une des méthodes les plus couramment utilisées du fait de sa simplicité d'exécution, et en raison du peu de moyens matériels qu'elle nécessite (Doan 2003, Graitson & Naulleau 2005, Fisher *et al.* 2008, Graitson 2008, Guiller *et al.* 2012). Cette méthode de détection active implique pour l'observateur la recherche spontanée de Reptiles. La compréhension de leur écologie, de leur rythme d'activité et de leurs exigences en termes d'habitat est primordiale pour que la méthode soit efficace. Parce que de telles méthodes sont essentiellement basées sur la capacité de l'observateur et à son intuition quant à l'activité des espèces et à la répartition sur un site, elles sont sensibles à l'hétérogénéité des compétences des observateurs mais aussi à celle de la structure de l'habitat (Mullin & Seigel 2009).

Cette méthode, d'abord utilisée sans protocole particulier (Crump & Scott 1994), est par la suite devenue standardisée avec des protocoles normalisés via par exemple la mise en place de quadrats, transects ou parcelles (Doan 2003, Sewell *et al.* 2012), ou avec un contrôle du temps passé à l'inventaire, « inventaire à vue à temps contrôlé » qui consiste par exemple à soulever des abris potentiels (débris ligneux, pierres) pendant une période de 30 minutes à la recherche de Reptiles (Crump & Scott 1994). Cette technique, même standardisée, présente toutefois des carences, en particulier pour la détection d'espèces cryptiques ou discrètes, ce qui est le cas pour la majorité des serpents (Graitson & Naulleau 2005) ou pour certaines espèces comme la tortue d'Hermann (Couturier *et al.* 2013).

Des techniques de piégeage sont également employées depuis plusieurs décennies pour l'échantillonnage de divers groupes faunistiques, dont l'herpétofaune (Thompson *et al.* 2005) et également pour les Amphibiens. Pour les Reptiles, des techniques de piégeage tels que les pièges à fosse, pièges à entonnoir, ou le « *drift fencing* » ont été utilisés pour échantillonner l'herpétofaune dès les années 1940 (Imler 1945, Fitch 1951, Banta 1957, Banta 1962, Medica *et al.* 1971). Ces techniques ont depuis évolué, en particulier la forme des réseaux de piégeage, pour répondre plus efficacement aux différents types d'habitats et aux objectifs recherchés.

Certains travaux ont cherché à comparer l'efficacité de ces méthodes de détection de l'herpétofaune (Greenberg *et al.* 1994) ; ils concluent de manière globale à une nécessaire combinaison des techniques, car aucune technique seule ne permet la réalisation exhaustive d'un échantillonnage. Différents modèles de piégeage ont été ou sont donc régulièrement mentionnés dans la littérature pour la détection de l'herpétofaune.

Les pièges à fosses « Pitfall Traps ».

Les pièges à fosses ont été largement utilisés pour la capture d'Amphibiens ; néanmoins, certaines espèces de Reptiles peuvent être détectées par le biais de cet outil de capture. La littérature atteste notamment de l'utilisation très diverse de ce type de pièges, avec différents matériaux et de différentes tailles tels que des seaux en plastique, des boîtes de café, des seaux en métal, des contenants d'eau, ou de la poterie locale (Pearson 1955, Banta 1957, Gibbons & Bennet 1974, Gibbons & Semlitsch 1981, Campbell & Christman 1982, Vogt & Hine 1982, Yunker *et al.* 1992, Case & Fisher 2001, Kjos & Litvaitis 2001, Ryan *et al.* 2002, Fortin *et al.* 2004, Garden *et al.* 2007, Bell 2009). La technique s'avère relativement efficace pour les individus de petite taille mais doit être combinée à des clôtures de dérivation (« *drift fencing* ») (Fig. 1). Toutefois, pour une approche exhaustive de l'abondance, cette seule technique de détection semble ne pas être suffisante (Gibbons & Semlitsch 1981).

Les pièges à fosses couverts « Pitfall Trap Cover ».

La technique est identique à celle du piège à fosse ; seule une protection sur le dessus du piège apporte une différence à la précédente méthode. Elle présente toutefois l'avantage de réduire les risques de mortalité après capture en protégeant les animaux de la lumière directe du soleil ou de la noyade en cas de précipitations (Fisher *et al.* 2008).

Les pièges à entonnoir « Funnel trap »

L'utilisation de **pièges à entonnoir « Funnel trap »** (Fig. 2) est une technique qui a été utilisée à plusieurs reprises pour des suivis de l'herpétofaune (Greenberg *et al.* 1994, Cagle 2008). De nombreux types de pièges à entonnoirs existent, de la conception « maison » réalisée avec des matériaux à maillage fin (Fitch 1951), ou à partir de pièges à poissons modifiés. Tous les pièges à entonnoirs consistent, cependant, en un cylindre avec un entonnoir inversé dans l'une des deux sorties « *single-ended* » ou dans les deux « *double-ended* » (Greenberg *et al.* 1994). Les pièges à entonnoir se sont avérés efficaces pour la capture de certains lézards terrestres et arboricoles en particuliers pour certains Geckos.

L'utilisation de pièges à entonnoir est souvent notée comme complémentaire à d'autres techniques, en particulier celle des clôtures de dérivation (« *drift fencing* »). Des études ont comparé l'efficacité des pièges à entonnoir avec les pièges à fosses. Il en ressort que les pièges à entonnoir sont globalement plus efficaces pour un grand nombre de taxons (Greenberg *et al.* 1994, Christiansen & Vandewalle 2000, Jenkins *et al.* 2003). Ce constat a également été fait par Campbell et Christman (1982), qui considèrent les pièges à entonnoir comme plus efficaces que les autres pièges pour la capture des serpents. Néanmoins, un des principaux inconvénients des pièges à entonnoirs est le risque de capture de petits oiseaux, de mammifères et d'insectes (Fitch, 1951). En outre, les pièges peuvent être ouverts par les grands mammifères, ou chiens et induire une mortalité sur les individus capturés (Fitch 1951).

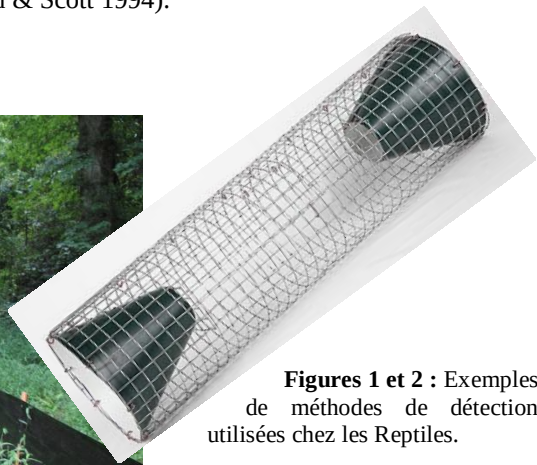
Globalement, la technique du piège à entonnoir a été relativement peu mentionnée dans la littérature (voir cependant Fair & Henke 1997, Hanlin *et al.* 2000, Johnson & Barichivich 2004).

Les clôtures de dérivation

L'utilisation des **clôtures de dérivation « drift fencing »** associées à de grands pièges à fosse est une technique décrite comme efficace dans la littérature pour l'échantillonnage des Reptiles squamates (Imler 1945, Gloyd 1947, Woodbury 1951, Nelson & Gibbons 1972, Semlitsch *et al.* 1981, Enge 2001 Ryan *et al.* 2002, Cagle 2008). Le système de clôtures, fait

de divers matériaux, et avec ou sans pièges à fosse, est également décrit comme efficace pour l'échantillonnage des Chéloniens (Bennett *et al.* 1970, Gibbons 1970, Wygoda 1979, Burke *et al.* 1998).

Les pièges à entonnoirs placés le long des clôtures de dérivation semblent s'avérer plus efficace que l'utilisation d'une clôture simple pour la capture d'Amphibiens et de Reptiles (Enge 2001, Cagle 2008). Dans le cadre d'études sur les populations et la dynamique des communautés de l'herpétofaune aquatique, cette technique a été adaptée autour des habitats aquatiques de façon à encercler l'eau, favorisant ainsi la capture d'espèces entrantes et sortantes (Gibbons & Bennett 1974, Dodd & Scott 1994).



Figures 1 et 2 : Exemples de méthodes de détection utilisées chez les Reptiles.

Clôture de dérivation (à gauche) et piège à entonnoir (à droite)

Figures 1 and 2: Examples of methods of detection used for the reptiles. Drift fencing (left) and funnel trap (right).

(<https://blog.wildlife.virginia.gov/wp-content/uploads/2015/02/Drift-Fence.jpg>)

(<https://www.schmittent.com/sites/default/files/product-images/185.jpg>)

La technique des « plaques-abris », « plaques-refuges » ou « abris artificiels »

Depuis plusieurs dizaines d'années maintenant, l'utilisation de plaques-abris (de différentes natures et tailles) est recommandée à des fins d'inventaires et de suivis chez les squamates (lézards et serpents) dans différentes régions du monde : en Europe occidentale, aux États-Unis, Nouvelle-Zélande. Cette méthode de détection consiste à déposer à même le sol de grands objets plats, de natures diverses, qui accumulent la chaleur et donc favorisent la thermorégulation, tout en servant d'abris et sont de ce fait très prisés par diverses espèces de serpents et lézards, dont des geckos (Goddard 1984, Fitch 1987, Inns 1996, Naulleau *et al.* 2000, Thierry *et al.* 2009).

Ces refuges artificiels ont été largement utilisés depuis la fin des années 1970 (Pillet & Gard 1979, Goddard & Spellerberg 1980, Goddard 1984, Braithwaite *et al.* 1989, Smith 1990) et cela dans de nombreux pays, en Suisse (Pillet & Gard 1979, Berney 2003), en Grande-Bretagne (Grant *et al.* 1992, Reading 1996), en Allemagne (Walter & Wolters 1997), en Belgique (Graitson 2004), aux États-Unis (Ryan *et al.* 2002) au Canada (Engelstoft & Ovaska 2000) ou en Nouvelle-Zélande (Thierry *et al.* 2009).

La technique des plaques-abris s'avère ainsi particulièrement efficace pour la détection d'espèces cryptiques et discrètes, en particuliers les Ophidiens souvent difficiles à détecter

par la simple prospection à vue (Naulleau *et al.* 2000). Par exemple, en Belgique et en Grande-Bretagne, tous les Reptiles indigènes ont été signalés dans des études utilisant cette méthode de détection (Foster & Gent 1996, Graitson 2004).

En France, des plaques-abris ont été posées à partir des années 1980, notamment dans la réserve naturelle de Chizé dans les Deux-Sèvres (Lucchini 1997, Naulleau *et al.* 2000), puis l'utilisation de cette technique s'est développée dans d'autres régions, comme en Ile-de-France ou en Bourgogne (Rossi 1996, 1999, Couratier & Girault 1998). Plusieurs études démontrent qu'en France métropolitaine, la technique des plaques-abris favorise la détection d'au moins 16 espèces de Reptiles sur les 37 espèces potentielles. Il s'agit d'*Anguis fragilis* (Graitson & Naulleau 2005, Marchand & al. 2013), de *Chalcides striatus* (Marchand & al. 2013), de quatre Lacertidés : *Lacerta agilis*, *Lacerta bilineata*, *Zootoca vivipara*, *Podarcis muralis*, (Rossi 1999, Graitson & Naulleau 2005, Caron & al. 2010, Marchand & al. 2013) et de dix espèces de serpents : *Hierophis viridiflavus*, *Coronella austriaca*, *Coronella girondica*, *Rhinechis scalaris*, *Zamenis longissimus*, *Natrix natrix*, *Natrix maura*, *Malpolon monspessulanus*, *Vipera aspis*, *Vipera berus* (Cheung & Gent 1996, Gent *et al.* 1996, Couratier & Girault 1998, Graitson & Naulleau 2005, Marchand *et al.* 2013).

Cette technique s'avère par ailleurs plus efficace que la simple prospection à vue (Gent *et al.* 1996, Foster & Gent 1996, Lucchini 1997, Hutchens & DePerno 2009). En effet, au moins trois espèces très discrètes sont fréquemment observées sous les plaques, alors qu'elles sont rarement détectées en prospection visuelle classique, il s'agit de la couleuvre d'Esculape (*Zamenis longissimus*), de la coronelle lisse (*Coronella austriaca*) et de l'orvet (*Anguis fragilis*). La grande attractivité des plaques pour ces espèces a été soulignée dans plusieurs études (Naulleau 2002 pour *Zamenis longissimus*, Graitson 2004a pour *Coronella austriaca*, Platenberg & Langton 1996, Riddell 1996, Berney 2003 in Graitson & Naulleau 2005, Graitson 2004a et b, pour *Anguis fragilis*).

Selon les études, des matériaux différents ont été testés comme abris artificiels : des plaques en tôle ondulées (Rossi 1999, Berney 2003, Guiller & Legentilhomme 2006, Lettink & Cree 2007), des plaques ondulées en fibrociment (Lucchini 1997, Naulleau *et al.* 2000, Naulleau 2002, Graitson 2004ab), des plaques en caoutchouc (Cheung & Gent 1996, Rossi 1999, Caron *et al.* 2010), des plaques en bois (Adria & Bull 2008, Marquez-Ferrando *et al.* 2009), des tuiles en béton (Lettink & Cree 2007). En Grande-Bretagne, les tôles métalliques ondulées ont parfois été peintes en noir pour accumuler davantage la chaleur. En effet, certains matériaux, de par leurs capacités thermiques, s'avèrent plus ou moins attractifs que d'autres, en particulier selon les espèces et leurs besoins thermiques (Cheung & Gent 1996, Riddell 1996, Adria & Bull 2008). Lorsque le choix est proposé, les Reptiles (*Anguis fragilis*, *Zootoca vivipara*, *Natrix natrix* et *Vipera berus*) fréquentent, toutes espèces confondues, les plaques-abris dans les proportions suivantes : 57 % pour les tôles métalliques, 28 % pour le bois, 10 % pour le fibrociment et 5 % pour le caoutchouc (dans Graitson & naulleau 2005). D'autres études ont depuis démontré que les plaques en caoutchouc semblaient plus attractives pour les Reptiles que les plaques en tôles ondulées, en métal ou en fibrociment (Caron *et al.* 2010, Marchand *et al.* 2013). Ainsi, le matériau le plus couramment utilisé chez les Reptiles est devenu progressivement le caoutchouc, (plaque de type « tapis de carrière »), souvent utilisé comme seul et unique matériau (Graitson & Naulleau 2005). D'ailleurs, le protocole commun d'inventaire des Reptiles terrestres sur les réserves naturelles en France s'est orienté vers ce type matériau (Réserves Naturelles de France 2013).

III. LES MÉTHODES DE SUIVI DE L'HERPÉTOFAUNE

Les problèmes de détectabilité des individus rencontrés dans divers groupes taxinomiques ont induit le développement, au cours de ces quarante dernières années, de nouvelles méthodes permettant de limiter les biais dans l'estimation des abondances mais aussi des occurrences. Ces méthodes permettent de modéliser la probabilité de détection des individus (Burnham 1981), et ainsi de corriger les biais que peuvent induire la sous-détection ou l'hétérogénéité de la détection lors des comptages ou des inventaires.

Les méthodes de double comptage

Les méthodes de double comptage (Cook & Jacobson 1979, Thompson 1992) consistent à faire compter les animaux par deux observateurs indépendants. La comparaison entre le nombre d'animaux détectés par un seul et par les deux observateurs fournit alors une estimation de la probabilité de détection (Bart & Earnst, 2002). Il faut cependant que les animaux puissent être identifiés individuellement pour que cette méthode puisse être utilisée, ce qui n'est pas évident pour l'herpétofaune.

Les méthodes d'échantillonnages avec retrait (« removal sampling »),

Les méthodes d'échantillonnages avec retrait consistent à effectuer plusieurs prélèvements dans un intervalle de temps court. Le rapport entre le nombre d'individus capturés lors de deux sessions successives fournit une estimation de la probabilité de détection des individus (Farnsworth *et al.* 2002, Dorazio & Jelks 2005). Cette méthode requière en général de grands effectifs et des taux de capture relativement importants pour être efficace. Elle ne semble donc pas très adaptée à l'herpétofaune.

La méthode de recensement

Le recensement est une méthodologie employée pour estimer les tailles de population. Cette méthode consiste à prospecter un échantillon de sites et à dénombrer les individus présents, ce qui par extrapolation à l'ensemble de la surface occupée, permet d'obtenir une estimation de taille de la population (Seber 1982, Yoccoz *et al.* 2001). Le recensement représente la technique la plus souvent utilisée pour l'estimation des abondances ou des tailles de population. La méthode repose cependant sur l'hypothèse cruciale que la détection des individus est de 100 %, c'est-à-dire que tous les individus présents sur un site donné sont observables et comptés lors de la session de terrain ! Or comme nous l'avons évoqué précédemment, la détection de l'herpétofaune est un exercice particulièrement difficile et approximatif. De manière globale, cette méthode ne semble donc pas adaptée à l'herpétofaune.

Les méthodes de Capture-Marquage-Recapture

Les méthodes dites de « Capture-Marquage-Recapture » (Otis *et al.* 1978), notées CMR, sont développées pour des cas où tous les individus ne sont pas détectés lors d'un passage sur le terrain. Elles se proposent d'estimer la probabilité de détecter les individus, pour ensuite corriger les comptages afin d'obtenir une estimation non-biaisée par la détection de l'abondance sur un site.

Le suivi par Capture-Marquage-Recapture est une approche basée sur l'identification d'individus d'une partie de la population. La reconnaissance individuelle se fait soit à l'aide d'un marquage qui attribue un numéro unique à chaque individu (marquage à la peinture, coupure ou brûlage d'écailles pour les serpents et lézards, voire le baguage pour les tortues), soit en utilisant une combinaison de marques uniques naturellement présentes sur les

individus (cas des patrons ventraux chez la couleuvre à collier ou les écailles frontales pour certaines espèces de vipère). Ensuite, les individus « marqués » seront suivis tout au long de l'étude à travers plusieurs occasions de recaptures successives.

Après avoir capturé, marqué, et relâché les individus sur une ou plusieurs sessions de capture, l'inférence sur la taille de la population est obtenue par la comparaison des proportions d'individus marqués et des individus non marqués au cours de multiples sessions de capture (Bonner & Schwarz 2006).

Pour les aspects purement méthodologiques, il existe un certain nombre d'hypothèses à respecter pour que les méthodes de CMR fournissent des estimations non-biaisées. Leur respect impose d'une manière générale des contraintes dans la manière de mener les opérations de terrain.

- La **première hypothèse** est que le travail de terrain doit être conduit en un minimum de deux sessions (on est alors dans le cadre des méthodes de doubles comptages décrites ci-dessus), idéalement plus. Lors de chaque session, l'observateur doit prospecter, de manière aléatoire, l'ensemble de la zone d'étude sur laquelle il veut estimer la taille de la population (Williams *et al.* 2002).
- La **deuxième hypothèse** fondamentale est que les marques ne doivent pas être perdues ou ne doivent pas se dégrader et devenir illisibles durant tout le temps où les sessions de terrain sont conduites (Bonner & Schwarz 2006). Contrairement à ce que l'on pourrait croire, les pertes de marques sont très fréquentes et les conséquences sur les estimations sont extrêmement importantes. En effet, s'il y a perte de marques, on aura tendance à surestimer la taille de la population du fait qu'on comptera plusieurs fois les mêmes individus sans le savoir.
- La **troisième hypothèse** est que la population étudiée doit être « fermée », c'est-à-dire qu'elle n'échange pas d'individus avec l'extérieur par émigration ou immigration et qu'il n'y a ni natalité ni mortalité dans l'intervalle de temps entre la première et la dernière session de terrain (Williams *et al.* 2002). Cette hypothèse peut paraître difficile à respecter, notamment lors de suivis menés sur des populations de lézards ou serpents car ce sont des animaux agiles capables de franchir de nombreux obstacles naturels. Pour respecter ces hypothèses il faut tenter de rapprocher les sessions de terrain dans le temps (des jours successifs, voire des heures successives).

