

**Comportement de communication chez les iguanes de Guadeloupe : *Iguana delicatissima*
(espèce endémique des Caraïbes) et *Iguana iguana* (espèce envahissante)**

Morgane Ratel^(1,2), Jérôme Guerlotté^(1,3), Mélanie Harte⁽¹⁾, Marie-Ange Placide⁽¹⁾, Pierre
Legreneur⁽⁴⁾, Aurélie Maillard^(5,1) et Vincent Bels^(1,5)

⁽¹⁾ Muséum National d'Histoire Naturelle, UMR 7205, Equipe FORCE, Paris, France

⁽²⁾ Université de Bourgogne, Master Biologie des Organismes et des Populations, Dijon,
France

⁽³⁾ Université des Antilles et de la Guyane et UMR7205, équipe FORCE, Pointe à Pitre,
France

⁽⁴⁾ Université de Lyon, EA 647, Villeurbanne, France

⁽⁵⁾ Université de Mons, Institut des Biosciences, Mons, Belgique

INTRODUCTION

Iguana delicatissima : une espèce menacée dans l'archipel de la Guadeloupe

L'archipel de la Guadeloupe abrite de très nombreuses espèces tant animales que végétales qui lui sont spécifiques. Ces espèces sont dites endémiques de la Guadeloupe et lui confèrent donc un taux d'endémisme très important. Ainsi, la Guadeloupe et ses dépendances contribuent à faire reconnaître l'arc antillais comme l'un des hauts lieux de la biodiversité mondiale. Ce taux d'endémisme est étroitement lié à la diversité des écosystèmes présents au sein de cet archipel, eux-mêmes dépendants de l'origine géologique des substrats (calcaires récifaux, volcaniques, sédimentaires) et de la géographie physique en lien avec des paramètres abiotiques tels que la température et la pluviosité. Cette diversité est menacée de longue date par l'anthropisation de l'archipel. Cette anthropisation est loin d'être récente (Nias, 2013). Depuis le XVII^{ème} siècle, la colonisation a largement contribué à modifier les écosystèmes et les communautés animales et végétales présentes. L'anthropisation s'est accélérée à partir du XIX^{ème} siècle par le développement de l'agriculture, l'urbanisation et plus récemment le tourisme (UICN & ONCFS 2011 ; Nias, 2013). Il en résulte une dégradation et une perte des habitats des espèces endémiques, qui conduisent à une forte érosion de la biodiversité terrestre et marine.

Une autre des causes majeures du changement de la biodiversité d'origine anthropique responsable de la dégradation de la biodiversité est l'introduction, inopinée ou volontaire et sans doute successive dans le temps, d'espèces provenant d'autres aires originelles de répartition et de dispersion potentielle. Ces espèces sont qualifiées d'allochtones par opposition aux espèces autochtones (Kolar & Lodge, 2001). Au terme d'une naturalisation, ou acclimatation au milieu, ces espèces allochtones (ou exotiques), peuvent devenir envahissantes (Bifulchi, 2007; Lorvelec *et al.*, 2007) et avoir des effets néfastes sur les écosystèmes, en particulier sur les populations autochtones endémiques (Alberts, 1992; Huxel, 1999; Fournet & Sastre, 2002; Biggs *et al.*, 2008; Burns & Strauss, 2011). Composante importante des changements globaux provoqués par l'activité humaine, les invasions biologiques sont considérées comme l'une des principales causes d'érosion de la biodiversité (Vitousek *et al.*, 1997).

La coexistence entre des espèces endémiques et des espèces exotiques envahissantes, peut aboutir à différents types d'interactions qui régissent l'organisation et le fonctionnement

des écosystèmes (la prédation ou le parasitisme, par exemple). Des facteurs de nature différente, notamment génétique, écologique et démographique, jouent un rôle essentiel dans cette coexistence. Ces derniers sont ainsi directement impliqués dans les effets engendrés par la coexistence à plus ou moins long terme (Mooney & Cleland, 2001; Lee, 2002).

Sur l'archipel de la Guadeloupe, des espèces telles que le rat noir, la mangouste indienne, la tortue charbonnière, la rainette scinax et l'iguane commun (Lorvelec *et al.*, 2004a; Lorvelec *et al.*, 2007; Breuil *et al.*, 2009a; Breuil *et al.*, 2009b; Legouez, 2010) font partie de ces espèces exotiques naturalisées qui ont fini par impacter significativement le fonctionnement des écosystèmes et leurs communautés (Lee, 2002; Gurevitch & Padilla, 2004; Beale *et al.*, 2013). Ainsi, dans les Petites Antilles, l'introduction de l'iguane commun, *Iguana iguana*, conduit, depuis de nombreuses années, à une diminution des populations de l'espèce endémique, *Iguana delicatissima* (Breuil, 2002; Powell & Henderson, 2005; Knapp, 2007; Legouez, 2007, 2010; Falcòn *et al.*, 2013). Les raisons de la présence de cette espèce probablement liées à une introduction humaine restent encore énigmatiques (Legouez, 2010). La proximité phylogénétique des deux espèces est largement démontrée. Les lignées les plus anciennes du genre *Iguana* établies sur base de l'ADN mitochondrial correspondent (*i*) aux populations d'*I. delicatissima* des Petites Antilles et (*ii*) à celles d'*I. iguana* provenant de Curaçao, considérée comme une île continentale (Bellizzia et Dengo, 1990).

Les iguanes de Guadeloupe : une problématique connue de longue date

Sur l'archipel de la Guadeloupe les deux espèces (Figure 1) cohabitent depuis des années, voire des siècles. *I. delicatissima*, endémique du nord des Petites Antilles, est présente d'Anguilla jusqu'à la Martinique. Considérée comme "Vulnérable" depuis 1977 elle a été reclassée "En danger" (EN = *ENdangered*) sur la liste rouge de l'UICN¹ en 2010 et inscrite en Annexe II de la CITES². Les deux espèces occupent des habitats très variés et peuvent être observées en milieu terrestre et arboricole (Figure 2).

¹Union Internationale pour la Conservation des espèces (<http://www.iucnredlist.org/details/10800/0>)

²Convention sur le commerce international des espèces de faune et de flore sauvages menacées d'extinction (Convention on International Trade of Endangered Species ; <http://www.cites.org/fra/app/appendices.php>).



Figure 1. Variabilité phénotypique de la tête au sein de populations différentes des deux espèces d'iguanes étudiées dans l'archipel de la Guadeloupe. (a-f) *I. delicatissima* mâles de l'île de la Désirade; (g-l) *I. iguana* mâles de la Basse-Terre de Guadeloupe.

La problématique de l'impact de la présence d'*I. iguana* sur les populations d'*I. delicatissima* et leur survie au sein des îles des Petites Antilles a conduit à l'élaboration du Plan National d'Actions de l'Iguane des Petites Antilles (*Iguana delicatissima*) 2010-2015, coordonné par la Direction de l'Environnement, de l'Aménagement et du Logement (DEAL) de la Martinique (Legouez, 2010). Ce document propose une synthèse de l'ensemble des informations disponibles sur les deux espèces lors de sa rédaction, à savoir leurs caractéristiques phénotypiques, leur écologie et des données comportementales. Brièvement, les deux espèces sont principalement arboricoles, et privilégient des milieux très variés tels que les broussailles sèches, les ravines humides bordées d'arbres, les forêts littorales ainsi que les mangroves bordant les plages (Lazell, 1973; Breuil & Thiébot, 1994; Breuil, 2002; Falcò *et al.*, 2013). Chez les deux espèces sans doute polygynes (Rodda, 1992), les mâles s'accouplent avec plusieurs femelles. A l'heure actuelle, aucune étude socio-écologique ni

comportementale des populations chez les deux espèces au sein de leurs aires de distribution actuelles n'a encore été réalisée dans les Petites Antilles.

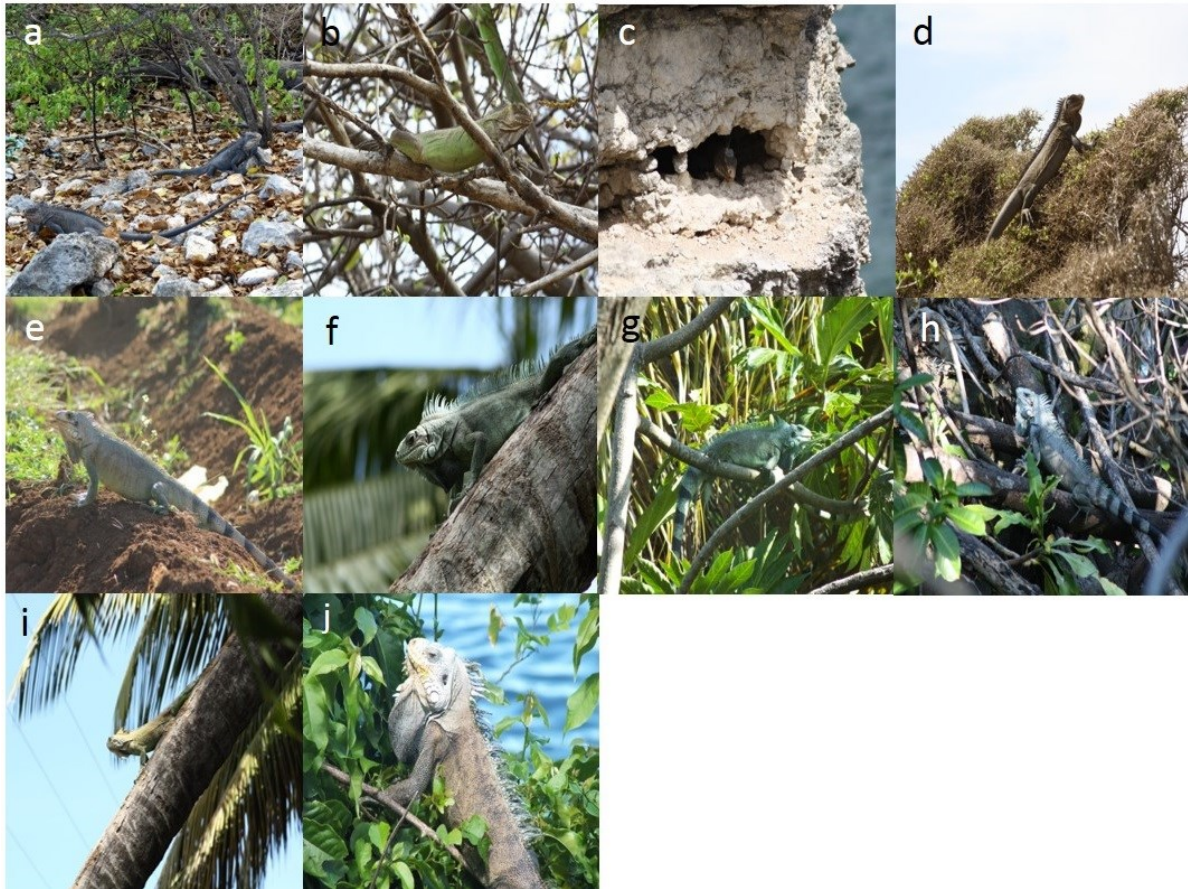


Figure 2. Exemples d'habitats utilisés par les iguanes au sein de populations différentes étudiées dans l'archipel de la Guadeloupe. (a-f) *I. delicatissima* de l'île de la Désirade; (e-h) *I. iguana* de la Basse-Terre de Guadeloupe. (i-j) hybrides de la Basse-Terre de Guadeloupe.

Les données concernant la dynamique des populations évoluent sans cesse mais il semble, *a priori*, qu'*I. iguana* soit apparu en Guadeloupe dans la partie sèche des Saintes au début des années 1960 (Breuil, 2002; Breuil *et al.*, 2009b). Aujourd'hui, les deux espèces cohabitent encore dans trois zones restreintes de la Basse-Terre de Guadeloupe sur les communes de St-Rose, de Bouillante et de Capesterre-Belle-Eau, tandis qu'*I. delicatissima* semble avoir disparu de la Grande-Terre de Guadeloupe, des îles des Saintes et de Marie-Galante. A l'inverse, l'iguane commun n'a, à ce jour, jamais été observé à La Désirade et à Petite-Terre où l'iguane des Petites Antilles reste encore abondant sur certaines parcelles de peuplement (Breuil & Thiébot, 1994; Barré *et al.*, 1996; Breuil, 2002; Lorvelec *et al.*, 2004b; Lorvelec *et al.*, 2012).

