

Un serpent nouveau du genre *Boaedon* Duméril, Bibron & Duméril, 1854 (Squamata : Lamprophiidae) dans la région des Grands Lacs africains

A new snake species of the genus *Boaedon* Duméril (Serpentes: Lamprophiidae) from the African Great Lakes region

Jean-François TRAPE⁽¹⁾, Oleg MEDIANNIKOV⁽²⁾, Hendrik HINKEL⁽³⁾ et Harald HINKEL⁽⁴⁾

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

⁽²⁾ IHU Méditerranée Infection, UMR MEPHI, IRD, Aix-Marseille Univ., AP-HM, Marseille, France – olegusss1@gmail.com

⁽³⁾ The World Bank, PO Box 609, Kigali, Rwanda – haraldhinkel@hotmail.com

⁽⁴⁾ 18 KG 552 street, Kigali, Rwanda – hendrikhinkel250@gmail.com

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

Article enregistré dans Zoobank sous le n° urn:lsid:zoobank.org:pub:6A303296-F977-4A14-976A-17528F0565F9

Résumé – Une espèce nouvelle de couleuvre du genre *Boaedon* est décrite de Kigali au Rwanda. Cette espèce est nettement distincte moléculairement de *Boaedon fuliginosus* et de *Boaedon lineatus* avec qui elle était précédemment confondue, ainsi que des autres espèces récemment ou plus anciennement décrites dans ce complexe d'espèces morphologiquement proches. Sa répartition géographique intéresse l'est de l'Afrique centrale au Rwanda, au Burundi et en République démocratique du Congo, ainsi que l'Ouganda et la Tanzanie en Afrique de l'Est.

Mots-clés : Serpents, Afrique, phylogénie moléculaire, *Boaedon montanus* sp. nov., *Boaedon fuliginosus*, *Boaedon lineatus*.

Summary – A new snake species from the genus *Boaedon* is described from Kigali, Rwanda. This species is clearly distinct molecularly from *Boaedon fuliginosus* and *Boaedon lineatus* with whom it was previously confused, as well as other species recently or anciently described in this complex of morphologically close species. Its geographical distribution covers eastern Central Africa in Rwanda, Burundi and the Democratic Republic of the Congo, as well as Uganda and Tanzania in East Africa.

Key-words: Snakes, Africa, molecular phylogeny, *Boaedon montanus* sp. nov., *Boaedon fuliginosus*, *Boaedon lineatus*.

INTRODUCTION

Les serpents du genre *Boaedon* Duméril, Bibron & Duméril, 1854, sont présents dans l'ensemble de l'Afrique subsaharienne ainsi que dans le sud du Maroc et le sud-ouest de la péninsule arabique (Roux-Estève & Guibé 1964, Wallach *et al.* 2014, Uetz *et al.* 2022). Après avoir été classés dans le genre *Lamprophis* Fitzinger, 1843, dans les années 1980 à 2000 (e.g. Welch 1982, Branch 1998, Spawls *et al.* 2002, Trape & Mané 2006), puis rétablis dans le genre *Boaedon* à la suite des travaux de biologie moléculaire de Kelly *et al.* (2011), ils comprennent actuellement 25 espèces, dont 17 décrites ou rétablies de synonymies anciennes depuis 2014, le plus souvent à partir de travaux de phylogénie

moléculaire car les caractères méristiques sont le plus souvent peu discriminants (Wallach *et al.* 2014, Greenbaum *et al.*, 2015, Trape & Mediannikov 2016, Hallermann *et al.* 2020, Boundy 2021, Ceriaco *et al.*, 2021, Uetz *et al.* 2022). Elles se répartissent en (1) une espèce de la péninsule arabique : *Boaedon arabicus* Parker, 1930, (2) trois espèces insulaires : *Boaedon geometricus* (Schlegel, 1837), des Seychelles, *Boaedon bedriagae* Boulenger, 1906, de São Tomé, et *Boaedon mendesi* Ceriaco, Arellano, Jadin, Marques, Parrinha & Hallermann, 2021, de Principe, et (3) 21 espèces continentales africaines : *Boaedon abyssinicus* (Moquard, 1906), *Boaedon angolensis* Bocage, 1895, *Boaedon bocagei* Hallermann, Ceriaco, Schmitz, Ernst, Conradie, Verburgt, Marques & Bauer, 2020, *Boaedon branchi*

Hallermann, Ceriaco, Schmitz, Ernst, Conradie, Verburgt, Marques & Bauer, 2020, *Boaedon capensis* Duméril, Bibron & Duméril, 1854, *Boaedon erlangeri* Sternfeld, 1908, *Boaedon fradei* Hallermann, Ceriaco, Schmitz, Ernst, Conradie, Verburgt, Marques & Bauer, 2020, *Boaedon fuliginosus* (Boie, 1827), *Boaedon lineatus* Duméril, Bibron & Duméril, 1854, *Boaedon littoralis* Trape, 2016, *Boaedon longilineatus* Trape & Mediannikov, 2016, *Boaedon maculatus* Parker, 1932, *Boaedon mentalis* (Günther, 1888), *Boaedon parolineatus* Trape & Mediannikov, 2016, *Boaedon perisilvestris* Trape & Mediannikov, 2016, *Boaedon olivaceus* (Duméril, 1856), *Boaedon radfordi* Greenbaum, Portillo, Jackson & Kusamba, 2015, *Boaedon subflavus* Trape & Mediannikov, 2016, *Boaedon upembae* (Laurent, 1954), *Boaedon variegatus* (Bocage, 1867), et *Boaedon virgatus* (Hallowell, 1854).

En Afrique centrale (Cameroun, Tchad, Gabon, Guinée Équatoriale, République Centrafricaine, Congo-Brazzaville et Congo-Kinshasa), quatre espèces sont présentes au nord du bloc forestier congolais : *B. subflavus*, *B. longilineatus*, *B. parolineatus* et *B. perisilvestris*, deux espèces occupent le bloc forestier congolais : *B. olivaceus* et *B. virgatus*, et cinq espèces sont présentes au sud du bloc forestier congolais : *B. perisilvestris*, *B. littoralis*, *B. angolensis*, *B. fradei* et *B. upembae* (Trape & Mediannikov 2016, Greenbaum *et al.* 2017, Trape & Collet 2021). Dans les savanes et forêts de montagne de l'est du Congo-Kinshasa au Kivu, ainsi qu'au Rwanda, aucune étude récente n'a été réalisée à l'exception de celle de Greenbaum *et al.* (2015) qui a permis la description de *B. radfordi* qui était jusqu'alors confondu avec *B. olivaceus*. En particulier, il n'y a pas eu d'étude moléculaire des spécimens du complexe *B. fuliginosus* / *B. lineatus* qui sont présents dans cette région de l'Afrique centrale (de Witte 1941, 1975, Laurent 1956, 1960, Fischer & Hinkel 1992), alors que les études moléculaires de Vidal *et al.* (2008), Kelly *et al.* (2011), Greenbaum *et al.* (2015) et Hallermann *et al.* (2020) indiquent que les populations attribuées à *B. fuliginosus*, à *B. lineatus* et à *B. capensis* en Afrique de l'Est et en Afrique australe constituent un complexe de plusieurs espèces cryptiques.

