



Répartition des anoles sur la Basse-Terre et la Grande-Terre de Guadeloupe

P. LEGRENEUR

Maître de Conférences

Habilité à Diriger des Recherches

Expérimentation Biologique Niveau I (accréditation catégorie C FELASA)

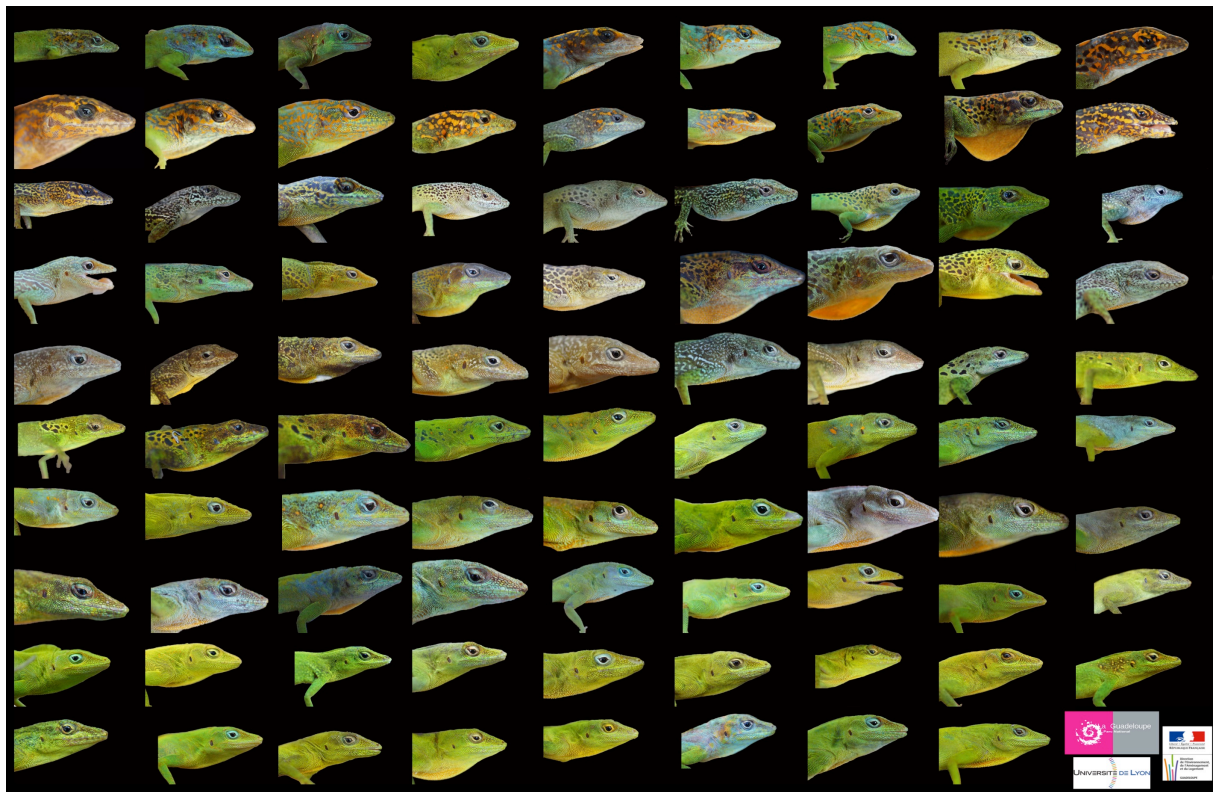
CRIS, EA 647, Université de Lyon, 27-29 Bd du 11 Novembre 1918, 69622 Villeurbanne Cedex, FRANCE

Membre Correspondant du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, FRANCE

tel. +33 (0)47 243 28 37

fax. +33 (0)47 244 80 10

pierre.legreneur@univ-lyon1.fr



Remerciements

Je tiens à remercier :

