

Amphibiens et reptiles du Borkou – Ennedi – Tibesti et quelques observations d'autres vertébrés dans le nord du Tchad

par

Jean-François TRAPE

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

Résumé – Treize espèces de reptiles et trois espèces d'amphibiens ont été observées lors de deux missions de deux semaines dans le nord du Tchad en février-mars 2013 et en mars 2014. Chez les serpents, le Lamprophiidae *Rhagerhis moilensis*, collecté dans l'Ennedi, est nouveau pour le Tchad. Le Phyllodactylidae *Ptyodactylus ragazzii* est le lézard le plus abondant dans les zones rocheuses du Borkou, de l'Ennedi et du Tibesti, tandis que l'Agamidae *Agama tassiliensis* n'a été observé que dans le massif du Tibesti. Les Scincidae *Trachylepis quinquetaeniata* et *Chalcides ocellatus* ont été collectés respectivement à Bachikélé dans l'Ennedi et sur la rive du lac Yoa dans l'Ounianga. Le Gekkonidae *Tropicolotes steudneri* a été collecté à Ounianga Kébir. La présence de crocodiles a été confirmée dans la guelta d'Archei (Ennedi) et leur extinction probable vérifiée dans la guelta de Totous (Tibesti). Le crapaud *Amietophrynus regularis* atteint aux lacs d'Ounianga Kébir et d'Ounianga Sérir sa distribution saharienne la plus septentrionale connue (19°03'N). Au Tibesti, cette espèce est remplacée par *Amietophrynus xeros*. La présence d'une population isolée de la grenouille *Phrynobatrachus latifrons* a été mise en évidence à Ounianga Sérir, la première connue au Tchad et dans le Sahara. Quelques observations de mammifères et d'oiseaux sont également rapportées. Une revue de la faune herpétologique actuellement connue du Borkou, de l'Ennedi et du Tibesti est présentée. Elle comprend 20 espèces de lézards, dix espèces de serpents, cinq espèces d'amphibiens, une espèce de crocodile et une espèce de tortue.

Mots clés : Afrique, Tchad, Sahara, amphibiens, serpents, lézards, crocodiles, tortues, mammifères, oiseaux.

Summary – **Amphibians and reptiles from Borkou – Ennedi – Tibesti and some observations of other vertebrates in northern Chad.** Thirteen species of reptiles and three species of amphibians were observed during two expeditions of two weeks each in northern Chad in February-March 2013 and March 2014. Among snakes, the lamprophid *Rhagerhis moilensis*, which was collected in Ennedi, is new for Chad. The phyllodactylid *Ptyodactylus ragazzii* was the most abundant lizard in rocky areas of Borkou, Ennedi and Tibesti, whereas the agamid *Agama tassiliensis* was only observed in the Tibesti mountains. The scincids *Trachylepis quinquetaeniata* and *Chalcides ocellatus* were collected at Bachikélé, Ennedi, and on the shore of Lake Yoa, Ounianga, respectively. The gekkonid *Tropicolotes steudneri* was collected at Ounianga Kébir. Crocodiles were observed in Archei guelta (Ennedi), but not in Totous guelta (Tibesti) where they are probably extinct. The toad *Amietophrynus regularis* reaches at Ounianga Kébir and Ounianga Sérir lakes its Saharan northernmost known limit (19°03'N). In Tibesti, this species is replaced by *Amietophrynus xeros*. The occurrence of an isolated population of the frog *Phrynobatrachus latifrons* was documented at Ounianga Sérir, a first record both for Chad and

the Sahara desert. Some observations of mammals and birds are also reported. A review of the currently known herpetofauna of Borkou, Ennedi, and Tibesti is presented. It comprises 20 species of lizards, ten species of snakes, five species of amphibians, one species of crocodile and one species of chelonian.

Key-words: Africa, Chad, Sahara, amphibians, snakes, lizards, crocodiles, turtles, mammals, birds.

I. INTRODUCTION

Les trois grandes régions sahariennes du nord du Tchad – l’Ennedi, le Borkou et le Tibesti – couvrent une superficie totale de 600 350 km² entre les latitudes 16°N et 23°N et les longitudes 16°E et 24°E. La pluviométrie annuelle moyenne est partout inférieure à 200 mm et le plus souvent inférieure à 20 mm, seule la partie sud de l’Ennedi recevant plus de 100 mm de pluie (ORSTOM 1973, Mahé *et al.* 2012).

Les montagnes du Tibesti, les plus hautes du Sahara, couvrent près de 100 000 km² entre 19°20’N et 24°N. Elles sont principalement constituées de roches éruptives (Fig. 1) et localement de grès (Capot-Rey 1953). La majeure partie du massif est comprise entre 1 000 et 2 000 m d’altitude, mais plusieurs sommets volcaniques dépassent 3 000 m, dont l’Emi Kousi, le plus haut, qui culmine à 3 415 m. Tout le massif du Tibesti est entaillé par un important réseau hydrographique fossile. Certaines vallées abritent encore des sources et gueltas permanentes. De rares palmeraies, dont certaines très étendues comme celle de Bardaï, témoignent d’une circulation d’eau souterraine parfois importante dans plusieurs de ces vallées.



Figure 1 : Tibesti, 21°17’N / 17°53’E, 1 184 m.

Figure 1: Tibesti, 21°17’N / 17°53’E, 1 184 m.

D'une façon générale, la végétation est très réduite en dehors des lits d'oueds temporaires, dénommés localement *Enneri* (Maire & Monod 1950, Quezel 1958, Beck & Huard 1969).

L'Ennedi comprend un vaste plateau de grès d'environ 60 000 km² entre 16°N et 18°N qui a été considérablement découpé par l'érosion et dont les formes tourmentées sont souvent remarquables (Fig. 2). Son altitude varie de 700 à 1 100 m. Relativement arrosé, il comporte de nombreuses sources et gueltas permanentes (Capot-Rey 1965). Une végétation de type sahélien est bien représentée dans la partie sud du massif, tant dans le lit des oueds que dans les plaines sablonneuses qui s'étendent au sud-ouest du plateau (Gillet 1959).

Entre le massif du Tibesti, au nord-ouest, et le plateau de l'Ennedi, au sud-est, s'étend une immense dépression sablonneuse, le Djourab (Fig. 3), dont la partie occidentale d'altitude comprise entre 170 et 325 m était encore dans un passé récent (6 000 BP) occupée par le méga-lac Tchad (Leblanc *et al.* 2006a, b). En bordure du Tibesti, dans la partie centrale du Borkou, ainsi qu'au nord de l'Ennedi dans la dépression du Mourdi (Fig. 4) et jusqu'à la Libye, l'altitude est habituellement comprise entre 400 et 600 m. Les sols sont sablonneux et les quelques reliefs, le plus souvent en grès, sont de faible altitude, rarement plus de 700 m. L'aridité est extrême – de 2 à 20 mm de pluies annuelles – et la végétation extrêmement réduite en dehors de quelques dépressions où la nappe phréatique affleure (Capot-Rey 1961). L'exemple le plus remarquable est offert par les lacs d'Ounianga Kébir (Fig. 5) et d'Ounianga Sérir (Fig. 6), dont la plupart sont salés, mais dont certains sont alimentés en eau douce et abritent une faune de poissons remarquable, la plus riche du Sahara (Trape 2013).



Figure 2 : Ennedi, 16°44'N / 22°14'E, 690 m.
Figure 2: Ennedi, 16°44'N / 22°14'E, 690 m.



Figure 3 : Djourab, 17°44'N / 19°58'E, 367 m.
Figure 3: Djourab, 17°44'N / 19°58'E, 367 m.



Figure 4 : Mourdi (erg du Derbili) 18°40'N / 21°38'E, 536 m.
Figure 4: Mourdi (erg of Derbili) 18°40'N / 21°38'E, 536 m.



Figure 5 : Lac Yoa, Ounianga Kébir.
Figure 5: Lake Yoa, Ounianga Kébir.



Figure 6 : Lac Boukou, Ounianga Sérir.
Figure 6: Lake Boukou, Ounianga Sérir.

La faune herpétologique du nord du Tchad a été très peu étudiée. La présence de crocodiles à Archei dans l'Ennedi, mentionnée par Tilho (1919) dans le compte-rendu de la première exploration scientifique du nord du Tchad (Borkou – Ennedi – Tibesti) entre 1912 et 1917, a été régulièrement confirmée par la suite (voir notamment Petit 1937, Tubiana 1995, Trape 2013, Lescure 2014). Les six espèces de lézards, une espèce de serpent et deux espèces de batraciens collectées en janvier-mars 1931 dans le Tibesti lors de la mission Dalloni ont été étudiées par Pellegrin (1935). Lors de l'expédition Machris dans l'Ennedi en 1960, deux espèces d'amphibiens, cinq de lézards, une de serpent et une de tortue ont été collectées (Wake & Kluge 1961). Des observations sur la faune du Tibesti, dont celles de trois espèces de serpents non encore mentionnées, ont été publiées par Beck et Huard (1969). Les observations et collectes ultérieures ont été peu nombreuses et ont rarement fait l'objet de publications spécifiques, mais plusieurs spécimens photographiés sur le terrain ou conservés dans différents muséums ont fait l'objet de notes ou ont été étudiés à l'occasion de révisions systématiques (Salvador 1982, Joger 1984, Wilms & Böhme 2001, Wüster & Broadley 2003, Greenbaum *et al.* 2006, Wagner & Böhme 2007, Geniez & Gauthier 2008, Broadley *et al.* 2014). Les cartes de distribution au degré-carré de Sindaco et Jeremčenko (2008) et Trape *et al.* (2012) pour les lézards et les tortues et celles de Sindaco *et al.* (2013) pour les serpents indiquent la présence de 17 espèces de lézards, six de serpents et une de tortue dans les régions du Tchad situées au nord de 16°N.