Dans ce travail, nous montrons que les populations du Rwanda précédemment attribuées à *B. lineatus* par Laurent (1956, 1960), puis à *B. fuliginosus* par de Witte (1975), Fischer & Hinkel (1992) et Spawls *et al.* (2018) appartiennent à une espèce nouvelle qui est ici décrite.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Un spécimen mâle et un spécimen femelle de Kigali collectés par deux des auteurs (HH) et gardés en captivité ont été photographiés en vie et leurs principaux caractères méristiques ont été étudiés en suivant Roux-Estève et Guibé (1965). Une mue a été utilisée pour l'analyse moléculaire. D'autres spécimens précédemment collectés en Afrique centrale (Trape & Mediannikov 2016, Trape & Collet 2021) ont également été séquencés pour être comparés à nos spécimens du Rwanda et les données de GenBank ont aussi été utilisées pour établir un arbre phylogénétique.

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

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

à ultraviolets, puis purifiés avec le QIAquick PCR Purification Kit (Qiagen) selon les instructions du fabricant. Le séquençage des amplicons a été effectué en utilisant le BigDye Terminator Cycle Sequencing Kit (Perkin Elmer Applied Biosystems) avec un séquenceur automatique Applied Biosystems 3130 Genetic Analyzer. Les séquences obtenues ont été assemblées (ChromasPro 1.7.7, Technelysium Pty Ltd, Tewantin, Australia), puis éditées par BioEdit sequence alignment Editor v.7.2.5 (Hall 1999) et comparées avec celles disponibles dans GenBank par NCBI BLAST (<http://blast.ncbi.nlm.nih.gov/blast.cgi>). Les séquences du 16S rDNA des spécimens étudiés ont été alignées avec le programme CLUSTAL W intégré au BioEdit v 7.2.5 software (<http://en.bio-soft.net/format/BioEdit.html>). Les inférences phylogénétiques ont été obtenues à partir d'une analyse phylogénétique ML (Maximum Likelihood) avec le modèle de substitution GTR+ proposée par le logiciel TOPALi 2.5 (Biomathematics and Statistics Scotland).

Rwanda appartient à l'un de ces quatre clades où l'on retrouve également des spécimens du Burundi, d'Ouganda et de Tanzanie, mais aucun spécimen d'Afrique australe. Moléculairement il est très éloigné de *B. lineatus* (seulement 91% de similitude pour le gène 16S) et relativement proche de *B. fuliginosus* (97% de similitude), alors que c'est paradoxalement l'inverse pour la proximité des patrons de coloration dorsale et céphalique, *B. fuliginosus* étant noirâtre et dépourvu de lignes céphaliques, tandis *B. lineatus* est brunâtre et présente des lignes céphaliques claires bien marquées à l'instar de nos spécimens du Rwanda. Il s'agit d'une espèce nouvelle qui est décrite ci-dessous.