- le Parc National de la Guadeloupe, et tout particulièrement Hervé MAGNIN et son bras droit et *alter ego* Guy VAN LAERE qui m'ont fait confiance et m'ont obtenu les moyens financiers et matériels pour mener à bien ce travail. Je remercie également Alice LEBLOND, Michel TILMAN et Claude LEFEVRE pour leurs disponibilités et leurs gentilleses.
- Luc LEGENDRE pour avoir été une tour de contrôle ... incontournable ... sans qui ce travail n'aurait jamais été initié.
- Jérôme GUERLOTTÉ, Professeur des Universités à l'Université des Antilles et de la Guyane, mon bras armé, oh combien efficace sur le terrain. Sans lui, aucun encadrement d'étudiant n'aurait été possible.
- Berenike MOECKESCH et Sophie QUINQUENEL pour le travail de qualité qu'elles ont mené avec brio dans le cadre de leur 1^{ère} année de master ECOTROP de l'UAG.
- Angélique CHAULET, Directrice du Zoo de la Guadeloupe, et Dominique GITTON, animalier, pour m'avoir transmis la passion de la biodiversité en Guadeloupe.
- Pierre MORETTO de l'Université de Toulouse et Stéphanie GUYOMARD de l'Institut Pasteur de Pointe à Pitre pour leurs aides précieuses sur le terrain.
- Eric PELLÉ, Ingénieur au Muséum National d'Histoire Naturelle, pour m'avoir transmis ses leçons de survie sur le terrain.
- Jonathan LOSOS de l'Université d'Harvard, Christopher SCHNEIDER de l'Université de Boston et Skip LAZELL pour leurs précieux conseils scientifiques relatifs à la spéciation et la radiation des anoles.

Villeurbanne, le 30 Octobre 2013-10-30
Pierre LEGRENEUR

Table des matières

1	INTRODUCTION	3
2	MATERIELS ET METHODES	9
2.1	PRELEVEMENT DES INDIVIDUS	9
2.2	DONNEES CLIMATIQUES DES STATIONS	11
2.3	CARACTERISATIONS PHENOTYPIQUE ET GENOTYPIQUE DES INDIVIDUS	11
2.4	TRAITEMENT DES DONNEES PHENOTYPIQUE	13
2.5	TRAITEMENTS STATISTIQUES	14
3	RESULTATS & DISCUSSION	15
3.1	DENSITE DES POPULATIONS SUR LA BASSE-TERRE ET LA GRANDE-TERRE DE GUADELOUPE ET LES ILETS	15
3.2	REPARTITION DES POPULATIONS SUR LA BASSE-TERRE ET LA GRANDE-TERRE DE GUADELOUPE	18
3.2.1	CLASSIFICATION	18
3.2.2	LES ANOLES DE LA GRANDE-TERRE DE GUADELOUPE	21
3.2.3	LES ANOLES DE LA BASSE-TERRE DE GUADELOUPE	27
3.2.4	LES ANOLES DE L'ILET A KAHOUANNE	39
3.2.5	LES ANOLES DES ILETS PIGEON	41
3.2.6	CARTE DE REPARTITION DES ANOLES SUR LA BASSE-TERRE	44
3.3	MORPHOMETRIE	44
3.3.1	RELATION ENTRE MASSE ET LONGUEUR MUSEAU-CLOAQUE	45
3.3.2	RELATION ENTRE LONGUEUR DES MEMBRES ET LONGUEUR MUSEAU-CLOAQUE	47
3.3.3	LES LAMELLES SUBDIGITALES	49
3.3.4	EFFET DE LA PLUVIOMETRIE	53
4	CONCLUSION ET PERSPECTIVES	55
5	ANNEXE : REFERENTIEL DES STATIONS SUR LA BASSE-TERRE DE GUADELOUPE	56
6	REFERENCES	57

1 INTRODUCTION

Les anoles se répartissent sur une vaste zone intégrant le Sud des Etats-Unis, l'Amérique Centrale, les Caraïbes et la moitié Nord de l'Amérique du Sud (Williams, 1972) (Fig. 1). Le clade *Anolis* est constitué de plus de 400 espèces différentes (Poe, 2004; Losos, 2009). Ce clade représente donc l'une des plus grande diversité parmi les tétrapodes en terme de morphologies, de comportements et de diversité écologique. C'est pour cette raison que les anoles représentent un modèle essentiel à l'heure actuelle pour étudier les processus d'évolution des communautés animales (Yang et al., 1974; Losos, 1994; Butler and King, 2004; Knouft et al., 2006; Losos, 2009).