La communication entre individus : source de compétition et d'hybridation

Les conséquences actuellement observables des invasions biologiques ont conduit certains auteurs à proposer que ces dernières ne doivent pas seulement être perçues comme un agent de déclin de la biodiversité. Elles peuvent aussi être considérées comme un facteur majeur de diversification évolutive liée à la modification de la variation génétique des populations (Arnold *et al.*, 1999; Vellend *et al.*, 2007; Prentis *et al.*, 2008; Stigall, 2013). L'impact d'une hybridation entre des taxons endémiques et envahissants sur l'intégrité génétique des espèces endémiques et le fonctionnement des communautés qui en résultent a été souligné pour de très nombreux exemples (Rhymer & Simberloff, 1996; Vitousek *et al.*, 1997; Clavero & Garcia-Berthou, 2005; Brusati & Grosholz, 2006). Un des exemples le plus connu est celui des hybrides issus d'un croisement entre la salamandre native de Californie (*Ambystoma californiense*) et la salamandre tigrée introduite (*A. tigrinum*) dont la présence a eu un effet direct sur la diversité génétique de l'espèce native (Ryan *et al.*, 2009). Il est important de souligner que ces hybrides semblent avoir une activité prédatrice accrue, impactant de manière drastique les populations d'autres amphibiens (Fitzpatrick *et al.*, 2010).

Afin de fournir aux biologistes de la conservation un cadre conceptuel, Allendorf *et al.* (2001) proposent de distinguer trois catégories d'invasions biologiques associées à l'hybridation des espèces endémiques et des espèces envahissantes : (i) l'hybridation sans introgression génétique (invasion de matériel génétique non présent dans le génome d'une espèce donnée) dans laquelle seule une progéniture stérile est produite, (ii) l'hybridation avec introgression, impliquant la production d'hybrides sur plusieurs générations et une persistance locale des populations non-introgressées, et (iii) l'hybridation conduisant à un brassage génétique définitif, avec peu ou pas de populations endémiques restantes. En 2003, le terme « d'évolution contemporaine » a été proposé pour caractériser le changement héritable d'un trait d'histoire de vie d'une population en moins de quelques centaines de générations (Stockwell *et al.*, 2003).

L'interfécondité entre les deux espèces du genre *Iguana* présentes dans les Petites Antilles est aujourd'hui avérée (Breuil & Thiébot, 1994; Powell & Henderson, 2005; Knapp, 2007; Falcón *et al.*, 2013). Des individus hybrides sont régulièrement recensés dans différentes populations où les deux espèces partagent un même espace (Breuil & Thiébot, 1994; Breuil, 2002; Le Cocq, 2009). Cette hybridation a des conséquences très néfastes pour l'iguane des Petites Antilles qui disparaît progressivement de son aire d'origine. Seulement

quelques populations restreintes et disséminées d'*I. delicatissima* semblent subsister dans l'archipel de la Guadeloupe (Breuil & Thiébot, 1994; Barré *et al.*, 1996; Lorvelec *et al.*, 2004c; Breuil *et al.*, 2009b; Legouez, 2010; Lorvelec *et al.*, 2012). Cette hybridation entre deux espèces aussi proches du point de vue phylogénétique au sein des *Iguanidae* (Stephen *et al.*, 2013) est liée à une série de paramètres morphologiques, physiologiques et comportementaux semblables.

L'hybridation entre deux espèces nécessite une communication entre les individus des populations qui sont en contact. Peu d'études ont porté sur l'écologie comportementale, notamment la communication visuelle et chimique, d'*I. delicatissima* (Breuil & Thiébot, 1994; Breuil, 2002; Lorvelec *et al.*, 2004c; Knapp, 2007; Legouez, 2007; Breuil *et al.*, 2009b) tandis qu'elles sont plus nombreuses chez *I. iguana* (Rand, 1968; Rand & Rand, 1976; Greene *et al.*, 1978; Distel & Veasey, 1982; Dugan, 1982; Rodda, 1992; Breuil & Thiébot, 1994; Phillips, 1995; Breuil, 2002; Falcón *et al.*, 2013).

L'objectif de cette étude est de proposer une première description qualitative et quantitative du comportement de communication visuelle chez l'espèce d'iguane natif *I. delicatissima* et l'espèce d'iguane envahissant *I. iguana* de l'archipel de la Guadeloupe, afin d'établir les similitudes éventuelles entre les répertoires comportementaux des deux espèces et de comprendre ainsi le potentiel de communication visuelle intervenant dans les interactions sociales intra- et inter-spécifiques probablement impliquées dans le phénomène d'hybridation existant entre les deux espèces. Afin de créer ce répertoire comportemental propre à chacune des deux espèces, ces dernières ont été étudiées séparément. Le suivi d'*I. iguana* a été réalisé sur un site situé sur Basse-Terre et celui d'*I. delicatissima* sur l'île de La Désirade où les populations n'ont jamais été en contact avec l'iguane commun. Le comportement de ces espèces a été étudié sur un troisième site d'observation sur Basse-Terre où les deux espèces et des hybrides cohabitent.

MATERIELS ET METHODES

Populations observées

Les observations ont été réalisées sur trois populations d'iguanes de l'archipel de la Guadeloupe de fin février à mi-mai 2013. Cette période correspond à la saison de reproduction des iguanes (Breuil, 2002).

1. Population d'*Iguana iguana*

La population d'*I. iguana* constituée d'individus adultes et juvéniles a été suivie de mars à avril 2013 (Figure 2). Elle était localisée à Malendure (*lieu-dit* : Rocher de Malendure, N 16°10'11,23'' – W 61°46'38,02'', commune de Bouillante, Basse-Terre de Guadeloupe). Ce site est constitué d'une falaise volcanique d'environ 15 mètres de haut le long de la côte ouest, face à la mer des Caraïbes. Le couvert végétal hétérogène était essentiellement composé de poiriers-pays (*Tabebuia heterophylla*), de ficus (*Ficus benjamina*), de flamboyants (*Delonix regia*) et de pandanus (*Pandanus sp.*) et de morisonies (*Morisonia americana*) entretenus de manière irrégulière. Les individus étudiés étaient localisés entre l'abrupt de la falaise et des installations touristiques comprenant un restaurant (Le Rocher de Malendure - Pigeon) délimité par un grillage et un centre de plongée. La population, n'y était que partiellement visible en raison des nombreuses possibilités de zones abritées et de la limitation des accès par l'implantation de bâtiments sur le site. Sur son ensemble, 5 individus mâles, 6 individus femelles, et 2 individus dont les sexes n'ont pas pu être déterminés avec certitude ont été observés de manière répétée.

2. Population d'*Iguana delicatissima*

La population constituée exclusivement d'*I. delicatissima* a été suivie durant deux semaines sur l'île de La Désirade du 04 au 19 avril 2013 (Figure 2). Elle abrite des populations qui n'ont encore jamais été en contact avec l'iguane commun (Breuil, 2002). La population, étudiée à la pointe des Colibris à l'extrémité ouest de l'île (N 16°17'42.47'' – O 61°5'50.6''), était située sur une zone de falaises en bord de mer (9 mètres d'altitude), à proximité de quelques habitations et d'un point de vue panoramique pour les touristes. Elle était installée sur une parcelle ombragée par des mancenilliers (*Hippomane mancinella*) qui offre de nombreuses zones exposées au soleil ainsi que des cavités rocheuses facilement accessibles. Cette population comptait un grand nombre d'individus (au moins 30 individus différents dénombrés au sol) concentrés sur cette zone d'environ 400 m². Sur l'ensemble de cette population, 22 individus adultes ont été filmés au moins une fois puis identifiés. Les comportements de 9 individus ont été étudiés quotidiennement au cours de la période d'observation, à savoir 4 individus femelles, 4 individus mâles et 1 individu dont le sexe n'a pas pu être déterminé avec certitude.

3. Population mixte et hybrides

Une population mixte d'environ 50 individus, constituée des deux espèces ainsi que d'individus identifiés sur la base de leurs traits phénotypiques comme hybrides (Figure 2), a été étudiée sur la commune de Capesterre-Belle-Eau au sud-est de la Basse-Terre de Guadeloupe (section Caranguaise : N16°4'41.03'' – O61°33'41). Les iguanes vivaient à proximité d'habitations, en bordure de la route nationale N1, dans une ravine boisée comprenant, en particulier, des poirier-pays (*Tabebuia heterophylla*), des cocotiers (*Coccoloba nucifera*) et des arbres à pain (*Artocarpus altilis*), et traversée par un ruisseau. La ravine était adjacente à un champ de terre meuble particulièrement propice à la ponte des femelles. Au sein de cette population relativement dispersée, 14 individus ont été étudiés, à savoir 2 individus mâles *I. delicatissima*, 8 individus *I. iguana* (2 femelles et 6 mâles) ainsi que 3 hybrides (2 femelles et 1 individu de sexe indéterminé).

Méthodes d'observation

Tout d'abord, une méthodologie de reconnaissance individuelle permettant de suivre régulièrement des individus et leur comportement a été mise en place au sein de chaque population (Figure 1). Ainsi, une série de photographies a été réalisée pour différencier les individus. Plusieurs critères morphologiques ont été pris en compte pour caractériser chaque individu et réaliser des planches d'identification : forme des écailles subtympaniques (pour *I. iguana*) ou sublabiales (pour *I. delicatissima*), présence des deux types d'écailles (pour les hybrides, M. Ratel, observations personnelles), épines dorsales et/ou gulaire, présence ou non de pores fémoraux, cicatrices et couleur(s) de l'épiderme. Les iguanes ont ensuite été filmés à l'aide de camera SANYO à une fréquence de 60 Hz de manière régulière pour acquérir des données comportementales de communication visuelle. Une phase de pré-tests a permis de confirmer que le maximum d'activité des individus est atteint en matinée (Dugan, 1982; Rodda, 1992). Les films ont donc toujours été réalisés entre 08h30 et 12h00. Au cours de ces observations, une distance comprise entre 10 et 15 mètres a été respectée de manière à ne pas perturber les populations observées et les interactions entre les individus.

Traitement des données

Au cours de ce travail, le comportement de hochement de tête, caractéristique de la communication visuelle chez tous les *Iguanidae* (Carpenter, 1983), a fait l'objet de deux analyses : (i) une analyse des mouvements de la région antérieure du corps effectués lors des hochements de la tête et (ii) une étude de la stéréotypie du comportement. Les mouvements

du corps réalisés au cours de ce comportement ont été identifiés et décrits dans un éthogramme (Tableau 1). Les caractéristiques qualitatives et quantitatives propres au comportement de hochement de tête des iguanes ont ainsi été analysés (*i*) selon le logiciel LOCO (voir Montuelle *et al.*, 2009, pour une description de la méthode) afin d'établir des profils cinématiques typiques des hochements de tête chez les deux espèces selon les méthodes classiques de description du comportement (Carpenter, 1963) et (*ii*) sous le logiciel d'analyse de comportement animal JWatcher 1.0 (<http://www.jwatcher.ucla.edu>). Grâce à ce logiciel, et sur la base de l'éthogramme, (*i*) la fréquence et l'ordre d'apparition des mouvements effectués avec la tête lors de l'émission du signal visuel et (*ii*) les probabilités d'apparition de ces événements comportementaux ont été enregistrés. La durée moyenne du comportement de hochement de tête (sans le comportement de tremblement ni de balancement indiqué dans le Tableau 1) a également pu être mesurée à partir de ce même logiciel.

Tableau 1. Ethogramme des comportements établis, à partir d'observations préalables de plusieurs cycles verticaux d'élévation et d'abaissement de la tête, et exploité sous le logiciel JWatcher 1.0 pour caractériser les mouvements de communication visuelle étudiés chez *I. delicatissima* et *I. iguana*. Les caractéristiques temporelles des hochements de la tête ont été utilisées pour identifier les hochements lents (* durée > 1 seconde) et les hochements rapides (** durée < 1 seconde).

Comportement	Description
Balancement de la tête	L'individu effectue un balancement latéral de la tête (1 à 2 allers-retours) grâce à un mouvement de bascule de son corps sur ses membres antérieurs.
Tremblement de la tête	L'individu secoue la tête très rapidement de manière latérale. Le comportement dure plus ou moins longtemps.
Hochement lent* avec vibration intense du fanon	L'individu lève <i>lentement</i> la tête vers la verticale en déployant son fanon gulaire qu'il fait vibrer de façon intense, puis il ramène la tête en position horizontale.
Hochement lent avec vibration faible du fanon	L'individu lève <i>lentement</i> la tête vers la verticale en déployant son fanon gulaire qu'il fait vibrer de façon peu prononcée (vibration peu visible), puis il ramène la tête en position horizontale.
Hochement lent simple	L'individu lève <i>lentement</i> la tête en déployant son fanon gulaire sans aucune vibration de ce dernier, puis il ramène la tête en position horizontale.
Hochement rapide** avec ou sans vibration du fanon	L'individu lève <i>rapidement</i> la tête vers la verticale en déployant son fanon gulaire qu'il fait vibrer ou non, puis il ramène la tête en position horizontale.