Lors de deux séjours dans le nord du Tchad, le premier du 25 février au 11 mars 2013, le second du 4 au 18 mars 2014, j'ai eu l'occasion de collecter ou d'observer différents reptiles et amphibiens, dont certains nouveaux pour le Tchad ou pour cette région du Sahara. Dans ce travail, je présente les résultats de ces enquêtes ainsi qu'une mise à jour de la liste des amphibiens et reptiles du Borkou, de l'Ennedi et du Tibesti.

II. MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les deux missions ont été effectuées au départ de Faya-Largeau avec retour dans cette même ville deux semaines plus tard. La figure 7 montre l'itinéraire de ces deux missions effectuées avec trois véhicules tout terrain.

La première mission, qui accompagnait un groupe de touristes, a comporté comme principales étapes Ouadi Doum, Ounianga Kébir, Ounianga Sérir, Dimé, la dépression du Mourdi, Fada, Bachiké, Terkei, Bachikélé, Archei et l'erg du Djourab. La seconde mission, effectuée en compagnie de six autres scientifiques (Dumont 2014), a comporté pour principales étapes Ounianga Kébir, Ounianga Sérir, Gouro, l'Enneri Guéré, Yebbi Bou, Bardai, le Trou du Natron, Zouarké et Totous.

Les reptiles ont été recherchés par moi-même chaque nuit, à la lampe frontale, pendant deux à quatre heures. De jour, des recherches ont été faites à chaque arrêt du véhicule, environ cinq fois par jour, souvent avec l'aide d'une ou de plusieurs des personnes accompagnant la mission. Plusieurs des reptiles observés de jour, en roulant, depuis le véhicule, ont aussi été capturés. Les amphibiens ont été systématiquement recherchés de nuit à la lampe frontale chaque fois qu'un lac ou qu'une guelta n'étaient pas trop éloignés du campement. Les spécimens collectés ont été conservés dans de l'alcool à 90°C. Pour les espèces les plus communes, seuls quelques spécimens ont été conservés, les autres étant relâchés après identification sur le terrain. Le nom de région indiqué avec les coordonnées géographiques de chaque

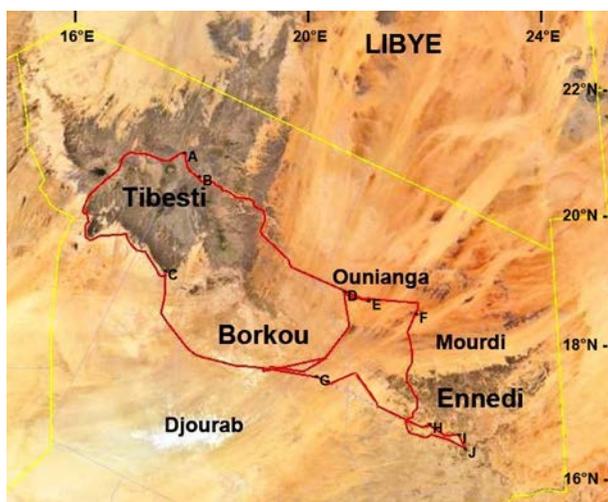


Figure 7 : Vue satellite du nord du Tchad (Borkou – Ennedi – Tibesti) avec indication de l’itinéraire suivi et localisation des vues de milieux naturels : A : Tibesti central (Fig. 1) ; B : palmeraie de Yebbi-Bou (Fig. 8) ; C : guelta de Totous (Fig. 32) ; D : lac Yoa (Fig. 5) ; E : lac Boukou (Fig. 6) ; F : erg du Derbili (Fig. 4) ; G : Djourab (Fig. 3) ; H : guelta d’Archei (Fig. 30) ; I : grande arche d’Aloba (Fig. 2) ; J : canyon de Bachikélé (Fig. 28).

Figure 7: Satellite view of northern Chad (Borkou – Ennedi – Tibesti) with travel itinerary and location of landscape views: A: central Tibesti (Fig. 1); B: Yebbi-Bou palm grove (Fig. 8); C: Totous guelta (Fig. 32); D: Lake Yoa (Fig. 5); E: Lake Boukou (Fig. 6); F: erg of Derbili (Fig. 4); G: Djourab (Fig. 3); H: Archei guelta (Fig. 30); I: great arch of Aloba (Fig. 2); J: canyon of Bachikélé (Fig. 28).

point de collecte correspond à la région géographique (Tibesti, Borkou, Ounianga, Derbili, Mourdi, Ennedi, Djourab) et non à la région administrative (départements du Borkou, de l’Ennedi-Est, de l’Ennedi-Ouest et du Tibesti) dont les limites englobent le plus souvent plusieurs régions géographiques (les montagnes du Tibesti ont ainsi été partagées entre les trois départements du Tibesti, du Borkou et de l’Ennedi-Ouest, en fonction des axes de communication nord-sud principaux).

III. RÉSULTATS

A. Spécimens observés lors des missions

AMPHIBIENS

Amietophrynus xeros (Tandy, Tandy, Keith et Duff-MacKay, 1976)

- Yebbi-Bou : 20°55’50’’N / 18°05’28’’E, 1 390 m (Tibesti) (Fig. 8). Dans des fossés d’irrigation de la palmeraie, trois spécimens observés le 9 mars 2014 vers 17 h.

- Environs de Yebbi-Bou : 20°57’22’’N / 18°04’27’’E, 1 377 m (Tibesti). Dans la végétation aquatique d’une mare près d’une petite source, cinq spécimens observés le 10 mars 2014 vers 9 h.



Figure 8 : La palmeraie de Yebbi-Bou (Tibesti).
Figure 8: Yebbi-Bou palm grove (Tibesti).



Figure 9 : *Amietophrynus xeros* de la guelta de Totous (Tibesti).
Figure 9: *Amietophrynus xeros* from Totous guelta (Tibesti).

- Gueltas de Totous : 19°26'N / 17°31'E, 585-610 m (Tibesti). Dans différentes gueltas et mares d'eau résiduelles dans le lit de l'oued de Totous, une cinquantaine de spécimens observés le 14 mars 2014 entre 19 h et 23 h (Fig. 9).

Remarques : Les spécimens de Yebbi-Bou et de Totous présentent sur les cuisses les taches rougeâtres caractéristiques d'*A. xeros*. Il n'y aurait pas de crapauds dans l'oasis de Gouro (19°33'N / 19°35'E) d'après l'instituteur du village.

***Amietophrynus regularis* (Reuss, 1833)**

- Ounianga Kébir : 19°03'26"N / 20°31'11"E, 379 m (Ounianga). En bordure du lac Yoa près d'une source d'eau douce, des têtards et des juvéniles observés le 26 février 2013 vers 11 h.

- Ounianga Kébir : 19°03'58"N / 20°30'20"E, 379 m (Ounianga). En eau saumâtre et sur les rives du lac Yoa, une soixantaine de spécimens adultes observés le 26 février 2013 entre 19 h et 23 h (Fig. 10).

- Ounianga Kébir : 19°02'41"N / 20°29'53"E, 379 m (Ounianga). Dans la végétation en bordure du lac Yoa, une quinzaine de spécimens adultes observés le 27 février 2013 entre 19 h et 23 h.

- Ounianga Sérir : 18°54'52"N / 20°54'36"E, 363 m (Ounianga). Dans une petite mare à moins de 2 m du lac Boukou, une vingtaine de têtards observés le 6 mars 2014 vers 8 h.

- Ounianga Sérir : 18°55'05"N / 20°53'33"E, 354 m (Ounianga). Dans des prairies et creux inondés en bordure d'un lac d'eau douce, de nombreux juvéniles et têtards (plus d'une centaine) observés le 6 mars 2014 vers 10 h (Fig. 11).



Figure 10 : *Amietophrynus regularis* du lac Yoa (Ounianga Kébir).
Figure 10: *Amietophrynus regularis* from Lake Yoa (Ounianga Kébir).



Figure 11 : *Amietophrynus regularis*. Juvénile d'Ounianga Sérir.
Figure 11: *Amietophrynus regularis*. Juvenile from Ounianga Sérir.

Remarques : L'étude moléculaire confirme l'appartenance à *A. regularis* de nos spécimens d'Ounianga Kébir et d'Ounianga Sérir dont aucun ne présentait sur les cuisses les taches rougeâtres caractéristiques d'*A. xeros*. Jusqu'à présent, *A. regularis* n'était connu en zone sahélo-saharienne que de localités situées en bordure de grands fleuves (Sénégal, Niger, Chari, Nil) et de lacs permanents attenants (lac de Guiers, lac Rkîz, lac Tchad). Les citations anciennes en zone saharienne correspondent à *A. xeros* qui est largement distribué dans les oasis et gueltas de Mauritanie (Adrar et Tagant), du Mali (Adrar des Ifoghas), du Niger (Aïr), et du sud de l'Algérie (Tassili) et de la Libye (Ghat).

***Phrynobatrachus latifrons* Ahl, 1924**

- Ounianga Sérir : 18°55'05"N / 20°53'33"E, 354 m (Fig. 12) et 18°55'57"N / 20°51'01"E, 351 m (Ounianga). Dans la végétation de deux lacs d'eau douce, le chant de plusieurs spécimens enregistrés le 6 mars 2014 vers 10 h puis vers 11 h (Fig. 13).

Remarques : Je n'ai pas réussi à capturer ni même seulement à apercevoir les spécimens que j'ai enregistrés, mais leur chant a été formellement identifié par Mark-Oliver Rödel. *P. latifrons* est bien connu en savane d'Afrique occidentale depuis le Sénégal jusqu'au Cameroun (Rödel 2000). Toutefois, cette espèce n'avait pas encore été signalée du Tchad. Surtout, sa présence au cœur du Sahara est tout à fait remarquable. Aucun *Phrynobatrachus* n'avait jamais jusqu'à présent été signalé dans des gueltas ou lacs sahariens.