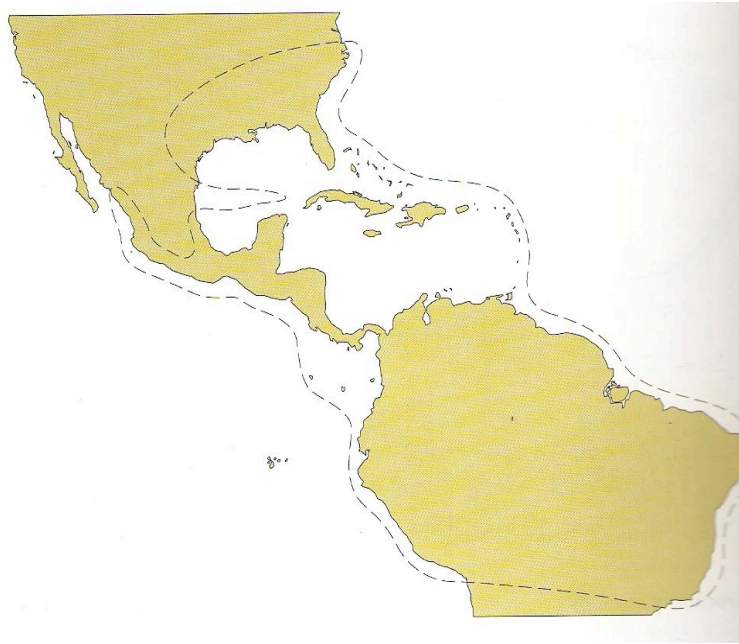


Fig. 1. Distribution sur le continent américain du clade Anolis.

Les anoles peuvent être classés en différents groupes écomorphologiques sur la base des habitats qu'ils utilisent préférentiellement, tels que la hauteur de l'habitat par rapport au sol, ou le diamètre des supports. Ainsi, 6 écomorphes peuvent être distingués, à savoir « herbe-arbrisseaux » (grass-bush), « tronc-sol » (trunk-ground), « tronc » (trunk), « brindilles » (twig), « tronc-canopée » (trunk-crown) et les « géants de la canopée » (crown-giant) (Williams, 1972) (Fig. 2). Cette classification écomorphologique a été classiquement utilisée dans la littérature pour étudier les interactions entre les performances locomotrices et la radiation chez ces tétrapodes terrestres (Pounds, 1988; Losos, 1990; Irschick and Losos, 1998; Mattingly and Jayne, 2005; Losos, 2009). Ainsi, de nombreuses espèces d'anoles ont été utilisées comme modèle pour étudier les conséquences fonctionnelles et écologiques de certains traits morphologiques, locomoteurs ou écologiques dans un contexte phylogénétique (Toro et al., 2004; Toro et al., 2006; Vanhooydonck et al., 2006).

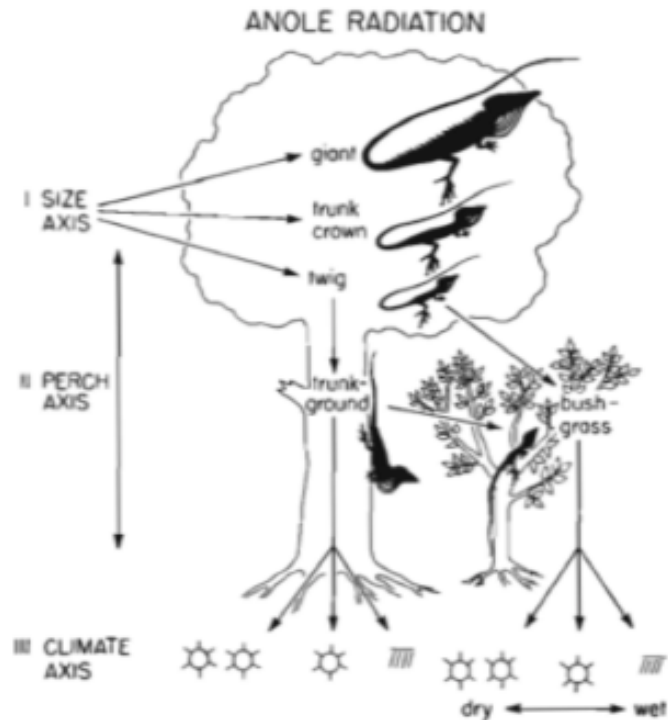


Fig. 2. Répartition des écomorphes en fonction de la taille et de la hauteur du substrat (Williams, 1972).