Statistiques

Les statistiques descriptives concernent des calculs des moyennes et des écarts-types. En ce qui concerne les statistiques inférentielles, tous les tests ont été réalisés à l'aide du logiciel R 2.13.1. Le seuil de significativité a été fixé pour $p < 0.05$. La valeur *d* de Cohen avec son intervalle de confiance a été associée aux résultats du test pour indiquer la taille de l'effet selon les données récoltées.

Afin de déterminer si les espèces et/ou les populations présentaient des séquences de comportement de parade de durée semblables, les données relatives aux espèces ont fait l'objet d'un test non-paramétrique de Wilcoxon. Les données relatives aux populations, quant à elles, ont fait l'objet de deux tests successifs : (i) un test de Kruskal-Wallis pour détecter une différence éventuelle sur de multiples séries puis (ii) des tests de Wilcoxon pour comparer les séries deux à deux (si le test de Kruskal-Wallis était significatif).

La fréquence moyenne du comportement (\pm écart-type) a été calculée pour chaque population et chaque espèce toutes populations confondues. Elles ont été déterminées par comptage direct des hochements de tête sur 5 séquences de 10 mn par individu étudié. La durée d'observation a été limitée à 10 mn car les individus sont souvent en déplacement (en particulier durant des actions) ce qui rend leur suivi difficile pour une période de temps plus longue (perte de visibilité due aux conditions environnementales : rochers, végétation, *etc.*). Pour savoir s'il existait une différence de fréquences moyennes entre les populations, un test de Kruskal-Wallis a été utilisé. Pour les espèces, les fréquences ont été comparées à l'aide d'un test de Wilcoxon.

RESULTATS

Répertoire comportemental

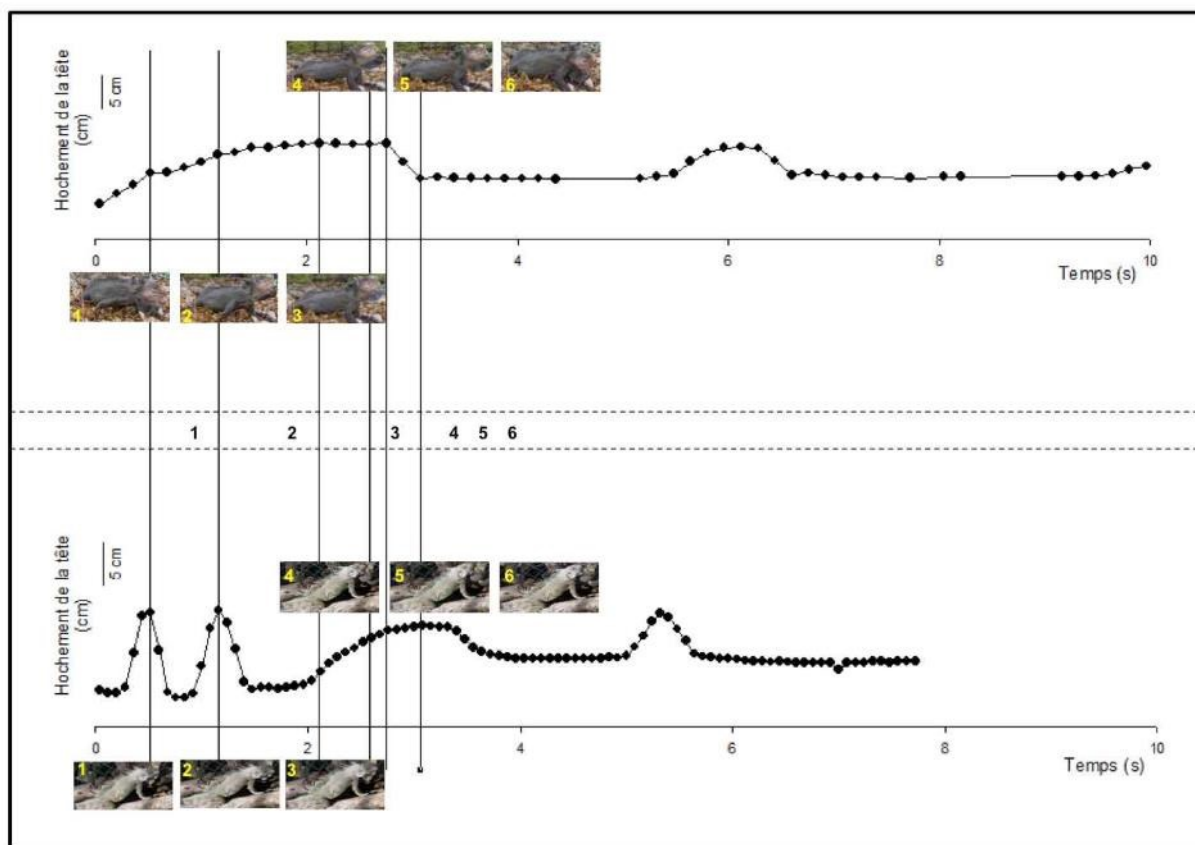


Figure 3. Comparaison d'une séquence comportementale typique de hochement de tête chez un individu *I. delicatissima* et un individu *I. iguana*. Chez *I. delicatissima*, cette séquence comporte trois hochements dont seuls les deux premiers sont représentés sur ce schéma. Les lignes verticales correspondent à des moments-clé du premier hochement lent observé dans la séquence d'*I. delicatissima* et aux mouvements de la tête et du fanon gulaire au cours d'une séquence typique de *I. iguana*. (1) milieu de l'extension verticale de la tête ; (2) instant de l'extension maximale de la tête ; (3) plateau d'extension maximale de la tête ; (4) instant précédent l'abaissement de la tête ; (5) début de l'abaissement de la tête ; (6) fin du premier hochement chez *I. delicatissima*.

La Figure 3 montre une séquence typique de hochement de tête effectué lors de la communication intra-spécifique chez *I. delicatissima* (La Désirade) et *I. iguana* (Malendure). Ces résultats indiquent des différences dans l'organisation spatio-temporelle des mouvements de la tête et du fanon gulaire chez les deux espèces. Chez *I. delicatissima*, le fanon reste le plus souvent déployé tout au long de la séquence comportementale de hochement de tête (Figure 4A). Par contre, chez *I. iguana*, il est déployé au rythme de chaque hochement constituant la séquence (Figure 4B). De plus, avant une séquence de hochements, *I. delicatissima* peut effectuer des tremblements rapides de la tête. Au cours de ces mouvements, le fanon suit un déplacement inertiel latéral résultant du déplacement de la tête.

Chez *I. iguana*, les individus initient le plus souvent une séquence de hochements par des tremblements rapides de la tête. Ces mouvements de la région antérieure du corps, comprenant des mouvements de la tête et du fanon gulaire, constituent donc un signal visuel variable d'une espèce à l'autre.

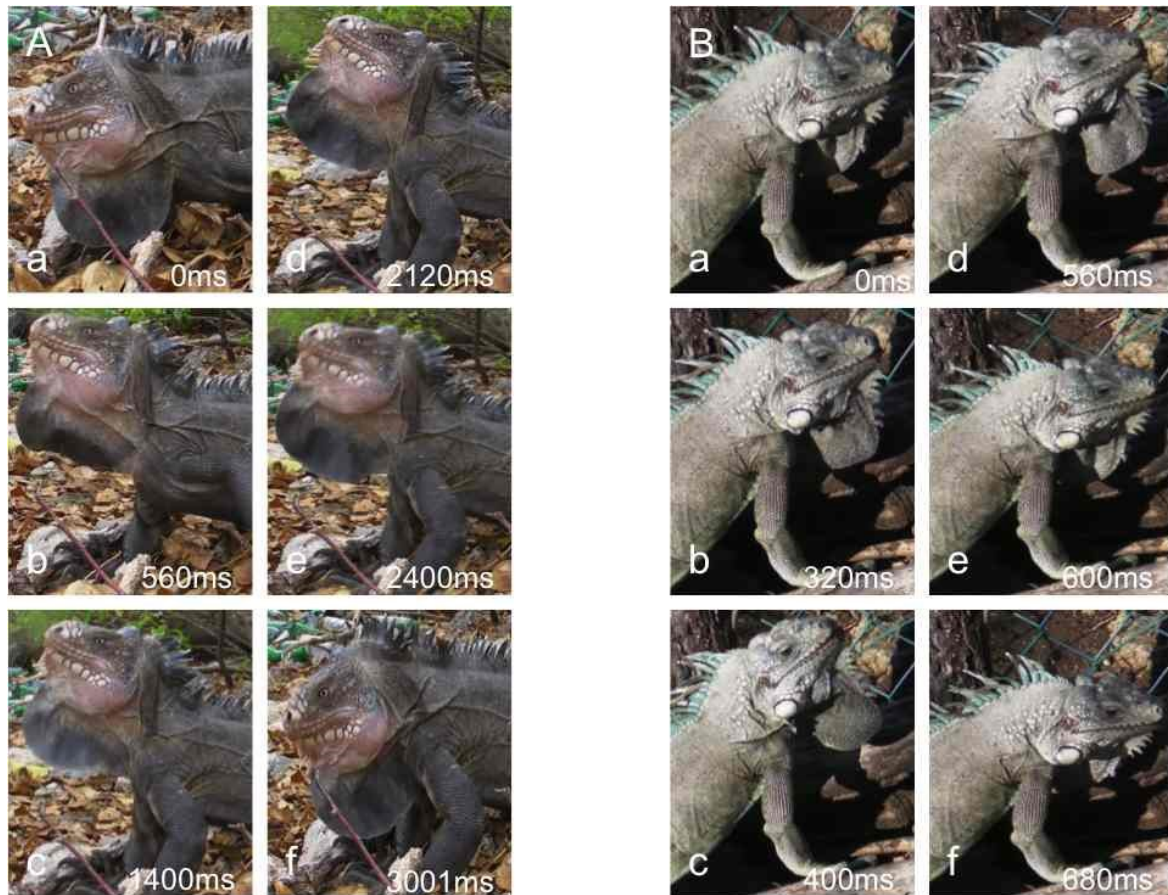


Figure 4. Séquences des mouvements de la tête et du fanon gulaire lors des hochements de la tête (élévation-abaissement) chez (A) *I. delicatissima* et (B) *I. iguana*. Chez *I. iguana*, chaque hochement de tête s'accompagne d'une extension maximale du fanon gulaire due au déplacement de l'appareil hyoïdien (Bels, 2003). Chez *I. delicatissima*, le fanon gulaire reste déployé tout au long du hochement de la tête.

Des comportements d'élévation de la queue ont, d'autre part, été observés très fréquemment chez les *I. delicatissima* de La Désirade (Figure 5). La queue peut rester redressée durant une période de quelques minutes variable selon, *a priori*, le contexte et les individus. Les circonstances de déclenchement de ce comportement n'ont pas pu être déterminées au cours de ce travail. Par contre, il n'a été observé que chez des individus femelles et des juvéniles de sexes indéterminés. Cette élévation de la queue, soit rectiligne (Figure 5A et Figure 5B) soit en arc de cercle (Figure 5C), peut s'accompagner d'un balancement latéral de cette dernière, et peut s'ajouter à un hochement de la tête. Par contre,

ce comportement n'a jamais été observé chez les individus des sites de Malendure et de Caranguaise (*I. delicatissima* vs *I. iguana* vs hybrides).

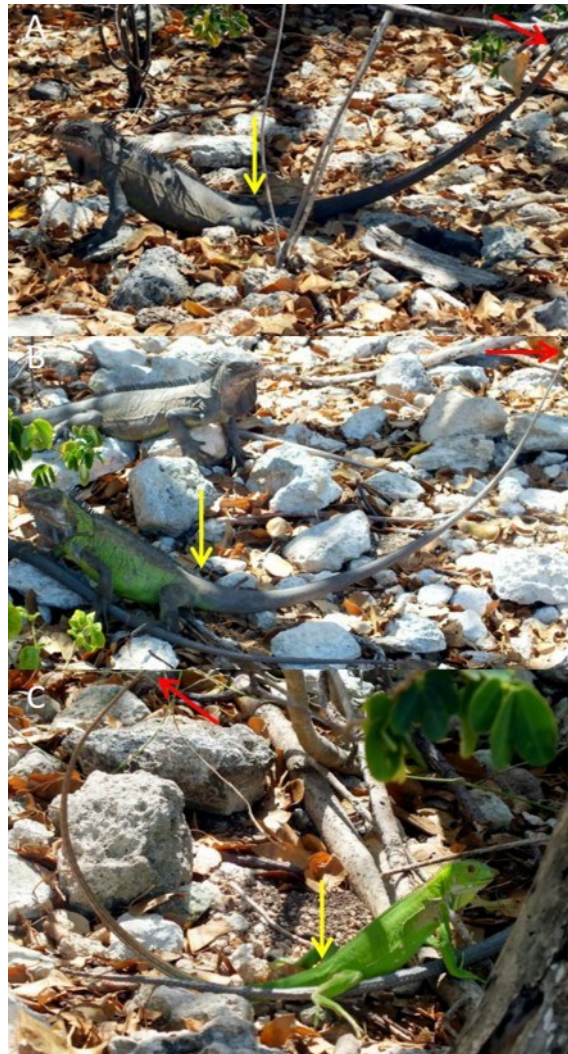


Figure 5. Comportement d'élevation de la queue chez trois individus *I. delicatissima* de La Désirade, les flèches jaunes indiquent la base de la queue et les flèche rouge indiquent son extrémité : (A) femelle adulte en position immobile avec la queue dressée ; (B) jeune femelle en position immobile avec la queue dressée ; (C) juvénile à côté d'un adulte dont on aperçoit l'extrémité de la queue.