RÉSULTATS ET DISCUSSION

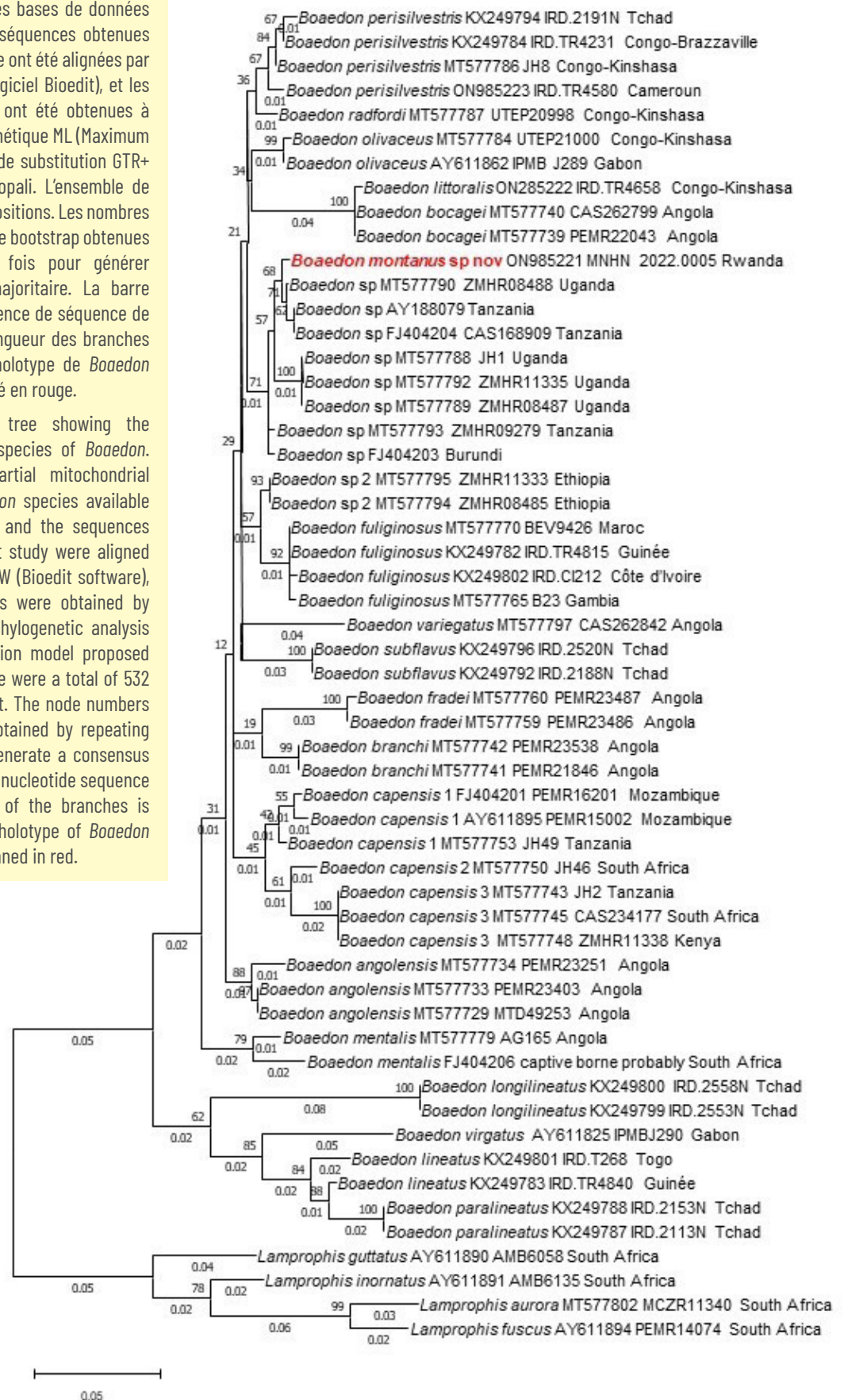
Analyse phylogénétique

Toutes les séquences obtenues ont été déposées dans GenBank. Notre jeu de données comprend 15 séquences issues de nos spécimens et 40 séquences de GenBank. L'ensemble de données final contient 532 positions. L'arbre phylogénétique comprend 19 clades (Fig. 1). L'ensemble des espèces continentales africaines du genre *Boaedon* est représenté dans l'arbre, à l'exception de *B. maculatus* de la Corne de l'Afrique, de *B. abyssinicus* d'Éthiopie et de *B. upembae* du Katanga. *B. bocagei*, récemment décrit des régions côtières du nord de l'Angola au sud de l'embouchure du fleuve Congo (Hallermann *et al.* 2020), apparaît comme synonyme junior de *B. littoralis* plus anciennement décrit des régions côtières du nord de l'embouchure du fleuve Congo (Trape & Mediannikov, 2016).

Ainsi que déjà précédemment observé (Kelly *et al.* 2011, Hallermann *et al.* 2020), il existe quatre populations génétiquement bien distinctes dans la région des Grands Lacs (Rwanda, Burundi, Ouganda, Kenya et Tanzanie), dont deux sont également observées en Afrique australe. Dans la littérature, ces populations sont attribuées soit à *B. fuliginosus* ou à *B. lineatus*, deux espèces qui sont désormais restreintes à l'Afrique de l'Ouest (Trape & Mediannikov 2016), soit à *B. capensis*, dont le type provient de la région du Cap en Afrique du Sud, ou sont restées non attribuées. Notre spécimen du

Figure 1 – Arbre phylogénétique mettant en évidence les positions des différentes espèces de *Boaedon*. Les séquences de la portion du gène 16S mitochondrial de toutes les espèces de *Boaedon* disponibles dans les bases de données génétiques ouvertes et les séquences obtenues au cours de la présente étude ont été alignées par l'utilisation de CLUSTALW (logiciel Bioedit), et les inférences phylogénétiques ont été obtenues à partir d'une analyse phylogénétique ML (Maximum Likelihood) avec le modèle de substitution GTR+G proposé par le logiciel Topali. L'ensemble de données final contient 532 positions. Les nombres aux nœuds sont les valeurs de bootstrap obtenues en répétant l'analyse 100 fois pour générer un arbre de consensus majoritaire. La barre d'échelle indique une divergence de séquence de nucléotides de 5 % et la longueur des branches est indiquée sur l'arbre. L'holotype de *Boaedon montanus* sp. nov. est indiqué en rouge.

Figure 1 – Phylogenetic tree showing the positions of the different species of *Boaedon*. The sequences of the partial mitochondrial 16S rRNA gene of all *Boaedon* species available in open genetic databases and the sequences obtained during the present study were aligned through the use of CLUSTALW (Bioedit software), and phylogenetic inferences were obtained by ML (Maximum Likelihood) phylogenetic analysis with the GTR + G substitution model proposed by the Topali software. There were a total of 532 positions in the final dataset. The node numbers are the bootstrap values obtained by repeating the analysis 100 times to generate a consensus tree. Scale bar indicates 5% nucleotide sequence divergence and the length of the branches is indicated on the tree. The holotype of *Boaedon montanus* sp. nov. is mentioned in red.



Étude systématique

Boaedon montanus sp. nov.

Boédon de montagne – Mountain House Snake (Fig. 2)



Figure 2 – Vue générale de l'holotype de *Boaedon montanus* sp. nov. en vie.

Figure 2 – General view of the holotype of *Boaedon montanus* sp. nov. alive.

Boaedon lineatus lineatus (non *Boaedon lineatus* Duméril & Bibron) de Witte 1941, Laurent 1956, 1960. *Boaedon fuliginosus* (non *Boaedon fuliginosus* Boie 1827) de Witte 1975, Fischer & Hinkel 1992, Hinkel 1994, Spawls *et al.* 2018 (pro parte).

Zoobank

urn:lsid:zoobank.org:act:F386EB0-8A19-49AB-B6E2-AF5F9DB1970A.

GenBank

ON985221.

Holotype

MNHN 2022.0005, collecté à Kigali au Rwanda (01°56'S, 30°06'E, 1 440 m) par Harald et Hendrick Hinkel.

Paratypes

Quatre spécimens, tous du Rwanda : MNHN 2022.0006 de Kigali, ZFMK 61623 de la forêt de Cyamundongo, ZFMK 47636 de la lisière sud-ouest de la forêt de Nyungwe et ZFMK 47646 de Mpanga. Harald Hinkel collecteur.

Autres spécimens

Soixante-cinq spécimens collectés entre 1949 et 1953 et précédemment étudiés par Laurent (1956), dont 20 spécimens du Rwanda

provenant d'Astrida (= Butare : 02°36'S, 29°44'E, 1 780 m, maintenant Huye), 4 spécimens du Burundi provenant de Kiharo (= Giharo : 03°46'S, 30°14'E, 1 250 m), et 41 spécimens du Kivu au Congo-Kinshasa, dont 20 d'Uvira (03°24'S, 29°08'E, 780 m) et 21 spécimens de Bukavu (02°30'S, 28°50'E, 1 480 m), Lwiro (02°14'S, 28°48'E, 1 750 m) ou Gweshe (02°42'S, 28°37'E, 1 650 m).

Diagnose

Une espèce du complexe *Boaedon fuliginosus* / *lineatus* de la région du Rift Albertin génétiquement distincte de toutes les autres espèces connues dans ce complexe et caractérisée par la combinaison des caractères suivants : coloration dorsale brunâtre et abdomen blanchâtre ; présence d'une paire de lignes claires bien marquées de chaque côté de la tête ; absence de lignes claires sur les côtés du corps ; Habituellement 2 préoculaires, 2 postoculaires et 8 supralabiales dont la quatrième et la cinquième bordent l'œil ; de 27 à 31 rangs d'écailles dorsales à mi-corps, rarement 25 ou 33 ; de 201 à 216 écailles ventrales chez les mâles et de 215 à 234 chez les femelles, de 62 à 70 sous-caudales chez les mâles et de 45 à 58 chez les femelles.

Description de l'holotype

L'holotype est une femelle de 968 mm de longueur totale. La queue mesure 116 mm. La longueur de la queue représente 12,0% de la longueur totale.