Figure 12 : Habitat de *Phrynobatrachus latifrons* à Ounianga Sérir.
Figure 12: Habitat of *Phrynobatrachus latifrons* at Ounianga Sérir

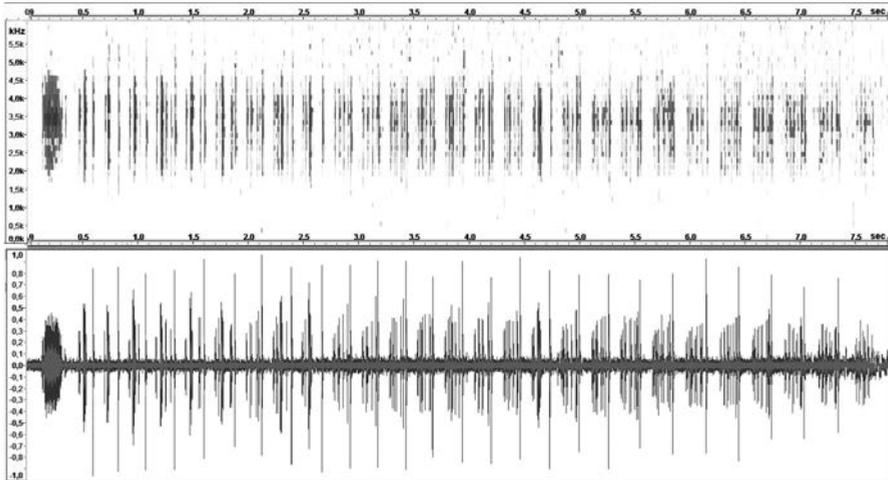


Figure 13 : Sonogramme et oscillogramme du chant de *Phrynobatrachus latifrons* d'Ounianga Sérir.
Figure 13: Sonogram and oscillogram of the call of *Phrynobatrachus latifrons* from Ounianga Sérir.

LÉZARDS

Agama tassiliensis Geniez, Padiàl et Crochet, 2011

- 19°58'42"N / 19°09'38"E, 620 m (Tibesti). Un spécimen sur un tronc d'acacia le 8 mars 2014 vers 11 h (Fig. 14).

- 20°53'46"N / 18°08'19"E, 1 594 m (Tibesti). Un spécimen sur un bloc de pierre en bordure de piste le 9 mars 2014 vers 11 h,



Figure 14 : *Agama tassiliensis*. 19°58'N / 19°09'E (Tibesti).

Figure 14: *Agama tassiliensis*. 19°58'N / 19°09'E (Tibesti).



Figure 15 : *Agama tassiliensis*. Zouarké (Tibesti). Photo : Anton Brancelj.

Figure 15: *Agama tassiliensis*. Zouarké (Tibesti). Picture: Anton Brancelj.

- 21°01'54"N / 17°59'34"E, 1 269 m (Tibesti). Un spécimen sur un rocher en bordure de piste le 10 mars 2014 vers 12 h.

- 21°19'07"N / 17°14'23"E, 1 121 m (Tibesti). Un spécimen sur un rocher en bordure de piste le 11 mars 2014, vers 17 h.

- 20°43'05"N / 16°16'45"E, 948 m (Tibesti). Un spécimen sur un rocher en bordure de piste le 13 mars 2014 vers 10 h.

- Environs de Zouarké : 20°26'47"N / 16°14'07"E, 710 m (Tibesti). Dans l'oued des gueltas, trois spécimens observés le 13 mars 2014 entre 12 h et 15 h (Fig. 15).

- Falaises de Totous : 19°26'N / 17°31"E, 585-610 m (Tibesti). Six spécimens observés les 14 et 15 mars 2014 entre 9 h et 18 h.

***Trapelus mutabilis* (Merrem, 1820)**

- Environs de Gouro : 19°32'10"N / 19°36'33"E, 427 m (Borkou). Un spécimen perché sur une grosse pierre le 7 mars 2014 vers 16 h (Fig. 16).



Figure 16 : *Trapelus mutabilis*. Environs de Gouro (19°32'N / 19°36'E).

Figure 16: *Trapelus mutabilis*. Vicinity of Gouro (19°32'N / 19°36'E).



Figure 17 : Aspect de l'écaillure dorsale de *Trapelus mutabilis* de Gouro (19°32'N / 19°36'E).

Figure 17: View of dorsal sculation of *Trapelus mutabilis* from Gouro (19°32'N / 19°36'E).

Remarque : L'étude moléculaire de ce spécimen indique qu'il est proche des spécimens de la sous-espèce nominative *T. mutabilis mutabilis* d'Égypte étudiés par Wagner *et al.* (2011). Son écaillure dorsale (Fig. 17) est nettement hétérogène, contrairement à celle de *Trapelus schmitzi* Wagner et Böhme, 2007, décrit de l'Ennedi.

***Uromastix dispar* Heyden, 1827**

- 17°44'55"N / 21°26'24"E, 599 m (Ennedi). Un spécimen juvénile capturé dans une zone sablonneuse parsemée de petites dalles de grès le 2 mars 2013 vers 14 h 30 (Fig. 18).

- Yebbi-Souma : 21°05'35"N / 17°57'07"E, 1 213 m (Tibesti). Un spécimen adulte observé devant son terrier sur une petite corniche d'un oued le 10 mars 2014 vers 13 h (Fig. 19).



Figure 18 : *Uromastix dispar*. 17°44'N / 21°26'E (Ennedi).

Figure 18: *Uromastix dispar*. 17°44'N / 21°26'E (Ennedi).



Figure 19 : *Uromastix dispar*. 21°05'N / 17°57'E (Yebbi-Souma, Tibesti).

Figure 19: *Uromastix dispar*. 21°05'N / 17°57'E (Yebbi-Souma, Tibesti).

- 20°43'52"N / 16°17'22"E, 968 m (Tibesti). Un spécimen disparaissant dans son terrier en bordure d'un oued le 13 mars 2014 vers 10 h.

Remarque : Les spécimens du Tchad d'*Uromastix dispar* sont classiquement attribués à la sous-espèce nominative *U. dispar dispar* (voir Wilms *et al.* 2007) dont la localité-type est située au Soudan dans la vallée du Nil (près d'Ambukol et Dongola). Quatre autres sous-espèces ont été décrites : *U. d. flavifasciata* Mertens, 1962 (centre et nord de la Mauritanie, Sahara atlantique au Maroc et région de Tindouf en Algérie), *U. d. obscura* Mateo, Geniez, Lopez-Jurado et Bons, 1998 (Tagant en Mauritanie et sud du Sahara atlantique au Maroc. Cette sous-espèce serait synonyme d'*U. d. flavifasciata* d'après Wilms *et al.* 2007), *U. d. maliensis* Joger et Lambert, 1996 (nord du Mali et sud de l'Algérie) et *U. d. hodhensis* Trape et Trape, 2012 (sud-est de la Mauritanie). Toutefois, les données moléculaires disponibles sur les spécimens du Tchad suggèrent que leur distance génétique avec les spécimens de la vallée du Nil est au moins équivalente à celle observée entre *dispar*, *flavifasciata*, *maliensis* et *hodhensis* (Trape *et al.* 2012). Les spécimens du Tchad pourraient ainsi appartenir à une sous-espèce distincte non décrite.

***Tropicolotes steudneri* (Peters, 1869)**

- Ounianga Kébir : 19°02'39"N / 20°29'04"E, 411 m (Ounianga). Un spécimen trouvé le matin du 7 mars 2014 vers 7 h sous une natte installée la veille au soir sur le sol (Fig. 20).

Remarque : La présence d'écaillures dorsales parfaitement lisses permet de rattacher ce spécimen à *T. steudneri*, une espèce dont le type provient de Sennar au Soudan. Baha El Din (2006) a mentionné l'existence d'un autre spécimen du Tchad collecté au Tibesti. Selon cet auteur, *T. steudneri* serait distribué jusqu'en Mauritanie. Toutefois, le statut exact des rares spécimens d'Afrique occidentale et de ceux d'Algérie attribués à *T. steudneri* (Brito *et al.* 2008, Trape *et al.* 2012, Gonçalves *et al.* 2013) reste incertain. Au moins dans le cas des spécimens d'Algérie, dont la coloration (voir Trape *et al.* 2012) est très différente de celle de notre spécimen du Tchad, il semble s'agir de deux espèces distinctes.



Figure 20 : *Tropicolotes steudneri*. Ounianga Kébir (19°02'N / 20°29'E).
Figure 20: *Tropicolotes steudneri*. Ounianga Kébir (19°02'N / 20°29'E).

***Ptyodactylus ragazzii* Andersson, 1898**

- Ounianga Kébir : 19°02'46"N / 20°30'01"E, 389 m (Ounianga). Trois spécimens observés sur un acacia et sur des rochers en bordure du lac Yoa le 27 février 2013 vers 22 h.

- Motro : 18°56'35"N / 20°43'04"E, 381 m (Ounianga). Un spécimen trouvé dans une hutte en bordure du lac le 28 février 2013 vers 12 h.

- Ounianga Sérir : 18°54'36"N / 20°54'26"E, 365 m (Ounianga). Un spécimen sur un acacia près du lac Boukou le 28 février 2013 vers 23 h.

- 17°26'46"N / 21°31'40"E, 771 m (Ennedi). Un spécimen sur un rocher le 2 mars 2013 vers 21 h.

- 16°45'44"N / 21°35'22"E, 538 m (Ennedi). Plusieurs spécimens sur des rochers le 4 mars 2013 vers 22 h.