Les techniques de marquage chez les Reptiles

Plusieurs techniques de marquages ont été utilisées par les herpétologues dans le cadre de programmes de Capture-Marquage-Recapture sur l'herpétofaune. La littérature fait ainsi état de plusieurs techniques adaptées aux différents ordres et espèces du groupe (photo-identification, marquage par incision d'écailles, par brûlage, marquage par transpondeur, ou encore par ADN)

Parmi le panel des techniques utilisées, certaines s'avèrent dangereuses pour l'animal et doivent donc être proscrites ; citons à ce titre la technique du « *Toe clipping* » qui consiste à amputer des doigts, principalement utilisée chez les lézards et Geckos (Voir Paulissen & Meyer 2000). La plupart des autres techniques utilisées présentent quant à elles un risque moindre pour l'animal.

Ainsi parmi les techniques courantes non dommageables, nous pouvons citer les techniques de photos-identification soit à partir des patterns de coloration de l'animal, utilisées par exemple pour des tortues marines (Reisser *et al.* 2008), des lézards (Sacchi *et al.* 2010), ou sur des serpents, par exemple par la comparaison des patrons de la face ventrale chez *Natrix natrix* (Brown 1991), la comparaison des patrons de la tête chez plusieurs espèces

de Vipéridés (Sheldon & Bradley 1989, Brown 1991, Riddell 1996), ou bien par des marquages à la peinture avec un système de numérotation.

Les bagues sont aussi couramment utilisées pour le marquage des Chéloniens (Livoreil 2009, Couturier *et al.* 2013).

À la fin des années 1980, l'utilisation de transpondeur de type « PIT Tags » (« *passive integrated transponders* ») a fait son apparition dans la recherche herpétologique. Le transpondeur est incisé sous l'épiderme ou dans un muscle de l'animal à l'aide d'une seringue ; ce dernier comporte un code alphanumérique qui peut être lu à courte distance grâce à un lecteur portable. Les Transpondeurs passifs intégrés (PIT) ont démontré une fiabilité de reconnaissance de près de 100 % s'ils ont bien été implantés (Gibbons & Andrews 2004). Cependant, la technologie est relativement coûteuse et dans la plupart des cas, les probabilités de reprise des Reptiles sont trop faibles pour justifier leur utilisation. Par ailleurs, l'utilisation des transpondeurs s'avère particulièrement délicate pour les nouveau-nés et les espèces de petites tailles et rend la pratique plus délicate (Gibbons & Andrews 2004). En France, cette technique a été utilisée pour des suivis sur des vipères aspics et couleuvre d'Esculape (Naulleau & Bonnet 1995).

Plus récemment encore, la technique de « marquage » par ADN est apparue dans les années 2000, pour les Amphibiens (Pidancier *et al.* 2003), les Chéloniens (Poschadel & Moller 2004), le *Tuatara* (Miller 2006), les lézards (Carranza & Arnold 2006) ou les serpents (Beebee 2008, Ferchaud *et al.* 2010). Pour les serpents, cette technique s'opère par le prélèvement d'une écaille ventrale, d'un bout de queue ou parfois par une prise de sang (Carranza *et al.* 2006, Beebee, 2008). Plusieurs marqueurs génétiques existent tels que les allozymes, les AFLP (« *amplified fragment length polymorphism* ») et les SSR (« *short sequence repeat* ») comprenant les minisatellites et les microsatellites qui sont les marqueurs les plus utilisés aujourd'hui (Camper & Dixon 1988, Frankham *et al.* 2002, Bond *et al.* 2005, Mullin & Seigel 2009) et permettent une identification individuelle.

Les groupes les plus délicats chez les Reptiles, hormis les Crocodiliens, sont sans doute ceux des lézards et des serpents, car contrairement aux Chéloniens dont le marquage est plutôt aisé (Servan *et al.* 1986), le marquage des lézards et serpents à des fins de recapture est une opération particulièrement complexe du fait leur morphologie filiforme.

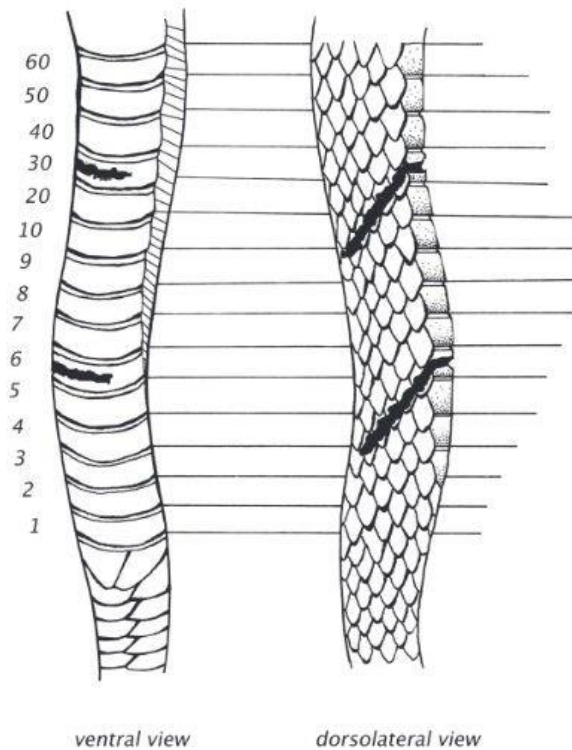
○ Les Serpents

Du fait de la complexité de marquage, les techniques (de **marquage** ou de **reconnaissance**) des individus se sont orientées vers un système de codification par les écailles ventrales, parfois dorsales dont la plus courante est l'ablation d'écailles ventrales antérieures ou postérieures (Woodbury 1956, Weary 1969, Brown & Parker 1976, Ferner 1979, Fitch 1987, Flatt *et al.* 1997) comme le présentent les figures 3.

L'ablation d'écailles ventrales semble être la méthode de marquage permanent la plus courante et la plus ancienne utilisée chez les serpents. De plus, elle est très bien adaptée pour les études impliquant des effectifs importants (Blanchard & Finster 1933, Bonnet & Naulleau 1996, Baron 1997, Lourdaï 2002, Ursenbacher 2005, Guiller 2011, 2013, 2016). Ces marques présentent dans le temps une durabilité variable de quelques mois (Shine *et al.* 1988) et des difficultés de lisibilité des marques peuvent se poser selon l'efficacité du marquage. L'ablation d'écailles présente aussi un risque potentiel d'infection, et le marquage des petits serpents est particulièrement difficile (Weary 1969).

Une autre technique récente est de plus en plus employée, il s'agit du marquage par brûlure cutanée superficielle « *hot-branding* », qui a été utilisée à plusieurs reprises chez les serpents (Ursenbacher 1998, 2005, Ursenbacher & Monney 2003, Winne *et al.* 2006).

La technique est très proche de celle de l'ablation à la différence que l'on n'incise plus les écailles pour le marquage mais on les brûle (Ehmann 2000) de façon à obtenir une marque persistante sur l'animal (pouvant persister plusieurs années). La technique présente l'avantage d'un marquage qui dure bien plus longtemps que l'ablation d'écailles ce qui permet de faire des suivis individuels plus longs et donc d'estimer des paramètres démographiques avec un biais moindre.



Figures 3 : Exemples de codifications utilisées pour le marquage de serpent par brûlage. À gauche, vue ventrale ; à droite vue dorsolatérale (Extrait de Winne *et al.* 2006. Illustration de Rebecca Taylor).
Figures 3: Examples of codifications used for the marking of snake by branding. Left, ventral view; right, dorsolateral view (Extracted from Winne *et al.* 2006. Drawings by Rebecca Taylor).

Le marquage par la chaleur apparaît également à plusieurs reprises dans la littérature et sous diverses formes. Cette technique de marquage a été utilisée pour marquer les Reptiles et les Amphibiens par un certain nombre de chercheurs (Clark 1971, Ferner 1979, Ehmann 2000, Guiller 2016). Plusieurs méthodes de marquage par chaleur ont été utilisées, dont le marquage par aiguilles pyrographiques (Weary 1969), par l'électricité (Ehmann 2000), et avec des fers à souder (Ehmann 2000).

Un autre procédé de marquage par brûlure a également été utilisé par certains chercheurs (Lewke & Stroud 1974, Measey *et al.* 2001), nommé « marquage à froid », ce procédé utilise la neige carbonique ou l'azote liquide pour brûler une partie des écailles. Le procédé nécessite de la disponibilité en azote liquide, fréon, ou analogue qui peuvent être difficiles à transporter sur le terrain. Cette technique a toutefois été testée chez des vipères européennes (Monney 1988, Moser 1988).

○ Les lézards

Globalement, peu d'études de CMR *in natura* existent chez les Lézards (voir cependant Massot 2009, Le Henanff 2011). Toutefois, pour réaliser ce type d'étude, les biologistes s'appuient sur des marques pour identifier des animaux individuellement (Nietfeld *et al.* 1994). Pendant de nombreuses années, les herpétologues ont marqué les reptiles avec des techniques rudimentaires telles que des pinces à épingle ou des peintures (Ferner 1979), et bien que toutes les marques affectent potentiellement les animaux, on a généralement démontré qu'elles n'influencent pas la survie ou d'autres processus biologiques (Brown *et al.* Parker 1976, Jones & Ferguson 1980, Weatherhead *et al.* 1995). À mesure que les technologies évoluent, de nouvelles méthodes de marquage apparaissent. Certaines nouvelles méthodes nécessitent évidemment des essais avant que l'on puisse être sûr que la méthode n'affecte pas l'animal cible - par exemple, les billes de verre, les marqueurs radioactifs (Pendleton 1956), les marqueurs PIT (Prior & Weatherhead 1996).

La technique du « *hot-branding* » est également apparue récemment pour les lézards, même chez les espèces de petite taille (Vervust & Van Damme 2009), comme le lézard des murailles (Le Henanff 2011). La méthode dite du "*hot branding*" (Voir Vervust & Van Damme 2009) consiste à brûler superficiellement certaines écailles ventrales et à attribuer ainsi un code individuel à chaque lézard. Les avantages de cette méthode sont divers, notamment elle se substitue à l'ablation de doigts (« *Toe clipping* »), bien plus invasive pour l'individu marqué (Winne *et al.* 2006). Ce code est réalisé sur les quatre colonnes ventrales principales. Une ligne horizontale est tout d'abord marquée à la base, représentant la ligne de référence. Ensuite, (de gauche à droite) la première rangée représente la rangée des « milliers », la seconde celle des « centaines », la troisième celle des « dizaines » et enfin la dernière celle des « unités » (Le Henanff 2011).

Différentes études ont été menées sur des Lézards, en France, des suivis par CMR ont aussi été réalisés à plusieurs reprises sur des populations d'Orvets (Stumpel 1985, Stumpel 2004, Guiller 2013).

○ Les Crocodiliens

Les techniques de Capture-Marquage-Recapture ont également été utilisées à plusieurs reprises chez les Crocodiliens, même si ce dernier groupe s'avère délicat. Outre la photo-identification, le marquage est basé sur la marque ou la coupe des écailles (« scutes ») de la queue. Un système décrit par Webb (dans Messel & Butler 1977) utilise les « scutes » surélevés de la queue pour le comptage. Le point situé entre la rangée double et la rangée unique de « scutes » de queue est considéré comme nul. En comptant à partir de ce point, les « scutes » simples représentent des milliers sur le côté gauche et des centaines sur le côté droit. En avant, les « scutes » doubles représentent alors les dizaines à gauche et les unités à droite.

○ Les Chéloniens

L'entaille codifiée des écailles marginales ou la pose de clips métalliques numérotés sur la carapace est couramment utilisée chez les tortues terrestres, aquatiques et marines (Servan *et al.* 1986, Madec 1995, Duguy & Baron 1988, Vacher & Geniez 2010). Contrairement aux autres groupes, le marquage des Chéloniens est considéré comme plutôt aisé (Servan *et al.* 1986).

Ainsi, la méthode par Capture-Marquage-Recapture présente un large éventail de techniques de marquages individuels et peut de ce fait être envisagée pour une grande majorité de Reptiles.

De la sorte, les Captures-Marquages-Recaptures ont été employés à diverses reprises, sur les divers groupes de l'herpétofaune et sur de nombreuses espèces comme par exemple chez les lézards, l'Orvet (Stumpel 1985), les tortues d'eau douces (Servan *et al.* 1986), les serpents : la vipère aspic (Saint Girons 1996), la vipère péliade (Madsen & Shine 1992), la couleuvre à collier (Luiselli *et al.* 1997). Les CMR permettent aussi d'établir des suivis individuels qui peuvent fournir des informations intéressantes (domaines vitaux, phénologie individuelle...) et présentent aussi l'avantage de pouvoir engager des suivis à long terme et ainsi apporter des données sur les paramètres démographiques et la dynamique d'une population si les marques sont pérennes (Caswell 2001).

Les Captures-Marquages-Recaptures s'avèrent être une approche efficace, mais qui reste difficile à mettre en place, notamment lorsqu'il s'agit de travailler à des échelles spatiales relativement larges, car les efforts en termes de moyens humains et financiers requis sont très importants et cela d'autant plus que la détection est faible comme c'est le cas pour l'herpétofaune en général.

Le « distance sampling »

Le « *distance sampling* » (échantillonnage des distances) est une méthode d'analyse de données couplée à une méthode de collecte de données particulière développée au début des années 1980 (Burnham *et al.* 1980, Buckland *et al.* 1993) et largement utilisée pour l'estimation de taille de populations. Cette méthode a pour objectif de gérer les problèmes de détection liés à la distance qui sépare les observateurs des individus qu'ils cherchent à compter (Anderson *et al.* 1985, Akin 1998, Thompson *et al.* 1998).

Cette méthode consiste à mesurer les distances d'observations d'individus sur un transect linéaire ou lors d'une session d'observation de durée fixe sur un point (Buckland *et al.* 1993). Si l'on suppose que la probabilité de détection des individus décroît avec la distance à l'observateur (ce qui est relativement intuitif), la mesure des distances fournit les informations nécessaires à l'estimation des densités. Le principe de la méthode est de modéliser la fonction reliant probabilité de détection et distance à l'observateur (Buckland *et al.* 1993).

Depuis quelques décennies, le « *distance sampling* » a été utilisé avec succès pour de nombreux taxons et groupes taxinomiques, tels que les arbres, les insectes, et un grand nombre de vertébrés dont les Reptiles (Buckland *et al.* 1993). La méthode permet de prendre en considération la probabilité de détection des individus. C'est une méthodologie de suivi de plus en plus utilisée pour l'herpétofaune et l'estimation de taille de population (Rodda & Campbell 2002, Couturier *et al.* 2013).

La littérature fait état de plusieurs études ayant utilisé le « *distance sampling* » pour le suivi de l'herpétofaune ; ainsi la méthodologie a été utilisée pour le suivi de Geckos (Rodda & Campbell 2002), de tortues (Swann *et al.* 2002), de lézards (Smolensky & Fitzgerald 2010) ou de serpents (Rodda & Campbell 2002). En France, le « *distance sampling* » a aussi été utilisé pour le Lézard ocellé (Chabanier *et al.* 2013) ou la tortue d'Hermann (Couturier *et al.* 2013).

Cependant dans la plupart des cas, la méthode a été utilisée pour des habitats très ouverts, voire steppiques, facilitant l'observation des individus (Chabanier *et al.* 2013). Par ailleurs, il apparaît que, même dans des habitats relativement ouverts, les méthodes d'échantillonnage à distance ne sont pas fiables et tendent à sous-estimer les densités de lézards (Smolensky & Fitzgerald 2010). En effet, cette méthode pose une hypothèse importante, à savoir que tous les individus présents exactement sur les lignes de transects prospectées sont systématiquement détectés. Lorsque ce n'est pas le cas, par exemple parce qu'une partie des individus est inactive et donc invisible à l'observateur, le *distance sampling*

fournit des densités d'individus actifs. Des études complémentaires, souvent par **radio-télémetrie** (Chabanier *et al.* 2013, Couturier *et al.* 2013), ou par des méthodes de double-observateur (Laake & Borchers 2004) sont alors nécessaires pour estimer le pourcentage d'individus actifs pour corriger les estimations fournies par les méthodes de « *distance sampling* ».

Les méthodes de « *site occupancy* »

Les nombreuses études publiées avec les méthodes citées précédemment ont montré que la précision des estimations d'abondance attendue pour les espèces à probabilités de détection faibles était en générale faible. Ce constat a conduit à l'émergence d'un ensemble de nouvelles méthodes de suivi dites « *site occupancy* ». Ces méthodes appelées aussi « présence-absence » ou « occupation de sites » sont relativement récentes en comparaison avec les CMR ou le « *distance sampling* » ; la première publication de cette méthode datant de 2002 (MacKenzie *et al.* 2002).

La méthode consiste non plus à estimer la taille d'une population sur un site donné mais à estimer la probabilité d'occupation par une espèce d'un ensemble de sites (MacKenzie *et al.* 2002, 2003). Elle s'attache donc plus à décrire des distributions d'espèce que des abondances. L'émergence de cette méthode repose sur l'idée que tous les individus ne sont pas détectables avec 100 % de chance sur un site et que les espèces ne le sont pas non plus (MacKenzie *et al.* 2002). En effet, la non-détection d'une espèce sur un site ne signifie pas forcément que l'espèce soit absente à moins que la probabilité de détection de l'espèce soit égale à « un » (MacKenzie *et al.* 2002). Cette méthode, qui s'appuie sur des visites de terrain répétées sur un ensemble de sites, permet d'estimer à la fois la probabilité d'occupation des sites, et la probabilité de détecter l'espèce lorsqu'elle y est présente.

Pour qu'elle fournisse des estimations non-biaisées, la méthode repose toutefois sur les hypothèses suivantes :

- Les sites sont « clos » au cours d'une saison, c'est-à-dire qu'un site occupé reste occupé et qu'un site non-occupé reste non-occupé entre la première et la dernière visite d'un site (au cours d'une saison en général).
- Les sites sont suivis plusieurs fois au cours de chaque saison.
- Les sites sont suivis plusieurs années/saisons si on veut décrire l'évolution de la population et dans ce cas, bien entendu, les sites peuvent être colonisés ou abandonnés entre les différentes années du suivi.

Les méthodes de *site occupancy* ont été utilisées à plusieurs reprises, sur des serpents, en Afrique : *Bitis gabonica* et *Bitis nasicornis* (Luiselli 2006), aux États-Unis : *Agkistrodon piscivorus*, *Nerodia fasciata* (Durso *et al.* 2011), en Europe : *Coronella austriaca*, *Natrix natrix*, *Vipera aspis* (Kéry 2002) ou sur des tortues terrestres aux États-Unis : *Gopherus agassizii* et *Gopherus polyphemus* (Zylstra *et al.* 2010).

Un peu après l'émergence de cette méthode, une nouvelle méthode appelée « *N-mixture* » (Royle 2004) basée sur des comptages répétés spatialement et temporellement a été développée mais n'a que rarement été utilisée chez les reptiles (voir cependant, Doré *et al.* 2011, Couturier *et al.* 2013). Elle permet d'estimer à partir de ces comptages répétés des effectifs sur un ensemble de sites tout en corrigeant pour la détection non-exhaustive des individus sur les sites et semble donc très intéressante. Cependant elle est actuellement assez controversée car les résultats semblent très dépendants du respect de certaines hypothèses et les résultats semblent de fait assez instables (voir Couturier *et al.* 2013 à ce propos).