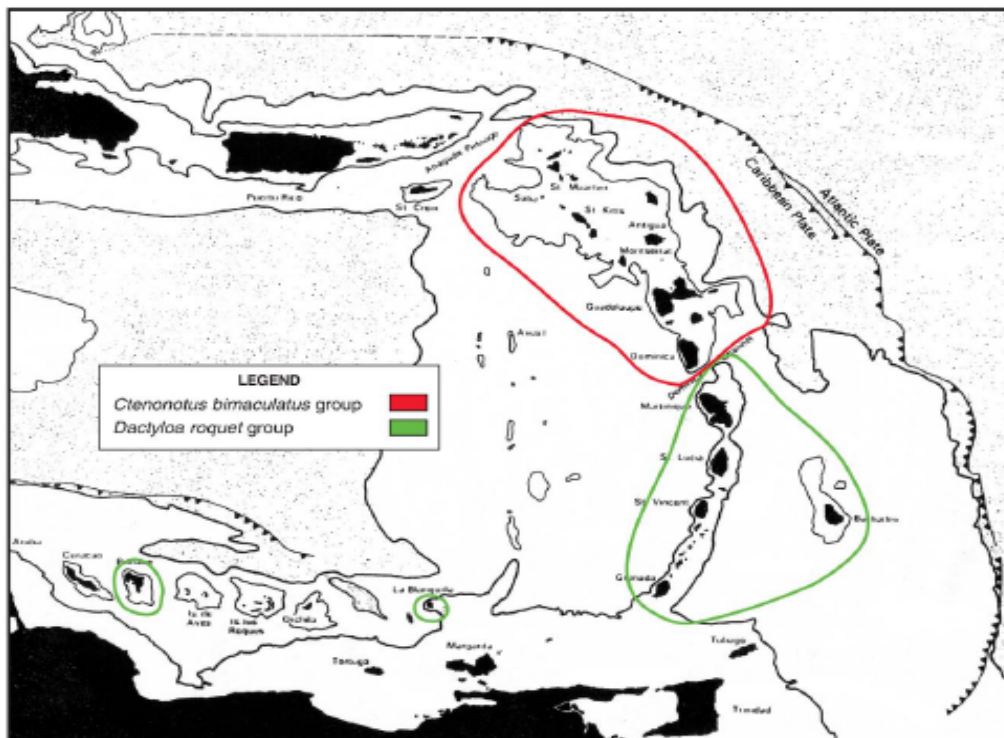


Fig. 3. Les anoles des Petites Antilles sont répartis en 2 groupes, i.e. *bimaculatus* et *roquet*.

Sur l'ensemble de l'archipel des Petites Antilles, deux groupes d'anoles sont représentés, à savoir le groupe *bimaculatus* au Nord, et le groupe *Roquet* au Sud (Schneider et al., 2001; Poe, 2004; Nicholson et al., 2012). La séparation entre les deux groupes est localisée entre les îles de la Dominique et de la Martinique (Fig. 3). Les anoles de la Guadeloupe sont donc du groupe *bimaculatus* (Fig. 4). L'espèce endémique de la Guadeloupe est *Anolis marmoratus*, en référence avec les spécimens décrits par DUMERIL et BIBRON en 1837. En effet, ces

anoles présentent des marbrures orange sur la tête et le cou. Cependant, ce phénotype est spécifique à la sous-espèce endémique de l'Est de la Basse-Terre, et la commune de Capesterre en particulier. En effet, 6 sous-espèces ont depuis été décrites sur les îles de la Basse-Terre et de la Grande-Terre et au moins 6 autres peuvent être distinguées sur les dépendances (La Désirade, Petite Terre, Marie-Galante, Les Saintes) et les îlets (Pigeon, Kahouanne et Fajou) (Lazell, 1964, 1972). En ce qui concerne les 6 sous-espèces d'*Anolis marmoratus* de la Basse-Terre et de la Grande-Terre, elles résultent de la radiation adaptative de ces squamates tout au long de l'histoire géologique de l'archipel de la Guadeloupe, liée, en particulier, à son activité volcanique marquée (Andreieff and Cottez, 1976; Bouysse et al., 1985; Breuil, 2002).