- 16°33'26"N / 22°19'21"E, 775 m (Ennedi). Plusieurs spécimens sur des rochers le 5 mars 2013 entre 19 h et 21 h.

- Environs de Fada : 17°08'33"N / 21°33'08"E, 615 m (Ennedi). Deux spécimens sur des rochers le 8 mars 2013 vers 22 h (Fig. 21).

- Environs de Fada : 17°06'18"N / 21°18'30"E, 522 m (Ennedi). Un spécimen sur des rochers le 9 mars 2013 vers 22 h.

- Ounianga Sérir : 18°55'00"N / 20°51'35"E, 356 m (Ounianga). Un spécimen dans un puits le 6 mars 2014 vers 11 h.

- Yebbi-Bou : 20°55'26"N / 18°05'22"E, 1 415 m (Tibesti). Un spécimen mort, desséché, dans la falaise le 9 mars 2014.

- Gonoa : 21°18'46"N / 16°53'32"E, 1 065 m (Tibesti). Deux spécimens observés entre 20 h et 22 h sur une falaise en bordure d'un oued le 11 mars 2014.

- Falaises des gueltas de Totous : 19°26'N / 17°31'E, 585-610 m (Tibesti). Une quinzaine de spécimens observés le 14 mars 2014 entre 19 h et 23 h.



Figure 21 : *Ptyodactylus ragazzii*. Environs de Fada, Ennedi (17°08'N / 21°33'E).

Figure 21: *Ptyodactylus ragazzii*. Vicinity of Fada, Ennedi (17°08'N / 21°33'E).

- Faya Largeau : 17°55'N, 19°06'E, 246 m (Borkou). Un spécimen sur le mur d'une maison le 17 mars 2014 vers 22 h.

Remarques : À Yebbi-Bou, où seul un spécimen desséché a été trouvé malgré de nombreuses heures de recherche, les villageois nous ont indiqué que les *Ptyodactyles* étaient très nombreux sur les murs des maisons et les falaises en été mais disparaissaient en hiver. Lors de notre enquête, la température au lever du jour était de 3°C.

***Tarentola hoggarensis* Werner, 1937**

- 17°26'42"N / 21°31'37"E, 771 m (Ennedi). Un spécimen sur un acacia le 2 mars 2013 vers 22 h (Fig. 22).

- 19°17'47"N / 17°32'01"E, 568 m (Borkou). Une femelle adulte et deux juvéniles sur des acacias le 15 mars 2014 vers 17 h.

***Acanthodactylus boskianus* (Daudin, 1802)**

- 21°15'55"N / 17°55'52"E, 1 050 m (Tibesti). Dans le lit d'un oued, deux spécimens observés le 10 mars 2014 vers 16 h (Fig. 23).

***Acanthodactylus longipes* Boulenger, 1921**

- Dimé : 18°45'46"N / 21°40'26"E, 435 m (Derbili). À proximité immédiate du village, quatre spécimens observés le 1^{er} mars 2013 vers 16 h (Fig. 24).

- 20°15'25"N / 19°13'43"E, 668 m (Tibesti). Dans le lit d'un oued, un spécimen observé le 8 mars 2014 vers 13 h.



Figure 22 : *Tarentola hoggarensis* (17°26'N / 21°31'E, Ennedi).

Figure 22: *Tarentola hoggarensis* (17°26'N / 21°31'E, Ennedi).



Figure 23 : *Acanthodactylus boskianus* (21°15'N / 17°55'E, Tibesti).
Figure 23: *Acanthodactylus boskianus* (21°15'N / 17°55'E, Tibesti).



Figure 24 : *Acanthodactylus longipes*. Dimé (18°45'N / 21°40'E, Derbili).
Figure 24: *Acanthodactylus longipes*. Dimé (18°45'N / 21°40'E, Derbili).

***Chalcides ocellatus* (Forskål, 1775)**

- Ounianga Kébir : 19°03'33"N / 20°29'46"E, 384 m (Ounianga). Le 27 février 2013 vers 13 h, un spécimen observé se déplaçant sur un tronc de palmier disposé horizontalement à la surface du lac Yoa (Fig. 25 et Fig. 26).

Remarque : Greenbaum *et al.* (2006) reconnaissent une seule espèce, *C. ocellatus*, pour l'Afrique du Nord ainsi que pour l'ensemble du Sahara et du Sahel. Selon Baha El Din (2006), les populations du Sahel et de la moitié sud du Sahara représenteraient une espèce distincte pour laquelle deux noms pourraient être disponibles : *Chalcides humilis* Boulenger, 1896, décrit d'Érythrée et *Chalcides tassiliensis* Angel, 1936, décrit des environs de Djanet



Figure 25 : *Chalcides ocellatus* d'Ounianga Kébir.
Figure 25: *Chalcides ocellatus* from Ounianga Kébir.



Figure 26 : Au moment de sa capture, le spécimen de *Chalcides ocellatus* observé au lac Yoa se déplaçait sur ce tronc de palmier à 2 m du rivage.
Figure 26: When captured, the *Chalcides ocellatus* observed at Lake Yoa was foraging on the trunk of this palm tree 2 m from the shore.



Figure 27 : *Trachylepis quinquetaeniata* de Bachikélé (Ennedi).
Figure 27: *Trachylepis quinquetaeniata* from Bachikélé (Ennedi).



Figure 28 : Vue du canyon de Bachikélé à l'endroit où ont été observés plusieurs spécimens de *Trachylepis quinquetaeniata*.
Figure 28: View of Bachikélé canyon at the place where several specimens of *Trachylepis quinquetaeniata* were observed.

en Algérie. Selon Greenbaum *et al.* (2006), *C. humilis* serait synonyme de *C. ragazzii* Boulenger, 1890. Dans ce cas, *C. tassiliensis* serait le nom applicable à notre spécimen, si réellement le taxon *tassiliensis* représente une espèce différente de *C. ocellatus*.

***Trachylepis quinquetaeniata* (Lichtenstein, 1823)**

- Bachikélé : 16°30'45"N / 22°20'39"N, 708 m (Ennedi) (Fig. 27). Cinq spécimens observés à quelques dizaines de mètres de distance sur de grosses racines d'arbres et sur des rochers dans le canyon de l'oued Bachikélé le 6 mars 2013 vers 9 h (Fig. 28).

SERPENTS

***Eryx colubrinus* (Linnaeus, 1758)**

- Bachikélé : 16°32'30"N / 22°18'05"E, 690 m (Ennedi). Un spécimen aperçu rentrant dans un terrier qu'il n'a pas été possible de capturer malgré une tentative d'inondation du terrier qui a consommé une bonne partie de nos réserves d'eau.

Remarque : *E. colubrinus* est localement très abondant dans plusieurs régions sahéliennes du Tchad. Le 23 janvier 2003, j'ai dénombré une cinquantaine de spécimens desséchés qui étaient concentrés sur quelques centaines de mètres carrés seulement en bordure d'une petite mare à sec dans le Batha (14°00'54"N / 18°00'12"E, 310 m).

***Rhagerhis moilensis* (Reuss, 1834)**

- 17°32'50"N / 21°29'45"E, 809 m (Ennedi). Un spécimen capturé le 2 mars 2013 vers 16 h alors qu'il se déplaçait en bordure de la piste (Fig. 29).



Figure 29 : *Rhagerhis moilensis* après sa capture (17°32'N / 21°29'E, Ennedi).
Figure 29: *Rhagerhis moilensis* after capture (17°32'N / 21°29'E, Ennedi).

Remarque : Cette espèce n'avait encore jamais été mentionnée du Tchad alors qu'elle est commune dans toute la zone saharienne à l'exception des régions centrales les plus arides du Sahara (Trape & Mané 2006, Sindaco *et al.* 2013).

CROCODILES

Crocodylus suchus Geoffroy Saint-Hilaire, 1807

- Guelta d'Archei (Fig. 30) : 16°54'18"N / 21°46'26"E (Ennedi). Deux spécimens observés entre 9 h et 10 h le 7 mars 2013, l'un nageant dans la guelta, l'autre au repos dans des herbes en bordure de la guelta (Fig. 31).

Remarques : La présence probable de crocodiles dans la guelta de Totous (Tibesti) jusqu'en 1933 ou 1934 a été rapportée par T. Monod qui, six ans plus tard, n'avait pas réussi à en observer dans cette même guelta (Maire & Monod 1950). Une exploration rapide de la guelta principale et de quelques gueltas secondaires les 14 et 15 mars 2014 ne m'a pas permis non plus d'en observer.

Les travaux de génétique moléculaire de Hekkala *et al.* (2011) sur des momies anciennes de crocodiles d'Égypte ainsi que sur des spécimens récents de provenances diverses ont confirmé la validité de *C. suchus*, espèce de plus petite taille que *C. niloticus* mais morphologiquement très proche. *C. suchus* est largement distribué en Afrique occidentale depuis la Mauritanie (Tagant, Assaba et Hodh) et le Sénégal jusqu'au Tchad (Hekkala *et al.* 2011, Trape *et al.* 2012). Bien que la population d'Archei n'ait pas encore été l'objet d'une étude moléculaire, elle semble devoir être rattachée à *C. suchus* (Lescure 2014).



Figure 30 : La guelta d'Archei (16°54'N / 21°46'E, Ennedi).
Figure 30: The Archei guelta (16°54'N / 21°46'E, Ennedi).



Figure 31 : Crocodile nageant dans la guelta d'Archei (16°54'N / 21°46'E, Ennedi).
 Figure 31: Crocodile swimming in Archei guelta (16°54'N / 21°46'E, Ennedi).