Globalement, ces méthodes de « *site occupancy* », quoique relativement récentes, semblent de plus en plus utilisées pour étudier l'herpétofaune en raison des avantages qu'elles offrent par rapport aux autres méthodes. Diverses études ont ainsi utilisé cette méthode pour des suivis de l'herpétofaune (voir Luiselli 2006, Roughton & Seddon 2006, Durso *et al.* 2011).

IV. DISCUSSION

Quelle(s) méthode(s) de détection pour l'herpétofaune ?

Parmi les différentes méthodes de détection utilisées au cours de ces dernières décennies par les chercheurs et naturalistes, aucune ne semble pouvoir répondre de manière totalement satisfaisante aux problèmes de la détection des Reptiles. Ainsi chaque technique présente des atouts et inconvénients. Par exemple, la prospection à vue est peu coûteuse, mais peu efficace pour les espèces discrètes telles que les serpents ; les méthodes de piégeages nécessitent quant à elles un effort matériel et humain plus important pour des résultats assez aléatoires.

En conséquence, les plaques-abris constituent depuis quelques années un équipement de choix pour l'étude de la présence et de l'abondance des espèces de Reptiles comme l'ont conclu plusieurs études en Europe (Foster & Gent 1996, Reading 1997, Foster 1999, Graitson & Naulleau 2005). Signalons néanmoins que les plaques n'ont pas la même attractivité pour toutes les espèces de Reptiles. Par exemple, dans des milieux naturels des Alpes suisses et françaises, Kéry (2002) estime que la probabilité de détection après quatre visites est de l'ordre de 31 % pour *Coronella austriaca* et 37 % pour *Natrix natrix* contre 65 % pour *Vipera aspis*. Bien que les plaques-abris fournissent de nombreuses données pour plusieurs espèces, elles présentent une efficacité limitée pour certains *Lacertidae*, leur plus faible détection sous plaques s'expliquant probablement par leur mode de vie héliophile et actif et par les micro-habitats plus diversifiés qu'ils peuvent utiliser pour thermoréguler. Les prospections directes à vue restent donc indispensables et complémentaires des observations sous plaques pour ces espèces.

Aussi, malgré l'intérêt évident qu'elles représentent pour augmenter la détection des espèces et des individus, les plaques-abris présentent des biais méthodologiques qu'il faut avoir en tête pour l'interprétation de résultats. Une première difficulté réside sur la **sélection de l'emplacement géographique de la plaque** qui s'avère être difficilement standardisable, car il y a chez les Reptiles une importance dans la sélection des lieux de thermorégulation et de protection qui peut influencer sur l'utilisation ou pas d'une plaque.

Par ailleurs, les plaques sont des dispositifs attractifs et comparer les abondances (ou les probabilités de présence avec des méthodes de « *site occupancy* ») obtenues avec les plaques entre sites ou dans le temps, nécessite de poser l'hypothèse selon laquelle cette attractivité est constante... ce qui est une hypothèse très forte et difficilement vérifiable. En effet, lorsque les suivis sont menés sur plusieurs sites, et malgré une standardisation des protocoles de suivi, il apparaît souvent de façon intuitive que l'attractivité des plaques entre les différents sites, mais aussi au sein même d'un site donné, ne soit pas identique, et ce pour diverses raisons : qualité thermique différente du support, peu ou pas de présence de zones refuge à proximité, orientation de la plaque, etc. De même, les suivis dans le temps (sites suivis plusieurs années par exemple) peuvent connaître de la variabilité par l'évolution naturelle de l'habitat. Ainsi, une plaque peut-être potentiellement attractive lors de sa mise en place à l'année « n » et devenir bien moins attractive les années suivantes en raison de l'évolution de la végétation (moins d'ensoleillement), ou inversement selon la gestion mise en place sur le site. Les résultats obtenus via le suivi des plaques seront donc biaisés par rapport aux tendances réelles des populations de Reptiles du site.

Certaines études ont aussi démontré une **fréquentation croissante** des plaques par les Reptiles (Graitson & Naulleau, 2005). Ce phénomène est tout à fait explicable, car il faut un certain temps aux individus pour découvrir les plaques et s'y habituer. Ce facteur influe, de fait, sur l'interprétation d'abondances relatives au cours du temps et peut laisser penser à une augmentation des abondances qui est, de fait, biaisée par l'attractivité croissante du dispositif. Dans le même ordre d'idées, des apparitions de fourmilières sont aussi fréquentes sous les plaques, ce qui les rend impropre à l'utilisation par les Reptiles et biaise donc les tendances observées. Ceci peut imposer un déplacement de la plaque de quelques mètres mais dans ce cas, il est difficile de savoir si les tendances seront ou non biaisées par ce déplacement. Notons que dans la moitié nord du pays, seul l'Orvet (*Anguis fragilis*) semble pouvoir s'accommoder de la présence de fourmilière sous une plaque-abris (Nys, obs pers).

Tous ces facteurs ont pour conséquence une **détection non constante dans le temps** avec le dispositif en plaques, ce qui peut biaiser fortement les résultats d'un suivi. À ce stade des connaissances sur les dispositifs de plaques, il est difficile d'anticiper sur les biais potentiels. L'utilisation de méthode de « *site occupancy* » avec modélisation des probabilités de détection est une piste intéressante pour obtenir des estimations non-biaisées en tenant en compte dans les analyses de l'âge des plaques par exemple, ou de l'habitat environnant mais à notre connaissance des travaux aussi fins n'ont jamais été entrepris.

Enfin, il faut considérer une dernière source de biais possible : les plaques représentent des milieux favorables aux Reptiles et il est possible que les tendances d'abondance ou d'occupation observées via les plaques ne soient pas corrélées aux tendances là où il n'y a pas de plaques (par exemple, les territoires avec des plaques pourraient rester occupés dans un site qui se dégrade alors qu'ailleurs, là où il n'y a pas de plaques, les individus se feraient prédater ou émigreraient vers des sites de meilleure qualité). Là encore, nous ne disposons malheureusement d'aucune étude pour étayer ou au contraire rejeter ces hypothèses.

Quelle(s) méthode(s) de suivi pour l'herpétofaune ?

Comme, nous l'avons évoqué précédemment, l'herpétofaune présente de nombreuses difficultés de détection des individus en raison de rythmes d'activité variables, de mœurs discrètes et du fait de cryptisme pour beaucoup d'espèces. De fait, certaines méthodes de suivi présentées dans cet article semblent très mal adaptées à ce groupe d'une manière générale, telles que les méthodes de **recensement**, nécessitant 100 % de détection ou encore le « *distance sampling* » basé uniquement sur des observations à vue. Restent ensuite les méthodes de **Capture-Marquage-Recapture**, dont la fiabilité n'est plus à démontrer, mais avec la contrainte qu'elles nécessitent d'importants efforts humains et matériels pour des résultats parfois médiocres en termes de précision, notamment lorsqu'il s'agit de populations à faibles effectifs. De ce fait, les méthodes de « *site occupancy* » présentent pour les herpétologues un intérêt particulier pour évaluer le statut des espèces et leur distribution avec un effort limité. Ces « nouvelles » méthodes ont déjà pu être testées sur l'herpétofaune, par exemple sur la Tortue d'Hermann (Couturier *et al.* 2013), le Léopard ocellé (Doré *et al.* 2011, Chabanier *et al.* 2013), la Coronelle lisse (Sewell *et al.* 2012) ou l'Orvet fragile (Kéry & Schmidt 2008). Une étude récente utilisant cette méthode (Sewell *et al.* 2012), a d'ailleurs démontré que quatre ou cinq visites de terrain (selon les espèces) sont habituellement suffisantes pour détecter avec 95 % de chance la présence de *Anguis fragilis*, *Coronella austriaca*, *Natrix natrix*, et *Podarcis muralis* sur des sites occupés. De même, des études sur le léopard ocellé tendent à affirmer qu'il s'agit de la meilleure méthodologie de suivi pour cette espèce en dehors de cas bien particuliers (Doré *et al.* 2011, Chabanier *et al.* 2013).

Lorsque l'on souhaite non plus travailler uniquement sur la distribution d'une espèce et son évolution mais au contraire tenter d'estimer des abondances, il est possible d'utiliser des **Modèles mixtes d'abondance** appelés aussi « **N-mixture models** » (Royle 2004). Cette méthode a déjà été testée sur des Reptiles, notamment la tortue d'Hermann (Couturier *et al.* 2013) et le Lézard ocellé (Doré *et al.* 2011) mais pose des difficultés méthodologiques lorsque les probabilités de détection individuelles sont faibles et variables dans le temps comme c'est le cas pour les Reptiles (Couturier *et al.* 2013). Elle est donc à utiliser pour le moment avec précaution en attendant que les conditions permettant son application sans risque de biais soient précisées par les chercheurs en biostatistiques.

V. CONCLUSION

Les rythmes d'activité variables dans le temps conjugués à des mœurs discrètes et parfois des colorations cryptiques des Reptiles confrontent les naturalistes et chercheurs à des difficultés pour réaliser des suivis de l'herpétofaune, lorsqu'il s'agit d'étudier les tendances des populations voire même simplement d'étudier la richesse spécifique d'un site. Le premier obstacle est tout d'abord la détection des individus et des espèces. Plusieurs études réalisées en Europe confirment l'amélioration de la détection des Reptiles par l'utilisation de plaques-abris, notamment celles en caoutchouc, et que la nature du matériau influe nettement sur l'efficacité de la détection. Néanmoins, bien que la méthode de prospection à vue soit moins efficace, elle présente une relative complémentarité et ne doit pas être exclue par les herpétologues.

Les méthodologies de suivi quant à elles ne sont pas toutes adaptées aux Reptiles, le choix de la méthodologie doit être rigoureusement étudié au préalable par les écologues car les résultats peuvent s'avérer décevants, malgré des efforts de terrain importants. En ce sens, les méthodes de « *site occupancy* » présentent des résultats intéressants et apparaissent comme prometteuses. En effet, cette approche permet un effort de terrain supportable et apparaît comme encourageante pour l'évaluation des populations de Reptiles, en particuliers lorsque les effectifs sont faibles.

L'analyse de la bibliographie démontre qu'il n'y a sans doute pas de technique et de méthode unique pour l'ensemble du groupe tant il est divers dans sa détectabilité, ses mœurs, ses rythmes d'activité, sa sensibilité aux captures, son attraction par les plaques... tout cela couplé à la variabilité des objectifs des différentes études (abondance, occurrence, tendance, etc.) nous pousse à ne pas recommander une technique en particulier. Nous espérons cependant que cette courte synthèse de l'existant permettra aux herpétologues intéressés par le fait de développer des approches rigoureuses, d'éviter certains écueils et de s'orienter assez rapidement dans des choix adaptés à leur question, leur budget, leur espèce et leur contexte.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Adria E.A. & Bull. C.M. 2008 – Optimising the design of artificial refuges for the Australian skink, *Egernia stokesii*. *Appl. Herpetol.*, 5: 161-172.
- Alford R.A. & Richards S.J. 1999 – Global amphibian declines: a problem in applied ecology. *Annu Rev Ecol Syst* 30: 133-165.
- Anderson D.R. Burnham K.P. & Crain B.R. 1985 – Estimating population size and density using line transect sampling. *Biometrical J.*, 27: 723-731.

- Araújo M.B., Thuiller W. & Pearson R.G. 2006 – Climate warming and decline of amphibians and reptiles in Europe. *J. Biogeogr.*, 33: 1712-1728.
- Asian Turtle Trade Working Group. 2000. *Chelodina mccordi*. – IUCN Red List of Threatened Species. Version 2012.1, available at www.iucnredlist.org.
- Bairlein F. & Winkel W. 2001 – Birds and climate change. Pp. 278-282 in: Lozán J.L., Graßl H. & Hupfer P. (éds), *Climate of the 21st Century: Changes and risks*. Wissenschaftliche Auswertungen. Hamburg. 448 p.
- Banta B.H. 1957 – A simple trap for collecting desert reptiles: *Herpetologica*, 13: 174-176.
- Banta, B.H. 1962 – A preliminary account of the herpetofauna of the Saline Valley hydrographic basin, Inyo County, California. *Wasmann J. of Biology*, 20: 161-251.
- Baron J.-P. 1997 – *Démographie et dynamique d'une population française de Vipera ursinii (Bonaparte, 1835)*. Thèse de doctorat. École Pratique des Hautes Études, (Science de la Vie et de la Terre), Paris, 201 p.
- Bart J. & Earnst S. 2002 – Double sampling to estimate density and population trends in birds. *The Auk* 119: 36-45.
- Bates M.F., Branch W.R., Bauer A.M., Burger M., Marais J., Alexander G.J. & De Villiers M.S. 2014 – *Atlas and Red List of the reptiles of South Africa, Lesotho and Swaziland*. South African National Biodiversity Institute, Pretoria, South Africa. 485 p.
- Bea A., Braña F., Baron J.-P. & Saint Girons H. 1993 – Régimes et cycles alimentaires des Vipères européennes (Reptilia, Viperidae). Étude comparée. *L'année biologique*, 31: 25-44.
- Beaupre S.J. & Douglas L.E. 2009 – Snakes as Indicators and Monitors of Ecosystem Properties. Pp. 244–261 in Mullins S.J. & Richard A.S. (éds), *Snakes Ecology and Conservation*, Cornell University Press, New-York. 365 p.
- Beebee T.J.C. 2008 – Buccal swabbing as a source of DNA from squamate reptiles. *Conservation Genetics* 9: 1087-1088.
- Bell T.P. 2009 – A novel technique for monitoring highly cryptic lizard species in forests. *Herpetol. Conserv. And Biol.*, 4(3): 415-425.
- Bennett D.H., Gibbons J.W. & Franson J.C. 1970 – Terrestrial activity of aquatic turtles. *Ecology*, 51(4): 738-740.
- Benson P.A. 1999 – Identifying individual adders, *Vipera berus*, within an isolated colony in east Yorkshire. *British Herpetological Society Bulletin*, 67: 21-27.
- Berney C. 2003 – *Das Beobachterunabhängige nachweisen von Reptilien mit des Blechmethode. Eine Vorstudie im Rahmen des Biodiversitätsmonitorings Schweiz (BDM)*. Unpubl., (Document à usage interne) 7 p.
- Besnard A. & Salles J.M. 2010 – *Suivi scientifique d'espèces animales. Aspects méthodologiques essentiels pour l'élaboration de protocoles de suivis. Note méthodologique à l'usage des gestionnaires de sites Natura 2000*. Rapport DREAL PACA, pôle Natura 2000. 62 p.
- Blanchard F.N. & Finster E.B. 1933 – A method of marking living snakes for future recognition, with a discussion of some problems and results. *Ecology*, 14: 334-347.
- Bohm M., Collen B., Baillie J.E.M., Bowles P., Chanson J., Cox N. et al. 2013 – The conservation status of the world's reptiles. *Biological Conservation*, 157(2013): 372-385.

- Bond J.M., Porteous R., Hugues S., Mogg R.G., Gardner M.G. & Reading C.J. 2005 – Polymorphic microsatellite markers, isolated using a simple enrichment procedure, in the threatened smooth snake (*Coronella austriaca*). *Molecular Ecology Notes*, 5: 42-44.
- Bonner S.J. & Schwarz C.J. 2006 – An extension of the Cormack-Jolly-Seber model for continuous covariates with application to *Microtus pennsylvanicus*. *Biometrics*, 62 : 142-149.
- Bonnet X. 1995 – Serpents écrasés – Les séducteurs actifs meurent sur la route au cours de leurs recherches de partenaires. *Pour la Science*, 214: 11-12.
- Bonnet X. & Naulleau G. 1996 – Catchability in snakes: consequences for estimates of breeding frequency. *Canadian Journal of Zoology*, 74: 233-239.
- Bonnet X, Naulleau G & Shine R. 1999 – The dangers of leaving home: Dispersal and mortality in snakes. *Biol. Conserv.*, 89: 39-50.
- Botkin D.B., Saxe H., Araujo M.B., Betts R., Bradshaw R.H.W., Cedhagen T., Chesson P. *et al.* 2007 – Forecasting the effects of global warming on biodiversity. *BioScience*, 57(3): 227-236.
- Boulinier T., Nichols J.D., Sauer J.R., Hines J.E. & Pollock K.H. 1998 – Estimating species richness: the importance of heterogeneity in species detectability. *Ecology*, 79: 1018-1028.
- Braithwaite A.C., Buckley J., Corbett K.F., Edgar P.W., Haslewood E.S., Haslewood G.A.D. *et al.* 1989 – The distribution in England of the smooth snake (*Coronella austriaca* Laurenti). *Herpetological Journal*, 1(1): 370-376.
- Brown P.R. 1991 – *Ecology and vagility of the Grass Snake*, *Natrix natrix*. Unpublished Phd. Dissertation, University of Southampton, Southampton, U.K.
- Brown W.S. & Parker W.S. 1976 – A ventral scale clipping system for permanently marking snakes. *J. Herpetol.*, 10: 247-249.
- Buckland S.T., Burnham K.P., Anderson D.R. & Laake J.L. 1993 – *Density Estimation Using Distance Sampling*. Chapman & Hall, London.
- Buckland S.T., Anderson D.R., Burnham K.P., Laake J.L., Borchers D.L. & Thomas, L. 2001 – *Introduction to Distance Sampling*. Oxford University Press, Oxford.
- Buckland S.T., Anderson D.R., Burnham K.P., Laake J.L., Borchers D.L. & Thomas, L. 2004 – *Advanced Distance Sampling. Estimating abundance of biological populations*. Oxford University Press, Oxford.
- Buhlmann K.A., Akre T.S.B., Iverson J.B., Karapatakis D., Mittermeier R.A., Georges A. *et al.* 2009 – A global analysis of tortoise and freshwater turtle distributions with identification of regional priority conservation areas. *Chelonian Conservation and Biology*, 8: 116-149.
- Burke V.J., Rathbun S.L., Bodie J.R. & Gibbons J.W. 1998 – Effect of density on predation rate for turtle nests in a complex landscape. *Oikos*, 83: 3-11.
- Burnham, K.P. 1981 – Summarizing remarks: Environmental influences. *Studies in avian Biology*, 6: 324-325.
- Burnham, K.P., Anderson, D.R. & Laake, J.L. 1980 – Estimation of density from line transect sampling of biological populations. *Ecological Monographs*, 72: 1-202.
- Bury, R.B., & P.S. Corn. 1987 – Evaluation of pitfall trapping in northwestern forests: trap arrays with drift fences. *J. Wildlife Management* 51: 112-119.