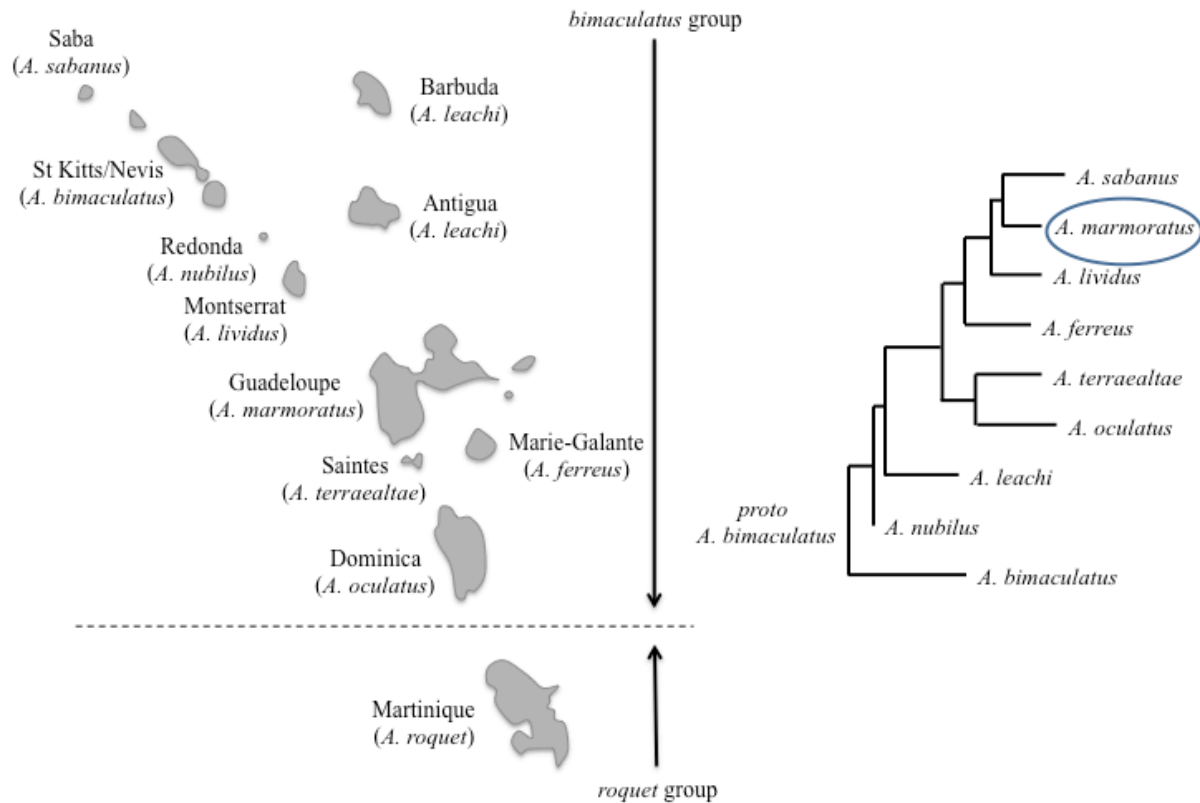


Fig. 4. Relations phylogénétiques entre les anoles du groupe *bimaculatus* (Schneider et al., 2001)

Deux sous-espèces sont endémiques de la Grande-Terre, à savoir *A. m. inornatus* au Nord et *A. m. speciosus* au Sud (Fig. 5). Quatre sous-espèces ont été identifiées sur la Basse-Terre : *A. m. setosus* au Nord-Ouest, *A. m. girafus* sur la côte Ouest, *A. m. marmoratus* au Sud-Est et *A. m. alliaceus* dans la forêt équatoriale montagneuse du centre de l'île.