Chez *I. iguana*, un comportement de redressement relativement lent sur les membres antérieurs (Figure 6) a parfois été observé lorsque l'animal était au repos alors qu'il semble *a priori* absent chez les iguanes des Petites Antilles. Les conditions d'apparition de ce comportement n'ont pas été caractérisées au cours de cette étude.



Figure 6. Comportement de redressement sur les membres antérieurs chez *I. iguana*. (A) Une femelle de Malendure et (B) un mâle de Caranguaise.

Hochements de tête

Les résultats démontrent l'existence de deux types de hochement, à savoir : des hochements « lents », dont 85% sont observés chez *I. delicatissima* (durée moyenne : 1.54 ± 0.36 s), et des hochements « rapides » essentiellement observés chez *I. iguana* (durée moyenne : 0.37 ± 0.16 s). Ces durées moyennes sont statistiquement différentes (Student : $t = 25.70$; ddl = 112.61 ; $p < 0.001$; $d = 4.04$; IC₉₅ [3.60 – 4.68]) indiquant des dissemblances comportementales entre les deux espèces.

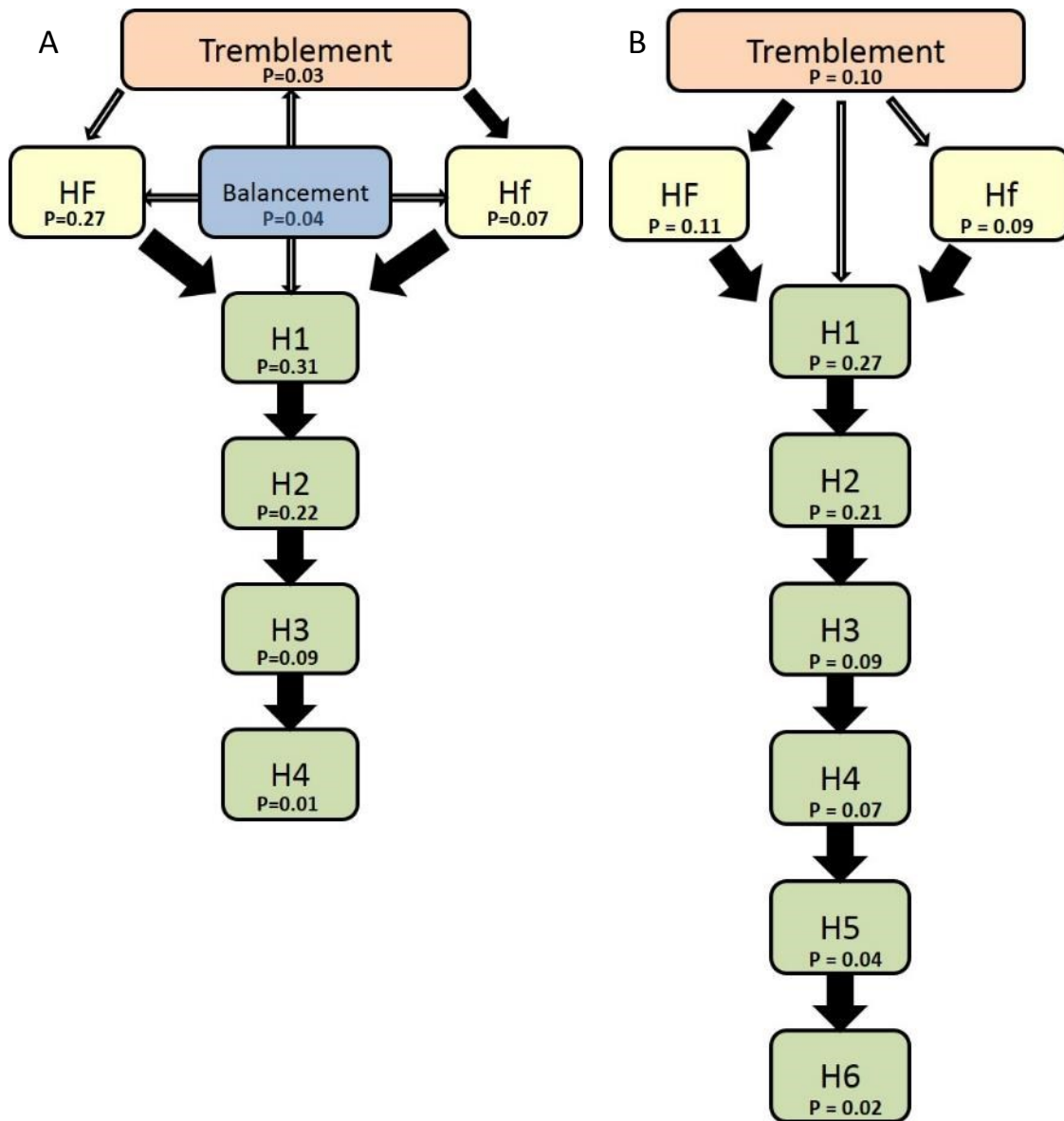


Figure 7. Diagrammes de stéréotypie de la séquence comportementale du hochement de tête chez les *Iguana delicatissima* de (A) la population mixte de Caranguaise et (B) la population de La Désirade. Une couleur a été associée à chaque type de comportement défini dans l'éthogramme des deux espèces : le balancement latéral de la tête (bleu) ; le tremblement de la tête (orange) ; les hochements lents avec vibration du fanon gulaire (jaune) où HF indique une forte vibration et Hf indique une faible vibration ; les hochements lents sans vibration du fanon gulaire (vert) ; les hochements rapides (gris). La probabilité d'apparition (P) du mouvement est indiquée dans chaque cellule. La taille des flèches indique la probabilité de transition (p) existante entre deux étapes de la séquence comportementale. Ces probabilités ont été divisées en trois classes : flèches fines, $p =]0.1-0.4]$; flèches intermédiaire, $p =]0.4-0.7]$ et flèches épaisses, $p =]0.7-1.0]$.

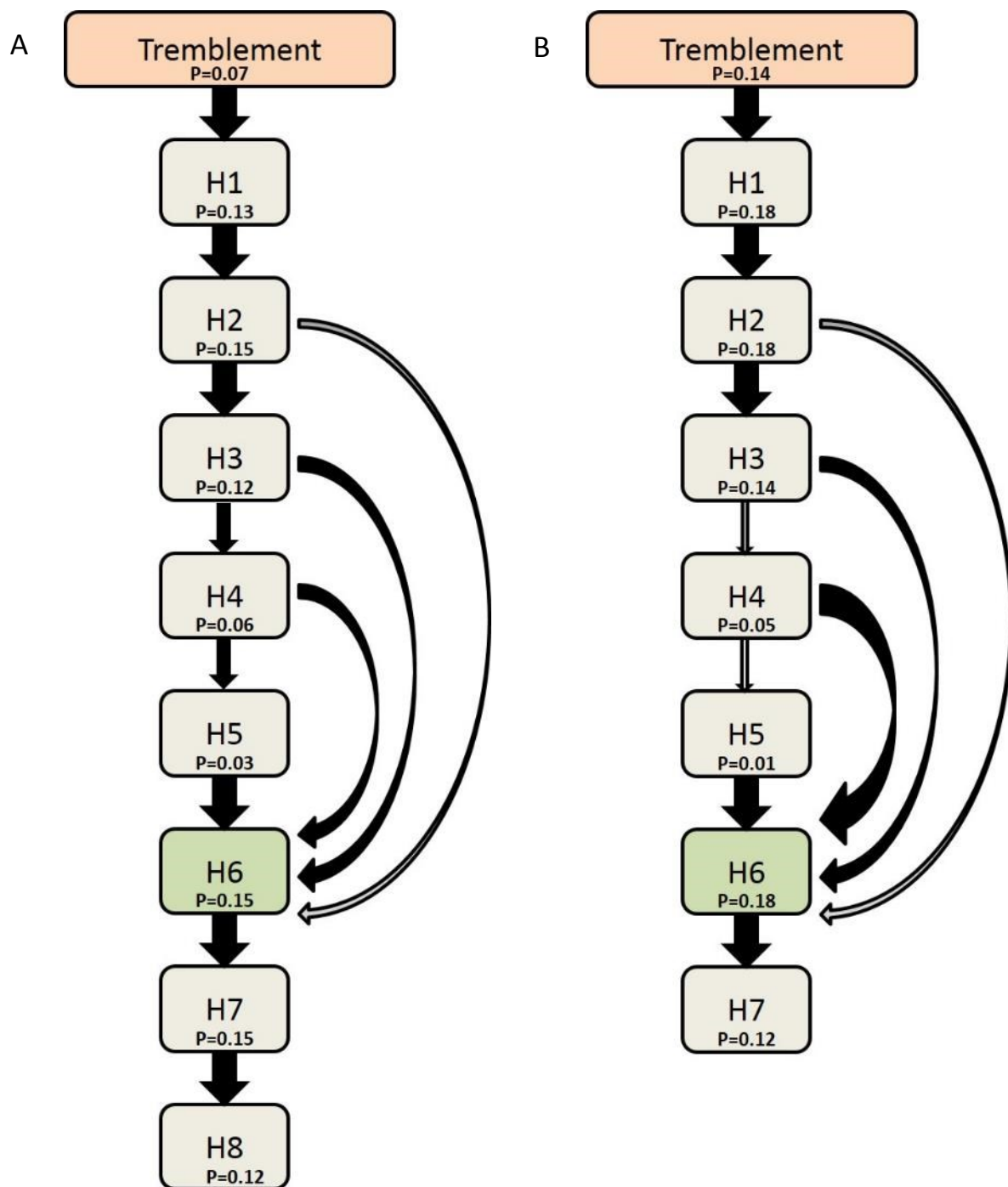


Figure 8. Diagrammes de stéréotypie de la séquence comportementale du hochement de tête chez les *Iguana iguana* de (A) la population mixte de Caranguaise et (B) la population de Malendure. Les codes de couleurs et de flèches sont identiques à ceux de la Figure 7.

L'analyse des séquences de hochements de tête a montré une prédictibilité relativement grande de ce comportement, quelles que soient l'espèce et la population d'iguanes considérées (Figure 7 et Figure 8). Le comportement présente donc une stéréotypie importante. Cependant, la structure du signal s'avère différente entre l'iguane des Petites Antilles et

l'iguane commun. Au sein d'une même espèce, la structure globale de la séquence comportementale est conservée malgré l'appartenance à des populations différentes même s'il apparaît quelques différences. En effet, les diagrammes de stéréotypie de l'espèce *I. delicatissima* montrent que la séquence comportementale ne débute pas toujours de manière identique puisqu'un comportement de balancement latéral est présent chez les individus de Caranguaise alors qu'il est absent chez ceux de La Désirade. A l'inverse, les iguanes de La Désirade émettent un signal présentant davantage de hochements lents simples (N=6) par rapport aux individus de Caranguaise (N=4). Il en va de même pour les *I. iguana* de Caranguaise qui exécutent, le plus souvent, un dernier hochement rapide supplémentaire par rapport aux individus observés sur le site de Malendure. A l'exception d'un mâle qui termine systématiquement sa séquence de hochements par un hochement lent, les iguanes de ce site terminent en général leur séquence par un seul hochement rapide. Malgré tout, le tremblement de la tête est commun à tous les diagrammes. Le hochement de type lent apparaît également au moins une fois dans toutes les stéréotypies alors que le hochement rapide est propre à *I. iguana*.