- Cadi A. & Joly P. 2004 – Impact of the introduction of the slider turtle (*Trachemys scripta elegans*) on the European pond turtle (*Emys orbicularis*) survivor rate. *Biodiversity and Conservation*, 13: 2511-2518.
- Cagle, N.L. 2008 – Snake species distributions and temperate grasslands: a case study from the American tallgrass prairie. *Biological Conservation*, 141: 744-755.
- Campbell H.W. & Christman S.P. 1982 – Field techniques for herpetofaunal community analysis. Pp 193-200 in Scott, N.J., Jr., éd., *Herpetological communities*: U.S. Fish and Wildlife Service Wildlife Research Report 13.
- Camper J.D. & Dixon J.R. 1988 – *Evaluation of a microship marking system for amphibians and reptiles*. Texas Parks and Wildlife Department, Research Publication 7100159: 1-22.
- Caron J., Renault O. & Le Galliard J.F. 2010 – Proposition d'un protocole standardisé pour l'inventaire des populations de reptiles sur la base d'une analyse de deux techniques d'inventaire. *Bull. Soc. Herp. Fr.*, 134: 3-25.
- Carranza S. & Arnold E.N. 2006 – Systematics, biogeography and evolution of *Hemidactylus geckos* (Reptilia : Gekkonidae) elucidated using mitochondrial DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 38(1): 531-545.
- Carranza S., Arnold E.N. & Pleguezuelos J.M. 2006 – Phylogeny, biogeography, and evolution of two Mediterranean snakes, *Malpolon monspessulanus* and *Hemorrhois hippocrepsis* (Squamata, Colubridae), using mtDNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 40: 532-546.
- Case T.J. & Fisher R.N. 2001 – Measuring and predicting species presence: coastal sage scrub case study. Pp 47-71 in Hunsaker C., Goodchild M., Friedl M., & Case T.J., éd., *Uncertainty in spatial data for ecological analysis*. Springer-Verlag Press, New-York, Inc.
- Castanet J., Newman D.G. & Saint Girons H. 1988 – Skeleto-chronological data on growth, age and population structure of the tuatara, *Sphenodon punctatus*, on Stephens and Lady Alice Islands, New Zealand. *Herpetologica*, 44: 25-37.
- Caswell H. 2001 – *Matrix population models: construction, analysis and interpretation*. Sinauer associate, Sunderland, MA, USA. 2^e édition. 722 p.
- Chabanier O., Tatin L., Renet J. & Besnard A. 2013 – Suivi des tendances de population de Lézards ocellés dans la steppe de Crau : estimation de la probabilité de détection par la radio-téléométrie. *Rev. Scient. Bourgogne Nature*, 17: 221-226.
- Cheung M. & Gent T. 1996 – Evaluation of refuges for surveying common reptile species at two sites in Northamptonshire and Hampshire. Pp 71-99 in Foster J. & Gent T. (éd.), *Reptile survey methods*, English Nature Science Series No. 27. English Nature, Peterborough. 223 p.
- Cheylan M. 1981b – *Critères de détermination des mues de serpents de France*. Laboratoire de Biogéographie et Écologie des Vertébrés, EPHE, Montpellier, 7 p.
- Christiansen J.L. & Vandewalle, T. 2000 – Effectiveness of three trap types in drift fence surveys. *Herpetological Review*, 31: 158-160.
- Clark D.R. Jr. 1971 – Branding as a marking technique for amphibians and reptiles. *Copeia*, 1971: 148-151.
- Clawson, M.E., & Baskett, T.S. 1982 – Herpetofauna of the Ashland wildlife area, Boone County, Missouri. *Trans. Missouri Acad.Sci.*, 16: 5-16.
- Cook R.D., & Jacobson J.O. 1979 – A design for estimating visibility bias in aerial surveys. *Biometrics*, 37: 735-742.

- Cooper J.E. & Davies O. 1997 – Studies on morbidity and mortality in smooth snakes (*Coronella* spp.). *Herpetological Journal*, 7: 19-22.
- Corn P.S. & Bury R.B. 1990 – *Sampling methods for terrestrial amphibians and reptiles*: U.S. Department of Agriculture Forest Service General Technical Report PNW-GTR-256. 34 p.
- Couratier E. & Girault D. 1998 – *Compléments à la connaissance herpétologique de certains sites proposés au réseau Natura 2000*. ONF. Dir. Rég. Rapport interne, Janvier 1998. 30 p. + Annexes.
- Couturier T., Cheylan M., Bertolero A., Astruc G. & Besnard A. 2013 – Estimating Abundance and Population Trends when Detection is low and Highly Variable: A Comparison of Three Methods for the Hermann's Tortoise. *Journal of wildlife Management*, 77(3): 454-462.
- Cox N.A. & Temple H.J. 2009 – *European Red List of Reptiles*. Office for Official Publications of the European Communities, Luxembourg. viii + 34 p.
- Cree A. & Butler D. 1993 – *Tuatara recovery plan* (*Sphenodon* spp.). *Threatened Species Recovery Plan* Series no. 9. Department of Conservation, New Zealand.
- Crocodile Specialist Group. 1996 – *Crocodylus porosus*. IUCN Red List of Threatened Species.
- Crump M.L. & Scott N.J. Jr. 1994 – Visual encounter surveys. Pp 84-92 in Heyer W.R., Donnelly M.A., McDiarmid R.W., Hayek L.A.C. & Foster M.S.(éds). *Measuring and monitoring biological diversity. Standard methods for Amphibians*. Smithsonian Institution Press, Washington. xix + 364 p.
- Daugherty C.H., Cree A., Hay J.M. & Thompson M.B. 1990 – Neglected taxonomy and continuing extinctions of tuatara (*Sphenodon*). *Nature*, 347(6289): 177-179.
- Diaz J.A., Carbonell R., Virgós E., Santos T. & Telleria, J.L. 2000 – Effects of forest fragmentation on the distribution of the lizard *Psammodromus algirus*. *Animal Conservation*, 3: 235-240.
- Doan T.M. 2003 – Which methods are most effective for surveying rain forest herpeto-fauna? *Journal of Herpetology*, 37: 72-81.
- Dodd CK Jr. 1997 – Imperiled amphibians: A historical perspective. Pp.165–200 in Benz GW & Collins DE éds. *Aquatic Fauna in Peril: the Southeastern Perspective*. Decatur (GA): Lenz Design and Communications Inc. 554 p.
- Dodd C.K. Jr. 1988 – Disease and population declines in the flattened musk turtle, *Sternotherus depressus*. *American Midland Naturalist*, 119: 394-401.
- Dodd C.K. Jr., & Scott D.E. 1994 – Drift fences encircling breeding sites. Pp 125-130 in Heyer W.R., Donnelly M.A., McDiarmid R.W., Hayek L.A.C. & Foster M.S.(éds). *Measuring and monitoring biological diversity. Standard methods for Amphibians*. Smithsonian Institution Press, Washington. xix + 364 p.
- Dorazio R.M., & Jelks H.L.. 2005 – Improving Removal-Based Estimates of Abundance by Sampling a population of Spatially Distinct Subpopulations. *Biometrics*, 61: 874-876.
- Doré F., Grillet P., Thirion J.-M., Besnard A. & Cheylan M. 2011 – Implementation of a long-term monitoring program of the ocellated lizard (*Timon lepidus*) population on Oleron Island. *Amphibia-Reptilia*, 32: 159-166.

- Dubois A. 2006 – Species introductions and reintroductions, faunistic and genetic pollution: some provocative thoughts. *Alytes*, 24 (1-4): 147-164.
- Duguy R. & Baron J.P. 1998 – La cistude d'Europe, *Emys orbicularis*, dans les marais de Brouage (Charente maritime) : cycle d'activité, thermorégulation, déplacements, reproduction et croissance. *Annales de la société de sciences naturelles de la Charente maritime*, 8 (7) : 781-803.
- Durso A.M., Willson J.D. & Winne C.T. 2011 – Needles in haystacks: estimating detection probability and occupancy of rare and cryptic snakes. *Biological Conservation*, 144: 1508-1515.
- Ehmann H. 2000 – Microbranding: a low impact permanent marking technique for small reptiles and frogs as an alternative to toe clipping. *ANZCCART News*, 13: 6-7.
- Enge K. 2001 – The pitfalls of pitfall traps. *J. Herpetol.*, 35: 467-478.
- Engelstoft C. & Ovaska K.E. 2000 – Artificial cover-objects as a method for sampling snakes (*Contia tenuis* and *Thamnophis spp.*) in British Columbia. *Northwest. Nat.*, 81(1): 35-43.
- Fair W.S. 1995 – *Habitat requirements and capture techniques of Texas horned lizards in South Texas*. M.S. Thesis, Texas A & M University-Kingsville, TX. 101 p.
- Fair W.S. & Henke S.E. 1997 – Efficacy of capture methods for a low density population of *Phrynosoma cornutum*. *Herpetological Review*, 28: 135-137.
- Farnsworth G.L., Pollock K.H., Nichols J.D., Simons T.R., Hines J.E. & Sauer J.R. 2002 – A removal model for estimating detection probabilities from point-count surveys. *The Auk*, 119(2): 414-425.
- Ferner J.W. 1979 – *A review of marking techniques for amphibians and reptiles*. Herpetological circular 9, Society for the study of Amphibians and Reptiles. 42 p.
- Feyrer F., Nobriga M.L. & Sommer T.R. 2007 – Multidecadal trends for three declining fish species: habitat patterns and mechanisms in the San Francisco Estuary, California, USA. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 64: 723-734.
- Filippi E. 2003 – The effects of timbering on a snake community of a Mediterranean area of central Italy. *Amphibia-Reptilia*, 24: 75-79.
- Fisher R.N., Stokes D., Rochester C.J., Brehme C., Hathaway S.A. & Case T.J. 2008 – *Herpetological monitoring using a pitfall trapping design in southern California*. US Geological Survey Techniques and Methods 2-A5. 44 p.
- Fitch H.S. 1951 – A simplified type of funnel trap for reptiles. *Herpetologica*, 7: 77-80.
- Fitch H.S. 1987 – Collecting and Life-History Techniques. Pp. 143-164 in: Seigel R.A., Collins J.T. & Novak S.S. (éds), *Snakes, Ecology and Evolutionary Biology*. Macmillan Publishing Company, New-York. 529 p.
- Fitch H.S. 1992 – Methods of sampling snake populations and their relative success. *Herpetol. Rev.*, 23: 17-19.
- Flatt T., Dummermuth S. & Anholt B.R. 1997 – Mark-recapture estimates of survival in populations of the asp viper, *Vipera aspis*. *J. Herpetol.*, 31: 558-564.
- Fortin C., Galois P., Ouellet M. & Doucet G.J. 2004 – Utilisation des emprises de lignes de transport d'énergie électrique par les Amphibiens et les Reptiles en forêt décidue au Québec. *Le Naturaliste canadien*, 128(1): 68-75.

- Foster J. 1999 – *Reptile Survey. An Introduction to Planning, Conducting and Interpreting Survey for Snake and Lizard Conservation*. Froglife advice sheet 10. Consultable sur Internet, URL : < http://www.devon.gov.uk/froglife_advice_sheet_10_-_reptile_surveys.pdf > Consulté le 21 janvier 2017.
- Foster J. & Gent A. (éds) 1996 – *Reptile Survey Methods: Proceedings of a seminar held on 7 November 1995 at the Zoological Society of London's meeting rooms*. Regents Park, London. English Nature Science series n°. 27, Peterborough, UK. 223 p.
- Frankham R., Ballou J.D. & Briscoe D.A. 2002 – *Introduction to Conservation Genetics*. Cambridge University Press, Cambridge, UK. 617 p.
- Freilich J.E., Camp R.J., Duda J.J. & Karl A.E. 2005 – Problems with sampling desert tortoises: a simulation analysis based on field data. *Journal of Wildlife Management*, 69: 45-56.
- Garden J.G., McAlpine C.A., Possingham H.P. & Jones D.N. 2007 – Using multiple survey methods to detect terrestrial reptiles and mammals: what are the most successful and cost-efficient combinations? *Wildl. Res.*, 34(3): 218-227.
- Gent T., Shewry M. & Spellerberg M. 1996 – Activity of smooth snake: observations of animals in the field and their relevance to developing a survey technique for the species. Pp 162-173 in Foster J. & Gent T. (éds), *Reptile survey methods: Proceedings of a seminar held on 7 November 1995 at the Zoological Society of London's meeting rooms*. Regents Park, London. English Nature Science series n°. 27, Peterborough, UK. 223 p.
- Gibbons J.W. 1970 – Terrestrial activity and the population dynamics of aquatic turtles: *American Midland Naturalist*, 83(2): 404-414.
- Gibbons J.W. & Andrews K.M. 2004 – PIT tagging: Simple technology at its best. *Bioscience*, 54: 447-454.
- Gibbons J.W. & Bennett D.H. 1974 – Determination of anuran terrestrial activity patterns by a drift fence method: *Copeia*, 1974(1): 236-243.
- Gibbons J.W., & Semlitsch R.D. 1981 – Terrestrial drift fences with pitfall traps—An effective technique for quantitative sampling of animal populations. *Brimleyana*, 7: 1-16.
- Gibbons J.W., Scott D.E., Ryan T.J., Buhlmann K.A., Tuberville T.D., Metts B.S. *et al.* 2000 – The global decline of reptiles, déjà vu amphibians. *Bioscience*, 50: 653-666.
- Gloyd H.K. 1947 – Some rattlesnake dens of South Dakota. *Chicago Naturalist*, 9: 87-97.
- Goddard P. 1984 – Morphology, growth, food habits and population characteristics of the smooth snake *Coronella austriaca* in southern Britain. *J. Zool. Lond.*, 204: 241-257.
- Goddard P. & Spellerberg I.F. 1980 – Reproduction as a factor in the conservation of *Coronella austriaca* Laur. in southern England. *Bull. Ecol.*, 11: 535-541.
- Goiran C. & Shine R. 2012 – Decline in sea snake abundance on a protected coral reef system in the New Caledonian Lagoon. *Coral Reefs*, 32: 281-284.
- Graitson E. 2004 – Résultats d'un inventaire des reptiles par la méthode des plaques refuges en région wallonne. *Nat. Mosana*, 56 : 73-83.
- Graitson E. & Naulleau G. 2005 – Les abris artificiels : un outil pour les inventaires herpétologiques et le suivi des populations de reptiles. *Bull. Soc. Herp. Fr.*, 115: 5-22.
- Grant B.R., Tucker A.D., Lovich J.E., Mills A.M., Dixon P.M. & Gibbons J.W. 1992 – The use of cover boards in estimating patterns of Reptile and Amphibian diversity. Pp 379-403

in McCullough D.R. & Barrett R.H. (éds.), *Wildlife 2001: Populations*. Elsevier Science Publishers, London. 1 163 p.

Grant T.J. & Doherty P.F. 2007 – Monitoring of the flat-tailed horned lizard with methods incorporating detection probability. *Journal of Wildlife Management*, 71: 1050–1056.

Greenberg C.H., Neary D.G. & Harris L.D. 1994 – A comparison of herpetofaunal sampling effectiveness of pitfall, single-ended, and double-ended funnel traps used with drift fences. *J Herpetol*, 28: 319-324.

Guiller G. 2009 – Déclin et biologie d'une population de *Zamenis longissimus* (Laurenti, 1768) (Serpentes, Colubridae) en Loire-Atlantique. *Bull. Soc. Herp. Fr.*, 132: 85-114.

Guiller G. 2011 – Efficacité de la méthode Capture Marquage Recapture (C-M-R) chez cinq espèces d'ophidiens du nord-ouest de la France. *Bull. Soc. Sci. Nat. Ouest Fr.*, 33(3): 128-135.

Guiller G. 2013 – Protocole et fiabilité d'une technique de marquage permanent sur l'Orvet fragile (*Anguis fragilis* Linnaeus 1758). *Bull. Soc. Sci. Nat. Ouest Fr.*, 35(3): 151-158.

Guiller G. 2016 – Taille, âge à maturité sexuelle et croissance chez *Anguis fragilis* Linnaeus, 1758 (Reptilia ; Anguidae) en France. *Bull. Soc. Herp. Fr*, 158, 23-34.

Guiller G. & Legentilhomme J. 2006 – Impact des pratiques agricoles sur une population de *Vipera berus* (Linnaeus, 1758) (Ophidia, Viperidae) en Loire Atlantique. *Bulletin de la Société des sciences naturelles de l'Ouest de la France*, 28 : 73-82.

Guiller G, Legentilhomme J. & Lourdaïs O. 2012 – Stratégies reproductrices de trois espèces de serpents vivipares en situation de sympatrie en Loire-Atlantique (44): *Vipera berus* (Linnaeus, 1758), *Vipera aspis* (Linnaeus, 1758) et *Coronella austriaca* (Laurenti, 1768) *Bull. Soc. Herp. France*, 142–143: 123-143.

Hanlin H.G., Martin F.D., Wike L.D. & Bennett S.H. 2000 – Terrestrial activity, abundance and species richness of amphibians in managed forests in South Carolina. *Am. Midl. Nat.*, 143: 70-83.

Harshbarger J.C., Coffey M.J. & Young, M.Y. 2000 – Inter-sexes in Mississippi River shovelnose sturgeon sampled below Saint Louis, Missouri, USA. *Mar. Environ. Res.* 50(1-5): 247-250. (doi:10.1016/S0141-1136(00)00055-6)

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

Hutchens S.J. & DePerno C.S. 2009 – Efficacy of Sampling Techniques for Determining Species Richness Estimates of Reptiles and Amphibians. *Wildlife Biology*, 15(2): 113-122.

Imler R.I. 1945 – Bullsnares and their control on a Nebraska wildlife refuge: *Journal of Wildlife Management*, 9(4): 265-273.

Inns H. 1996 – Survey methodology for British reptiles: a practical proposition? Pp 131-137 in Foster J. & Gent T. (éds), *Reptile survey methods: Proceedings of a seminar held on 7 November 1995 at the Zoological Society of London's meeting rooms*. Regents Park, London. English Nature Science series n° 27, Peterborough, UK. 223 p.

Jaggi C., Wirth T. & Baur B. 2000 – Genetic variability in subpopulations of the asp viper (*Vipera aspis*) in the Swiss Jura mountains: implications for a conservation strategy. *Biological Conservation*, 94: 69-77.

- Jenkins C.L., McGarigal K. & Gamble L.R., 2003 – Comparative effectiveness of two trapping techniques for surveying the abundance and diversity of reptiles and amphibians along drift fence arrays. *Herpetological Review*, 34: 39-42.
- Johnson S.A. & Barichivich W.J. 2004 – A simple technique for trapping *Siren lacertina*, *Amphiuma* means, and other aquatic vertebrates. *Freshwater Ecology*, 19(2): 263-269.
- Jones S.M. & Ferguson G.W. 1980 – The effect of paint marking on mortality in a Texas population of *Sceloporus undulatus*. *Copeia*, 1980:850-854.
- Jorgensen E.E., Vogel M., & Demarais, S.A. 1998 – A comparison of trap effectiveness for reptile sampling: *Texas Journal of Science*, 50(3): 235-242.
- Kéry M. 2002 – Inferring the Absence of a Species: A Case Study of Snakes. *J. of Wildl. Manage.*, 66: 330-338.
- Kéry M. & Schmidt B.R. 2008 – Imperfect detection and its consequences for monitoring for conservation. *Comm. Ecol.*, 9: 207-216.
- Kjoss V.A. & Litvaitis J.A. 2001 – Comparison of two methods to sample snake communities in early successional habitats. *Wildl. Soc. Bull.*, 29 (1): 153-157.
- Laake J.L. & Borchers D.L. 2004 – *Methods for incomplete detection at distance zero*. Pp 108-189 in Buckland S.T., Anderson D.R., Burnham K.P., Laake J.L., Borchers D.L. & Thomas L. (éds), *Advanced Distance Sampling. Estimating abundance of biological populations*. Oxford University Press, Oxford, USA. 434 p.
- Lee A. & Slak M.F. 2007 – Les paysages français changent entre 1992 et 2002 : artificialisation et fermeture des paysages aux dépens du mitage ou de la déprise des zones agricoles. *Agreste*, 3: 19-40.
- Le Henanff M. 2011 – *Stratégie reproductrice d'une espèce de lézard à pontes multiples (Podarcis muralis) dans un environnement contraignant*. Thèse de doctorat, université de Poitiers. 210 p.
- Lettink M. & Cree A. 2007 – Relative use of three types of artificial retreats by terrestrial lizards in grazed coastal shrubland, New Zealand. *Appl. Herpetol.*, 4(3): 227-243
- Lewke R.R. & Stroud R.K. 1974 – Freeze branding as a method of marking snakes. *Copeia*, 1974: 997-1000.
- Lindenmayer D.B., Gibbons P., Bourke M., Burgman M., Dickman C.R., Ferrier S. et al. 2012 – Improving biodiversity monitoring. *Austral Ecology*, 37: 285-294.
- Livoreil B. 2009 – Distribution of the endangered Hermann's tortoise *Testudo hermanni hermanni* in Var, France, and recommendations for its conservation. *Oryx*, 43: 299-305.
- Lourdais O. 2002 – *Coûts de la reproduction, gestion des ressources et fréquence des épisodes reproducteurs chez la vipère aspic (Vipera aspis)*. Thèse de doctorat, Université de Poitiers. 331 p.
- Lucchini D. 1997 – *Mise en place d'un réseau de plaques pour le suivi de la population de serpents dans la Réserve nationale de Chasse et de Faune sauvage de Chizé : résultats préliminaires*. Rapport d'Activité, service Volontaire à l'Environnement. Centre d'Etude Biologique de Chizé, Chizé. 9 p.
- Luiselli, L. 2006 – Site occupancy and density of sympatric Gaboon viper (*Bitis gabonica*) and nose-horned viper (*Bitis nasicornis*). *Journal of Tropical Ecology*, 22: 555-564.
- Luiselli L., Capula M. & Shine R. 1997 – Food habits, growth rates, and reproductive biology of grass snakes, *Natrix natrix* (Colubridae) in the Italian Alps. *J. Zool., Lond.*, 241: 371-380.