La tête mesure 30 mm de long et sa plus grande largeur est de 16 mm (Fig. 3). Elle est bien distincte du corps. L'œil, dont le diamètre vertical est de 3,3 mm et le diamètre horizontal de 3,4 mm, possède une pupille verticale (Fig. 4). La distance entre l'œil et l'extrémité du museau est de 12 mm. Celle entre l'œil et le rebord de la lèvre est de 3,0 mm. La rostrale est peu apparente en vue latérale et dorsale (Fig. 5). Les préfrontales sont 1,6 fois plus longues que les internasales et nettement plus larges.



Figure 3 – Vue dorsale de la tête de l'holotype de *Boaedon montanus* sp. nov.

Figure 3 – Dorsal view of the head of the holotype of *Boaedon montanus* sp. nov.



Figure 4 – Vue dorso-latérale de la tête de l'holotype de *Boaedon montanus* sp. nov. Photo : J.-F. Trape.

Figure 4 – Dorso-lateral view of the head of the holotype of *Boaedon montanus* sp. nov. Picture: J.-F. Trape.

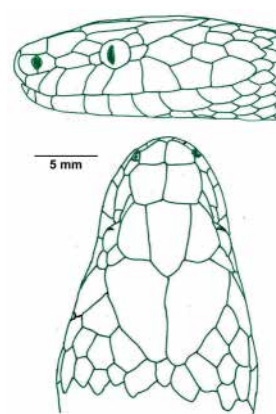


Figure 5 – Schéma de l'écaillure de la tête de l'holotype de *Boaedon montanus* sp. nov.

Figure 5 – Drawing of the head scales of the holotype of *Boaedon montanus* sp. nov.



Figure 6 – Vue ventrale de l'holotype de *Boaedon montanus* sp. nov. Photo : J.-F. Trape.

Figure 6 – Ventral view of the holotype of *Boaedon montanus* sp. nov. Picture: J.-F. Trape.



Figure 7 – Vue latérale de l'holotype de *Boaedon montanus* sp. nov. Photo : J.-F. Trape.

Figure 7 – Lateral view of the holotype of *Boaedon montanus* sp. nov. Picture: J.-F. Trape.

La frontale mesure 7,5 mm de long et sa plus grande largeur près de son rebord antérieur mesure 4,4 mm. La distance entre le rebord antérieur de la frontale et l'extrémité du museau est de 6,2 mm. Les pariétales mesurent 9,5 mm de long et la longueur de leur suture médiane est de 7,1 mm. Elles sont 1,6 fois plus longues que la distance entre la frontale et la rostrale. La nasale est divisée verticalement par l'ouverture de la narine qui est grande et située dans sa partie médiane et supérieure et par une suture médiane dans sa partie inférieure. La loréale est beaucoup plus longue que haute. Il existe deux préoculaires à droite, celle supérieure nettement plus grande que celle inférieure. À gauche la suture entre les deux préoculaires est peu apparente. Aucune des deux préoculaires supérieures n'entre en contact avec la frontale. De chaque côté la supraoculaire entre largement en contact avec la préfrontale. Il y a deux

postoculaires, huit supralabiales dont la 4^{ème} et la 5^{ème} sont en contact avec l'œil et dix infralabiales à droite et neuf à gauche dont les quatre premières sont en contact avec les mentonniers antérieurs. La formule temporelle est 1+3 à droite et 1+2 à gauche.

Les écailles dorsales sont lisses et disposées sur 31 rangs droits au milieu du corps. Le rang vertébral n'est pas élargi. Les écailles ventrales sont au nombre de 230. L'anale est entière. Les sous-caudales, divisées, sont au nombre de 49 (Fig. 6).

La coloration générale en vie est brunâtre sur le dessus de la tête, du corps et de la queue et blanchâtre sur la face ventrale. La limite entre la coloration ventrale blanchâtre et la coloration dorsale brunâtre se situe entre les deux premiers rangs externes de dorsales (Fig. 7). On observe de chaque côté du dessus de la tête une ligne claire partant du bord postérieur de la rostrale, traversant

l'internasale et la préfrontale, longeant le bord supérieur de la préoculaire supérieure, contournant l'œil par le bord inférieur de la supraoculaire, traversant la postoculaire supérieure et se poursuivant vers l'arrière à travers le coin antéro-externe de la pariétale, la temporale postérieure supérieure et atteignant l'écaille suivante (Fig. 8). La majeure partie des supralabiales est blanchâtre ou à peine brunâtre et on y distingue à peine une ligne blanche mal définie partant de la rostrale, tandis qu'une autre petite ligne claire part de la nasale puis traverse la loréale et la préoculaire inférieure avant d'atteindre l'œil.

Description des paratypes et des autres spécimens

Le paratype de Kigali est un mâle de 649 mm de longueur totale dont 100 mm pour la queue qui est légèrement mutilée. La queue mutilée représente 15,4% de la longueur totale. Il y a deux préoculaires et deux postoculaires de chaque côté de la tête, une temporale antérieure et deux temporales postérieures. Le nombre de supralabiales est de huit, la 4^{ème} et la 5^{ème} bordant l'œil. La préoculaire supérieure est séparée de la frontale des deux côtés de la tête. Le nombre d'infralabiales est de neuf, les quatre premières en contact avec les mentonnières antérieures. Le nombre de rangs de dorsales au milieu du corps est de 29. Les ventrales sont au nombre de 206. L'anale est entière. Les sous-caudales, incomplètes, sont au nombre de 52. La coloration générale est brunâtre sur le dos et blanchâtre sur la face ventrale. Une ligne céphalique jaunâtre est présente de chaque côté du dessus de la tête, partant des internasales, passant au dessus de l'œil et finissant peu après les temporales postérieures. Une ligne blanche traverse toutes les supralabiales (Fig. 9). Les paratypes de Nyungwe et Mpanga sont deux mâles mesurant respectivement 656 mm et 432 mm de longueur totale, dont 125 mm (19,1%) et 74 mm (17,1%) pour la queue. Le paratype de Cyamundongo est une femelle de 495 mm de longueur totale dont 64 mm (12,9%) pour la queue. Le nombre de dorsales à mi-corps est de 31 chez la femelle et de 29 chez les mâles, celui de ventrales est de 213 chez la femelle et de 208 et 216 chez les mâles, celui de sous-caudales de 52 chez la femelle et de 66 chez les mâles. Les préoculaires sont au nombre de 2 chez un mâle et une femelle (une seule préoculaire des 2 côtés de la tête chez le paratype de Nyungwe), les postoculaires sont au nombre de 2, les supralabiales au nombre de 8 avec la quatrième et la cinquième bordant l'œil, et la formule temporale est 1+2 (1+3 d'un côté de la tête chez le paratype de Mpanga). Les autres caractères



Figure 8 - Vue latérale de la tête de l'holotype de *Boaedon montanus* sp. nov. Photo : J.-F. Trape.