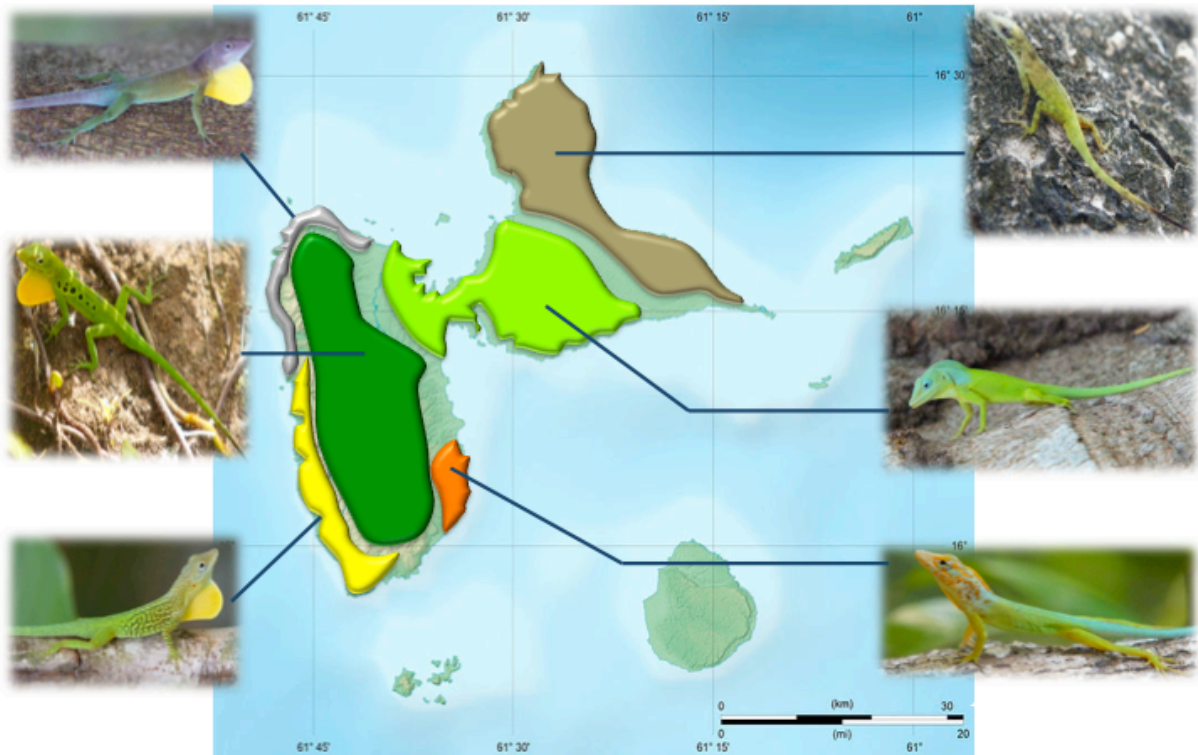


Fig. 5. Répartition des sous-espèces d'*Anolis marmoratus* sur la Basse-Terre et la Grande-Terre de Guadeloupe (Lazell, 1972; Breuil, 2002).