- MacKenzie D.I., Nichols J.D., Lachman G.B., Droege S., Royle J.A. & Langtimm C.A. 2002 – Estimating site occupancy rates when detection probabilities are less than one. *Ecology*, 83: 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: 2200-2207.
- Madsen T. & Shine R. 1992 – Determinants of reproductive success in female adders, *Vipera berus*. *Oecologia*, 92: 40-47.
- Marchand M.A., Olivier A., Cheylan A., Besnard A. & Lourdaïs O. 2013 – *Une méthode de suivi standardisée des communautés de reptiles squamates. Test d'un protocole en zone humide méditerranéenne* –Camargue. Poster de la 18^e édition du forum des gestionnaires. Paris, 28 mars 2013.
- Márquez-Ferrando R., Pleguezuelos J.M., Santos X., Ontiveros D. & Fernández-Cardenete J.R. 2009 – Recovering the Reptile Community after the Mine-Tailing Accident of Aznalcóllar (Southwestern Spain). *Restor. Ecol.*, 17(5): 660–667.
- Massot M. 2009 – Impact du réchauffement climatique sur le fonctionnement de populations de lézards vivipares (*Zootoca vivipara*). *Bull. Soc. Herp. Fr.*, 130-131: 77-115.
- Measey G.J. 2006 – Surveying biodiversity of soil herpetofauna: towards a standard quantitative methodology. *European Journal of Soil Biology*, 42, 103-110.
- Measey G.J., Gower D.J., Oommen O.V., & Wilkinson M. 2001 – Permanent marking of a fossorial caecilian, *Gegeneophis ramaswamii* (Amphibia: Gymnophiona: Caeciliidae). *J. South Asian Nat. Hist.*, 5: 141-147.
- Medica P.A., Hoddenbach G.A. & Lannom J.R. Jr. 1971 – *Lizard sampling techniques: Rock Valley* Miscellaneous Publications no. 1, 55 p.
- Mertens D. 1995 – Population structure and abundance of grass snakes, *Natrix natrix*, in central Germany. *J. Herpetol.*, 29: 454-456.
- Messel H. & Butler S.T. 1977 – *Australian Animals and their Environment*. Shakespeare Head Press, Sydney. 367 p.
- Miller HC. 2006 – Cloacal and buccal swabs are a reliable source of DNA for microsatellite genotyping of reptiles. *Conserv Genet*, 7: 1001-1003.
- Monney J.-C. 1988 – *Eco-éthologie d'une population de vipère (Vipera aspis L.) dans les Préalpes fribourgeoises*. Travail de licence, non publié, Université de Neuchâtel.
- Monney J.-C., Luiselli L. & Capula M. 1996 – Taille et mélanisme chez *Vipera aspic* dans les préAlpes suisses et en France centrale et comparaison avec différentes populations alpines de *Vipera berus*. *Revue Suisse de Zoologie*, 103: 81-100.
- Moser A. 1988 – *Untersuchung einer Population der Kreuzotter (Vipera aspis L) mit Hilfe des Radio-Telemetrie*. Thèse de doctorat. Université de Bâle.
- Mullin S.J. & Seigel R.A. 2009 – *Snakes: ecology and conservation*. Ithaca, NY: Cornell University Press. 365 p.
- Naulleau G. 2002 – *Plan d'action Reptiles et Amphibiens*. II 2 3. Mise au point de suivi de populations. La méthode des abris artificiels. Société Herpétologique de France. Rapport au ministère de l'Écologie et du Développement durable, Nov. 2002. 27 p.

- Naulleau G. & Bonnet X. 1995 – Reproductive ecology, body fat reserves and foraging mode in females of two contrasted snake species: *Vipera aspis* (terrestrial, viviparous) and *Elaphe longissima* (semi-arboreal, oviparous). *Amphibia-Reptilia*, 16: 37-46.
- Naulleau G., Ducamp J.J. & Mariani A. 1989 – Activity and thermoregulation studied by biotelemetry in *Elaphe longissima* in Central West France. Abstract of the First World Congress of Herpetology (W2), 11-19 sept. 1989, Canterbury, UK.
- Naulleau G., Bonnet X. & Duret S. 1996 – Déplacements et domaines vitaux des femelles reproductrices de vipères aspic *Vipera aspis* (Reptilia, viperidae) dans le centre ouest de la France. *Bull.Soc.Herp.Fr.*, 78: 5-18.
- Naulleau G., Bonnet X., Lucchini D., Lourdaïs O. & Thiburce C. 2000 – *Rôle de la pose de plaques sur le sol dans l'inventaire herpétologique*. Communication au 28^e Congrès de la Société Herpétologique de France, Limoges.
- Nelson, D.H. & Gibbons, J.W. 1972 – Ecology, abundance, and seasonal activity of the scarlet snake, *Cemophora coccinea*. *Copeia*, 1972(3): 582-584.
- Nietfeld, M.T., Barrett M.W. & Silvy N. 1994 – Wildlife marking techniques. Pp 140-168 in Bookhout T.A. (éd.), *Research and Management Techniques for Wildlife and Habitats*, Allen Press, Lawrence, Kansas. 740 p.
- Otis D.L., Burnham K.P., White G.C. & Anderson D.R. 1978 – Statistical inference from capture data on closed animal populations. *Wildlife Monograph*, 62: 3-135.
- Pachauri R.K. & Reisinger A. 2008 – Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat, Organisation météorologique mondiale, Programme des Nations Unies pour l'environnement. 2008. *Bilan 2007 des changements climatiques* rapport de synthèse. GIEC, Genève.
- Paulissen M.A. & Meyer H.A. 2000 – The effects of toe-clipping on the Gecko *Hemidactylus turcicus*. *Journal of Herpetology*, 34: 282-285.
- Pearson P.G. 1955 – Population ecology of the spadefoot toad, *Scaphiopus h. holbrooki* (Harlan): *Ecological Monographs*, 25(3): 233-267.
- Pellet J. & Schmidt B.R. 2005. Monitoring distribution using call surveys: estimating site occupancy, detection probabilities and inferring absence. *Biological Conservation*, 123: 27-35.
- Pidancier N, Miquel C. & Miaud C. 2003 – Buccal swabs as a non-destructive tissue sampling method for DNA analysis in amphibians. *Herpetol J.*, 13: 175-178.
- Pillet J.-M. & Gard N. 1979 – Contribution à l'étude des reptiles en Valais. I Ophidia (Colubridae et Viperidae). *Bull. Murith.*, 96: 85-113.
- Platenberg R. & Langton T. 1996 – Slow-worms in Kent: estimates of population density and post-translocation monitoring. Pp 61-70 in Foster J. & Gent T. (éds), *Reptile survey methods: Proceedings of a seminar held on 7 November 1995 at the Zoological Society of London's meeting rooms*. Regents Park, London. English Nature Science series n°. 27, Peterborough, UK. 223 p.
- Poschadel J.R. & Moller D. 2004 – A versatile field method for tissue sampling on small reptiles and amphibians, applied to pondturtles, newts, frogs and toads. *Conserv. Genet.*, 5: 865-867.

- Pough F.H., Andrews R.M., Cadle J.E., Crump M.L., Savitzky A.H. & Wells K.D. 1998 – *Herpetology. An Introductory Biology of Amphibians and Reptiles*. New Jersey: Prentice-Hall. Upper Saddle River, NJ.
- Pounds J.A., Bustamante M.R., Coloma L.A., Consuegra J.A., Fogden M.P.L., Foster P.N. *et al.* 2006 – Widespread amphibian extinctions from epidemic disease driven by global warming. *Nature*, 439: 161-167.
- Prior K.A. & Weatherhead P.J. 1996 – Habitat features of black rat snake hibernacula in Ontario. *J. Herpetol.*, 30: 211-218.
- Reading C.J. 1996 – *Evaluation of reptile survey methodologies. Final report*. English Nature Research Reports, N° 200. 48 p.
- Reading C.J. 1997 – A proposed standard method for surveying reptiles on dry lowland heath. *J. of Appl. Ecol.*, 34(4): 1057-1069.
- Reading C.J. 2004 – Age, growth and sex determination in a population of smooth snakes, *Coronella austriaca* in southern England *Amphibia-Reptilia*, 25: 137-150.
- Reading C.J. 2007 – Linking global warming to amphibian declines through its effects on female body condition and survivorship. *Oecologia*, 151: 125-131.
- Reisser J.R., Proietti M.C., Kinas P.G. & Sazima I. 2008 – Photographic identification of sea turtles: Method description and validation, with an estimation of tag loss. *Endang. Species Res.*, 5: 73-82.
- Réserves Naturelles de France. 2013. *Protocole commun d'inventaire des reptiles terrestres sur les Réserves Naturelles*, Groupe RNF « Amphibiens et reptiles », en partenariat avec la SHF. 8 p.
- Ribeiro-Júnior M.A., Gardner T.A. & Ávila-Pires T.C.S. 2008 – Evaluating the effectiveness of herpetofaunal sampling techniques across a gradient of habitat change in a tropical forest landscape. *J. Herpetol.*, 42: 733-749.
- Rice C.G., Jorgensen E.E. & Demarais S. 1994 – A comparison of herpetofauna detection and capture techniques in southern New Mexico : *Texas Journal of Agriculture and Natural Resources*, 7: 107-113.
- Riddell A. 1996. Monitoring slow-worms and common lizards, with special reference to refugia materials, refugia occupancy and individual identification. Pp 46-60 in Foster J. & Gent T. (éds), *Reptile survey methods: Proceedings of a seminar held on 7 November 1995 at the Zoological Society of London's meeting rooms*. Regents Park, London. English Nature Science series n°. 27, Peterborough, UK. 223 p.
- Rodda G.H. & Campbell E.W. 2002 – Distance Sampling of Forest Snakes and Lizards. *Herpetological Review*, 33(4):271-274.
- Rosen P.C. & Lowe C.H. 1994 – Highway mortality of snakes in the Sonoran desert of southern Arizona. *Biological Conservation*, 68: 143-148.
- Rossi S. 1996 – *Les Amphibiens et les Reptiles de la Forêt domaniale de Rambouillet (78). Inventaire et répartition* ONF, Dir. Rég. D'Ile-de-France. Cellule régionale d'Appui écologique, Déc. 96. Rapport interne, 41 p., Phot. + Annexe cartographique.
- Rossi S. 1999 – Les Reptiles du massif forestier de Rambouillet et du Sud des Yvelines. Éléments de répartition et propositions de prospections. *Bull. CERF*, 13: 5-13.

- Roughton C. & Seddon P. 2006 – Estimating site occupancy and detectability of an endangered New Zealand lizard, the Otago skink (*Oligosoma ottagense*). *Wildlife Research*, 33: 193–198.
- Row J.R., Blouin-Demers G. & Weatherhead P.J. 2007 – Demographic effects of road mortality in Black Ratsnake (*Elaphe obsoleta*). *Biol. Conserv.*, 137: 117–124.
- Royle J.A. 2004 – N-mixture models for estimating population size from spatially replicated counts. *Biometrics*, 60: 108–115.
- Ryan T.J., Philippi T., Leiden Y.A., Dorcas M.E., Wigley T.B. & Gibbons J.W. 2002 – Monitoring herpetofauna in a managed forest landscape: effects of habitat types and census techniques. *Forest Ecol. And Manage.*, 167(1-3): 83–90.
- Sacchi R., Scali S., Pellitteri-Rosa D., Pupin F., Gentili A., Tettamanti S., Caviglioli L., Racina L., Maiocchi V., Galeotti P. & Fasola M. 2010 – Photographic identification in reptiles: a matter of scales. *Amphibia-Reptilia*, 31: 489–502.
- Saint Girons H. 1978 – Thermorégulation comparée des Vipères d'Europe. Étude bio-téléométrique. *Terre Vie*, 32 : 417–440.
- Saint Girons H. 1996 – Structure et évolution d'une petite population de *Vipera aspis* (L.) dans une région de bocage de l'ouest de la France. *Revue d'Écologie*, 51: 223–241.
- Schindler S., Poirazidis K. & Wrba T. 2008 – Towards a core set of landscape metrics for biodiversity assessments: A case study from Dadia National Park, Greece, *Ecological Indicators*, 8(5): 502–514. doi:10.1016/j.ecolind.2007.06.001
- Scott N.J. & Seigel R.A. 1992 – The management of amphibians and reptiles populations: Species priorities and methodological and theoretical constraints. Pp 343–368 in Mc-Cullough D.R. & Barrett R.H. (éds), *Wildlife 2001: Populations*, Elsevier Science Publishers, London. 1 163 p.
- Seber G.A.F. 1982 – *The Estimation of Animal Abundance and Related Parameters*, 2nd éd. Edward Arnold: London. 654 p.
- Servan J., Baron J.-P., Bels V., Bour R., Lançon M., & Renon G. 1986 – Le marquage des tortues d'eau douce : application à la Cistude d'Europe, *Emys orbicularis* (Reptilia, Chelonii). *Bull. Soc. Herp. Fr.*, 37: 9–17.
- Sewell D., Guillera-Aroita G., Griffiths R.A. & Beebee T.J.C. 2012 – When is a species declining? Optimizing survey effort to detect population changes in reptiles. *PLoS ONE*, 7(8): e43387. doi:10.1371/journal.pone.0043387
- Sheldon S., and Bradley C. 1989 – Identification of individual adders (*Vipera berus*) by their head markings. *Herpetol. J.*, 1: 392–396.
- Shine C., Shine N., Shine R. & Slip D. 1988 – Use of subcaudal scale anomalies as an aid in recognizing individual snakes. *Herpetol. Rev.*, 19: 79.
- Shine R. 1991 – *Australian Snakes: A Natural History*. Ithaca (NY): Cornell University. Press. 223 p.
- Sinervo B., Mendez-de-la-Cruz F., Miles D.B., Heulin B., Bastiaans E., Villagran-Santa Cruz M. et al. 2010 – Erosion of lizard diversity by climate change and altered thermal niches. *Science*, 328: 894–899.
- Smith N.D. 1990 – *The ecology of the slow-worm (Anguis fragilis L.) in southern England*. PhD thesis, University of Southampton.

- Smolensky N., & Fitzgerald L. 2010 – Distance sampling underestimates population densities of dune-dwelling lizards. *Journal of Herpetology*, 44: 372-381.
- Stober J.M. & Smith L.L. 2010 – Total counts versus line transects for estimating abundance of small Gopher Tortoise populations. *Journal of Wildlife Management*, 74: 1595-160.
- Stolzenburg W. 1999 – Double agents. *Nature Conservancy*, 49: 18-24.
- Strijbosch H. & Van Gelder J.J. 1997 – Population structure of lizards in fragmented landscapes and causes of their decline. Pp 347-351 in Böhme W., Bischoff W. & Ziegler T. (éds), *Herpetologia Bonnensis*. SEH, Bonn. 416 p.
- 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.
- Stubbs D. & Swingland I.R. 1985 – The ecology of a Mediterranean tortoise (*Testudo hermanni*): a declining population. *Canadian Journal of Zoology*, 63: 169-180.
- Stumpel A.H.P. 1985 – Biometrical and ecological data from a Netherlands population of *Anguis fragilis* (Reptilia, Sauria, Anguillidae). *Amphibia-Reptilia*, 6: 181-194.
- Stumpel A.H.P. 2004 – *Reptiles and Amphibiens as targets for nature management*. Alterra Scientific Contributions 13. Alterra Green World Research, Wageningen. 210 p.
- Swann D.E., Averill-Murray R.C. & Schwalbe C.R. 2002 – Distance sampling for Sonoran Desert tortoises. *Journal of Wildlife Management*, 66: 969-975.
- Thierry A., Lettink M., Besson A.A. & Cree A. 2009 – Thermal properties of artificial refuges and their implications for retreat-site selection in lizards. *Appl. Herpetol.*, 6: 307-326.
- Thompson S.A., Thompson G.G. & Withers P.C. 2005 – Influence of pit-trap type on the interpretation on fauna diversity. *Wildlife Research*, 32: 131-137.
- Thompson S.K. 1992 – *Sampling*. John Wiley and Sons, New-York. 334 p.
- Thompson W.L., White G.C. & Gowan C. 1998 – *Monitoring Vertebrate Populations*. Academic Press, San Diego. Incorporated, San Diego, California. 365 p.
- Todd B.D. & Andrews K.M. 2008 – Response of a Reptile guild to forest harvesting. *Conserv. Biol.*, 22(3): 753-761.
- UICN France, MNHN & SHF. 2009 – *La liste rouge des espèces menaces de France Chapitre Reptiles et Amphibiens de France métropolitaine*. Paris, France.
- Ujvari B., Madsen T., Kotenko T., Olsson M., Shine R., & Wittzell H. 2002 – Low genetic diversity threatens imminent extinction for the Hungarian meadow viper (*Vipera ursinii rakosiensis*). *Biological Conservation*, 105 :127-130.
- Ursenbacher S. 1998 – *Estimation de l'effectif et analyse du risque d'extinction d'une population de vipère péliade (Vipera berus L) dans le Jura vaudois*. Travail de diplôme non publié, Université de Lausanne, Suisse. 107 p.
- Ursenbacher S. 2005 – *Phylogéographie des principales vipères européennes (Vipera ammodytes, V. aspis et V. berus), structuration génétique et multipaternité chez V. berus*. Thèse de doctorat, Faculté de Biologie et de Médecine de l'Université de Lausanne, Suisse. 123 p.
- Ursenbacher S. & Monney J.-C. 2003 – Résultats de cinq années de suivi d'une population de Vipère péliade (*Vipera berus*) dans le Jura Suisse : estimation des effectifs et discussion des méthodes d'estimation. *Bull. Soc. Herp. Fr.*, 107: 15-25.