Figure 8 - Lateral view of the head of the holotype of *Boaedon montanus* sp. nov. Picture: J.-F. Trape.



Figure 9 - Vue de la tête et de la partie antérieure du corps du paratype mâle MNHN 2022.0006 de *Boaedon montanus* sp. nov. en vie. Photo : J.-F. Trape.

Figure 9 - View of the head and anterior part of the body of the male paratype of *Boaedon montanus* sp. nov. alive. Picture: J.-F. Trape.

et la coloration sont similaires à ceux de l'holotype. Les 65 spécimens étudiés par Laurent (1956) se répartissent en 29 mâles et 36 femelles. Le plus grand spécimen est une femelle qui mesure 1 110 mm de long dont 125 mm pour la queue (11,3%). La proportion de la queue dans la longueur totale varie de 15,6% à 18,9% chez les mâles et de 10,4% à 15,7% chez les femelles. Le nombre de dorsales varie de 25 à 33, le plus souvent 29. Le nombre de ventrales varie de 201 à 216 écailles ventrales chez les mâles (moyenne : 209,6) et de 215 à 234 chez les femelles (moyenne : 227,9), de 62 à 70 sous-caudales chez les mâles (moyenne 65,4) et de 45 à 58 chez les femelles (moyenne : 51,9). Les supralabiales sont au nombre de 8, la quatrième et la cinquième bordant l'œil, rarement aussi la troisième. Les

infralabiales sont au nombre de 9, rarement 10. Il y a habituellement 2 préoculaires (une seule dans 15% des cas) et 2 postoculaires. La formule temporale est 1+2, exceptionnellement 1+3.

Comparaison avec d'autres espèces

Les caractères méristiques montrent que *Boaedon montanus* sp. nov. appartient au complexe *B. fuliginosus* / *B. lineatus*. Il diffère des espèces et sous-espèces actuellement connues dans le genre *Boaedon* par les caractères suivants :

- La présence de sous-caudales divisées chez *B. montanus* sp. nov. permet de distinguer cette espèce de toutes celles qui possèdent des sous-caudales simples : c'est le cas de *B. olivaceus* et de *B. radfordi* (Roux-Estève & Guibé 1964, Greenbaum *et al.* 2015).
- La présence de 25 à 33 rangs de dorsales chez *B. montanus* sp. nov. permet de distinguer cette espèce de toutes celles qui en possèdent de 21 à 23 rangs : c'est le cas de *B. virgatus*, *B. upembae*, *B. geometricus*, *B. erlangeri* et *B. abyssinicus* (Roux-Estève & Guibé 1964, Largen & Rasmussen 1993, Trape & Mediannikov 2016, Largen & Spawls 2010, Hallermann *et al.* 2020).
- La présence constante de lignes céphaliques bien marquées chez *B. montanus* sp. nov. permet de distinguer cette espèce de toutes celles qui n'en possèdent jamais ou de façon inconstante et peu marquée : c'est le cas de *B. fuliginosus*, *B. subflavus* et *B. perisilvestris* (Trape & Mediannikov 2016). Par rapport à *B. fuliginosus*, dont *B. montanus* sp. nov. est génétiquement le plus proche (3% de divergence pour le gène 16S), outre l'absence de lignes céphaliques chez cette dernière espèce, c'est la coloration dorsale en vie, brunâtre chez *B. montanus* sp. nov. au lieu de noire ou gris foncé chez *B. fuliginosus*, qui constitue le meilleur critère distinctif car les caractères méristiques sont très peu discriminants à l'exception du nombre de préoculaires : seulement 5 spécimens avec 2 préoculaires dans une série de 198 spécimens de *B. fuliginosus* du Sénégal (Mané & Trape, non publié), mais deux préoculaires dans 85% des cas chez *B. montanus* sp. nov.
- *B. variegatus* du littoral sud de l'Angola est caractérisé par le contact de l'œil avec trois supralabiales et souvent aussi la loréale, ainsi que par la présence d'un dessin dorsal de mailles jaunes, ce qui est bien différent de ce qui est observé chez *B. montanus* sp. nov. (Hallermann *et al.* 2020).
- *B. maculatus* de la corne de l'Afrique présente deux temporales antérieures, 10 ou 11 supralabiales dont la 5^{ème}, la 6^{ème} et la 7^{ème} touchent l'œil, ainsi qu'une

série d'écailles supplémentaires entre la préoculaire inférieure, la loréale, la partie postérieure de la nasale et les supralabiales antérieures (Roux-Estève & Guibé 1964). Sa coloration dorsale avec quatre rangées longitudinales de grandes taches brun-rouge est très particulière (Lanza 1978).

- *B. arabicus* possède de 220 à 226 ventrales chez les mâles et de 240 à 250 ventrales chez les femelles, ce qui est très supérieur à *B. montanus* sp. nov. (Parker 1949, Hughes 1997).
- *B. mentalis* d'Afrique australe, *B. bedriagae* de São Tomé et *B. mendesi* de Principe ont les 3^{ème}, 4^{ème} et 5^{ème} supralabiales en contact avec l'œil, contrairement à *B. montanus* sp. nov. qui ne présente que les 4^{ème} et 5^{ème} supralabiales en contact avec l'œil (Roux-Estève & Guibé 1964, Ceriaco *et al.* 2021). En outre *B. mentalis* présente une disposition particulière des mentonnières postérieures qui sont séparées des mentonnières antérieures par de petites écailles surnuméraires (Roux-Estève & Guibé 1964), *B. bedriagae* possède un nombre remarquablement élevé de sous-caudales, de 73 à 85 chez les mâles et de 67 à 70 chez les femelles (Roux-Estève & Guibé 1964) et *B. mendesi* un patron de coloration spécifique (Ceriaco *et al.* 2021).
- *B. littoralis* des régions côtières du Congo et d'Angola et *B. fradei* récemment décrit d'Angola et retrouvé au Katanga diffèrent de *B. montanus* sp. nov. par leur coloration jaunâtre au lieu de brunâtre, des lignes céphaliques plus fines et une distance génétique importante.
- *B. lineatus*, *B. capensis*, *B. parolineatus*, *B. longilineatus* et *B. angolensis* présentent le plus souvent ou de façon constante une ligne claire bien marquée sur les flancs contrairement à *B. montanus* sp. nov. Ces cinq espèces diffèrent aussi de *B. montanus* sp. nov. par les caractères suivants :
 - *B. lineatus* possède en moyenne davantage de ventrales chez les mâles, 216,3 au lieu de 209,6 chez *B. montanus* sp. nov. et est très éloigné génétiquement (Trape & Mediannikov 2016).
 - *B. longilineatus* possède une coloration unique avec une ligne claire large, continue et très contrastée sur les côtés de la tête et de l'ensemble du corps. Le nombre de sous-caudales chez les femelles, qui varie de 42 à 49, est aussi nettement supérieur chez *B. montanus* sp. nov. (Trape & Mediannikov 2016).
 - *B. parolineatus* possède dans les deux sexes un nombre de ventrales et de rangs dorsaux très supérieur à celui de *B. montanus* sp. nov., de 225 à 243 chez les mâles et de 239 à 250 chez les femelles (Trape & Mediannikov 2016).
 - *B. capensis* d'Afrique australe est un complexe