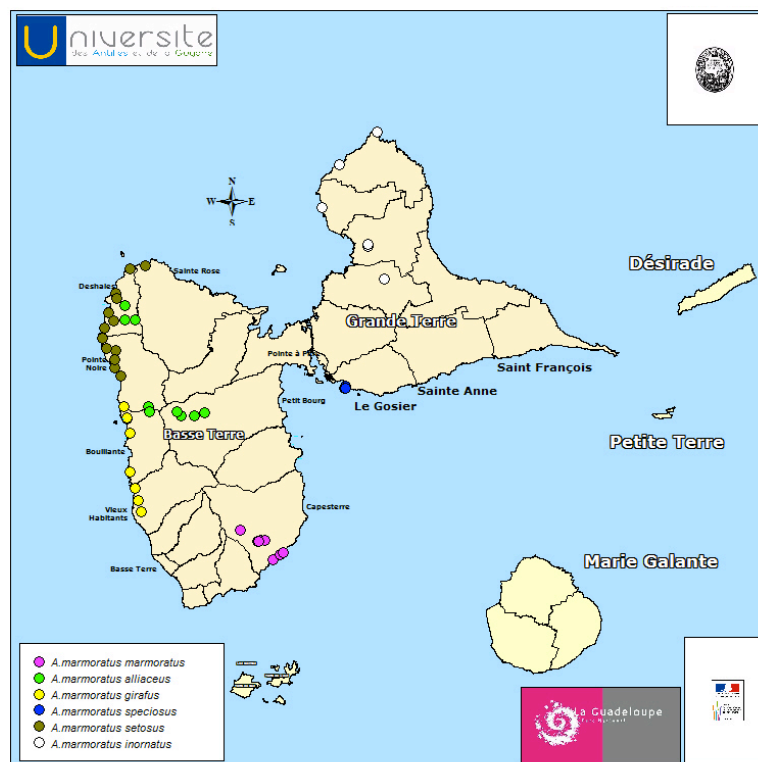


Fig. 6. Répartition des *Anolis marmoratus* suite à nos observations de juillet 2012.

Les missions que nous avons réalisées précédemment en Juillet 2011 et Février 2012 en Guadeloupe avaient pour but d'étudier les caractéristiques écomorphologiques d'*A. marmoratus*. Outre le fait d'avoir montré que les individus *A. m. speciosus* se répartissaient entre le tronc et la canopée et pouvaient donc être qualifiés de « trunk-crown » selon la

classification de Williams (Williams, 1972), nous nous sommes également attachés à évaluer la répartition des sous-espèces d'*Anolis* de la Guadeloupe ainsi que l'évolution des territoires au regard des travaux de Lazell (Lazell, 1972) et de Breuil (Breuil, 2002) (Fig. 6). De plus, les données morphologiques de ces individus nous ont permis de poser l'hypothèse d'une espèce unique en Guadeloupe, puisque la relation entre la masse et la longueur museau-cloaque ne permet pas de distinguer *a priori* les sous-espèces entre elles (Fig. 7)¹.

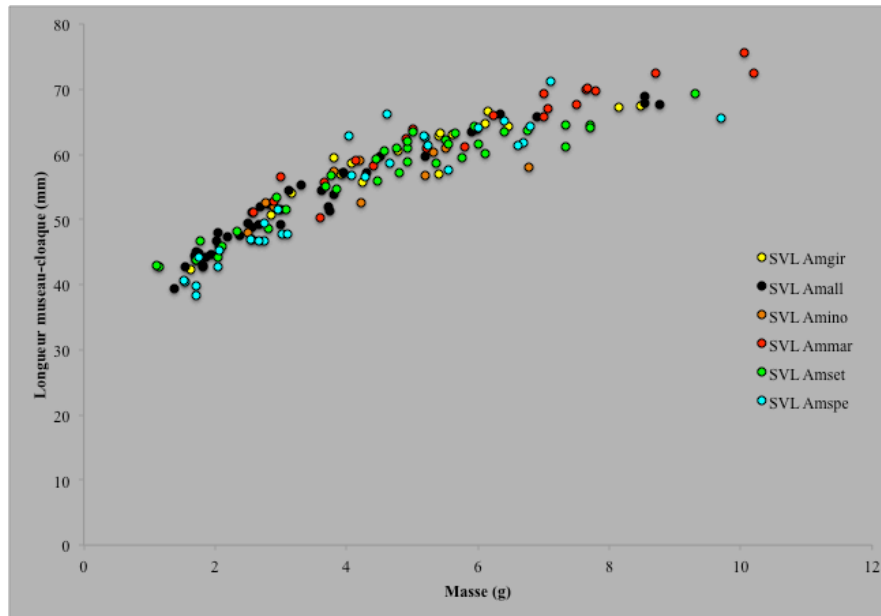


Fig. 7. Relation entre la masse corporelle et la longueur museau-cloaque de l'ensemble des individus répertoriés.