- Vervust B. & Van Damme R. 2009 – Marking lizards by heat branding. *Herpetological Review*, 40: 173-174.
- Vogt R.C. & Hine R.L. 1982 – Evaluation of techniques for assessment of Amphibian and Reptile populations in Wisconsin. Pp 201-207 in Scott N.J. Jr. (éd.), *Herpetological Communities*, U.S. Department of the Interior, Fish and Wildlife Service. Wildlife Research Report 13.
- Vos C.C. & Chardon J.P. 1998 – Effects of habitats fragmentation and road density on the distribution pattern of the moor frog *Rana arvalis*. *Journ. Animal Ecology*, 35: 44-56.
- Walter G. & Wolters D. 1997 – Zur Effizienz der Erfassung von Reptilien mit Hilfe von Blechen in Norddeutschland. *Z. Feldherpetol.*, 4: 187-195.
- Weary G.C. 1969 – An improved method of marking snakes. *Copeia*, 1969: 854-855.
- Weatherhead P.J., Barry F.E., Brown G.P. & Forbes M.R.L. 1995 – Sex ratios, mating behavior and sexual size dimorphism of the northern water snake, *Nerodia sipidon*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 36: 301-311.
- Whitaker P.B. & Shine R. 2003. A radiotelemetric study of movements and shelter-site selection by free-ranging brownsnakes (*Pseudonaja textilis*, Elapidae). *Herpetological Monographs*, 17: 130-144.
- Williams A.K. & Berkson J. 2004 – Reducing false absences in survey data: Detection probabilities of red-backed salamanders. *Journal of Wildlife Management*, 68: 418-428.
- Williams B.K., Nichols J.D. & Conroy, M.J. 2002 – *Analysis and management of animal populations*. Academic Press, San Diego, California, USA. 817 p.
- Winne C.T., Willson J.D., Andrews K.M., & Reed R.N. 2006 – Efficacy of marking snakes with disposable medical cautery units. *Herpetological Review*, 37: 52-54.
- Winne C.T., Willson J.D., Todd B.D., Andrews K.M. & Gibbons J.W. 2007 – Enigmatic decline of a protected population of eastern kingsnakes, *Lampropeltis getula*, in South Carolina. *Copeia*, 2007: 507-519.
- Woodbury A.M. 1951 – Symposium: A snake den in Tooele County, Utah—Introduction-a ten-year study: *Herpetologica*, 7(1): 4-14.
- Woodbury A.M. 1956 – Uses of marking animals in ecological studies: Marking Amphibians and Reptiles. *Ecology*, 37: 670-674.
- Wygoda M.L. 1979 – Terrestrial activity of striped mud turtles, *Kinosternon baurii* (Reptilia, Testudines, Kinosternidae) in west-central Florida. *Journal of Herpetology*, 13(4): 469-480.
- Yoccoz N.G., Nichols J.D. & Boulinier T. 2001 – Monitoring of biological diversity in space and time. *Trends in Ecology & Evolution*, 16: 446-453.
- Yunger J.A., Brewer R. & Snook R. 1992 – A method for decreasing trap mortality of *Sorex*. *Canadian Field-Naturalist*, 106: 249-251.
- Zuiderwijk A., de Wijer P. & Janssen I. 1998 – The decline of a grass snake metapopulation near Amsterdam. Pp 463-470 in Miaud C. & Guyétant G. (éds), *Current Studies in Herpetology*. SEH, Le Bourget-du-Lac. 478 p.
- Zylstra E.R., Steidl R.J. & Swann D.E. 2010 – Evaluating survey methods for monitoring a rare vertebrate, the Sonoran Desert tortoise. *Journal of Wildlife Management*, 74: 1311-1318.

Manuscrit accepté le 28 août 2017

Notes on the reproductive ecology and courtship behavior of *Tylototriton pseudoverrucosus* Hou, Gu, Zhang, Zeng, Li & Lü 2012 in Sichuan province, China

par

Axel HERNANDEZ

Department of Environmental Sciences, Faculty of Sciences and Technics, University
Pasquale Paoli of Corsica, F-20250 Corte
hernandez.axel.1989@gmail.com

Résumé – Notes sur l'écologie reproductive et la parade nuptiale de *Tylototriton pseudoverrucosus* Hou, Gu, Zhang, Zeng, Li & Lü 2012 dans la province du Sichuan, Chine. Nous présentons l'observation de cette rare espèce endémique découverte dans le sud des Montagnes Daliang, comté de Ningnan, préfecture autonome de Liangshan Yi, province du Sichuan en Chine à 2 340 m d'altitude dans une prairie alpine de haute montagne. Nous confirmons le mode de reproduction s'effectuant par amplexus ventral et reportons des différences morphologiques entre mâles et femelles. La région montagneuse de l'Hengduan présente un fort taux d'endémisme et de spéciation pour les urodèles. Cette zone mérite une étude approfondie pour appréhender l'évolution et la diversification au sein du genre *Tylototriton*.

Southern Sichuan Crocodile Newt *Tylototriton pseudoverrucosus* Hou, Gu, Zhang, Zeng, Li & Lü 2012 is confined to the alpine wetlands and mixed deciduous forests in the southern Daliang Mountains located in the southeastern Hengduan region at high elevations between 2.300 and 2.800 m above sea level with a subtropical monsoon climate type in Ningnan county, southern Sichuan province, southwestern China (Fei *et al.* 2012, Fei & Ye 2016, Hernandez 2016). Type locality has been kept secret for conservation purposes according to the original description by Hou *et al.* (2012) and only two localities which are containing two large ponds for reproduction are known for this species located in the southern Daliang mountains of the Hengduan region (Hernandez 2016).

The ecology, behavior and reproduction of *T. pseudoverrucosus* are still poorly known due to the small portion of adult individuals observed in the field since 2002 and the taxonomic status of this species is also controverted. However, recent studies placed it in the subgenus *Liangshantriton* regarding it as the sister taxon of *Tylototriton taliangensis* which is distributed at only 70 km of distance in the same mountains range (Hernandez 2016).

We report here first observations of the reproduction behavior with ecological datas for this elusive species recorded in the eastern Hengduan region, southern Daliang mountains during field work (13 july 2015) in Ningnan county, Liangshan Yi Autonomous Prefecture, Sichuan province, China (27° 5' 0" N, 102° 43' 0" E) located 2.340 m above sea level. Twenty-seven adults were found during daytime at 16 h 10 pm in a large ephemeral pond of 20 m × 20 m containing a water depth of about 25 to 40 cm with stagnant fresh water alimanted by hard rains of the monsoon. This pond was situated in alpine grassland covered by pieces of dense vegetation including various shrubs and ferns on a limestone substrate at the vicinity of a mixed deciduous forest and a large stream at 2.340 m a.s.l. (Fig. 1).

Air temperature recorded was 26.5 °C and water temperature 12.6 °C with a pH value of 7.2. We observed eight individuals showing ventral amplexus mode used for reproduction relating others taxas of the subgenus *Tylototriton* and the sister taxon *Pleurodeles waltl* (Hernandez 2017; Fig. 2). Sometimes two or three males were following a female to grasp it with their forelimbs many times before one male could mate. Before the ventral amplexus we also noticed adults exhibiting tail-fanning movements and displaying extensive nudging and rubbing behaviors as observed in others relative taxas. Furthermore, the extensive snout nudging and rubbing behavior patterns in male of *Tylototriton pseudoverrucosus* probably suggest that they may obtain olfactory information from females during courtship. The paratoid glands on the heads and in the dorsolateral glandular warts show sexual dimorphism in glandular products, enabling discrimination between the sexes as observed in the reproductive behavior of the Salamandridae family (Raffaëlli 2013).



Figure 1: Breeding pond used by *T. pseudoverrucosus* for reproduction on July 2015 at the type locality, Daliang Mountains, Sichuan province, China. Picture : Axel Hernandez.

Figure 1 : Mare utilisée par *T. pseudoverrucosus* pendant la reproduction en juillet 2015 à la localité type, Montagnes de Daliang, province du Sichuan, Chine. Photo : Axel Hernandez.

During these observations, some morphological characteristics were also found between males and females. Females are longer in snout-vent length (SVL= + 10-15 mm) and showed a more colorful coloration with a bright orange coloration on the 14 to 15 indistinct and prominent dorsolateral warts, parotoid glands, legs and the tail on black background coloration. Males were appearing slender with dark-brown to dark orange coloration on the same parts of the body as females with longer and developed tails. Moreover, the species is known to have larger females than males in total length (TL) as previously reported (Hernandez 2016).

No eggs were found at the vicinity of water and in water predicting a tardive laying of eggs that occurs probably at the end of July up to August and early September.



Figure 2: Amplexus showing a female on a male underwater in July 2015, Daliang Mountains, Sichuan province, China. Picture: Axel Hernandez.

Figure 2 : Amplexus montrant une femelle sur un mâle dans l'eau en juillet 2015, Montagnes de Daliang, province du Sichuan, Chine. Photo : Axel Hernandez.

Thus, *Tylototriton pseudoverrucosus* is ecologically conservative and microendemic to fragile environments mainly constituted of alpine wetlands with a mosaic of shrub and mixed deciduous forests (Fei *et al.* 2012, Fei & Ye 2016, Hernandez 2016).

The study of its ecological niche occupancy and reproductive behavior are important factors to understand the genetic divergence within the genus *Tylototriton* and its taxonomic status within the subgenus *Liangshantriton*. Herein, we confirm here the amplexus mode used by *T. pseudoverrucosus* and its ecological breeding site similar as observed in *Tylototriton taliangensis*. These aspects and our preliminary phylogenetic analysis support its taxonomic rank within the subgenus *Liangshantriton* (Hernandez 2016).

Therefore, in the Hengduan mountain region (located between Qinling Mts and Himalayas comprising Tibet plateau, Sichuan and Yunnan provinces) *Tylototriton* species occur at high altitude in a dispatched and fragmented distributional area as previously reported (Fei *et al.* 2012, Fei & Ye 2016, Hernandez 2016). All the species are found in various microhabitats determined by temperate to subtropical climate with high precipitation. The position of the Hengduan region is important for the zoogeographical division of many species because geographically it is the border of the subtropical and temperate zones (Chen *et al.* 2008, Fei & Ye 2016). This large range mixed up the palaearctic fauna and the oriental ones between Qinling and Himalayas in a broad transition which is showing a unique interspecific diversification within the genus *Tylototriton* resulting of many

different species: *T. verrucosus*, *T. himalayanus*, *T. shanjing* (with three recognized types), *T. kweichowensis*, *T. taliangensis* & *T. pseudoverrucosus* (Hernandez 2016). Finally, the Hengduan region provides a transitional area for urodeles with the most diverse allopatric speciation found in the genus *Tylotriton*. This region also shows high endemism with one unique subgenus restricted to the Daliang Mts. *Liangshantriton* including two cryptic and endangered species, *T. taliangensis* and *T. pseudoverrucosus*. New studies with genetic, ecology and biogeography of the Hengduan populations are needed to a better understanding of their evolution within the primitive Salamandridae in Asia.

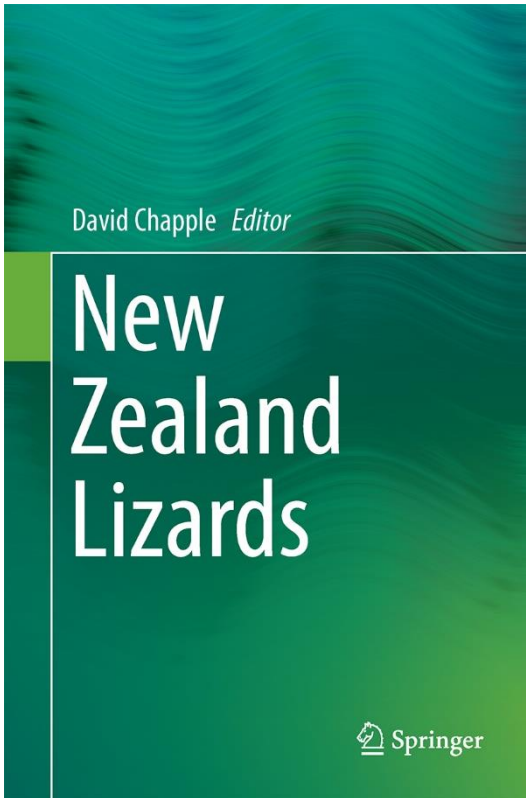
Acknowledgements – I want to express my particular thanks to Emmanuel Jelsch, Jérôme Maran, Jean Raffaëlli, Mian Hou, Jiajun Zhou, Liang Fei, Feng Xie, Jianping Jiang and the Chengdu Institute of Biology.

BIBLIOGRAPHIC REFERENCES

- Chen L., Song Y. & Xu S. 2008 – The boundary of palaearctic and oriental realms in western China. *Progress in Natural Science*, 18(7): 833-841.
- Fei L. & Ye C. 2016 – *Amphibians of China*. Science Press Beijing. Volume 1. 1 040 p.
- Fei L., Ye C. & Jiang J.P. 2012 – *Colored Atlas of Chinese amphibians and their Distributions*. Sichuan Publishing House of Science and Technology. 640 p.
- Hernandez A. 2016 – *Crocodile Newts, The Primitive Salamandridae from Asia (Genera Echinotriton and Tylotriton)*. Edition Chimaira. 415 p.
- Hernandez A. 2017 – Les Urodèles du Maroc, Histoire naturelle, taxinomie, écologie et conservation. *Situla, Revue d'Herpétoculture Francophone*, 30: 30-48.
- Hou M., Li P.P. & Lü S.Q. 2012 – Morphological research development of genus *Tylotriton* and primary confirmation of the status of four cryptic populations. *Journal of Huangshan University*, 14: 61-65.
- Raffaëlli J. 2013 – *Les Urodèles du monde*. Edition Penclen. 480 p.

– Analyse d’ouvrage –

New Zealand Lizards, par David G. Chapple (Editor). 2016 – Springer International Publishing AG Switzerland. xvi + 375 pages. ISBN : 978-3-319-41672-4. ISBN : (eBook) 978-3-319-41674-8. DOI 10.1007/978-3-319-41674-8. Prix : 107,09 euros.



Tout comme les Australiens, les Néozélandais nous ont habitués à de magnifiques ouvrages herpétologiques riches et complets, toujours très au fait des progrès dans la discipline, progrès dont ils sont souvent d’ailleurs les instigateurs. Et celui-ci ne déroge pas à cela, bien au contraire ! *New Zealand Lizards* établit un magnifique bilan des connaissances acquises concernant les lézards de la Nouvelle-Zélande, des reptiles pas tout à fait comme les autres par leur morphologie et leur biologie et dont la richesse est parmi les plus élevées pour les régions tempérées froides. Caractérisée surtout par ses affinités gondwaniennes, cette faune de lézards s’est vue récemment adjoindre certains éléments provenant d’autres îles océaniques. L’ampleur de cette diversité commence seulement à être appréciée, comme l’attestent les trente espèces (20 scinques et 10 geckos) identifiées dans les années 1950 alors qu’elles sont au nombre de 104 (61 scinques et 43 geckos) actuellement reconnues de façon formelle ou

informelle. Cet ouvrage, qui rassemble les contributions des experts du domaine, constitue une magnifique synthèse abordant l’histoire des connaissances, la taxinomie, la biogéographie, l’écologie, l’histoire naturelle, la physiologie, la pathologie sans oublier la conservation des diverses espèces.

L’ouvrage débute par un avant-propos de Richard Shine qui ne manque pas de rappeler combien, pendant longtemps, le très célèbre Sphénodon avait relégué les autres reptiles de la Nouvelle-Zélande au second plan pour les non-spécialistes, tout comme pour les scientifiques et les biologistes en charge de la conservation. La situation a bien changé et le remarquable succès évolutif des lézards ne manque plus de faire la une des plus grands journaux scientifiques tout en permettant la diffusion de magnifiques histoires relatant les succès des nouvelles approches ayant permis leur conservation. Shine nous rappelle les points forts de cette spectaculaire radiation évolutive ayant abouti à une large palette de tailles et de

colorations, de rythmes d'activité (nocturnes et diurnes), de répartition altitudinale (du bord de mer aux prairies alpines), sans oublier les espèces pollinisatrices dont on perçoit de mieux en mieux le rôle capital pour la survie de certaines plantes endémiques. Shine rappelle ensuite brièvement la biologie si particulière de certains lézards de la Nouvelle-Zélande. Ainsi le Gecko géant de Duvaucel qui n'atteint sa maturité sexuelle qu'à l'âge de six ans, ne produisant alors que deux embryons tous les deux ans... pendant au moins cinquante années ! Si vous vivez en Nouvelle-Zélande, dit-il, le petit lézard que vous rencontrez dans votre jardin peut très bien être plus âgé que vos enfants et peut-être même que vous. Loin des prédateurs, sur une île tempérée où la nourriture et le soleil se font rares, la vie au ralenti a permis à ces lézards d'atteindre des densités souvent spectaculaires. Mais ce mode de vie dans la paix apparente est très vite devenu un cauchemar une fois que l'homme est arrivé, apportant avec lui sa peste noire : rats, chats, furets, hermines et belettes. Avec leurs taux de reproduction particulièrement bas, la survie de nombreux lézards devenait problématique après les prélèvements aisés opérés par ces redoutables prédateurs face à des proies non craintives (naïves) n'ayant jamais rencontré de mammifères. Le registre fossile a montré que la Nouvelle-Zélande a déjà définitivement perdu ses espèces les plus grandes et les plus spectaculaires. Heureusement, reprend Shine, les auteurs de ce livre ont pris les choses en main, armés de nouvelles technologies, de nouvelles idées, soutenus par un intérêt accru du grand public et surtout aidés par une nouvelle génération de chercheurs. Nous savons à présent mieux étudier ces reptiles et aussi comment les protéger plus efficacement. Les Néozélandais sont à la pointe des techniques d'éradication des rats sur les îles à partir de méthodes autrefois considérées comme impossibles et à présent appliquées de façon presque routinière. Cet ouvrage est une véritable bouffée d'oxygène car il nous permet d'élargir considérablement notre vision des lézards, ne manquant pas de nous étonner sans cesse, tout en nous permettant de garder espoir pour leur survie.

David Chapple, éditeur au sens anglo-saxon de l'ouvrage, c'est-à-dire coordinateur éditorial, propose une préface de trois pages. Arrivé en Nouvelle-Zélande en provenance d'Australie juste après son stage post-doctoral en 2004, Chapple a décidé de synthétiser, avec l'aide des autres spécialistes du domaine, la considérable masse de données éparpillées aussi bien dans des publications scientifiques que dans de nombreux rapports le plus souvent à diffusion très restreinte.

L'ouvrage comprend 14 chapitres avec chacun sa propre bibliographie et un résumé conséquent très clair. Le premier chapitre, rédigé par Chapple lui-même, est une magnifique synthèse des connaissances disponibles sur les lézards de la Nouvelle-Zélande. On y apprend que 45 % des 104 espèces identifiées ne sont pas encore décrites ni nommées, bien que caractérisées et connues. La tâche qui reste à accomplir est colossale mais cet ouvrage se veut une base solide pour progresser rapidement. Un tableau très clair et complet permet d'établir le lien entre les taxinomies utilisées au cours du temps pour ces lézards.

Le second chapitre (Glenn M. Shea) relate l'histoire de la découverte des lézards de la Nouvelle-Zélande depuis les premières descriptions jusqu'aux générations actuelles de chercheurs. Presque de façon simultanée, les trois premières expéditions scientifiques abordent la Nouvelle-Zélande entre 1840 et 1841. Les vaisseaux français *L'Astrolabe* et *La Zélée* (1840) arrivent en premier, permettant ensuite l'établissement d'un important comptoir français à Akaroa (Île du Sud) surtout destiné à accueillir l'industrie baleinière. Les premiers lézards néozélandais sont ensuite décrits par Constant Duméril et Gabriel Bibron au Muséum national d'Histoire naturelle (par exemple le gecko *Hoplodactylus duvauceli* indiqué comme provenant du Bengale alors que ce n'était que son lieu d'expédition !). Parallèlement, d'autres descriptions sont effectuées, dont celle du Sphénodon par John Gray au British Museum (Londres). Shea discute ensuite des différentes origines possibles pour l'unique

spécimen connu du fameux gecko géant de la Nouvelle-Zélande, *Hoplodactylus delcourti*, conservé au Muséum de Marseille et jamais retrouvé depuis. Le mystère qui plane autour du plus grand gecko du monde demeure. Ce chapitre historique est merveilleusement détaillé et richement illustré par de nombreux portraits.