d'au moins cinq espèces cryptiques (Kelly *et al.* 2010, Bates *et al.* 2014) dont la répartition géographique et les principaux caractères morphologiques qui les séparent restent à préciser. Les syntypes de *B. capensis* du Cap de Bonne-Espérance et de Cafrérie sont des femelles qui présentent moins de ventrales (214-220) et de sous-caudales (46-51) que *B. montanus* sp. nov. (Trape & Mediannikov 2016).

- *B. angolensis* possède en moyenne moins de ventrales chez les mâles et les femelles, 200,7 et 219,0, au lieu de 209,6 et 227,9 chez *B. montanus* sp. nov. et est éloigné génétiquement (Hallermann *et al.* 2020).

De même, dans la synonymie de *B. fuliginosus* et de *B. lineatus*, aucun taxon ne présente les caractéristiques de *B. montanus* sp. nov.

- *B. bipraeocularis* de Tanzanie, connu par le type, possède seulement 23 rangs d'écailles dorsales et 192 ventrales, ce qui est éloigné de ce qui est observé chez *B. montanus* sp. nov.
- *B. quadrivittatum* des Îles de Los en Guinée, *B. lineatus* plutonis de Guinée, et *B. quadrilineatum* de Bissao sont clairement synonymes de *B. lineatus* dont ils partagent tous les grands traits de coloration, les caractères méristiques et la région géographique d'origine (Trape & Mediannikov 2016).
- *B. quadrilineatum variegatum* du Mozambique, nomen nudum, appartient au complexe *B. capensis* (Wallach *et al.* 2014).
- *Lycodon unicolor* des côtes de Guinée partage toutes les caractéristiques des populations de *B. fuliginosus* d'Afrique occidentale (Trape & Mediannikov 2016).

Répartition géographique

Cette espèce est présente au Rwanda et au Burundi, ainsi qu'au Congo-Kinshasa où on la trouve au Nord Kivu, au Sud Kivu et dans le sud-est de l'Ituri, et où elle semble être la seule du complexe *B. fuliginosus* / *B. lineatus*. Elle atteint peut-être aussi le nord-est de la province du Tanganyika dans l'ancien Katanga, où *B. fradei* est présent. La plupart des spécimens de *B. lineatus* d'Ouganda de Pitman (1974) semblent attribuables à *B. montanus* sp. nov., tandis que ceux de l'extrême nord-ouest de ce pays et des régions limitrophes du Sud Soudan attribués à *B. fuliginosus* par ce même auteur présentent les caractéristiques de *B. perisilvestris*. La répartition de *B. montanus* sp. nov. en Tanzanie est à préciser, mais probablement limitée au nord du pays, en particulier autour du Lac Victoria où elle devrait aussi atteindre le Kenya.

Notes écologiques

Boaedon montanus sp. nov. est commun tant en milieu rural qu'en milieu semi-urbain où il pénètre dans les jardins, les cours des concessions et parfois à l'intérieur des habitations et de leurs dépendances (Fig. 10). Il a été collecté jusqu'à 2 500 m d'altitude (Laurent 1956). Il se nourrit principalement de rongeurs et de musaraignes, mais consomme également des lézards (geckos, agames et scincidés), en particulier les juvéniles.

Remerciements

Nous adressons nos vifs remerciements à Youssouph Mané pour sa participation aux collectes et à l'étude des spécimens de *B. fuliginosus* et *B. lineatus* d'Afrique de l'Ouest, à Morris Flecks pour l'examen des paratypes de *B. montanus* sp. nov. conservés à Bonn, à Wolfgang Böhme pour d'utiles remarques sur une version préliminaire du manuscrit et à Hacène Medkour et Meriem Louni pour leur précieuse aide technique concernant la partie moléculaire de ce travail.



Figure 10 – Habitat de *Boaedon montanus* sp. nov. en zone rurale près de Kigali (Rwanda). Photo : J.-F. Trape.

Figure 10 – Habitat of *Boaedon montanus* sp. nov. in rural area near Kigali (Rwanda). Picture: J.-F. Trape.

Tableau 1 – Liste des spécimens du genre *Boaedon* de l'étude moléculaire, localités d'origine et numéros GenBank.

Table 1 – List of specimens of the genus *Boaedon* from molecular study, localities of origin and GenBank numbers.