OBSERVATIONS D'AUTRES VERTÉBRÉS

***Papio anubis* (Lesson, 1827)**

Babouin doguera

- Bachiké : 16°59'39"N / 21°24'59"E, 535 m (Ennedi). Une dizaine de spécimens observés sur une falaise le 4 mars 2013 vers 9 h.
- Guelta de Bachikélé : 16°30'39"N / 22°20'46"E, 790 m (Ennedi). Une quinzaine de spécimens observés sur la falaise dominant la guelta le 5 mars 2013 vers 18 h.
- Gueltas de Totous : 19°26'N / 17°31'E, 585-620 m (Tibesti). Une dizaine de spécimens observés en deux endroits sur des falaises les 14 et 15 mars 2014 vers 17 h et 9 h.

***Erythrocebus patas* (Schreber, 1774)**

Singe rouge

- 16°40'06"N / 22°04'26"E, 665 m (Ennedi). Un spécimen trouvé mort, le 5 mars 2013 vers 14 h.

***Gazella dorcas* (Linnaeus, 1758)**

Gazelle dorcas

- 18°01'N / 20°05'E, 367 m (Djourab). Cinq spécimens observés le 25 février 2013 vers 16 h.
- 18°22'N / 21°29'E, 560 m (Derbili). Quatre spécimens observés le 2 mars 2013 vers 9 h.
- 18°01'N / 21°33'E, 469 m (Mourdi). Quatre spécimens observés le 2 mars 2013 vers 15 h 30.

***Ammotragus lervia* (Pallas, 1977)**

Mouflon à manchettes

- Trou du Natron : 20°57'N / 16°33'E, vers 1 700 m (Tibesti). Une femelle et un jeune observés par Frank Charton, membre de la mission scientifique, lors de sa descente dans le Trou du Natron le 12 mars 2014 vers 15 h.

Remarque : Beck et Huard (1969) mentionnaient déjà que la population de mouflons du Toussidé descendait fréquemment au fond du Trou du Natron.

***Asinus africanus* (Fitzinger, 1857)**

Âne sauvage

- Trou du Natron : 20°57'N / 16°33'E, vers 1 530 m (Tibesti). Au moins deux groupes de trois à six ânes observés vers le fond du Trou du Natron le 12 mars 2014 entre 14 h et 17 h.

Remarque : le statut des ânes sauvages du Toussidé, connus pour descendre fréquemment dans le Trou du Natron, est incertain : derniers survivants de la sous-espèce *A. africanus africanus* (âne sauvage de Nubie), ânes domestiques retournés à l'état sauvage, ou encore ces deux populations et des individus hybrides (Beck & Huard 1969).

***Vulpes zerda* (Zimmermann, 1780)**

Fennec

- 18°40'N / 21°38'E, 536 m (Derbili). Un spécimen observé le 1^{er} mars 2013 vers 22 h.

***Canis aureus* Linnæus, 1758**

Chacal doré

- Ounianga Kébir : 19°02'47"N, 20°29'58"E, 380 m (Ounianga). Un spécimen observé le 28 février 2013 vers 22 h.



Figure 32 : La guelta de Totous (19°26'N / 17°31'E, Tibesti).

Figure 32: The Totous guelta (19°26'N / 17°31'E, Tibesti).

- Ounianga Sérir : 18°54'18"N, 20°54'01"E, 401 m (Ounianga). Un spécimen observé le 6 mars 2014 vers 1 h.

- Environs de Faya Largeau : 17°56'N, 19°01'E, 270 m (Borkou). Un spécimen observé 17 mars 2014 vers 8 h.

***Procavia ruficeps* (Hemprich et Ehrenberg, 1832)**

Daman de rocher

- 16°53'50"N / 21°46'48"E, 575 m (Ennedi). Deux spécimens observés le 7 mars 2013 vers 17 h.

- 16°51'N / 21°41'E, 570 m (Ennedi). Un spécimen trouvé mort, le 8 mars 2013 vers 13 h.

***Phalacrocorax carbo* (Linnæus, 1758)**

Grand cormoran

- Guelta principale de Totous (Fig. 32) : 19°26'38"N / 17°31'52"E, 585 m (Tibesti). Un cormoran de grande taille, très probablement *P. carbo*, s'est envolé de la guelta au moment de notre arrivée le 14 mars 2014 vers 14 h.

***Marmaronetta angustirostris* (Ménétriés, 1832)**

Sarcelle marbrée

- Lac Yoa (Ounianga Kébir) : 19°03'26"N / 20°31'08"E, 379 m. Une dizaine de spécimens observés et photographiés le 26 février 2013 vers 11 h 30.

***Motacilla alba* Linnæus, 1758**

Bergeronnette grise

- Berges du lac Yoa (Ounianga Kébir) : 19°02'42"N / 20°29'40"E, 379 m. Un spécimen observé et photographié le 5 mars 2014 vers 9 h 30.

- Puit de Totous : 19°24'46"N / 17°32'29"E, 585 m (Tibesti). Un spécimen observé et photographié le 14 mars 2014 vers 11 h.

***Motacilla flava feldegg* Michahelles, 1830**

Bergeronnette printanière des Balkans

- Berges du grand lac de Ouedei (Djourab) : 17°47'50"N / 20°39'00"E, 374 m. Un spécimen observé et photographié le 9 mars 2013 vers 11 h 30.

- Berges du lac Yoa (Ounianga Kébir) : 19°02'42"N / 20°29'40"E, 379 m. Un spécimen observé et photographié le 5 mars 2014 vers 9 h 30.

***Himantopus himantopus* (Linnæus, 1758)**

Échasse blanche

- Berges du lac Yoa (Ounianga Kébir) : 19°02'44"N / 20°29'42"E, 379 m. Un spécimen observé et photographié le 5 mars 2014 vers 9 h 30.

B. Liste des amphibiens et reptiles du Borkou – Ennedi – Tibesti

Cette liste récapitule la composition complète de l'herpétofaune connue pour la région du Borkou – Ennedi – Tibesti, assortie des localités recensées et des références bibliographiques correspondantes.

AMPHIBIENS

Bufonidae Gray, 1825

***Amietophrynus xeros* (Tandy, Tandy, Keith et Duff-MacKay, 1976)**

- Tibesti, sans localité précise, sous le nom de *Bufo* sp. (Pellegrin 1935b).
- Fada (Ennedi), sous le nom de *Bufo regularis* (Wake & Kluge 1961).
- Yebbi-Bou et environs, Totous (Tibesti) (Trape 2015, cet article).

***Amietophrynus regularis* (Reuss, 1833)**

- Ounianga Kébir et Ounianga Sérir (Ounianga) (Trape 2015, cet article).

Pipidae Gray, 1825

***Xenopus muelleri* (Peters, 1844)**

- Aoué, Toura, Beskéré (= Bachikélé) (Ennedi) (collection MNHN).
- Archei (Ennedi) (Tubiana 2007).

Dicroglossidae Anderson, 1871

***Hoplobatrachus occipitalis* (Günther, 1859)**

- Tibesti, sans localité précise, sous le nom de *Rana* sp. (Pellegrin 1935b).
- Fada (Ennedi), sous le nom de *Rana occipitalis* (Wake & Kluge 1961).
- Archei, Bachikélé (Ennedi) (Tubiana 2007).

Phrynobatrachidae Laurent, 1941

***Phrynobatrachus latifrons* Ahl, 1924**

- Ounianga Sérir (Ounianga) (Trape 2015, cet article).

LÉZARDS

Agamidae Spix, 1825

***Agama tassiliensis* Geniez, Padial et Crochet, 2011**

- Enneri Fofodé (Tibesti) sous le nom d'*Agama bibroni* (Pellegrin 1935).
- 19°58'42"N / 19°09'38"E, 20°53'46"N / 18°08'19"E, 21°01'54"N / 17°59'34"E, 21°19'07"N / 17°14'23"E, 20°43'05"N / 16°16'45"E, Zouarké : 20°26'47"N / 16°14'07"E, Totous : 19°26'N / 17°31'E (Tibesti) (Trape 2015, cet article).

***Trapelus mutabilis* (Merrem, 1820)**

- Enneri Fofodé (Tibesti), sous le nom d'*Agama mutabilis* (Pellegrin 1935a).
- Tibesti, sans précision, sous le nom d'*Agama deserti* (Beck & Huard 1969).
- Environs de Gouro : 19°32'10"N / 19°36'33"E (Borkou) (Trape 2015, cet article).

***Trapelus schmitzi* Wagner et Böhme, 2007**

- Environs d'Archei (Ennedi) (Wagner & Böhme 2007).

***Uromastix dispar* Heyden, 1827**

- Bardai (Tibesti), sous le nom d'*Uromastix acanthinurus* (Pellegrin 1935a).
- Fada (Ennedi), sous le nom d'*Uromastix acanthinurus* (Wake & Kluge 1961).
- Tibesti, sans précision, sous le nom d'*Uromastix acanthinurus* (Beck & Huard 1969).
- Fada (Ennedi), Zouar (Tibesti), 19°04'N / 20°36'E (Ounianga), Bardai (Tibesti), Tibesti central, sans précision, Tibesti, sans précision (Wilms & Böhme 2001).
- Environs de Faya Largeau (Borkou) (Sindaco & Jeremčenko 2008).
- 17°44'55"N / 21°26'24"E (Ennedi) ; 20°43'52"N / 16°17'22"E, Yebbi-Souma : 21°05'35"N / 17°57'07"E (Tibesti) (Trape 2015, cet article).

Chamaeleonidae Gray, 1825

***Chamaeleo africanus* Laurenti, 1768**

- Tibesti, vers 20°30'N / 16°30'E (Tilbury 2010).
- Fada (Ennedi) (collection MNHN, Trape *et al.* 2012).