De manière générale, chez les *I. delicatissima* du site de Caranguaise (Figure 7A), la probabilité d'apparition d'un hochement diminue progressivement avec son ordre d'apparition. Ce phénomène est moins marqué pour les trois autres stéréotypies (Figure 7B et Figure 8) où les hochements sont plus équiprobables. Chez *I. delicatissima*, il existe un tout premier hochement avec vibration du fanon : « hochement lent forte vibration » (Figure 9) et « hochement lent faible vibration ». Une vibration du fanon, toujours associée à des hochements rapides, est parfois présente chez les *I. iguana*, aussi bien à Malendure qu'à Caranguaise. Cependant, puisqu'elle n'est pas systématiquement associée à un hochement en particulier de la séquence, elle n'a pas été indiquée dans la stéréotypie. La stéréotypie de la séquence chez des individus hybrides n'a pu être déterminée à cause du faible nombre de données. Par exemple, aucun hochement de tête n'a été observé chez une des femelles hybrides suivies à plusieurs reprises. Toutefois, le signal des hybrides semble peu « structuré » (prédictibilité difficile), avec une amplitude qui diminue avec le temps. Cependant, nous avons observé un hybride dont la séquence de hochements se rapproche davantage de celui décrit chez *I. delicatissima* tandis qu'un autre a présenté un signal plus proche de celui observé chez *I. iguana*.



Figure 9. Hochement lent de la tête avec forte vibration du fanon chez *I. delicatissima*. Le mouvement du fanon gulaire suit simplement le déplacement de la tête.

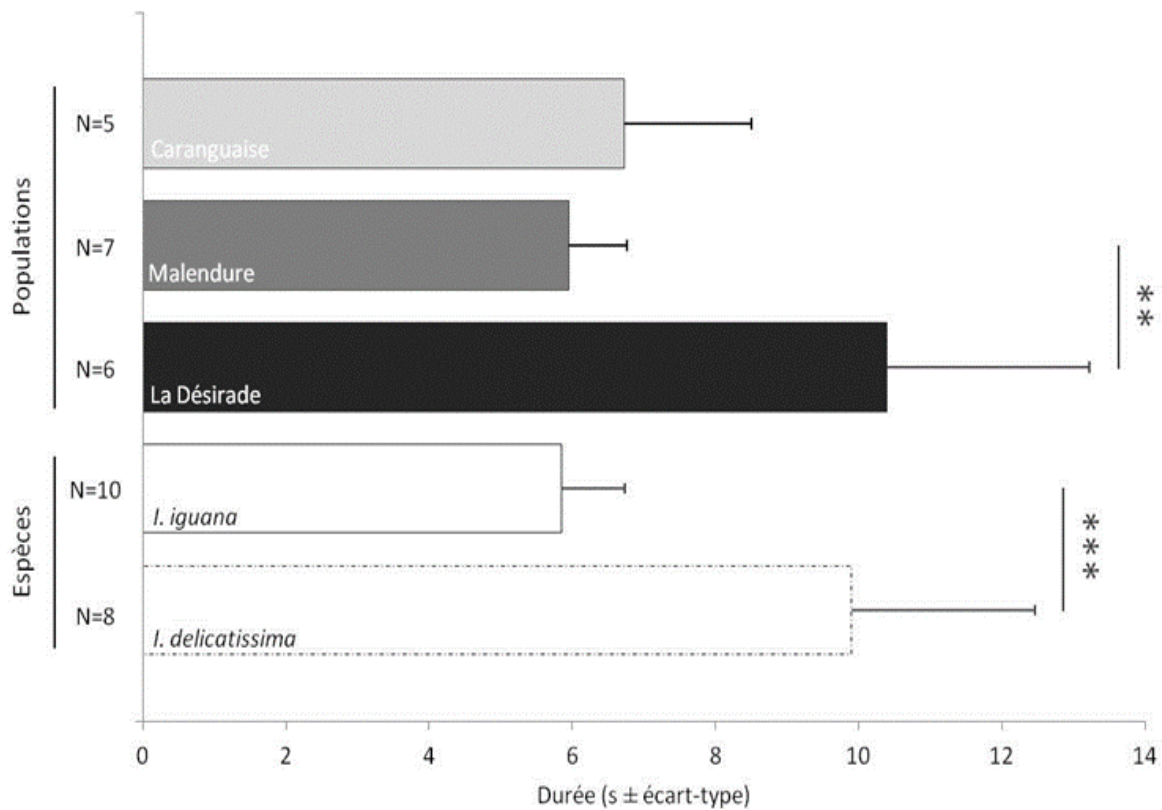


Figure 10. Durée moyenne (\pm écart-type) du comportement de la séquence de hochements de tête mesurée du premier au dernier hochement, pour chaque population et pour chaque espèce. N indique le nombre d'individus étudiés. * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$.

La durée du signal émis chez les iguanes des Petites Antilles (9.91 ± 2.56 s) est en moyenne plus longue que chez les iguanes communs (5.85 ± 0.90 s) ($W = 0$; $p < 0.001$; $d = 2.23$; $IC_{95} [1.68 - 3.66]$) (Figure 10). Un test de Kruskal-Wallis a, par ailleurs, révélé qu'il existe une différence entre les durées moyennes du signal entre les populations ($\chi^2 = 9.72$; $ddl = 2$; $p < 0.01$). Les tests successifs de Wilcoxon ont ainsi montré que le signal des individus de La Désirade (10.40 ± 2.83 s) est plus long qu'à Malendure où il dure en moyenne 5.95 ± 0.81 s ($W = 0$; $p < 0.01$; $d = 2.22$; $IC_{95} [1.50 - 4.87]$). Il n'y a pas de différence en revanche entre La Désirade et Caranguaise où le comportement de hochement de tête dure en moyenne 6.72 ± 1.78 s ($W = 26$; $p = 0.052$; $d = 1.52$; $IC_{95} [0.68 - 3.50]$). Il en va de même entre Malendure et Caranguaise ($W = 12$; $p = 0.43$; $d = 0.60$; $IC_{95} [-0.80 - 3.00]$). Enfin, la fréquence moyenne du comportement de hochement de tête, mesurée sur une période standardisée de 10 minutes (Figure 11), ne présente pas de différence significative ni entre les populations (Kruskal-Wallis : $\chi^2 = 1.31$; $ddl = 2$; $p = 0.52$), ni entre les espèces toutes populations confondues (Wilcoxon : $W = 18.50$; $p = 0.12$; $d = 0.84$; $IC_{95} [-0.12 - 2.20]$).

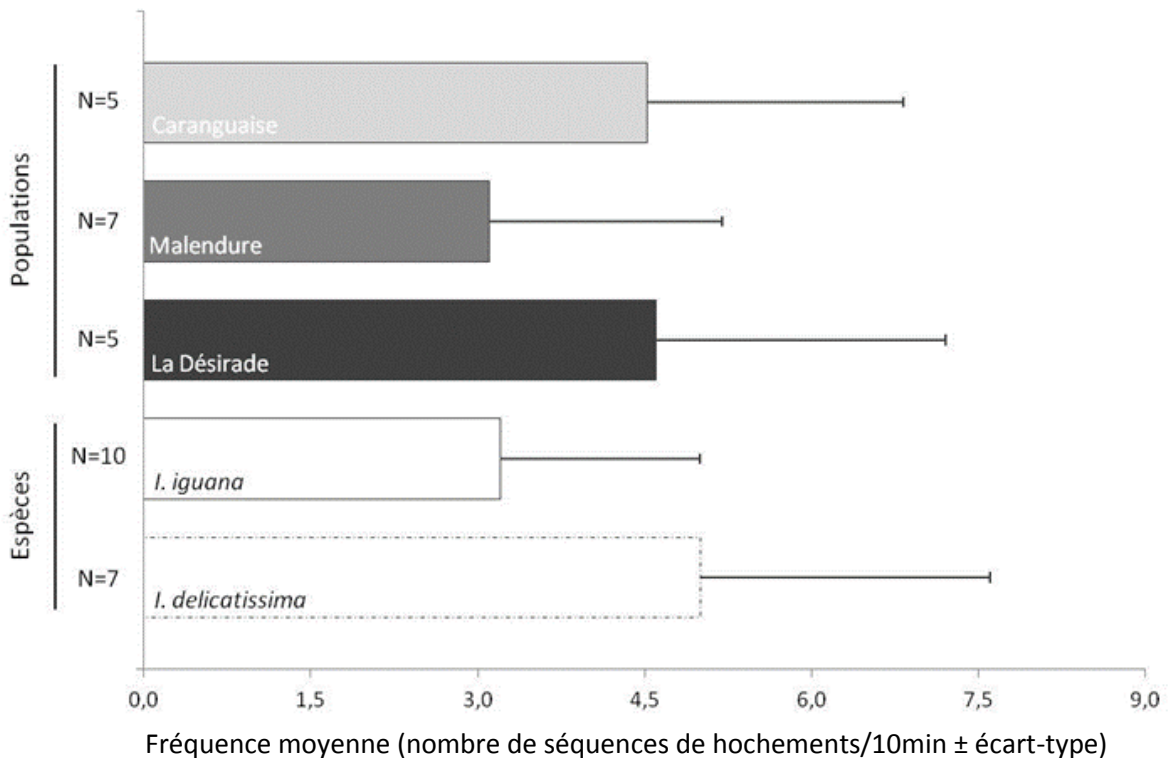


Figure 11. Fréquence moyenne (\pm écart-type) de la séquence comportementale de hochements de tête pour 10 minutes pour chaque population et pour chaque espèce. N indique le nombre d'individus étudiés.

DISCUSSION

L'objectif de cette étude a été d'identifier et de caractériser, chez l'iguane des Petites Antilles *I. delicatissima* et l'iguane commun *I. iguana*, des modalités de communication visuelle impliquées dans les relations agonistiques et sexuelles. L'étude apporte également des éléments préliminaires sur la communication entre ces deux espèces proches et les hybrides potentiels. La reproduction inter-spécifique qui aboutit à une hybridation est une problématique complexe qui relève de l'interaction de plusieurs facteurs tels que (i) le nombre d'individus constituant chaque groupe dans les populations coexistantes (Hubbs, 1955) et (ii) les traits phénotypiques (morphologiques, comportementaux, physiologiques) des individus mâles et femelles. Parmi ces traits phénotypiques, les propriétés des signaux de communication émis par les individus mâles et la réceptivité des femelles par rapport à ce signal, ou encore le comportement territorial des mâles au cours des interactions intra- et inter-spécifiques sont des paramètres très importants impliqués dans des phénomènes d'hybridation avérés. Les nombreuses campagnes de recensement menées sur l'archipel de la Guadeloupe (Breuil & Thiébot, 1994; Breuil, 2002; Breuil *et al.*, 2009b; Legouez, 2010) indiquent une tendance à la présence d'un certain nombre de populations comprenant soit une

seule espèce (*i.e.* *I. iguana* seul ou *I. delicatissima* seul), soit des communautés d'individus des deux espèces et hybrides. Sur Basse-Terre et Grande-Terre de la Guadeloupe continentale, toutes les études montrent que *I. delicatissima* est en déclin dans les zones où les deux espèces cohabitent. Par contre *I. iguana* prolifère, envahit et remplacerait peu à peu les populations natives de l'iguane des Petites Antilles. Conformément à ce constat, même si les individus de la population mixte de Caranguaise n'ont pas été entièrement recensés, nos observations indiquent clairement que le phénotype de l'iguane commun (N>15) est majoritairement plus présent dans cette population que celui de l'iguane des Petites Antilles (N=2) ou que le phénotype intermédiaire des hybrides (N=3). Il est donc permis de poser l'hypothèse que, dans les populations mixtes, les femelles *I. delicatissima* acceptent des accouplements avec *I. iguana* plutôt que de ne pas s'accoupler, puisque la probabilité de rencontre avec un mâle conspécifique devient plus faible compte tenu du déclin de l'espèce *I. delicatissima* (Breuil & Thiébot, 1994; Breuil, 2002; Lorvelec *et al.*, 2004c; Legouez, 2007, 2010). Ce type de choix entre partenaires sexuels a déjà été évoqué (Wirtz, 1999) et mis en évidence (Willis *et al.*, 2011). Dans certains cas un seul type d'accouplement est observé, il s'agit alors d'une hybridation unidirectionnelle (Wirtz, 1999). Par exemple, chez les iguanes des Galápagos, les phénomènes d'hybridation n'ont lieu qu'entre les femelles du genre *Conolophus* et les mâles du genre *Amblyrhynchus* (Rassmann *et al.*, 1997). Dans le cas présent, deux accouplements entre un mâle *I. delicatissima* et une femelle *I. iguana* ont été observés dans la population de Caranguaise (Figure 12). En revanche, aucun accouplement n'a été enregistré entre une femelle *I. delicatissima* et un mâle *I. iguana*. Cependant, il s'agit d'une population où aucune femelle *I. delicatissima* n'a été observée et rien ne laisse présumer qu'un tel accouplement ne puisse se produire. Pour cette raison, il est impossible de se prononcer quant à la direction de l'hybridation sur la base de nos observations. Seules des analyses génétiques pourraient confirmer ou non l'hypothèse d'une hybridation réciproque ou unidirectionnelle (Wirtz, 1999).