Le chapitre 3 (Trevor H.orthy) analyse pour la première fois les données fossiles concernant les lézards de la Nouvelle-Zélande. Les restes les plus anciens datent du Miocène (19-16 MA) et représentent des scinques proches des formes actuelles du genre *Oligosoma* et des geckos Diplodactylidae. Cette faune ancienne se caractérise également, comme c'est souvent le cas dans la région océanienne occidentale (Australie, Nouvelle-Calédonie, Vanuatu), par la présence d'un crocodile de petite taille et de tortues terrestres aujourd'hui éteints. L'auteur discute ensuite de l'absence du fameux Kawekawau, le Gecko géant de Delcourt (*H. delcourti*), dans les restes fossiles et de nouvelles et intéressantes hypothèses sont suggérées. Une origine possible sur un petit îlot de la Nouvelle-Calédonie n'est pas exclue par l'auteur, tout comme une origine très localisée en Nouvelle-Zélande, dans une région encore dépourvue de registre fossile. Plusieurs figures présentent quelques restes osseux fossiles.

La taxinomie des lézards de la Nouvelle-Zélande (Rodney A. Hitchmough, Geoffrey B. Patterson & David G. Chapple) poursuit cet ouvrage (chapitre 4). Le peuplement des lézards de la Nouvelle-Zélande est composé de deux familles, Scincidae et Diplodactylidae. La diversité est surtout marquée par l'écologie plutôt que par la morphologie des espèces, ce qui constitue malheureusement un frein à leur description. L'arrivée tardive de l'homme et l'introduction de prédateurs qui la suit modifient considérablement les aires de répartition de ces animaux, ralentissant ainsi la vitesse de description des espèces nouvelles. De nombreuses espèces actuelles clairement identifiées restent à décrire formellement.

Le chapitre 5 est totalement dédié à la biogéographie des lézards de la Nouvelle-Zélande (David G. Chapple & Rodney A. Hitchmough). Il discute plus largement de la Zelandia, une région géologique et biogéographique incluant la Nouvelle-Calédonie. Les geckos (Diplodactylidae) sont arrivés en Nouvelle-Zélande durant l'Éocène ou l'Oligocène (40,2-24,4 MA) alors que les scinques ne sont arrivés qu'au Miocène (env. 18,3 MA) par dispersion trans-océanique depuis la Nouvelle-Calédonie. Les auteurs énumèrent les phénomènes géologiques responsables de la mise en place des peuplements et proposent 22 catégories biogéographiques pour caractériser la chorologie de ces lézards.

Le chapitre 6 (Kelly M. Hare, David G. Chapple, David R. Towns & Dylan van Winkel) présente l'écologie des lézards de la Nouvelle-Zélande. Il comprend plusieurs photographies en couleurs et deux encadrés expliquant au lecteur, à partir d'exemples locaux, le partage des ressources ou encore les vocalises (avec un lien internet permettant l'écoute d'un cri de gecko) et les postures d'intimidation. La fréquence des espèces généralistes pour leur habitat est relativement faible et le niveau de sympatrie est élevé. Plusieurs stratégies de partage des ressources permettent cette sympatrie par séparation spatiale, temporelle ou trophique. Le recouvrement des ressources existe toutefois, par exemple pour certaines espèces consommant le miellat. Ce peuplement est surtout original par son grand nombre d'espèces occupant des habitats frais, voire froids, notamment les spécialistes alpins, certains scinques nocturnes ou encore les geckos diurnes du genre *Naultinus*. Tous ces lézards sont majoritairement opportunistes pour répondre aux fluctuations annuelles des ressources alimentaires. Aussi bien les scinques que les geckos dispersent les graines et pollinisent sans doute certaines plantes. Quelques espèces vivent en groupes avec, sans doute, des soins parentaux accordés à la progéniture. L'habitat n'est pas utilisé de la même manière selon que des prédateurs natifs ou introduits, des invertébrés, des reptiles natifs ou des amphibiens et des reptiles introduits soient présents ou non.

La reproduction et l'histoire naturelle sont traitées dans le chapitre 7 (Alison Cree & Kelly M. Hare) qui débute par un glossaire très complet des termes employés. La grande majorité (99 %) des espèces sont vivipares et présentent des histoires de vie qualifiées de ralenties. La durée de gestation est en moyenne de trois mois mais, selon les conditions climatiques, elle peut s'étendre sur 14 mois chez certains geckos (surtout nocturnes). Les geckos de la Nouvelle-Zélande sont originaux par leur durée de vie (trois à cinq décennies chez plusieurs espèces en conditions naturelles) et par leur ponte réduite, d'un ou deux œufs. Un tableau de synthèse contient les données concernant la reproduction des lézards de la Nouvelle-Zélande, avec la source des données clairement indiquée ; un autre présente le dimorphisme sexuel de taille pour chaque espèce. On y trouve également des informations sur la longévité et l'âge à maturité. Ce chapitre indique en conclusion des voies prometteuses pour les recherches futures.

Le chapitre 8 (Brett Gartrell) synthétise nos connaissances sur les maladies endémiques et exotiques des lézards de la Nouvelle-Zélande et du Sphénodon. Les plus courantes sont des pathologies d'origine bactérienne ou fongique, mais ectoparasites et endoparasites ne sont pas pour autant oubliés. Ce chapitre très complet est clairement rédigé. Un tableau complet indique les associations parasite-hôte connues à ce jour.

Le chapitre 9 (Kelly M. Hare & Alison Cree) présente la physiologie thermique et métabolique des lézards de la Nouvelle-Zélande. Ces animaux sont clairement adaptés aux températures basses et de ce point de vue les changements climatiques constituent une réelle menace pour leur survie. Les préférences thermiques de chaque espèce sont discutées et rassemblées dans un tableau de synthèse.

Les techniques d'échantillonnage et de suivi des populations sont développées dans le chapitre 10 (Marieke Lettink & Kelly M. Hare). Les Néozélandais sont sans aucun doute parmi les leaders dans ce domaine avec plusieurs techniques inspirées de la détection et du contrôle des mammifères introduits dont certaines encore en phase expérimentale, mais en gardant toujours le bien-être animal comme condition inaliénable à toute étude. Les techniques détaillées sont la recherche active, le piégeage d'animaux vivants, les « pitfall traps » à présent classiques, les « funnel traps » ou pièges en entonnoirs, l'introduction d'abris artificiels (par ex. les fameuses plaques), les appareils photographiques à déclenchement automatique, les pistes de traces, les chiens détecteurs et les méthodes de marquage individuel (marques temporaires, photo-identification et amputations d'orteils). Plusieurs photographies en couleurs illustrent ces techniques et deux tableaux synthétiques présentent pour chacune une description brève, les espèces de la Nouvelle-Zélande ayant fait l'objet de la méthode, une critique de cette méthode et les références bibliographiques des travaux concernés.

Le chapitre 11 (David R. Towns, Rodney A. Hitchmough & John Perrott) concerne les nombreux problèmes liés à la conservation des lézards de la Nouvelle-Zélande, certains animaux ayant une forte valeur culturelle pour les Maoris, premiers occupants arrivés au XIII^e siècle seulement, mais finalement une valeur culturelle faible pour les colonisateurs secondaires européens. Les lézards sont exclus des premiers textes de protection de la faune native, jusque dans les années 1980. Près de 83 % de ces reptiles sont à présent reconnus comme 'menacés' ou 'à risque' selon les critères élaborés par l'UICN. Parmi les cinq espèces concernées par les plus anciens plans d'action en Nouvelle-Zélande, deux ont vu leur statut s'améliorer, deux ont décliné puis leur situation s'est améliorée une fois des mesures plus efficaces mises en place ; pour la dernière, le statut a décliné bien qu'une population se soit établie ailleurs. La compétition pour les ressources financières, nerf de la guerre pour la conservation, est analysée. Les ressources attribuées aux lézards sont comparées à celles attribuées aux oiseaux, lesquels souvent ponctionnent presque tout. Les organisations Maoris

sont de plus en plus fréquemment impliquées et intégrées dans les programmes de conservation mis en place. Le chapitre 11 aborde aussi le commerce illégal et le trafic des lézards néozélandais. De nombreux tableaux énumèrent les différents programmes de conservation mis en place au cours du temps. Les îles libérées des rats envahissants sont de plus en plus nombreuses. Par ailleurs de nouvelles « îles », virtuelles cette fois, prolifèrent maintenant dans le pays. Localisées sur l'île principale, elles correspondent à des zones grillagées totalement dépourvues de prédateurs introduits. De nouvelles méthodologies de suivi doivent être testées et améliorées pour appréhender l'évolution de leur herpétofaune au cours du temps. Un tableau indique, pour chacune des 37 espèces considérées, son habitat et sa répartition, ainsi que les menaces et la tendance des populations ; à chaque fois, la source bibliographique est citée. Plusieurs cas précis d'actions menées sont détaillés.

Le chapitre 12 (Nicola J. Nelson, Richard L. Romijn *et al.*) présente les travaux remarquables entrepris pour la conservation des lézards dans les sanctuaires sur l'île principale d'où les mammifères prédateurs sont contrôlés ou ont été extirpés. Ce type de conservation est primordial car de nombreux habitats n'existent pas sur les petits îlots périphériques (il faut garder ce fait à l'esprit pour nos départements et collectivités d'outre-mer). Malgré les mesures considérables de contrôle des prédateurs, trop de populations de lézards demeurent en net déclin dans les sanctuaires. La principale difficulté reste d'assurer un contrôle soutenu des prédateurs (tout particulièrement les souris dont l'exclusion définitive est difficile dans les enclos grillagés). Comparativement, la protection des populations d'oiseaux nécessite une limitation moindre de la densité des prédateurs. L'arrivée secondaire d'un mammifère prédateur dans une zone d'où il avait été exclu entraîne une chute rapide et spectaculaire de la densité des lézards. Deux exemples parmi les scinques sont développés. Ils illustrent particulièrement bien les difficultés rencontrées. Les auteurs abordent ensuite l'impact sur les lézards des oiseaux natifs et introduits et de certains insectes sociaux introduits, comme les guêpes et les fourmis.

Le chapitre 13 (David G. Chapple, James T. Reardon & Joanne E. Peace) est consacré au scinque envahissant *Lampropholis delicata* introduit en Nouvelle-Zélande dans les années 1960 depuis l'est australien. Sa biologie est à présent bien connue mais son impact sur les espèces endémiques n'est pas encore totalement clarifié. L'arrivée récente de cet alien sur certaines îles périphériques sanctuaires pose un nouveau défi pour le contenir ou l'éradiquer sans porter atteinte aux populations des espèces de lézards endémiques souvent menacées.

L'ouvrage s'achève par le chapitre 14 (David G. Chapple) qui énumère les nombreuses pistes pour les recherches futures concernant les lézards de la Nouvelle-Zélande. À nouveau, Chapple met l'accent sur la quantité considérable d'informations consignées dans des rapports néozélandais à diffusion très restreinte, signalant par exemple l'existence de plusieurs taxons bien connus mais non décrits. De par leur diffusion restreinte, ces écrits ne peuvent être reconnus comme des publications et les informations qu'ils contiennent, souvent importantes, sont considérées comme non publiées. Les instances internationales ne prennent pas ces espèces non décrites en compte (par ex. Listes rouges UICN). L'existence d'une telle multitude d'informations inédites consignées dans des rapports locaux est sans doute liée au fait que de nombreux chercheurs néozélandais sont employés par le gouvernement ou par des agences environnementales qui ne sollicitent que des rapports sans exiger la publication des résultats. Ceci doit nous mettre en garde car une telle situation semble se développer en France également. Le Bulletin de notre Société reste une des rares revues nationales permettant de diffuser relativement facilement des informations scientifiques en dehors des grandes revues internationales plus difficiles d'accès pour les naturalistes. Pour être acceptée et diffusée, une information scientifique doit impérativement être publiée dans une revue reconnue, avec des arguments solides et une démonstration des faits avancés. Mettre ces

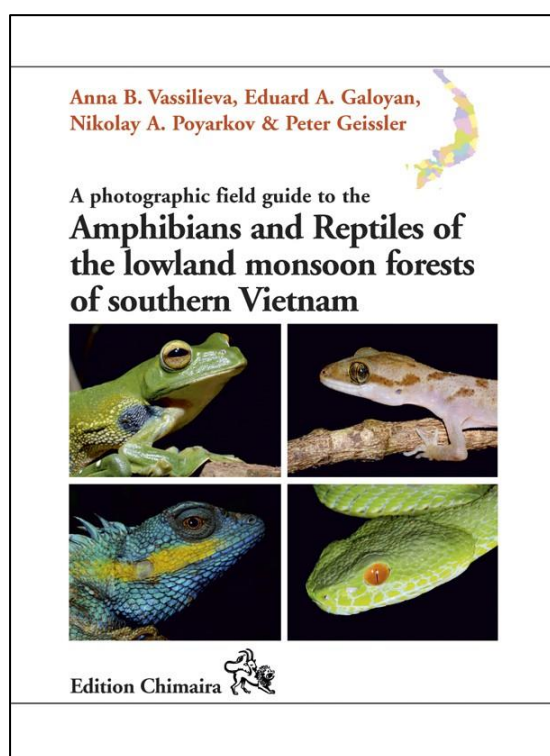
rapports en ligne n'est pas la bonne solution car le processus de validation par des collègues (*peer reviewing process*) n'a pas opéré et la validité des informations ne peut être garantie alors qu'elles seraient très largement citées ; la situation est identique pour la mise en ligne des thèses. L'auteur discute également des difficultés excessives, voire de l'impossibilité d'obtenir les permis de collecte. Il cite en exemple une espèce non décrite qui n'a été que photographiée du fait de l'interdiction de collecter, mais qui n'a plus jamais été retrouvée depuis. Ce spécimen aurait pu être collecté et préservé afin de permettre la description de l'espèce. De toute évidence, tout comme en France et dans de nombreux autres pays maintenant, les systématiciens et les personnes qui délivrent les permis ne se comprennent plus. Il serait urgent de trouver un langage commun car tous œuvrent pour une même cause.

Aucun index ne vient clore l'ouvrage mais chaque chapitre est clairement identifié, ce qui permet de trouver facilement les informations recherchées. Ainsi, avec ses 14 chapitres rigoureusement délimités réduisant les redites, chacun avec sa propre bibliographie complète et détaillée, ce livre constitue un apport considérable et remarquable à notre connaissance des lézards océaniens. Chacun renferme des photographies en couleurs, des cartes détaillées et plusieurs tableaux synthétiques, avec une délimitation très claire et fine, sans chevauchements, des points traités. L'information recherchée peut être trouvée facilement. Cette somme colossale de données, auparavant éparpillées et inaccessibles dans des rapports à diffusion très limitée, est à présent à notre portée, qui plus est prédisposée dans de magnifiques synthèses faciles à assimiler. Nous ouvrant une porte vers une autre herpétologie, moderne, voire d'avant-garde, c'est sans réserve que je vous recommande la lecture de ce livre qui ne manquera pas de vous étonner mais aussi d'éveiller en vous des envies d'essayer ce qui a été fait ailleurs, loin, très loin de chez nous.

Ivan INEICH
Muséum national d'Histoire naturelle – Sorbonne Universités
Département de Systématique et Évolution
UMR 7205 (CNRS, MNHN, UPMC, EPHE)
Institut de Systématique, Évolution et Biodiversité (ISyEB)
57 rue Cuvier, CP 30 (Reptiles & Amphibiens)
F-75005 Paris

– Analyse d'ouvrage –

A Photographic Field Guide to the Amphibians and Reptiles of the Lowland Monsoon Forests of Southern Vietnam, par Anna B. Vassilieva, Eduard A. Galoyan, Nikolay A. Poyarkov et Peter Geissler. 2016 – Édition Chimaira (www.chimaira.de), Frankfurt am Main, Allemagne. Frankfurt Contributions to Natural History volume 36. 324 pages. ISSN 1613-2327 ; ISBN 978-3-89973-465-2. Prix : 49,80 euros.



Comme l'indique son titre, ce nouvel ouvrage des éditions Chimaira, dans la collection des guides de la « série blanche », est surtout un guide photographique de terrain. Il ne fait toutefois pas double emploi avec la grosse monographie de Nguyen *et al.* (2009) publiée dans la même série et analysée précédemment (Ineich 2011), ni avec les nombreux guides récents publiés en vietnamien. L'ouvrage de 2009 en anglais ne fournit aucune donnée concernant la morphologie et l'écologie des espèces du Viêt-Nam, ni de carte de répartition, ce qui n'est pas le cas de celui-ci, bien qu'il ne concerne que le sud du pays, c'est-à-dire l'ancien Sud Viêt-Nam. De ce point de vue, ces deux ouvrages récents en anglais consacrés à l'herpétofaune du Viêt-Nam sont clairement complémentaires. Rappelons que l'herpétofaune de ce pays est particulièrement diversifiée car elle totalise près de 700 espèces décrites et de nombreuses

autres qui restent à découvrir et/ou à décrire. La réalisation d'ouvrages de synthèse est particulièrement importante pour ce pays. Le présent ouvrage comprend 142 espèces (41 amphibiens et 101 reptiles, dont plusieurs décrites tout récemment), majoritairement localisées dans la forêt de mousson semi-décidue, également dénommée semi-sempervirente, du sud du pays, un biotope particulièrement menacé.

Amphibians and reptiles of the Lowland Monsoon Forest of Southern Vietnam est le fruit d'un travail important réalisé par une équipe internationale (russo-germanique) jeune et dynamique qui connaît bien le terrain. Certains des auteurs sont à l'origine des descriptions de plusieurs taxons nouveaux récents (amphibiens et reptiles) contenus dans ce livre.

Après un sommaire très détaillé sur cinq pages, la préface est rédigée par Nguyen Van Sang, co-auteur de l'ouvrage de 2009 cité plus haut. L'introduction, précédée d'une page de remerciements, retrace l'historique des études herpétologiques entreprises dans le sud du pays, puis présente de façon très détaillée le Parc National de Cat Tien, à cheval sur les provinces de Dong Nai, de Lam Dong et de Binh Phuoc, à l'est du Viêt-Nam méridional. Il fait ici fonction de station biologique de référence car la majorité des espèces concernées par l'ouvrage s'y rencontrent. Ce parc abrite un type de forêt autrefois bien plus largement répandu et constitue un modèle pour l'étude de l'herpétofaune des forêts de basse altitude du Viêt-Nam méridional. Ces dernières ont été particulièrement endommagées par l'utilisation de défoliants durant la Guerre du Viêt-Nam avant de subir une forte exploitation forestière heureusement mieux contrôlée de nos jours comme l'indiquent les auteurs. L'introduction contient aussi des données écologiques comme par exemple la répartition saisonnière des chants d'amphibiens ou encore les menaces qui pèsent sur l'herpétofaune du Viêt-Nam méridional et la présentation de ses reptiles venimeux. Dans la majorité des ouvrages, ces derniers points sont classiquement placés en fin d'ouvrage, ce qui nous semble normal, mais cette habitude n'est pas respectée ici.