| Espèce | N°collection | Pays | Localité | GenBank16S | Référence |
|-----------------------------|----------------|----------------|----------------|------------|-------------------------------|
| <i>B. angolensis</i> | PEM R23403 | Angola | Menongue River | MT577733 | Hallermann <i>et al.</i> 2020 |
| <i>B. angolensis</i> | MTD 49253 | Angola | Quipenge | MT577729 | Hallermann <i>et al.</i> 2020 |
| <i>B. angolensis</i> | PEM R23251 | Angola | S of Menongue | MT577734 | Hallermann <i>et al.</i> 2020 |
| <i>B. bocagei</i> | CAS 262799 | Angola | Kissama | MT577740 | Hallermann <i>et al.</i> 2020 |
| <i>B. bocagei</i> | PEM R22043 | Angola | Samba | MT577739 | Hallermann <i>et al.</i> 2020 |
| <i>B. branchi</i> | PEM R23538 | Angola | Longa River | MT577742 | Hallermann <i>et al.</i> 2020 |
| <i>B. branchi</i> | PEM R1846 | Angola | Menongue | MT577741 | Hallermann <i>et al.</i> 2020 |
| <i>B. capensis</i> | PEM R16201 | Mozambique | Niassa | FJ404201 | Vidal <i>et al.</i> 2008 |
| <i>B. capensis</i> | PEM R15002 | Mozambique | Lacerdonia | AY611895 | Vidal <i>et al.</i> 2008 |
| <i>B. capensis</i> | JH49 | Tanzania | Arusha | MT577753 | Hallermann <i>et al.</i> 2020 |
| <i>B. capensis</i> | JH46 | South Africa | Kwazulu Natal | MT577750 | Hallermann <i>et al.</i> 2020 |
| <i>B. capensis</i> | CAS234177 | South Africa | Limpopo | MT577745 | Hallermann <i>et al.</i> 2020 |
| <i>B. capensis</i> | ZMHR11338 | Kenya | Mount Kenia | MT577748 | Hallermann <i>et al.</i> 2020 |
| <i>B. capensis</i> | JH2 | Tanzania | Eastern | MT577743 | Hallermann <i>et al.</i> 2020 |
| <i>B. fradei</i> | PEM R23487 | Angola | Kembo River | MT577759 | Hallermann <i>et al.</i> 2020 |
| <i>B. fradei</i> | PEM R23986 | Angola | Kembo source | MT577760 | Hallermann <i>et al.</i> 2020 |
| <i>B. fuliginosus</i> | IRD CI.212 | Côte d'Ivoire | Drekro | KX249802 | Trape & Mediannikov 2016 |
| <i>B. fuliginosus</i> | IRD 4815.G | Guinea | Sintiou | KX249782 | Trape & Mediannikov 2016 |
| <i>B. fuliginosus</i> | BEV 9426 | Maroc | Guelmin | MT577770 | Hallermann <i>et al.</i> 2020 |
| <i>B. fuliginosus</i> | B23 | Gambia | Kartong | MT577765 | Hallermann <i>et al.</i> 2020 |
| <i>B. lineatus</i> | IRD T.268 | Togo | Mont Agou | KX249801 | Trape & Mediannikov 2016 |
| <i>B. lineatus</i> | IRD 4840.G | Guinea | Sintiou | KX249783 | Trape & Mediannikov 2016 |
| <i>B. littoralis</i> | IRD TR.4658 | D. R. Congo | Muanda | ON985222 | Cet article |
| <i>B. longilineatus</i> | IRD 2558N | Chad | Zamagouin | KX249800 | Trape & Mediannikov 2016 |
| <i>B. longilineatus</i> | IRD 2553N | Chad | Zamagouin | KX2498799 | Trape & Mediannikov 2016 |
| <i>B. montanus</i> sp. nov. | MNHN 2022.0006 | Rwanda | -Kigali | ON985221 | Cet article |
| <i>B. mentalis</i> | AG 165 | Angola | Farm Mucungo | MT577779 | Hallermann <i>et al.</i> 2020 |
| <i>B. mentalis</i> | - | South Africa ? | Captive born | FJ404206 | Vidal <i>et al.</i> 2008 |
| <i>B. olivaceus</i> | UTEP 21000 | D. R. Congo | Watsi Kengo | MT577784 | Hallermann <i>et al.</i> 2020 |
| <i>B. olivaceus</i> | IPMB J289 | Gabon | Rabi | AY611862 | Vidal <i>et al.</i> 2008 |
| <i>B. parolineatus</i> | IRD 2153.N | Chad | Baïbokoum | KX249788 | Trape & Mediannikov 2016 |
| <i>B. parolineatus</i> | IRD 2113.N | Chad | Baïbokoum | KX249787 | Trape & Mediannikov 2016 |
| <i>B. perisilvestris</i> | IRD 219IN | Chad | Baïbokoum | KX249794 | Trape & Mediannikov 2016 |
| <i>B. perisilvestris</i> | IRD TR4231 | Congo | Brazzaville | KX249784 | Trape & Mediannikov 2016 |
| <i>B. perisilvestris</i> | JH8 DRC | D. R. Congo | Kinshasa | MT577786 | Hallermann <i>et al.</i> 2020 |
| <i>B. perisilvestris</i> | IRD TR4580 | Cameroun | Bamenda | ON985223 | Cet article |
| <i>B. radfordi</i> | UTEP20998 | D. R. Congo | Irangi | MT577787 | Hallermann <i>et al.</i> 2020 |
| <i>B. sp.</i> | ZMHR08488 | Uganda | Kericho | MT577790 | Hallermann <i>et al.</i> 2020 |
| <i>B. sp.</i> | CAS 168909 | Tanzania | Tanga | FJ404204 | Vidal <i>et al.</i> 2008 |
| <i>B. sp.</i> | - | Tanzania | - | AY188079 | Nagy <i>et al.</i> 2003 |
| <i>B. sp.</i> | ZMHR08487 | Uganda | Kericho | MT577789 | Hallermann <i>et al.</i> 2020 |
| <i>B. sp.</i> | JH1 | Uganda | Kericho | MT577788 | Hallermann <i>et al.</i> 2020 |
| <i>B. sp.</i> | ZHMR11335 | Uganda | Kericho | MT577792 | Hallerman <i>et al.</i> 2020 |
| <i>B. sp.</i> | ZHMR09279 | Tanzania | Kilimandjaro | MT577793 | Hallerman <i>et al.</i> 2020 |
| <i>B. sp.</i> | - | Burundi | - | FJ404203 | Vidal <i>et al.</i> 2008 |
| <i>B. sp. 2</i> | ZHMR08485 | Ethiopia | Addis Ababa | MT577794 | Hallerman <i>et al.</i> 2020 |
| <i>B. sp. 2</i> | ZHMR11333 | Ethiopia | Addis Ababa | MT577795 | Hallerman <i>et al.</i> 2020 |
| <i>B. subflavus</i> | IRD 2520.N | Chad | Tikem | KX249796 | Trape & Mediannikov 2016 |
| <i>B. subflavus</i> | IRD 2188.N | Chad | Baïbokoum | KX249792 | Trape & Mediannikov 2016 |
| <i>B. variegatus</i> | CAS262842 | Angola | Chimalavera | MT577797 | Hallerman <i>et al.</i> 2020 |
| <i>B. virgatus</i> | IPMB J290 | Gabon | Diyanga | AY611825 | Vidal <i>et al.</i> 2008 |
| <i>L. aurora</i> | MCZR11340 | South Africa | - | MT577802 | Hallermann <i>et al.</i> 2020 |
| <i>L. fuscus</i> | PEMR14074 | South Africa | Port Elizabeth | AY611894 | GenBank |
| <i>L. inornatus</i> | AMB 6135 | South Africa | Mogoebaskloof | AY611891 | Vidal <i>et al.</i> 2008 |
| <i>L. guttatus</i> | AMB 6058 | South Africa | N.E. Cape | AY611890 | Vidal <i>et al.</i> 2008 |