Figure 12. Accouplements entre un mâle *I. delicatissima* et une femelle *I. iguana* observés dans la population de Caranguaise. (A) Observation du 12/03/2013; (B) Observation du 15/03/2013. La flèche rouge indique l'hémipénis dévaginé du mâle *I. delicatissima*.

Chez les squamates, les signaux visuels jouent un rôle majeur lors de la communication intra- et inter-spécifique (Carpenter, 1969; Carpenter & Murphy, 1978; Distel & Veasey, 1982; Martins & Lamont, 1998; Ord *et al.*, 2013). Les signaux liés aux mouvements des pièces musculo-squelettiques (tête, fanon gulaire, par exemple) sont particulièrement développés chez les *Iguanidae* (Hews & Martins, 2013) et semblent tous être contrôlés par un même patron moteur (Carpenter, 1963; Bels, 1990). Pour caractériser la communication visuelle chez les deux espèces d'iguanes, nous avons comparé le répertoire comportemental constitué des hochements de tête et de l'extension du fanon gulaire comme montré auparavant chez des populations d'*I. iguana* d'Amérique du Sud et des études en captivité (Distel & Veasey, 1982; Dugan, 1982; Carpenter, 1983; Phillips, 1995). Ces deux comportements qui mettent en jeu des mouvements de la tête dans les différentes directions de l'espace et des expansions de la gorge dues à des déplacements des éléments de l'appareil hyoïdien sont étroitement liés chez ces lézards.

Dans le cadre de cette étude, nous avons émis l'hypothèse que, dès la rencontre entre des individus des deux espèces, et au sein des populations mixtes pouvant ainsi s'établir, les individus communiquent entre eux à l'aide de signaux dont tout ou une partie peut permettre le passage de l'information de type agonistique ou sexuelle. En conséquence, les femelles *I. delicatissima* peuvent accepter des accouplements avec *I. iguana* et/ou l'inverse, conduisant de ce fait à une hybridation (Day *et al.*, 1996; Day *et al.*, 2000). Ainsi, le taux de rencontre entre mâles et femelles conspécifiques devient plus rare compte tenu du déclin de l'espèce *I. delicatissima* par conséquent la probabilité que mâles et femelles des deux espèces

s'accouplent à la suite d'un processus de communication augmente (Breuil & Thiébot, 1994; Breuil, 2002; Lorvelec *et al.*, 2004a; Legouez, 2007, 2010).

La communication visuelle des deux espèces ainsi que celle des hybrides observés comportent des éléments communs tels que la vibration du fanon, le tremblement de la tête, et des éléments propres à chacune des deux espèces tels que l'élévation de la queue chez *I. delicatissima* et le redressement sur les membres antérieurs chez *I. iguana*. Le comportement de hochement de tête exprimé chez les deux espèces et les hybrides et émis à une fréquence semblable chez *I. iguana* et *I. delicatissima* (Figure 11), présente néanmoins une structure différente entre les deux espèces (Figure 7 à 10), conférant ainsi à chacune d'elles une signature comportementale propre. Cependant, même si la structure de ce signal visuel diffère inter-spécifiquement, il présente une grande stéréotypie intra-spécifique dans les différents contextes observés (parade, marquage du territoire, *etc.*). Ce résultat fait apparaître plusieurs similitudes avec les signaux décrits chez *I. iguana* d'Amérique Centrale et du Sud (Distel & Veasey, 1982; Dugan, 1982; Carpenter, 1983; Phillips, 1995).

Malgré la stéréotypie intra-spécifique importante du comportement de hochement de tête, des différences apparaissent au sein des deux espèces selon le contexte socio-écologique : population isolée (Malendure et La Désirade) ou population mixte (Caranguaise). Ces différences concernent essentiellement le type de comportement initiateur et la probabilité d'apparition de certains hochements. Il existe une autre dissemblance comportementale intraspécifique chez *I. delicatissima*. En effet, l'élévation de la queue a été observée à La Désirade chez les femelles mais pas à Caranguaise.

Le hochement de tête, notamment utilisé au cours des parades sexuelles (Rodda, 1992; Breuil, 2002), constitue probablement l'un des mécanismes clé de l'hybridation relevée entre les deux espèces. Ce signal est caractérisé par sa structure interne, sa durée et sa fréquence. Chez *I. delicatissima*, la séquence de hochements de tête peut être qualifiée de longue et simple car les individus réalisent un cycle de hochements exclusivement lents émis à intervalles de temps réguliers au cours d'une même séquence pouvant durer une dizaine de secondes. Le signal d'*I. iguana* peut quant à lui être qualifié de court et complexe (Hebets & Papaj, 2005). Il dure moitié moins longtemps que celui d'*I. delicatissima* et est constitué de deux types de hochement (hochements rapides et lents) avec des temps de latences variables entre les hochements. Les individus hybrides observés à Caranguaise (N=3) présentent pour leur part un signal pouvant être qualifié de stochastique et sans structure commune

reproductible. Ainsi, sur toute la durée d'observation, un individu femelle n'a exécuté aucun hochement de tête. Pour les deux autres individus, les hochements étaient tantôt lents, tantôt rapides, de faible amplitude et peu réguliers. D'après les observations faites, la structure générale du signal chez les hybrides semble donc être altérée et difficilement prédictible. Ce caractère n'est pas propre aux hybrides de la population de Caranguaise. Deux autres hybrides observés au sein d'une autre population mixte à Anse à Sable sur la commune de Bouillante ont également effectué à plusieurs reprises des signaux stochastiques qui pourraient, dans un premier temps, être considérés comme déstructurés par rapport aux signaux des deux espèces. La comparaison des caractéristiques du signal des individus hybrides reste à être quantifiée au sein de notre programme d'étude.

Les différences de structure du signal entre les espèces pourraient donc influencer sur les préférences individuelles inter-spécifiques dans le sens de stimuli plus « attractifs » chez les individus de l'autre espèce (Pfennig, 2000; Randler, 2002). Lorsque les deux espèces d'iguanes sont entrées en contact, la présence d'un nouveau signal aurait suscité chez les femelles de l'une ou l'autre espèce une préférence vers les mâles émettant ce « nouveau » stimulus visuel. Des travaux menés sur d'autres espèces ont montré qu'une femelle pouvait exprimer une préférence pour un stimulus « hors-norme » à condition que le signal soit « exagéré » (Arak & Enquist, 1993; Enquist & Arak, 1993). Ces résultats appliqués aux iguanes de l'archipel de la Guadeloupe pourraient expliquer l'initiation du mécanisme d'hybridation présent chez ces deux espèces proches. Cependant, ils n'expliqueraient pas son maintien au sein des populations. En effet, au cours des générations successives, le « nouveau » stimulus, après sélection, deviendrait majoritaire et constituerait ainsi le signal le plus fréquent au sein de la population. Les femelles ne tendraient alors plus à sélectionner préférentiellement ce signal devenu « normal ». Pour envisager une telle préférence sur le long terme, puisque les deux espèces continuent de s'hybrider, il faudrait considérer une préférence pour un signal exagéré qui est demeuré rare. Il serait donc plus parcimonieux de supposer que ce serait les femelles *I. iguana* qui auraient une préférence pour le signal plus long des mâles *I. delicatissima*, et que cette préférence s'est perpétuée au cours des générations successives dès lors que l'espèce *I. delicatissima*, déjà en déclin, s'est faite plus rare. Les observations d'accouplements faites à deux reprises entre mâle *I. delicatissima* et femelle *I. iguana* vont dans le sens de cette hypothèse (Figure 12).

Par ailleurs, si le choix de partenaire chez les femelles iguanes repose en partie sur le comportement de hochement de la tête (Distel & Veasey, 1982; Dugan, 1982; Rodda, 1992), ces dernières devraient préférer les mâles émettant un signal plus fréquent et/ou plus long (Halliday, 1983; Murai & Backwell, 2006; Longpre *et al.*, 2011). En effet, dans le règne animal, ces critères rendent souvent compte de la qualité des mâles puisque ces individus peuvent se permettre de dépenser plus d'énergie et prennent plus de risques en augmentant les possibilités d'être repérés par des prédateurs (Zahavi, 1975; Halliday, 1983). Or, la fréquence du comportement de hochement de tête chez les deux espèces est sensiblement la même, mais la durée moyenne du signal chez les iguanes des Petites Antilles est plus longue. La longueur du signal de cette dernière espèce peut donc avoir suscité des préférences chez les femelles *I. iguana*. Dans cette hypothèse, les populations d'*I. delicatissima*, ne devraient pas décliner puisque le taux de reproduction entre mâles et femelles *I. delicatissima* ne serait pas modifié. Par conséquent, cette hypothèse paraît devoir être rejetée au profit de celle d'une préférence des femelles *I. delicatissima* pour les mâles *I. iguana* qui expliquerait (i) le phénomène d'hybridation et (ii) le déclin des populations d'*I. delicatissima*.

Le second paramètre caractérisant la structure du signal et pouvant influencer sur le sens des reproductions inter-spécifiques pourrait alors être sa complexité. En effet, des travaux portés sur différents organismes tels que des oiseaux et *Habronattus pugillis* (*Arachnida*) ont montré que la complexité d'un comportement peut être déterminante dans le choix d'un partenaire chez une femelle (Mountjoy & Lemon, 1996; Randler, 2002; Elias *et al.*, 2006). Or, d'après nos observations, le signal visuel produit par *I. iguana* est plus complexe et présenterait donc une plus grande attractivité pour les femelles *I. delicatissima*. Dès lors, le déclin persistant des populations d'*I. delicatissima* s'expliquerait en grande partie par la baisse du nombre d'accouplements intra-spécifiques au sein de l'espèce.

En outre, le critère d'agressivité pourrait s'ajouter à la complexité du signal pour justifier les croisements entre des femelles *I. delicatissima* et des mâles *I. iguana* (Lengagne *et al.*, 2008). Les mâles d'une des espèces impliquées dans le phénomène d'hybridation présentent, la plupart du temps, des comportements considérés comme plus agressifs que les mâles de l'autre espèce. Dans ce cas, le caractère dominant des hétérosécifiques étroitement lié justement à cette agressivité peut induire (i) des copulations forcées avec toutes les femelles rencontrées, y compris celles de l'autre espèce et/ou (ii) l'évincement des compétiteurs hétérosécifiques (Bergen *et al.*, 1997; Wirtz, 1999; Randler, 2002; Lengagne *et al.*, 2008).

Or, même si aucune étude quantitative ne l'a démontré, des observations qualitatives semblent néanmoins indiquer que *I. iguana* est plus agressif que *I. delicatissima* (Karl Questel de la réserve naturelle de Saint-Barthélemy, communication personnelle). Ainsi, l'agressivité des mâles *I. iguana* se traduirait par des copulations contraintes pour les femelles (Wirtz, 1999) et/ou soit par des agressions envers les mâles *I. delicatissima*. Ce mécanisme s'ajouterait donc au phénomène de complexité de parade précédemment évoqué pour expliquer des accouplements entre des mâles *I. iguana* et des femelles *I. delicatissima*. Cependant, au cours des nombreuses heures d'observations faites sur la population mixte de Caranguaise, dans 100% des cas où il y eut interaction directe entre des mâles *I. iguana* et *I. delicatissima* (N>15), la rencontre s'est soldée par une fuite du ou des mâle(s) *I. iguana*, suggérant ainsi une dominance de l'espèce native. Ceci justifierait notamment les accouplements observés entre un mâle *I. delicatissima* et une femelle *I. iguana*. Mais, nos observations portaient sur deux mâles *I. delicatissima* et sont quantitativement insuffisantes pour confirmer l'hypothèse d'un caractère dominant chez cette espèce native. Des variables autres que l'espèce pourraient tout autant expliquer cette dominance observée chez *I. delicatissima*, à savoir l'âge, le territoire, le statut social, *etc.* (Rodda, 1992).

L'existence d'un biais sensoriel chez les femelles d'une espèce pourrait également être une explication justifiant l'hybridation entre l'iguane des Petites Antilles et l'iguane commun. Selon cette hypothèse, il préexisterait chez les femelles d'une espèce une préférence pour un trait particulier et absent chez l'espèce actuelle, héritée d'un ancêtre commun ayant possédé ce trait. Si ce trait venait à apparaître chez un mâle de la population (suite à une mutation par exemple), ce dernier exploiterait donc ce biais sensoriel et susciterait alors plus d'intérêt chez les femelles (Ryan, 1990). Il pourrait donc y avoir chez les femelles du genre *Iguana* une préférence pour un trait ou un signal particulier, dérivant de l'ascendance commune entre *I. delicatissima* et *I. iguana*. Ce trait serait déjà présent chez les mâles d'une des deux espèces. Ainsi, lorsque les populations sont entrées en contact, il y a eu apparition de ce trait au sein de la population où il n'existait pas, mais où les femelles possédaient le biais (Ryan & Wagner Jr, 1987; Ryan, 1997). Afin de confirmer l'existence d'un tel biais en faveur d'un trait ancestral particulier et d'une exploitation de ce dernier par les mâles d'une espèce, il serait bon d'approfondir les études phylogénétiques au sein du genre *Iguana* qui n'est représenté que par *I. iguana* et *I. delicatissima* (Falcòn *et al.*, 2013).