On trouve ensuite trois pages de texte, largement illustrées comme l'ensemble de l'ouvrage. Elles présentent le programme de réintroduction entrepris sur le Crocodile du Siam, *Crocodylus siamensis*, autrefois commun dans la région et à présent au bord de l'extinction. Cette partie est de toute évidence elle-aussi mal placée. Dix pages indiquent comment utiliser l'ouvrage sur le terrain. Notons, page 34, une carte administrative du Viêt-Nam parfaitement à jour. Cette addition est la bienvenue car les noms et les délimitations des provinces vietnamiennes changent régulièrement. Les pages suivantes précisent les principaux caractères diagnostiques des différents groupes, amphibiens, lézards, serpents et tortues. Ensuite sont présentées les 142 espèces concernées. Pour chacune, les auteurs ont choisi l'ordre alphabétique au sein de chaque famille, débutant par les amphibiens, puis les lézards, les serpents, les tortues et enfin le seul crocodile présent, un ordre inhabituel sans fondement scientifique. Ils indiquent à chaque fois le nom scientifique complet avec auteur(s) et année, le nom commun anglais et vietnamien, une description précise de sa morphologie et de sa coloration (taille, identification rapide et description détaillée), sa répartition générale, son écologie, son habitat, sa reproduction et d'autres données de son histoire naturelle. La présentation de chaque espèce est suivie d'une liste des espèces morphologiquement similaires du pays et du Cambodge adjacent avec lesquelles il est possible de la confondre. La dangerosité des serpents venimeux est indiquée et des notes et remarques précisent la taxinomie et ses changements les plus récents. Une liste de références bibliographiques, plus ou moins étoffée, complète les informations fournies pour la description de chaque espèce, ce qui constitue le corps de l'ouvrage.

Une liste systématique des amphibiens et des reptiles du Parc National de Cat Tien, précisant le statut de protection de chacune (Livre rouge du Viêt-Nam, liste rouge UICN et annexes de la CITES), précède un glossaire relativement complet des termes scientifiques. Enfin une bibliographie de 146 références achève l'ouvrage. Cette bibliographie aurait pu être un peu plus conséquente comme le signalent Pauwels et Grismer (2016). Il n'y a pas d'index mais le sommaire détaillé du début le remplace parfaitement. Onze pages de publicité pour les autres ouvrages récents de l'éditeur viennent clore l'ouvrage en occupant un espace non négligeable payé par le lecteur, une pratique qui malheureusement tend à se généraliser.

Bien que très largement illustré par de magnifiques photographies en couleur des espèces et de leurs comportements (amplexus, prédation, pontes, éclosions... –au total 378 photographies dont 137 d'amphibiens et 241 de reptiles –), aucune photographie d'habitat n'est fournie en dehors de l'introduction qui n'en présente au total que 14. Les photographies

sont presque toutes bien identifiées et de très bonne qualité. Malgré le titre de l'ouvrage, les cartes de répartition proposées concernent l'ensemble du Viêt-Nam, ce qui est surprenant ; sans doute, une carte plus détaillée concernant uniquement la zone censée être couverte par le livre aurait été plus adaptée pour chaque espèce, c'est aussi ce que nous attendions. Il est probable que les auteurs n'ont pas pu aller beaucoup plus loin que le niveau provincial, faute de données précises pour beaucoup d'espèces. Pourtant, Campden-Main (1970) avait pu produire des cartes à points à une époque et dans des circonstances beaucoup moins favorables qu'en ce xxi^e siècle. La localité est indiquée pour chaque photographie, mais uniquement par la province, ce qui en réduit fortement la précision. Presque toutes concernent des spécimens du Viêt-Nam, ce qui limite les risques de confusion avec d'autres taxons. Chaque espèce est illustrée par au moins une photographie, mais le plus souvent par plusieurs comme indiqué ci-dessus.

La taxinomie est à jour. Nous avons relevé toutefois quelques erreurs. *Malayemys subtrijuga* doit être attribuée à *M. subtrijuga* (Schlegel & Müller, 1845) et non pas 1844 (Bour comm. pers., juin 2017 ; voir aussi Husson & Holthuis 1955). C'est Schweigger qui a décrit cette espèce (biologique) en 1812 en la nommant *Emys trijuga* à partir d'une carapace rapportée par Leschenault, dessinée et peinte par Oppel, mais par la suite l'espèce n'a pas été reconnue et le binôme *E. trijuga* a été attribué à une autre espèce (Bour comm. pers., juin 2017). On trouve effectivement souvent la date de 1844 indiquée pour la description de l'espèce mais l'ouvrage est paru en plusieurs livraisons et celle correspondante est datée de 1845. À la page 115, *Polypedates megacephalus* Hallowell 1861 « 1860 » doit être indiqué de la sorte car l'ouvrage, bien que daté de 1860, n'a été publié qu'en 1861. Concernant l'agame *Calotes bachae*, à la page 139, l'erreur est double (ordre des auteurs et année) alors que plusieurs auteurs de l'ouvrage sont impliqués dans la description du taxon : *Calotes bachae* Hartmann, Geissler, Poyarkov, Galoyan, Ihlow, Rödder & Böhme, 2012, comme l'indiquent les auteurs, doit en fait être cité comme *Calotes bachae* Hartmann, Geissler, Poyarkov, Ihlow, Galoyan, Rödder & Böhme, 2013, une référence pourtant correcte dans la bibliographie ! Page 158, *Hemidactylus frenatus* Duméril & Bibron, 1836, non pas *H. frenatus* Schlegel, 1836. Page 169, *Eutropis longicaudata* (Hallowell, 1857), non pas 1856. Page 193, *Varanus salvator* (Laurenti, 1768), non pas 1786. Page 224, *Boiga siamensis* Nootpand, 1971, non pas *B. siamensis* Nutaphand, 1971, bien qu'il n'y ait pas de règle précise pour la transcription des noms thaïs en caractère latins. Ces deux orthographes désignent bien le même auteur mais, par tradition, l'ouvrage de 1971 est attribué à Wirot Nootpand.

Surprenant par son contenu qui n'est pas totalement en accord avec son titre, ce livre ne renferme pas toutes les espèces de la région qu'il est censé couvrir, le Viêt-Nam méridional, comme le notent également Pauwels et Grismer (2016). De plus, dans cette partie du Viêt-Nam, plusieurs îles et archipels abritent des espèces endémiques. Malheureusement, leur herpétofaune n'est pas abordée dans l'ouvrage malgré son originalité.

Cet ouvrage se veut être un guide de terrain mais, curieusement, on n'y trouve aucune clé d'identification. C'est un peu comme si les auteurs avaient rédigé avec soin leur guide de l'herpétofaune du Parc National de Cat Tien, mais qu'ensuite l'éditeur leur ait demandé d'élargir le champ de l'ouvrage, ce qu'ils ont fait mais trop superficiellement et sans rigueur, en l'étendant rapidement à tout le Viêt-Nam méridional.

Riche de nombreuses photographies remarquables de qualité, ce livre contient toutefois des informations précises et souvent inédites concernant la biologie des espèces du Viêt-Nam méridional. Malgré l'absence de définition claire de son contenu abordée plus haut, c'est un livre que nous recommandons et qui contribue largement à améliorer nos connaissances et l'iconographie de l'exceptionnelle herpétofaune de la péninsule indochinoise.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Campden-Main S.M. 1970 – *A field guide to the snakes of South Vietnam*. Smithsonian Institution, Washington, v + 112 p., pl.

Husson A.M. & Holthuis L.B. 1955 – The dates of publication of "Verhandelingen over de Natuurlijke Geschiedenis der Nederlandsche overzeesche bezittingen" edited by C.J. Temminck. *Zool. Meded.*, 34(2): 17-24.

Ineich I., 2011 – Analyse d'ouvrage. "Herpetofauna of Vietnam" par Van Sang Nguyên, Thu Cuc Hô et Quang Truong Nguyên. 2009 – Édition Chimaira, *Serpent's Tale* (Natural History Book Distributors), Frankfurter Contributions to Natural History volume 33, Frankfurt am Main, Allemagne, 768 pages. *Bull. Soc. Herp. Fr.*, 138: 51-59.

Nguyen V.S., Hô T.C. & Nguyen Q.T., 2009 – *Herpetofauna of Vietnam*. Édition Chimaira, *Serpent's Tale* (Natural History Book Distributors), Frankfurter Contributions to Natural History volume 33, Frankfurt am Main, Allemagne, 768 p.

Pauwels O.S.G. & Grismer L.L. 2016 – Book review – A Photographic Field Guide to the Amphibians and Reptiles of the Lowland Monsoon Forests of Southern Vietnam. *Herp. Rev.*, 47(4): 700-701.

Ivan INEICH & Patrick DAVID
Muséum national d'Histoire naturelle – Sorbonne Universités
Département de Systématique et Évolution
UMR 7205 (CNRS, MNHN, UPMC, EPHE)
Institut de Systématique, Évolution et Biodiversité (ISyEB)
57 rue Cuvier, CP 30 (Reptiles & Amphibiens)
F-75005 Paris

– Résumé de diplôme –

Biologie de l'invasion de *Xenopus laevis* en Europe : effets écologiques et adaptations physiologiques

par

Julien Courant

Thèse de doctorat en écologie soutenue le 19 septembre 2017 au Muséum National d'Histoire Naturelle (École Doctorale 227) devant le jury suivant :

Philippe CLERGEAU *Professeur au MNHN* (Président du jury) ; Anthony HERREL *Directeur de recherches au CNRS-MNHN* (Directeur de thèse) ; Jean SECONDI, *Maître de conférences à l'Université d'Angers* (Directeur de thèse) ; Aurélien BESNARD, *Maître de conférences au CEFE-CNRS* (Rapporteur) ; Mark-Oliver RÖDEL, *Professeur au Museum für Naturkunde* (Rapporteur) ; John MEASEY, *Chargé de recherches à l'Université de Stellenbosch* (Examineur) ; Claude MIAUD, *Directeur de recherches au CEFE-CNRS* (Examineur).

À l'échelle mondiale, nous faisons actuellement face à un important déclin de la biodiversité. Ce phénomène est causé par plusieurs grandes menaces liées aux activités humaines résultant en la surexploitation des sols, la fragmentation et raréfaction des habitats naturels, l'augmentation de l'émission de polluants chimiques, le changement climatique à l'échelle mondiale et l'augmentation du nombre d'espèces exotiques envahissantes. À l'échelle locale, la perte de biodiversité est d'ailleurs souvent causée par la combinaison de plusieurs de ces facteurs.

Concernant les espèces exotiques envahissantes, de récents travaux de synthèse de la connaissance scientifique sur leurs impacts écologiques et socio-économiques, au sein de différents groupes taxinomiques, ont permis de mettre en évidence d'importants déséquilibres en termes de moyens mis en œuvre et de publications scientifiques entre les espèces composant ces groupes taxinomiques. Ce constat engendre notamment une grande difficulté dans la détermination du rôle des espèces exotiques envahissantes dans le déclin mondial de la biodiversité, rendant plus que jamais nécessaire l'acquisition de connaissances empiriques à l'échelle de l'espèce, voire de la population envahissante.

Au-delà de l'impact direct d'une population exotique envahissante sur un écosystème, il est également important de connaître le potentiel d'expansion de ces populations, afin d'évaluer l'impact sur le long terme d'une telle espèce. Les espèces exotiques envahissantes représentent une opportunité d'étudier les processus évolutifs régissant et limitant les expansions d'aires de répartition des espèces. Connaître le fonctionnement de ces processus est un enjeu crucial en biologie de l'évolution et de la conservation. À l'échelle de la population, ces processus évolutifs régissent l'évolution du taux de croissance de la population, la densité-dépendance et la dispersion des individus. Ces paramètres populationnels résument les compromis évolutifs qui s'opèrent entre les différents traits d'histoire de vie liés à la reproduction, la dispersion et la compétitivité des individus, définissant ainsi les probabilités pour chaque individu de se reproduire, de disperser et de survivre. Les modèles prédictifs suggèrent que l'allocation à la reproduction et la dispersion augmentent, alors que la probabilité de survie diminue sur les marges des populations en

expansion. Les données empiriques portant sur ce sujet manquent, et, lorsqu'elles existent, elles apportent parfois des résultats contradictoires avec ces prédictions. Il apparaît donc qu'il reste nécessaire, à l'heure actuelle, d'apporter de nouvelles connaissances empiriques afin d'informer sur la diversité des patrons de modification d'allocations des ressources dans les différents traits d'histoire de vie.

Durant cette thèse, nous nous sommes attachés à étudier une espèce exotique envahissante, à la fois selon l'approche de la biologie de la conservation, par le biais de l'étude de ses interactions avec le milieu colonisé, et selon l'approche de l'écologie évolutive, par le biais de l'étude des modifications de l'allocation des ressources aux différents traits d'histoire de vie durant l'expansion de son aire de répartition. Ces deux domaines de l'écologie étant interconnectés, les conclusions générales de la thèse ont permis de discuter des implications des résultats obtenus par le biais des analyses réalisées sous le spectre de ces deux approches.

L'étude a porté sur le Xénope lisse (Daudin, 1802), *Xenopus laevis*, et plus précisément sur la population introduite en France, qui est à la fois exotique envahissante, et en cours d'expansion d'aire de répartition. Afin d'analyser les effets écologiques de cette population sur son milieu, une étude du régime alimentaire a été menée sur un large échantillon. Cet échantillon, une fois mis en perspective au sein d'une analyse portant sur l'ensemble des données de régime alimentaire disponibles dans la littérature, a permis de constater que l'espèce, réputée généraliste, ne sélectionne de manière positive qu'une diversité très réduite de proies (principalement le zooplancton). Cette étude a également permis de mettre en évidence que les macro-invertébrés aquatiques pélagiques n'étaient présents en grandes quantités que dans la population naturelle de l'espèce, ce qui laisse suggérer que ces proies sont les premières ciblées durant la colonisation d'un nouvel habitat par l'espèce. Une vérification de cette hypothèse par le biais d'une étude de la modification de la disponibilité en proies en fonction de la durée d'occupation par *X. laevis* fera l'objet d'une prochaine étude. Les effets écologiques de cette espèce ont également été analysés sur le groupe des amphibiens. La méthode employée consistait à évaluer la richesse spécifique en amphibiens autochtones sur chaque site sélectionné, puis à la modéliser selon la méthode des N-mixtures selon l'abondance en individus de *X. laevis* dans un premier temps, puis selon la distance au point d'introduction (utilisé ici comme un proxy de l'inverse de la durée d'occupation) dans un second temps. Les résultats de ces modélisations montrent une diminution de la richesse spécifique en amphibiens autochtones lorsque l'abondance de *X. laevis*, ainsi que la durée d'occupation, augmentent. Une analyse de cooccurrence « espèce-par-espèce » a permis de constater que deux espèces, *Triturus cristatus* et *Bufo spinosus* occupent les sites étudiés de manière significativement moins fréquente qu'espéré dans des conditions aléatoires. Alors que les causes d'un tel résultat nous portent plus à considérer que les niches écologiques de *B. spinosus* et de *X. laevis* divergent de manière notoire, poussant à une cooccurrence négative, il semblerait que *T. cristatus* soit impacté de manière significative par *X. laevis*. Ce résultat nécessiterait, dans de futures études, de mener des travaux se penchant plus spécifiquement sur ce triton, par ailleurs sujet, tout comme les autres espèces d'amphibiens de France à d'autres menaces liées aux activités humaines.

Dans l'étude des changements d'allocation des ressources aux différents traits d'histoire de vie, nous nous sommes tout d'abord penchés sur la reproduction. L'allocation des ressources à ce trait a été étudiée par le prisme de la fréquence d'individus gravides et par la masse relative (donc corrigée en fonction de la masse corporelle de l'individu) des gonades des individus reproducteurs, durant la période optimale de reproduction préalablement définie. Les résultats ont montré une réduction de l'allocation des ressources à la reproduction sur le front de colonisation, résultat contraire aux prédictions qui ont pu être réalisées dans

de précédentes études théoriques. L'étude des changements d'allocation des ressources à la dispersion, entre le front de colonisation et le centre de l'aire de répartition, a été réalisée par le biais de trois méthodes complémentaires : des tests d'endurance en laboratoire, des mesures de déplacements nocturnes durant une expérimentation, et des estimations de la dispersion à la suite d'un suivi de capture-marquage-recapture. L'ensemble des résultats obtenus grâce à ces trois méthodes montrent une relative cohérence, et, confirmant les prédictions des études théoriques, suggèrent que la dispersion est favorisée sur le front de colonisation. L'allocation des ressources à la compétitivité a été étudiée par l'estimation des probabilités de survie des individus dans les deux zones d'intérêt (centre et front de colonisation). Une diminution de la probabilité de survie a été détectée au centre de l'aire de répartition, ce qui, à l'instar de l'allocation à la reproduction, représente un résultat différent des prédictions théoriques (Figure 1). L'ensemble des analyses réalisées durant ces travaux de thèse sur cette approche éco-évolutive confirme la nécessité de prendre en considération la diversité des patrons d'allocation des ressources aux différents traits d'histoire de vie dans les études des modalités d'expansion des populations. Ces résultats ont également une utilité directe en biologie de la conservation, puisqu'ils permettront d'améliorer les modèles de prédiction d'expansion des aires de répartition de *X. laevis*, et ainsi, de définir les zones potentiellement colonisées, et impactées, par l'espèce, en France comme dans les autres zones où il a été, ou sera à l'avenir, introduit.

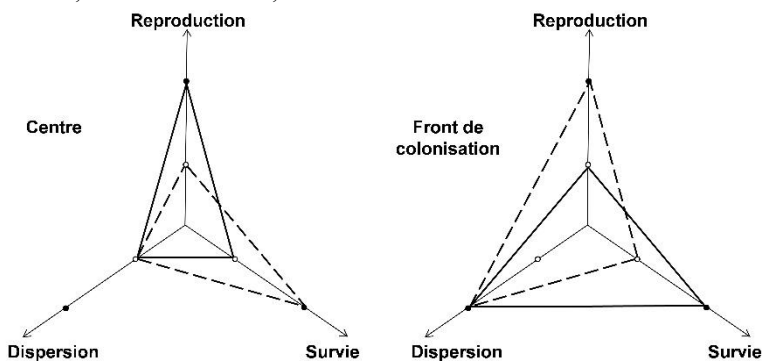


Figure 1. Confrontation des résultats obtenus (lignes continues) sur la modification de l'allocation des ressources aux traits d'histoire de vie avec les prédictions établies (en pointillés) par les études théoriques (Burton *et al.*, 2010 Ecology Letters – doi : 10.1111/j.1461-0248.2010.01505.x). Pour faciliter l'illustration, un mode binaire d'allocation des ressources a été employé avec des cercles blancs pour représenter une faible allocation, et des cercles noirs pour représenter une forte allocation.

La thèse, subdivisée en six chapitres, sera prochainement disponible en ligne sur le site internet de la bibliothèque centrale du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris. Une partie des chapitres est déjà disponible en ligne, sous forme d'articles scientifiques : les résultats de l'analyse sur le régime alimentaire ont été publiés dans *PeerJ*. (doi :10.7717/peerj.3250), ceux portant sur la modification de la reproduction sont publiés dans *Biological Journal of the Linnean Society* (doi :10.1093/biolinnean/blx048) et ceux portant sur les tests d'endurance sont publiés dans *Journal of Experimental Biology* (doi :10.1242/jeb.146589). Les résultats concernant les effets écologiques de *X. laevis* sur les amphibiens autochtones seront prochainement disponibles en ligne dans *Amphibia-Reptilia* (sous presse). Enfin, les résultats concernant la dispersion font l'objet de révision dans *Functional Ecology*.

Résumé communiqué par Julien COURANT
jcourant@hotmail.fr