Gekkonidae Gray, 1825

***Tropicolotes steudneri* (Peters, 1869)**

- Tibesti, sans localité (Baha el Din 2006).
- Ounianga Kébir : 19°02'39"N / 20°29'04"E (Ounianga) (Trape 2015, cet article).

***Stenodactylus sthenodactylus* (Lichtenstein, 1823)**

- Ennedi, sans localité (collection MNHN, Trape *et al.* 2012).

Phyllodactylidae Gamble, Bauer, Greenbaum et Jackman, 2008

***Ptyodactylus ragazzii* Andersson, 1898**

- Guelta d'Ehi Kori (Tibesti), sous le nom de *Ptyodactylus lobatus* (Pellegrin 1935a).
- Fada (Ennedi), sous le nom de *Ptyodactylus hasselquisti* (Wake & Kluge 1961).
- Fada (Ennedi) (collection MNHN).
- Ounianga Kébir : 19°02'46"N / 20°30'01"E, Motro : 18°56'35"N / 20°43'04"E, Ounianga Sérir : 18°54'36"N / 20°54'26"E, 18°55'00"N / 20°51'35"E (Ounianga) ; 17°26'46"N / 21°31'40"E, 16°45'44"N / 21°35'22"E, 16°33'26"N / 22°19'21"E, 17°08'33"N / 21°33'08"E, 17°06'18"N / 21°18'30"E (Ennedi) ; Yebbi-Bou : 20°55'26"N / 18°05'22"E, Gonoa : 21°18'46"N / 16°53'32"E, Totous : 19°26'N / 17°31' E (Tibesti) ; Faya Largeau : 17°55'N, 19°06'E (Borkou) (Trape 2015, cet article).

***Tarentola hoggarensis* Werner, 1937**

- Enneri Fofodé (Tibesti), sous le nom de *Tarentola mauritanica* (Pellegrin 1935a).
- Fada (Ennedi), sous le nom de *Tarentola neglecta* (Wake & Kluge 1961).
- Ennedi, vers 16°30'N, 22°30'E (Joger, 1984).
- 17°26'42"N / 21°31'37"E (Ennedi) ; 19°17'47"N / 17°32'01"E (Borkou) (Trape 2015, cet article).

***Tarentola annularis* (Geoffroy Saint-Hilaire, 1809)**

- Oum-Chalouba (limite Ennedi / Djourab) (Wake & Kluge 1961).

Lacertidae Opper, 1811

***Acanthodactylus boskianus* (Daudin, 1802)**

- Zoui, Bardai, Yebbi-Bou, Gmelia, Sherda (Tibesti) (Salvador 1982).
- Fada (Ennedi) (collection MNHN, Trape *et al.* 2012).
- 21°15'55"N / 17°55'52"E (Tibesti) (Trape 2015, cet article).

***Acanthodactylus longipes* Boulenger, 1921**

- 19°04'N / 20°36'E (Tibesti) (Salvador 1982).
- Dimé : 18°45'46"N / 21°40'26"E (Derbili) ; 20°15'25"N / 19°13'43"E (Tibesti) (Trape 2015, cet article).

***Acanthodactylus scutellatus* Audouin, 1827**

- 20°25'N / 16°05'E (Tibesti) (Salvador 1982).
- Tibesti central, sans précision (Sindaco & Jeremčenko 2008).

***Latastia longicaudata* (Reuss, 1834)**

- Ennedi, sans localité (collection MNHN, Trape *et al.* 2012).

***Mesalina rubropunctata* (Lichtenstein, 1823)**

- Tibesti, sans localité (collection MNHN).

Scincidae Gray, 1825

***Chalcides delislei* (Lataste, 1876)**

- Ennedi, sans localité (collection MNHN, Trape *et al.* 2012).

***Chalcides ocellatus* (Forskål, 1775)**

- Ennedi, sans localité (Greenbaum *et al.* 2006).
- Ounianga Kébir : 19°03'33"N / 20°29'46"E (Ounianga) (Trape 2015, cet article).

***Scincopus fasciatus* Peters, 1864**

- Environs de Fada (Ennedi) et nord-ouest de Faya (Borkou) (Trape *et al.* 2012).

***Trachylepis quinquetaeniata* (Lichtenstein, 1823)**

- Fada (Ennedi), sous le nom de *Mabuya quinquetaeniata* (Wake & Kluge 1961).
- Bachikélé : 16°30'45"N / 22°20'39"E (Ennedi) (Trape 2015, cet article).

Varanidae Gray, 1827

***Varanus griseus* (Daudin, 1803)**

- Enneri Ehi Bou (= Yebbi-Bou, Tibesti) (Pellegrin 1935a).

SERPENTS

Leptotyphlopidae Stejneger, 1892

***Myriopholis lanzai* Broadley, Wade et Wallach, 2014**

- Faya Largeau (Borkou) (Broadley *et al.* 2014).

Boidae Gray, 1825

***Eryx colubrinus* (Linnæus, 1758)**

- Bachikélé (Ennedi) (Trape 2015, cet article).

Colubridae Opperl, 1811

***Platyiceps tessellata* (Werner, 1910)**

- Aozou (Tibesti), sous le nom de *Zamenis rhodorachis* (Beck & Huard 1969).
- Yebbi-Bou (Tibesti), sous le nom de *Platyiceps saharicus* (Schätti & McCarthy 2004).
- Koboué (Ennedi), sous le nom de *Platyiceps saharicus* (Geniez & Gauthier 2008).

***Telescopus dhara obtusus* (Reuss, 1834)**

- Oum el Adam (Ennedi), sous le nom de *Tarbophis obtusus* (Wake & Kluge 1961).

Lamprophiidae Fitzinger, 1843

***Psammophis aegyptius* Marx, 1958**

- Puits de Tirenno (Tibesti), sous le nom de *Psammophis schokari* (Beck & Huard 1969).

***Rhagerhis moilensis* (Reuss, 1834)**

- 17°32'50"N / 21°29'45"E (Ennedi) (Trape 2015, cet article).

Elapidae Boie, 1827

***Naja nubiae* Wuster et Broadley, 2003**

- Archei (Ennedi), Oued Basso (Ennedi) (Wüster & Broadley 2003).

Viperidae Opperl, 1811

***Cerastes cerastes* (Linnæus, 1758)**

- Nord d'Aozou (Tibesti), sud d'Ehi bou (= Yebbi-Bou, Tibesti), sous le nom de *Cerastes cornutus* (Pellegrin 1935a).
- Ennedi, sans localité (Graber 1966).
- Environs de Fada (Ennedi), plusieurs spécimens tués par des nomades, dont un photographié (Dr. D.A. Sougoudi, non publié).

***Cerastes vipera* (Linnaeus, 1758)**

- Tibesti, sans localité (Graber 1966).
- Environs de Fada (Ennedi), plusieurs spécimens tués par des nomades (Dr. D.A. Sougoudi, non publié).

***Echis pyramidum leucogaster* Roman, 1972**

- Entre Bardai et Aozou (Tibesti), plusieurs spécimens sous le nom de *Echis carinata* (Beck & Huard 1969).
- Fada (Ennedi) (collection MNHN).

TORTUES

Testudinidae Batsch, 1788

***Centrochelys sulcata* (Miller, 1779)**

- Fada (Ennedi), Koro Toro (Djourab), sous le nom de *Geochelone sulcata* (Wake & Kluge 1961).

CROCODILES

Crocodylidae Cuvier, 1807

***Crocodylus suchus* Geoffroy Saint Hilaire, 1807**

- Archei (Ennedi), sous le nom de *Crocodylus niloticus* (plusieurs auteurs, voir notamment Petit 1937, Tubiana 1995, Lafond & Popp 2002, Lescure 2014).
- Archei (Ennedi) (Trape 2013 et Trape 2015, cet article).

IV. DISCUSSION

La faune herpétologique du Tchad est mal connue, la plupart des données étant anciennes et ne reposant que sur un petit nombre d'observations. C'est particulièrement le cas pour le nord saharien du pays, pour lequel l'éloignement, les difficultés de pénétration, puis, à partir des années 1970, les rébellions locales, la guerre avec la Libye et la persistance de zones non déminées ont considérablement handicapé l'exploration malgré son très grand intérêt scientifique. Bien que mes deux missions aient été brèves et effectuées pendant une période de l'année peu favorable à l'observation de certains reptiles, elles permettent néanmoins plusieurs ajouts à la faune du nord du Tchad et apportent quelques localités nouvelles intéressantes pour d'autres espèces déjà connues. La liste des reptiles et amphibiens du Borkou – Ennedi – Tibesti établie dans cet article comprend ainsi 32 espèces de reptiles et cinq espèces d'amphibiens. Elle est certainement incomplète, d'autres espèces restant à découvrir, non seulement sur le terrain, mais probablement aussi dans les collections de divers muséums et les archives photographiques de voyageurs.

D'une façon générale, le peuplement en lézards des principaux reliefs est dominé par deux espèces dans le Tibesti – *Agama tassiliensis* et *Ptyodactylus ragazzii* –, tandis que dans l'Ennedi seul *P. ragazzii* a été observé. Bien qu'en partie sahélien, l'Ennedi apparaît probablement déjà trop aride pour *Agama agama* Linnæus, 1758, mais non pour *A. boueti* Chabanaud, 1917, espèce qui pourtant n'a pas encore été signalée du Tchad bien qu'elle soit largement distribuée au Niger, en particulier dans l'Air ainsi que dans le massif du Termit (Trape *et al.* 2012, Ineich *et al.* 2014). Outre les grands reliefs du Tibesti et de l'Ennedi, *P. ragazzii* colonise aussi les petites falaises des plateaux du Borkou et de l'Ounianga, les blocs rocheux isolés et les arbres voisins dans les vastes plaines sablonneuses situées au sud du Tibesti et de l'Ennedi, ainsi que les murs des maisons, les puits cimentés et autres constructions

humaines. Alors que *Tarentola annularis* occupe un biotope similaire dans le centre sahélien du Tchad où elle est localement abondante, cette Tarente semble absente ou très rare dans la majeure partie du Borkou – Ennedi – Tibesti où elle n'est actuellement connue que jusqu'à 16°N dans les environs d'Oum Chalouba (15°48'N / 20°46'E). Par ailleurs, le statut exact des Ptyodactyles du Tchad reste à établir, une étude récente montrant que *P. ragazzii* représente probablement un complexe d'espèces (Froufe *et al.* 2013). De même, l'étude génétique des Agames du Tibesti reste à faire, car il existe au sein d'*Agama tassiliensis* des différences moléculaires entre plusieurs populations du Sahara central (Geniez *et al.* 2011, Mediannikov *et al.* 2012, Trape S. comm. pers.).