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Boundy, J. (2021). *Snakes of the world: a supplement*. Boca Raton, London, New York (CRC Press) : 1-273.
- Branch, W. R. (1998). *Field guide to the snakes and other reptiles of southern Africa*. London (New Holland) : 1-328.
- Ceríaco, L., Arellano, A., Jadin, R., Marques, M. D. & Hallermann, J. (2021). Taxonomic revision of the Jita snakes (Lamprophiidae: *Boaedon*) from São Tomé and Príncipe (Gulf of Guinea), with the description of a new species. *African Journal of Herpetology*, **20** : 1-31.
- Fischer, E. & Hinkel, H. (1992). *Natur Ruandas. La nature du Rwanda*. Mainz (Mainz Universität) : 1-452.
- Greenbaum, E., Kusamba, C., Muninga, W. M., Aristote, M. M. & Portillo F. (2017). Geographic distribution: *Boaedon perisilvestris*. *Herpetological Review*, **48** : 127.
- Greenbaum, E., Portillo, F., Jackson K. & Kusamba, C. (2015). A phylogeny of Central African *Boaedon* (Serpentes: Lamprophiidae), with the description of a new cryptic species from the Albertine Rift. *African Journal of Herpetology*, **64** : 18-38.
- Hallermann, J., Ceríaco, L. M. P., Schmitz, A., Ernst, R., Conradie, W., Verburt, L., Marques, M. P. & Bauer, A. M. (2020). A review of the Angolan House snakes, genus *Boaedon* Duméril, Bibron and Duméril (1854) (Serpentes: Lamprophiidae), with description of three new species in the *Boaedon fuliginosus* (Boie, 1827) species complex. *African Journal of Herpetology*, **69** : 29-78.
- Hinkel, H. (1994). Zur Biogeographie und Ökoethologie der Reptilienfauna von montanen Feuchtwäldern in Ruanda und Ost-Zaire unter Berücksichtigung der Amphibien. Dissertation am Fachbereich Biologie der Johannes Gutenberg-Universität Mainz : 1-203.
- Hughes, B. (1997). *Dasypeltis scabra* and *Lamprophis fuliginosus* – two pan-African snakes in the Horn of Africa: a tribute to Don Broadley. *African Journal of Herpetology*, **46** : 68-77.
- Kelly, C. M. R., Branch, W. R., Broadley, D. G., Barker N. P. & Villet M. H. (2011). Molecular systematic of the African snake family Lamprophiidae Fitzinger, 1843 (Serpentes: Elapoidea), with particular focus on the genera *Lamprophis* Fitzinger 1843 and *Mehelya* Csiki 1903. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **58** : 415-426.
- Lanza, B. (1978). On some new or interesting East African Amphibians and Reptiles. *Monitore Zoologico Italiano*, **10** : 229-297.
- Largen, M. J. & Rasmussen, J. B. (1993). Catalogue of the snakes of Ethiopia (Reptilia, Serpentes), including identification keys. *Tropical Zoology*, **6** : 313-434.
- Largen, M. J. & Spawls, S. (2010). *The amphibians and reptiles of Ethiopia and Eritrea*. Frankfurt am Main (Edition Chimaira) : 1-693.
- Laurent, R. F. (1956). Contribution à l'herpétologie des Grands Lacs de l'Afrique centrale. I. Généralités – II. Chéloniens – III. Ophidiens. *Annales du Musée Royal du Congo Belge* (Sci. Zool.), **48** : 1-390.
- Laurent, R. F. (1960). Notes complémentaires sur les chéloniens et les ophidiens du Congo oriental. *Annales du Musée Royal du Congo Belge* (Sci. Zool.), **84** : 1-86.
- Nagy, Z. T., Joger, U., Wink, M., Glaw, F., & Vences, M. (2003). Multiple colonization of Madagascar and Socotra by colubrid snakes: evidence from nuclear and mitochondrial gene phylogenies. *Proceedings of the Royal Society, London B*, **270** : 2613-2621.
- Parker, H. W. (1949). The snakes of Somaliland and Socotra islands. *Zoologische Verhandelingen*, **6** : 1-115.
- Pitman, C. R. S. (1974). *A guide to the snakes of Uganda*. Codicote (Wheldon & Wesley) : 1-290.
- Roux-Estève, R. & Guibé, J. (1964). Contribution à l'étude du genre *Boaedon*. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle*, **36** : 761-774.
- Roux-Estève, R. & Guibé, J. (1965). Étude comparée de *Boaedon fuliginosus* (Boie) et *Boaedon lineatus* D. et B. (Ophidiens). *Bulletin de l'Institut Fondamental d'Afrique noire (sér. A)*, **27** : 397-409.
- Spawls, S., Howell, K., Dewes, R. & Ashe, J. (2002). *A field guide to the reptiles of East Africa*. London-San Diego (Academic Press) : 1-543.
- Spawls, S., Howell, K., Hinkel, H. & Menegon, M. (2018). *A field guide to East African reptiles*. London-New York (Bloomsbury) : 1-624.
- Trape, J.-F. & Collet, M. (2021). Nouvelles données sur les serpents du sud-est du Katanga (République Démocratique du Congo). *Bulletin de la Société Herpétologique de France*, **179** : 11-26.
- Trape, J.-F. & Mané, Y. (2006). *Guide des serpents d'Afrique occidentale. Savane et désert*. Paris (IRD) : 1-226.
- Trape, J.-F. & Mediannikov, O. (2016). Cinq serpents nouveaux du genre *Boaedon* Duméril, Bibron & Duméril, 1854 (Serpentes, Lamprophiidae) en Afrique Centrale. *Bulletin de la Société Herpétologique de France*, **159** : 61-111.
- Uetz, P., Freed, P. & Hošek, J. (2022). The Reptile Database. <http://www.reptile-database.org>. Accédé le 5 mai 2022.
- Vidal, N., Branch, W. R., Pauwels, O. S. G., Hedges, S. B., Broadley, D. G., Vink M., Cruaud, C., Joger, U. & Nagy, Z.T. (2008). Dissecting the major African snake radiation: a molecular phylogeny of the Lamprophiidae Fitzinger (Serpentes, Caenophidia). *Zootaxa*, **1945** : 51-66.
- Wallach, V., Williams, K.L. & Boundy J. (2014). *Snakes of the world. A catalogue of living and extinct species*. Boca Raton (CRC Press) : 1-1257.
- Welch, K. R. G. (1982). *Herpetology of Africa*. Malabar (Krieger Publ. Co.) : 1-293.
- Witte, G. F. de (1941). *Exploration du Parc national Albert, mission G. F. de Witte 1933-1935. Batraciens et reptiles*. Bruxelles (Institut des Parcs Nationaux du Congo belge) : 1-261.

Witte G. F. de (1975). Serpents, Boidae, Colubridae, Elapidae et Viperidae. In : *Exploration du Parc National de Virunga; Recherches entreprises par l'Institut National pour la Conservation de la Nature de la République du Zaïre*. Bruxelles (Fondation pour Favoriser les Recherches Scientifiques en Afrique) **24** : 62-121.

Date de soumission : dimanche 15 mai 2022

Date d'acceptation : lundi 12 septembre 2022

Date de publication : mercredi 30 novembre 2022