La dernière hypothèse pouvant légitimer l'existence d'un mécanisme d'hybridation propose une incapacité pour les individus à distinguer leurs conspécifiques des hétérospécifiques pour des raisons de similarité(s) phénotypique(s) (Ceugniet & Aubin, 2001; Randler, 2002). Le comportement de hochement de tête n'est donc peut-être pas mis en cause dans le phénomène d'hybridation. A partir du moment où les populations ont commencé à se mélanger, les individus n'ont peut-être pas été capables de distinguer leurs conspécifiques des individus hétérospécifiques. Cette absence de barrières aurait donc donné lieu à toutes formes de copulations régies alors par les mêmes principes que ceux s'appliquant à la reproduction intra-spécifique, à commencer par la compétition entre mâles (Andersson, 1994). La notion de dominance chez les mâles des deux espèces a justement été abordée précédemment. Notons par ailleurs, que la dominance des femelles les unes par rapport aux autres peut également intervenir puisqu'il a été montré qu'il existe chez *I. iguana* une compétition aussi au sein des femelles, ayant probablement pour même effet l'évincement de compétitrices quelle que soit son espèce (Rodda, 1992). Pour poursuivre cette discussion, il serait nécessaire de tester la capacité des femelles à préférer les mâles de l'une ou l'autre espèce sur la seule base des caractéristiques morphologiques et chimiques (Rosenthal, 1999; Göth & Evans, 2004) et tester, en complément, la préférence des femelles sur la seule base du comportement de hochement de tête (Ryan & Wagner Jr, 1987; Murai & Backwell, 2006; Kelso & Martins, 2008).

L'ensemble des hypothèses émises quant au rôle des femelles et/ou des mâles dans l'existence de croisements entre les deux espèces peut également s'appliquer aux hybrides. Des travaux ont en effet montré que les hybrides sont fertiles et capables de s'accoupler avec les deux espèces parentes, donnant ainsi lieu à des hybrides de seconde génération (Falcò *et al.*, 2013). Il est donc permis de suggérer que les signaux émis par les mâles des deux espèces parentes susciteraient, chez les femelles hybrides, les mêmes préférences que chez les femelles des espèces parentes. Toutefois, au vu de la structure vraisemblablement altérée et stochastique du comportement de parade chez les hybrides, il est difficile d'émettre des hypothèses de croisements faisant intervenir des mâles hybrides sur la seule base de ce signal.

Si certains comportements et/ou traits morphologiques, tels que le hochement de tête, ou l'agressivité, sont susceptibles d'expliquer des préférences hétérospécifiques, d'autres, en revanche, ne semblent pas être impliqués dans le choix de partenaire, tout du moins dans les populations mixtes. L'élévation de la queue chez *I. delicatissima*, fréquemment observée chez

les individus de La Désirade en est un exemple. Il est important de préciser avant tout que ce comportement n'est pas spécifique à la population étudiée à la Pointe des Colibris (Figure 13). Ainsi, il existe à La Désirade de nombreuses populations d'iguanes, et le comportement de la queue a été observé, non seulement au niveau du lieu d'échantillonnage et dans ses alentours, mais aussi dans une population située tout à l'ouest de l'île à plus de neuf kilomètres, entre Baie-Mahault et la Pointe Doublé. Le comportement dans cette population était, par ailleurs, plus fréquent que le hochement de tête. Ensuite, le comportement a également été recensé chez les *I. delicatissima* de Petite Terre (Fiona Roche de l'ONF de Guadeloupe, comm. pers.), et de Saint-Barthélemy où les mâles aussi bien que les femelles ont ce comportement (Karl Questel de la réserve naturelle de Saint-Barthélemy, comm. pers.). Cette élévation de la queue est donc présente dans plusieurs populations d'*I. delicatissima* dont certaines demeurent, *a priori*, isolées d'*I. iguana* (Breuil, 2002). En revanche, il n'a pas été exprimé une seule fois au cours des observations chez les individus de la population mixte de Caranguaise. L'élévation de la queue a peut-être disparu du répertoire comportemental des iguanes des Petites Antilles évoluant dans certaines populations mixtes. Il s'agit d'une hypothèse qui pourrait être confirmée par des études de populations mixtes supplémentaires. Le comportement n'a peut-être jamais existé chez les individus de Basse-Terre, auquel cas les individus de La Désirade serait génétiquement plus proches de ceux de Petite Terre et de Saint-Barthélemy. Néanmoins, si le comportement a existé, il a peut-être disparu après l'envahissement des populations d'*I. delicatissima* par l'iguane commun. Suivant les principes de la sélection sexuelle (Andersson, 1994), si le comportement a disparu c'est probablement qu'il n'exerçait pas ou plus un rôle majeur dans le choix de partenaire chez les femelles.



Figure 13. (A) Femelle adulte *I. delicatissima* de la population à l'ouest de l'île de la Désirade ; (B) la même femelle à un second stade de l'élévation ; (C) mâle adulte *I. delicatissima* de l'île de Saint-Barthélemy (photo de Karl Questel).

En conclusion, dans ce projet de recherche dont une partie est présentée dans ce travail réalisé sur l'archipel de la Guadeloupe sur la communication chez *Iguana delicatissima* et *Iguana iguana*, envahissant dans les Petites Antilles, plusieurs signaux de communication

visuelle ont été caractérisés, dont le hochement de tête, reconnu comme l'un des comportements essentiels dans ce mode de communication chez les iguanes (Carpenter, 1983). Il semble évident que ce comportement joue un rôle clé dans le mécanisme d'hybridation entre les deux espèces de la Guadeloupe. L'ensemble des résultats préliminaires de cette étude a tenté, au travers de différentes hypothèses de travail, d'apporter des explications sur ce phénomène, et notamment d'avancer certaines hypothèses quant aux sens de l'hybridation. Les données récoltées semblent montrer que le hochement de tête, bien que très stéréotypé, n'était pas strictement identique au sein d'une même espèce selon le contexte d'interaction. Cette étude préliminaire a permis de suggérer l'origine comportementale du phénomène d'hybridation en partie mis en cause dans le déclin accru des populations d'*I. delicatissima*. Ainsi, en approfondissant les études comportementales chez les deux espèces et les hybrides, le phénomène pourrait être ralenti grâce à des mesures conservatoires adaptées.

REMERCIEMENTS

Ce projet a été soutenu financièrement par l'ATM « *Formes possibles, Formes réalisées* » coordonné par Mrs Pierre-Henri GOUYON et Vincent BELS, au titre du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris (France) et le Parc National de Guadeloupe (PNG). Nous tenons à remercier M. Hervé MAGNIN, chef du service « Patrimoine » ainsi que la Direction de l'Environnement, de l'Aménagement et du Logement pour son soutien à ce projet auprès du PNG. Nous remercions également M. Luc LEGENDRE du pôle « Biodiversité Terrestre » (DEAL), pour son enthousiasme vis-à-vis de ce projet. Nous remercions Mme Myrienne BRIVAL (UMR 7205 CNRS/MNHN/UPMC) pour la gestion des dossiers de personnel et financiers. Nous remercions M. Karl QUESTEL de la réserve naturelle de Saint-Barthélemy et Mme Fiona ROCHE de l'Office Nationale des Forêts de la Guadeloupe pour leurs collaborations et le partage d'informations quant au comportement des iguanes des Petites Antilles de Saint-Barthélemy et de Petite Terre. Nos remerciements vont également à M. Alain ROUSTEAU du département des Sciences Exactes et Naturelles de l'Université des Antilles et de la Guyane qui nous a apporté son aide pour l'identification taxonomique de la flore présente sur les différents sites d'étude. Enfin, nous tenons à remercier les propriétaires du restaurant « Le Rocher de Malendure » pour nous avoir permis de filmer les iguanes depuis les terrasses de leur établissement.

BIBLIOGRAPHIE

- Alberts, A. C.** (1992). Pheromonal self-recognition in desert iguanas. *Copeia*, 229-232.
- Allendorf, F. W., Leary, R. F., Spruell, P. & Wenburg, J. K.** (2001). The problems with hybrids: setting conservation guidelines. *Trends in Ecology & Evolution*, **16**, 613-622.
- Andersson, M.** (1994). Sexual Selection. Princeton, US: Princeton University Press.
- Arak, A. & Enquist, M.** (1993). Hidden preferences and the evolution of signals. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, **340**, 207-213.
- Arnold, M. L., Bulger, M. R., Burke, J. M., Hempel, A. L. & Williams, J. H.** (1999). Natural hybridization: how low can you do and still be important? *Ecology*, **80**, 371-381.
- Barré, N., Lorvelec, O. & Breuil, M.** (1996). Les oiseaux et les reptiles des îles de la Petite Terre (Guadeloupe). Bilan d'un suivi écologique d'une année (Mars 1995 à Mars 1996). *Rapport AEVA* 16, 78p.
- Beale, C. M., Rensberg, S. v., Bond, W. J., Coughenour, M., Fynn, R., Gaylard, A., Grant, R., Harris, B., Jones, T. & Mduma, S.** (2013). Ten lessons for the conservation of African savannah ecosystems. *Biological Conservation*, **167**, 224-232.
- Bellizzia, A. & Dengo, G.** (1990). The Caribbean mountain system, northern South America; a summary. *The Geology of North America. The Caribbean region. Boulder Colorado, Geological Society of America, Volume H*, 167-175.
- Bels, V.** (1990). The mechanism of dewlap extension in *Anolis carolinensis* (Reptilia: Iguanidae) with histological analysis of the hyoid apparatus. *Journal of Morphology*, **206**, 225-244.
- Bels, V.** (2003). Evaluating the complexity of the trophic system in Reptilia. *Vertebrate Biomechanics and Evolution*, **12**, 185-202.
- Bergen, K., Semlitsch, R. D. & Reyer, H.-U.** (1997). Hybrid female matings are directly related to the availability of *Rana lessonae* and *Rana esculenta* males in experimental populations. *Copeia*, 275-283.
- Bifolchi, A.** (2007). Biologie et génétique des populations d'une espèce invasive: le cas du vison d'Amérique (*Mustela vison* Schreber, 1777) en Bretagne, vol. Phd, pp. 224. Angers: Université d'Angers.
- Biggs, R., Simons, H., Bakkenes, M., Scholes, R. J., Eickhout, B., Van Vuuren, D. & Alkemade, R.** (2008). Scenarios of biodiversity loss in southern Africa in the 21st century. *Global Environmental Change*, **18**, 296-309.
- Breuil, M.** (2002). Histoire naturelle des amphibiens et reptiles terrestres de l'archipel guadeloupéen. Guadeloupe - Saint Martin - Saint Barthélemy. Paris: Publications Scientifiques du MNHN.
- Breuil, M. & Thiébot, B.** (1994). Essai d'inventaire des iguanes (*Iguana iguana* et *I. delicatissima*) dans l'archipel Guadeloupéen. *Rapport AEVA* 1, 22p.
- Breuil, M., Guiougou, F., Questel, K. & Ibéné, B.** (2009a). Modifications du peuplement herpétologique dans les Antilles françaises - Disparitions et espèces allochtones. 1ère partie: Historique-Amphibiens. *Le Courrier de la Nature*, **249**, 30-37.
- Breuil, M., Guiougou, F., Questel, K. & Ibéné, B.** (2009b). Modifications du peuplement herpétologique dans les Antilles françaises - Disparitions et espèces allochtones 2ème partie: Reptiles. *Le Courrier de la nature*, **251**, 36-43.
- Brusati, E. D. & Grosholz, E. D.** (2006). Native and introduced ecosystem engineers produce contrasting effects on estuarine infaunal communities. *Biological Invasions*, **8**, 683-695.