La capture de *Chalcides ocellatus* sur la rive du lac Yoa (Ounianga Kébir) est intéressante car il s'agit d'une des régions les plus arides du Sahara, la pluviométrie annuelle moyenne ne dépassant pas 3 mm dans cette localité (ORSTOM 1973). C'est bien la présence du lac qui permet à cette population de survivre, car la distribution de cette espèce en zone aride semble toujours associée à la présence d'eau de surface à proximité. En Afrique occidentale, *C. ocellatus* n'est connu que des rives du fleuve Niger au Mali et au Niger, et de zones de gueltas ou d'autres lieux humides en région saharienne ou sahélo-saharienne de Mauritanie, du Niger et du Tchad (Trape *et al.* 2012).

Les populations de *Trachylepis quinquetaeniata* de l'Ennedi représentent les plus septentrionales connues pour cette espèce à large distribution afrotropicale, ceci à l'exception de celles de la vallée du Nil qui remontent en Egypte jusqu'aux rives de la Méditerranée (Baha El Din 2006). La petite population de Bachikélé constitue ainsi une autre relique aux côtés de quelques espèces végétales d'affinité soudano-guinéenne qui ne persistent dans l'Ennedi que dans ce canyon où s'écoule en permanence de l'eau douce provenant d'une grande guelta alimentée par une source (Gillet 1959).

Uromastix dispar est bien connu depuis longtemps du nord du Tchad, mais j'ai été surpris d'observer aussi peu de spécimens pendant mes deux séjours, seulement trois sur une période totale de 30 jours. Lors de mes précédentes missions à latitude et saison équivalente au Sahara occidental, en Mauritanie et dans l'Aïr, il était fréquent d'observer dans les sites favorables une demi-douzaine d'*Uromastix* chaque jour et parfois davantage encore. Bien que cette espèce soit occasionnellement chassée pour être consommée, cela ne semble pas être l'explication, aucun spécimen n'ayant été observé dans les régions les plus reculées de notre itinéraire. Peu de spécimens ont également été mentionnés dans la littérature. En plus de deux mois de terrain pendant l'été 1967, P. Beck et les cinq étudiants qui l'accompagnaient n'ont observé qu'un seul spécimen malgré de longs parcours entre Zouar, Bardaï, Aozou et Taar-Doï près de la Libye (Beck & Huard 1969). De même, les populations d'Acanthodactyles semblent peu abondantes et localisées. Malgré cinq ou six arrêts quotidiens pour prospecter, souvent en zone sablonneuse dans des oueds, très peu ont permis d'observer au moins un spécimen. Les populations d'Acanthodactyles de diverses espèces sahariennes (*A. dumerili*, *A. senegalensis*, *A. scutellatus*, *A. longipes*, *A. boskianus*) sont beaucoup plus abondantes dans d'autres régions du Sahara et du Sahel (Crochet *et al.* 2003, Brito *et al.* 2008, Trape *et al.* 2012, Trape non publié).

La découverte d'*Amietophrynus regularis* et de *Phrynobatrachus latifrons* confirme l'intérêt biologique exceptionnel des lacs d'Ounianga dont notamment ceux d'eau douce d'Ounianga Sérir où plusieurs espèces de poissons jusqu'à présent inconnues au Sahara ont été découvertes lors de ces deux missions (Trape 2013, Trape en préparation).

Ineich *et al.* (2014) ont récemment publié leurs observations sur la faune herpétologique du petit massif du Termit dans le sud du Ténére ainsi qu'un bilan des espèces du massif de l'Air (Niger) où 44 espèces de reptiles sont actuellement connues. Sur les 32 espèces de reptiles actuellement signalées dans le Borkou – Ennedi – Tibesti, 26 sont également connues du massif de l'Air ou de ses environs immédiats (Trape *et al.* 2012, Ineich *et al.* 2014). Sur les six espèces connues seulement du nord du Tchad, outre la présence de crocodiles uniquement dans l'Ennedi, il s'agit de deux espèces de lézards (*Uromastix dispar* et *Trapelus schmitzi*) et de trois espèces de serpents (*Myriopholis lanzai*, *Platyceps tessellata* et *Telescopus dhara obtusus*). Dans l'Air, *Uromastix dispar* est remplacé par *Uromastix geyri* Müller, 1922, *Myriopholis lanzai* par *Myriopholis algeriensis* (Jacquet, 1896) et *Telescopus dhara obtusus* par *Telescopus tripolitanus* (Werner, 1909). Il est probable que le sous-échantillonnage du nord du Tchad explique la plupart des autres différences avec la faune de l'Air. Chez les amphibiens, la faune du nord du Tchad est probablement plus riche que celle de l'Air : *Amietophrynus regularis*, *Xenopus muelleri* et *Phrynobatrachus latifrons* sont inconnus dans l'Air et le Termit. En revanche, *Tomopterna cryptotis* Duméril et Bibron, 1841, et *Amietophrynus pentoni* (Anderson, 1893) sont connus de l'Air (Guibé 1950, Le Berre 1989) mais non du nord du Tchad bien qu'ils y soient probablement présents. Une comparaison avec l'herpétofaune de l'Égypte (Baha El Din 2006) montre des affinités réduites avec le nord du Tchad quand on excepte les nombreuses espèces à large distribution saharienne. Hors des côtes méditerranéennes, du Sinaï et de la vallée du Nil, c'est le long de la mer Rouge que l'on observe en Égypte la faune reptilienne la plus remarquable. Aucune des espèces connues dans ce pays uniquement entre la mer Rouge et la vallée du Nil n'a été retrouvée au Tchad. Parmi les espèces à plus large distribution en Égypte, toutes celles qui atteignent le nord du Tchad atteignent aussi le Sahara central dans le nord Niger et/ou le sud de l'Algérie (Baha El Din 2006, Trape & Mané 2006, Sindaco & Jeremčenko 2008, Trape *et al.* 2012, Sindaco *et al.* 2013).

Remerciements – Je remercie mes compagnons de voyage qui m'ont souvent aidé à repérer les reptiles ainsi que mes guides et chauffeurs Toubou et cuisiniers Sara de Point-Afrique. Henry Dumont m'a aidé à organiser la deuxième mission. Anton Brancelj, dont le coup d'œil sur le terrain a toujours été excellent, m'a fourni l'une de ses belles photographies d'*Agama tassiliensis*. Franck Charton m'a communiqué ses observations dans le Trou du Natron. Sébastien Trape, qui s'est chargé de la détermination d'une partie du matériel recueilli pendant les deux missions, dont celle des poissons publiées par ailleurs, a eu un rôle essentiel dans la genèse des missions et la sélection des gueltas et lacs étudiés. Je remercie Mark-Oliver Rödel pour avoir examiné les enregistrements de chants d'amphibiens, ce qui a permis d'établir la présence de *Phrynobatrachus latifrons* à Ounianga Sérir. Gilles Chauvancy a préparé les illustrations de la Fig. 13 montrant le sonagramme et l'oscillogramme du chant de *Phrynobatrachus latifrons*. Roberto Sindaco, Tomas Mazuch et le Dr. Djiddi Ali Sougoudi m'ont indiqué plusieurs spécimens non publiés. Klamadji Kodi Dadnadji, de la Direction des Parcs Nationaux, des Réserves de Faune et de la Chasse à Ndjamenia, a encouragé l'étude des reptiles. Un grand merci à Philippe Geniez et à Pierre-André Crochet qui ont revu plusieurs déterminations de lézards et d'oiseaux. Une version préliminaire de ce manuscrit a bénéficié d'utiles suggestions de Charles P. Blanc et de Philippe Geniez. Enfin, l'IRD a bien voulu ne pas s'opposer à mes missions malgré les fortes pressions, pour raisons de sécurité, du Ministère français des Affaires Étrangères.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Baha El Din S.M. 2006 – A guide to the reptiles and amphibians of Egypt. The American University in Cairo Press, Cairo-New York. 359 p.
 Beck P. & Huard P. 1969 – Tibesti, carrefour de la préhistoire saharienne. Arthaud, Paris. 293 p.

- Brito J.C., Rebelo H., Crochet P.A., Geniez P. 2008 – Data on the distribution of reptiles and amphibians from North and West Africa, with emphasis on *Acanthodactylus* lizards and the Sahara desert. *Herpetol. Bull.* 105: 19-27.
- Broadley D.G., Wade E. & Wallach V. 2014 – A new species of *Myriopholis* from Ghat oasis, southwestern Libya (Squamata: Leptotyphlopidae). *Arnoldia Zimbabwe* 10: 351-359.
- Capot-Rey R. 1953 – L'Afrique blanche française. II. Le Sahara français. Presse Universitaire de France, Paris. 564 p.
- Capot-Rey R. 1961 – Borkou et Ounianga. Étude de géographie régionale. *Mém. Inst. Rech. Sahar. Univ. Alger* 5: 1-182.
- Capot-Rey R. 1965 – La bordure méridionale de l'Ennedi. *Trav. Inst. Rech. Sahar.* 24: 47-64.
- Crochet P.A., Geniez P. & Ineich I. 2003 – A multivariate analysis of the fringe-toaded lizards of the *Acanthodactylus scutellatus* group (Squamata : Lacertidae): systematic and biogeographical implications. *Zool. J. Linn. Soc.* 137: 117-155.
- Dumont J. 2014 – Odonata from the Tibesti Mountains and the Ounianga Lakes in Chad, with notes on *Hemianax ephippiger* accumulating in the desert. *Odonatologica* 43: 13-24.
- Froufe E., Gonçalves D., Brito J.C., Harris D.J. 2013 – Nuclear and mitochondrial markers reveal the existence of several geographically concordant lineages within a Sahelian gecko species, *Ptyodactylus ragazzii*. *Amphibia-Reptilia* 34: 85-93.
- Geniez P. & Gauthier Y. 2008 – On the distribution of *Platyceps saharicus* (Reptilia Colubridae) in the Sahara. *Salamandra* 44: 255-256.
- Geniez P., Padial J.M. & Crochet P.A. 2011 – Systematics of North African *Agama* (Reptilia: Agamidae): a new species from the central Saharan mountains. *Zootaxa* 3098: 26-46.
- Gillet H. 1959 – Une mission dans l'Ennedi (Nord Tchad) et en Oubangui. *J. Agric. Trop. Bot. Appl.* 11: 505-573.
- Gonçalves D.V., Alvares F. & Brito J.C. 2013 – Data on the distribution of herpetofauna in southern Niger with comments on Termit and Tin Toumma national reserves. *Bol. Asoc. Herp. Esp.* 24: 1-8.
- Graber M. 1966 – Note d'herpétologie tchadienne. Étude préliminaire de quelques serpents collectés dans la région de Fort-Lamy de 1954 à 1965. *Rev. Elev. Med. Vét. Pays Trop.* 19: 137-148.
- Greenbaum E., Campbell A.C. & Raxworthy C.J. 2006 – A revision of sub-saharan *Chalcides* (Squamata: Scincidae), with redescriptions of two East African species. *Herpetologica* 62: 71-89.
- Guibé J. 1950 – Batraciens. In: Contribution à l'étude de l'Aïr. *Mém. IFAN* 10: 329-331.
- Hekkala E., Shirley M.H., Amato G., Austin J.D., Charter S., Thorbjarnarson J., Vliet K.A., Houck M.L., Desalle R. & Blum M.J. 2011 – An ancient icon reveals new mysteries: mummy DNA resurrects a cryptic species within the Nile Crocodile. *Mol. Ecol.* 20: 4199-4215.
- Ineich I., Chirio L., Ascani M., Rabeil T. & Newby J. 2014 – Herpetofauna of Termit massif and neighbour areas in Tenere Desert, southeastern Niger, West Africa. *Herpetol. Notes* 7: 375-390.
- Joger U. 1984 – Taxonomische Revision der Gattung *Tarentola* (Reptilia: Gekkonidae). *Bonn. Zool. Beitr.* 35: 129-174.
- Lafond P. & Popp D. 2002 – Ennedi, un éden au Sahara. Éditions du Chêne, Paris. 224 p.
- Le Berre M. 1989 – Faune du Sahara. 1 - Poissons - Amphibiens - Reptiles. Lechevallier & Chabaud, Paris. 332 p.
- Leblanc M.J., Leduc C., Stagnitti F., van Oevelen P.J., Jones C., Mofor L.A., Razack M. & Favreau G. 2006a – Evidence for Megalake Chad, north-central Africa, during the late Quaternary from satellite data. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 230: 230-242.
- Leblanc M.J., Favreau G., Maley J., Nazoumou Y., Leduc C., Stagnitti F., van Oevelen P.J., Delclaux F. & Lemoalle J. 2006b – Reconstruction of Megalake Tchad using shuttle radar topographic mission data. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 239: 16-27.
- Lescure J. 2014 – Présence du Crocodile au Sahara: vérités, mythes et légendes. *Bull. Soc. Herp. Fr.* 149: 59-84.
- Mahé G., Rouché N., Dieulin C., Boyer J.F., Ibrahim B., Crès A., Servat E., Valton C. & Paturel J.E. 2012 – Carte des pluies annuelles en Afrique / Annual rainfall map of Africa. IRD Éditions, Bondy.
- Maire R. & Monod T. 1950 – Études sur la flore et la végétation du Tibesti. *Mém. IFAN* 8: 1-140.

- Mediannikov O., Trape S. & Trape J.F. 2012 – A molecular study of the genus *Agama* (Squamata : Agamidae) in west Africa, with description of two new species and a review of the taxonomy, geographic distribution, and ecology of currently recognized species. *Russian J. Herpetol.* 19: 115-142.
- ORSTOM 1973 – République du Tchad. Précipitations journalières de l'origine des stations à 1965. ORSTOM, Paris. 643 p.
- Pellegrin J. 1935a – Reptiles. *In: Mission au Tibesti. Mém. Acad. Sc. Inst. Fr.* 62(2): 50-51.
- Pellegrin J. 1935b – Batraciens. *In: Mission au Tibesti. Mém. Acad. Sc. Inst. Fr.* 62(2): 52.
- Petit G. 1937 – Matériaux de la Mission d'Étude de la Biologie des Acridiens. Vertébrés de l'Ennedi. *Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. Nord* 28: 392-405.
- Quezel P. 1958 – Mission botanique au Tibesti. *Mém. Inst. Rech. Sahar. Univ. Alger* 4: 1-376.
- Rödel M.O. 2000 – Herpetofauna of West Africa. Vol. 1. Amphibians of the West African savanna. Édition Chimaira, Frankfurt am Main. 332 p.
- Salvador A. 1982 – A revision of the lizards of the genus *Acanthodactylus* (Sauria: Lacertidae). *Bonn. Zool. Monogr.* 16: 1-167.
- Schätti B. & McCarthy C. 2004 – Saharo-Arabian racers of the *Platyceps rhodorachis* complex – description of a new species (Reptilia: Squamata: Colubrinae). *Rev. Suisse Zool.* 111: 691-705.
- Sindaco R. & Jeremčenko V.K. 2008 – The reptiles of the Western Palearctic. 1. Annotated checklist and distributional atlas of the turtles, crocodiles, amphisbaenians and lizards of Europe, North Africa, Middle East and Central Asia. Edizioni Belvedere, Latina (Italie). 579 p.
- Sindaco R., Venchi A. & Grieco C. 2013 – The reptiles of the Western Palearctic. 2. Annotated checklist and distributional atlas of the snakes of Europe, North Africa, Middle East and Central Asia, with an update of Vol. 1. Edizioni Belvedere, Latina (Italie). 543 p.
- Tilbury C. 2010 – Chameleons of Africa. An Atlas including the chameleons of Europe, the Middle East and Asia. Édition Chimaira, Frankfurt am Main. 750 p.
- Tilho F. 1919 – Une mission scientifique de l'Institut de France en Afrique Centrale. Esquisse géographique du Tibesti, du Borkou et de l'Ennedi. *C. R. Acad. Sci.* 108(22): 984-988, 1081-1085.
- Trape S. 2013 – A study of the relict fish fauna of northern Chad, with the first records of a polypterid and a poeciliid in the Sahara desert. *C. R. Biol.* 336: 582-587.
- Trape J.F. & Mané Y. 2006 – Guide des serpents d'Afrique occidentale. Savane et désert. IRD Éditions, Paris. 226 p.
- Trape J.F., Trape S. & Chirio L. 2012 – Lézards, crocodiles et tortues d'Afrique occidentale et du Sahara. IRD Éditions, Marseille. 503 p.
- Tubiana J. 1995 – Quelques aberrations sahariennes. Les crocodiles d'Archi. *Courr. Nat.* 153: 26-29.
- Tubiana J. 2007 – Représentation de l'animal sauvage chez les éleveurs Teda-Daza et Beri (Tchad, Niger, Soudan). Thèse d'Études africaines, INALCO (Institut national des langues et civilisations orientales), Paris. 526 p.
- Wagner P. & Böhme W. 2007 – A new species of the genus *Trapelus* Cuvier, 1816 (Squamata: Agamidae) from arid central Africa. *Bonn. Zool. Beitr.* 55: 81-87.
- Wagner P., Melville J., Wilms T.M. & Schmitz A. 2011 – Opening a box of cryptic taxa: the first review of the North African desert lizards in the *Trapelus mutabilis* Merrem, 1820 complex (Squamata: Agamidae) with description of new taxa. *Zool. J. Linn. Soc.* 163: 884-912.
- Wake D.B. & Kluge A.G. 1961 – The Machris expedition to Chad, Africa. Amphibians and reptiles. *Contrib. Sci., Los Angeles* 40: 3-12.
- Wilms T & Böhme W., 2001 – Revision der *Uromastix acanthinura* - Artengruppe, mit beschreibung einer neuen art aus der Zentralsahara (Reptilia: Sauria: Agamidae). *Zool. Abhandlungen* 51: 74-104.
- Wilms T., Böhme W., Wagner P., Lutzmann N. & Schmitz A. 2009 – On the phylogeny and taxonomy of the genus *Uromastix* Merrem, 1820 (Reptilia: Squamata: Agamidae: Uromastycinae) - Resurrection of the genus *Saara* Gray, 1845. *Bonn. Zool. Beitr.*, 56: 55-99.
- Wüster W. & Broadley D.G. 2003 – A new species of spitting cobra (*Naja*) from north-eastern Africa (Serpentes: Elapidae). *J. Zool. Lond.* 259: 345-359.

Manuscrit accepté le 9 mars 2015