- Burns, J. H. & Strauss, S. Y.** (2011). More closely related species are more ecologically similar in an experimental test. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **108**, 5302-5307.
- Carpenter, C. C.** (1963). Patterns of behavior in three forms of the fringe-toed lizards (Uma-Iguanidae). *Copeia*, 406-412.
- Carpenter, C. C.** (1969). Behavioral and ecological notes on the Galapagos land iguanas. *Herpetologica*, 155-164.
- Carpenter, C. C.** (1983). The Aggressive Displays of Iguanine Lizards. In *Iguanas of The World: Their Behavior, Ecology and Conservation*, (eds. G. Burghard & A. S. Rand), pp. 215-229. New Jersey, US: Noyes Publication.
- Carpenter, C. C. & Murphy, J. B.** (1978). Aggressive behavior in the Fiji Island lizard *Brachylophus fasciatus* (Reptilia, Lacertilia, Iguanidae). *Journal of herpetology*, **12**, 251-252.
- Ceugniet, M. & Aubin, T.** (2001). The rally call recognition in males of two hybridizing partridge species, red-legged (*Alectoris rufa*) and rock (*A. graeca*) partridges. *Behavioural Processes*, **55**, 1-12.
- Clavero, M. & Garcia-Berthou, E.** (2005). Invasive species are a leading cause of animal extinctions. *Trends in Ecology & Evolution*, **20**, 110.
- Day, M., Breuil, M. & Reichling, S.** (2000). Lesser Antillean iguana *Iguana delicatissima*. *West Indian Iguanas: Status Survey and Conservation Action Plan*, 62-67.
- Day, M., Thorpe, R., Powell, R. & Henderson, R.** (1996). Population differentiation of *Iguana delicatissima* and *Iguana iguana* in the Lesser Antilles. *Contributions to West Indian Herpetology: A Tribute to A. Schwartz*, 136-137.
- Distel, H. & Veasey, J.** (1982). The behavioral inventory of the green iguana, *Iguana iguana*.
- Dugan, B.** (1982). A field study of the headbob displays of male green iguanas (*Iguana iguana*): Variation in form and context. *Animal Behaviour*, **30**, 327-338.
- Elias, D. O., Hebets, E. A. & Hoy, R. R.** (2006). Female preference for complex/novel signals in a spider. *Behavioral Ecology*, **17**, 765-771.
- Enquist, M. & Arak, A.** (1993). Selection of exaggerated male traits by female aesthetic senses. *Nature*, **361**, 446-448.
- Falcón, W., Ackerman, J. D., Recart, W. & Daehler, C. C.** (2013). Biology and Impacts of Pacific Island Invasive Species. 10. *Iguana iguana*, the Green Iguana (Squamata: Iguanidae). *Pacific Science*, **67**, 157-186.
- Fitzpatrick, B. M., Johnson, J. R., Kump, D. K., Smith, J. J., Voss, S. R. & Shaffer, H. B.** (2010). Rapid spread of invasive genes into a threatened native species. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **107**, 3606-3610.
- Fournet, J. & Sastre, C.** (2002). Progrès récents dans la connaissance de la flore de Guadeloupe et de Martinique. *Acta botanica gallica*, **149**, 481-500.
- Göth, A. & Evans, C. S.** (2004). Social responses without early experience: Australian brush-turkey chicks use specific visual cues to aggregate with conspecifics. *Journal of Experimental Biology*, **207**, 2199-2208.
- Greene, H. W., Burghardt, G. M., Dugan, B. A. & Rand, A. S.** (1978). Predation and the defensive behavior of green iguanas (Reptilia, Lacertilia, Iguanidae). *Journal of herpetology*, 169-176.
- Gurevitch, J. & Padilla, D. K.** (2004). Are invasive species a major cause of extinctions? *Trends in Ecology & Evolution*, **19**, 470-474.
- Halliday, T.** (1983). The study of mate choice. New York, US: Bateson, P.
- Hebets, E. A. & Papaj, D. R.** (2005). Complex signal function: developing a framework of testable hypotheses. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **57**, 197-214.

- Hews, D. K. & Martins, E. P.** (2013). Visual and chemical signals of social communication: providing the link to habitat and environment. In *Reptiles in Research: Investigations of Ecology, Physiology and Behavior from Desert to Sea.*, (ed. W. L. Lutterschmidt). Hauppauge NY: Nova Publishers.
- Hubbs, C. L.** (1955). Hybridization between fish species in nature. *Systematic Zoology*, **4**, 1-20.
- Huxel, G. R.** (1999). Rapid displacement of native species by invasive species: effects of hybridization. *Biological Conservation*, **89**, 143-152.
- Kelso, E. C. & Martins, E. L. P.** (2008). Effects of two courtship display components on female reproductive behaviour and physiology in the sagebrush lizard. *Animal Behaviour*, **75**, 639-646.
- Kolar, C. S. & Lodge, D. M.** (2001) Progress in invasion biology: predicting invaders. *Trends in Ecology & Evolution*, **16**, 199-204.
- Knapp, C.** (2007). Ecology and Conservation of the Lesser Antillean Iguana (*Iguana delicatissima*). *Iguana*, **14**, 223-225.
- Lazell, J. D.** (1973). The lizard genus *Iguana* in the Lesser Antilles. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, **145**, 1-28.
- Le Cocq, D.** (2009). Profil phénotypique des populations d'iguanes de Guadeloupe. Présentation des phénotypes des différentes populations d'Iguanes *Delicatissima*, d'Iguanes Commun et d'hybrides: Université des Antilles et de la Guyane.
- Lee, C. E.** (2002). Evolutionary genetics of invasive species. *Trends in Ecology & Evolution*, **17**, 386-391.
- Legouez, C.** (2007). Les iguanes des Petites Antilles: étude de la population de l'îlet Chancel (Martinique) et élaboration du plan de restauration. *ONCFS*. 67p.
- Legouez, C.** (2010). Le plan national d'actions de l'iguane des Petites Antilles 2010-2015. *Biodiversité insulaire*, 288.
- Lengagne, T., Plenet, S. & Joly, P.** (2008). Breeding behaviour and hybridization: variation in male chorusing behaviour promotes mating among taxa in waterfrogs. *Animal Behaviour*, **75**, 443-450.
- Longpre, K. M., Koepfinger, M. E. & Katz, L. S.** (2011). Female goats use courtship display as an honest indicator of male quality. *Hormones and behavior*, **60**, 505-511.
- Lorvelec, O., Barré, N. & Pavis, C.** (2012). Estimation des densités d'iguanes aux îles de La Petite Terre (réserve naturelle, commune de La Désirade, Guadeloupe). Années 2010, 2011 et 2012. *Rapport AEVA* 34, 28p.
- Lorvelec, O., Delloue, X., Pascal, M. & Mège, S.** (2004a). Impacts des mammifères allochtones sur quelques espèces autochtones de l'îlet Fajou (Réserve Naturelle du Grand Cul-de-Sac Marin, Guadeloupe), établis à l'issue d'une tentative d'erradication. *Review of Ecology (Terre Vie)*, **59**, 293-307.
- Lorvelec, O., Levesque, A., Saint-Auret, A., Feldmann, P., Alain, R. & Pavis, C.** (2004b). Suivi écologique des Reptiles, Oiseaux et Mammifères aux îles de la Petite Terre (réserve naturelle, commune de la Désirade, Guadeloupe). Année 2000, 2001 et 2002. *Rapport AEVA* 28, 76p.
- Lorvelec, O., Levesque, A., Barre, N., Feldmann, P., Leblond, G., Jaffard, M.-E., Pascal, M. & Pavis, C.** (2004c). Evolution de la densité de population de l'iguane des Petites Antilles (*Iguana delicatissima*) dans la Réserve Naturelle des îles de la Petite Terre (Guadeloupe) entre 1995 et 2002. *Revue d'écologie*, **59**, 331-344.
- Lorvelec, O., Pascal, M., Pavis, C. & Feldmann, P.** (2007). Amphibians and reptiles of the French West Indies: Inventory, threats and conservation. *Applied Herpetology*, **4**, 131.
- Martins, E. P. & Lamont, J.** (1998). Estimating ancestral states of a communicative display: a comparative study of *Cyclura* rock iguanas. *Animal Behaviour*, **55**, 1685-1706.

- Mooney, H. A. & Cleland, E.** (2001). The evolutionary impact of invasive species. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **98**, 5446-5451.
- Montuelle S. J., Herrel A., Libourel P. A., Reveret L., & Bels V.L.** (2009). Locomotor-feeding coupling during prey capture in a lizard (*Gerrhosaurus major*): effect of prehension modes. *Journal of Experimental Biology*, **6**, 768-777.
- Mountjoy, D. J. & Lemon, R. E.** (1996). Female choice for complex song in the European starling: a field experiment. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **38**, 65-71.
- Murai, M. & Backwell, P. R.** (2006). A conspicuous courtship signal in the fiddler crab *Uca perplexa*: female choice based on display structure. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **60**, 736-741.
- Nias, R. C.** (2013). Endangered Ecosystems. In: Encyclopedia of Biodiversity (Levins, S. A., ed.). New York: Academic Press- Elsevier.
- Ord, T. J., Stamps, J. A. & Losos, J. B.** (2013). Convergent evolution in the territorial communication of a classic adaptive radiation: Caribbean *Anolis* lizards. *Animal Behaviour*, **85**, 1415-1426.
- Pfennig, K. S.** (2000). Female spadefoot toads compromise on mate quality to ensure conspecific matings. *Behavioral Ecology*, **11**, 220-227.
- Phillips, J. A.** (1995). Does cadence of *Iguana iguana* displays facilitate individual recognition? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **37**, 337-342.
- Powell, R. & Henderson, R. W.** (2005). Conservation status of Lesser Antillean reptiles. *Iguana*, **12**, 63-77.
- Prentis, P. J., Wilson, J. R., Dormontt, E. E., Richardson, D. M. & Lowe, A. J.** (2008). Adaptive evolution in invasive species. *Trends in plant science*, **13**, 288-294.
- Rand, A. S.** (1968). A nesting aggregation of iguanas. *Copeia*, 552-561.
- Rand, W. M. & Rand, A. S.** (1976). Agonistic behavior in nesting iguanas: a stochastic analysis of dispute settlement dominated by the minimization of energy cost. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, **40**, 279-299.
- Randler, C.** (2002). Avian hybridization, mixed pairing and female choice. *Animal Behaviour* **63**, 103-119.
- Rassmann, K., Trillmich, F. & Tautz, D.** (1997). Hybridization between the Galapagos land and marine iguana (*Canolophus subcristatus* and *Amblyrhynchus cristatus*) on Plaza Sur. *Journal of Zoology*, **242**, 729-739.
- Rhymer, J. M. & Simberloff, D.** (1996). Extinction by hybridization and introgression. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 83-109.
- Rodda, G. H.** (1992). The mating behavior of *Iguana iguana*: Smithsonian Institution Press Washington, DC.
- Rosenthal, G. G.** (1999). Using video playback to study sexual communication. *Environmental Biology of Fishes*, **56**, 307-316.
- Ryan, M. E., Johnson, J. R. & Fitzpatrick, B. M.** (2009). Invasive hybrid tiger salamander genotypes impact native amphibians. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **106**, 11166-11171.
- Ryan, M. J.** (1990). Sexual selection, sensory systems and sensory exploitation. *Oxford Surveys in Evolutionary Biology*, **7**, 157-195.
- Ryan, M. J.** (1997). Sexual selection and mate choice. *Behavioural ecology: an evolutionary approach*, **4**, 179-202.
- Ryan, M. J. & Wagner Jr, W. E.** (1987). Asymmetries in mating preferences between species: female swordtails prefer heterospecific males. *Science*, **236**, 595-597.
- Stephen, C. L., Reynoso, V. H., Collett, W. S., Hasbun, C. R. & Breinholt, J. W.** (2013). Geographical structure and cryptic lineages within common green iguanas, *Iguana iguana*. *Journal of Biogeography*, **40**, 50-62.

- Stigall, A. L.** (2013). Environmental change and niche evolution: which types of change promote adaptive response? In: *Geological Society of America Abstracts with Programs*, vol. 45.
- Stockwell, C. A., Hendry, A. P. & Kinnison, M. T.** (2003). Contemporary evolution meets conservation biology. *Trends in Ecology & Evolution*, **18**, 94-101.
- Vellend, M., Harmon, L. J., Lockwood, J. L., Mayfield, M. M., Hughes, A. R., Wares, J. P. & Sax, D. F.** (2007). Effects of exotic species on evolutionary diversification. *Trends in Ecology & Evolution*, **22**, 481-488.
- Vitousek, P. M., D'Antonio, C. M., Loope, L. L., Rejmanek, M. & Westbrooks, R.** (1997). Introduced species: a significant component of human-caused global change. *New Zealand Journal of Ecology*, **21**, 1-16.
- Willis, P. M., Ryan, M. J. & Rosenthal, G. G.** (2011). Encounter rates with conspecific males influence female mate choice in a naturally hybridizing fish. *Behavioral Ecology*, **22**, 1234-1240.
- Wirtz, P.** (1999). Mother species - father species: unidirectional hybridization in animals with female choice. *Animal Behaviour*, **58**, 1-12.
- Zahavi, A.** (1975). Mate selection, and selection for a handicap. *Journal of Theoretical Biology*, **53**, 205-214.