Malgré le faible nombre d'individus prélevés (164 individus : 40 *A. m. alliaceus*, 20 *A. m. girafus*, 11 *A. m. inornatus*, 23 *A. m. marmoratus*, 38 *A. m. setosus* et 32 *A. m. speciosus*), certaines tendances se sont dégagées. Le résultat le plus important est le nombre apparemment relativement faible d'individus qui répondent aux critères phénotypiques classiquement décrits dans la littérature. Ainsi, bien souvent, il a été nécessaire de « trier » les individus prélevés de manière à pouvoir les classer de manière certaine, au regard de leurs traits phénotypiques, parmi les différentes sous-espèces répertoriées. En d'autres termes, il a semblé que la population d'individus variants serait beaucoup grande que ce que laisseraient envisager les données de la littérature. Au regard des habitats essentiellement urbains et semi-urbains de ces individus présentant des phénotypes intermédiaires, il a donc été légitime de s'interroger sur l'influence de facteurs anthropiques sur la dispersion des individus. De plus, les différentes campagnes d'observation nous ont montré une évolution rapide des aires de répartition des sous-espèces telles qu'elles avaient été définies en 1972 par Lazell puis en 2002 par Breuil. Par exemple, nous n'avons pu observer, en Février 2012, *A. m. marmoratus* que sur la bande côtière entre Anse Saint-Sauveur et la Pointe du Carbet (commune de Capesterre), alors que des individus de cette sous-espèce avaient été observés tout le long de la rivière Saint Sauveur en Juillet 2011 (Fig. 8). Il en est de même sur la côte Ouest de la Basse-Terre où il s'avère que des individus des îlets Pigeon ont colonisé des habitats entre Bouillante et Malendure, conduisant à l'apparition d'individus intermédiaires avec *A. m. girafus*. Ainsi, nous avons posé l'hypothèse que les activités humaines liées aux transports et au désenclavement de certaines zones (par exemple la commune de Pointe Noire) auraient conduit à une augmentation de l'hybridation des différentes sous-espèces par leur transport

¹ Legreneur, P., Guerlotté, J., Moeckesch, B. (2012) Rapport Final du Projet *Anolis marmoratus*. Parc National de la Guadeloupe. 11 pp.

passif par l'Homme. Par ailleurs, nos observations montrent des densités de population d'*Anolis* plus importantes en milieu urbain qu'en milieu naturel, comme cela est actuellement observé en Floride pour les espèces endémiques (*A. carolinensis* et *A. sagrei* par exemple). Ce phénomène serait lié à une prolifération des proies potentielles (insectes, débris végétaux) due aux activités humaines et résultant donc en une modification des chaînes trophiques. Enfin, l'augmentation de la complexité de l'habitat (possibilité de territoires plus nombreux, plus faciles à « défendre », diminution de l'agressivité entre mâles, etc.) impacterait la sélectivité des facteurs environnementaux, conduisant à une facilitation des interactions entre les individus des différentes lignées.



Fig. 8. *Anolis* observés en juillet 2011 (Haut) et en février 2012 (Bas) aux Jardins de Saint Eloi (commune de Capesterre). En juillet 2011, les phénotypes indiquent des *A. m. marmoratus*, alors qu'en février 2012, les phénotypes indiquent des individus intermédiaires *A. m. marmoratus x alliaceus*.

Ces résultats nous ont donc conduit à pronostiquer l'urgence d'un inventaire complet et exhaustif des *Anolis* de la Basse-Terre et de la Grande-Terre de Guadeloupe de manière à avoir la vision la plus précise possible des aires de répartition actuelles des différentes sous-espèces et du niveau d'hybridation des populations. L'objectif de ce travail a également été d'identifier des mesures conservatoires afin de préserver les sous-espèces d'anoles qui font la spécificité des îles de la Guadeloupe.

2 MATERIELS ET METHODES

Cette étude a été réalisée au cours de 2 missions de 2 semaines chacune. La première mission a été menée du 10 au 24 Février 2013. La seconde mission a été menée du 09 au 23 Juillet 2013. Un stage de recherche de 6 semaines a également été réalisé dans le cadre du master 1 ECOTROP de l'Université des Antilles et de la Guyane. L'étudiante, Sophie QUINQUENEL, a été co-encadrée par Pierre LEGRENEUR et Jérôme GUERLOTTE, Professeur des Universités à l'Université des Antilles et de la Guyane.

2.1 Prélèvement des individus

120 stations distribuées sur l'ensemble du territoire de la Basse-Terre et de la Grande-Terre de Guadeloupe ont été étudiées. Les Ilets à Kahouanne et Pigeon ont également été intégrés à cette étude. Les stations ont été réparties tout le long des voies de communication de la Guadeloupe (Fig. 9) de manière à rendre compte de la distribution de l'ensemble des phénotypes tels qu'ils ont été préalablement décrits dans la littérature (Underwood, 1959; Lazell, 1964, 1972; Breuil, 2002).

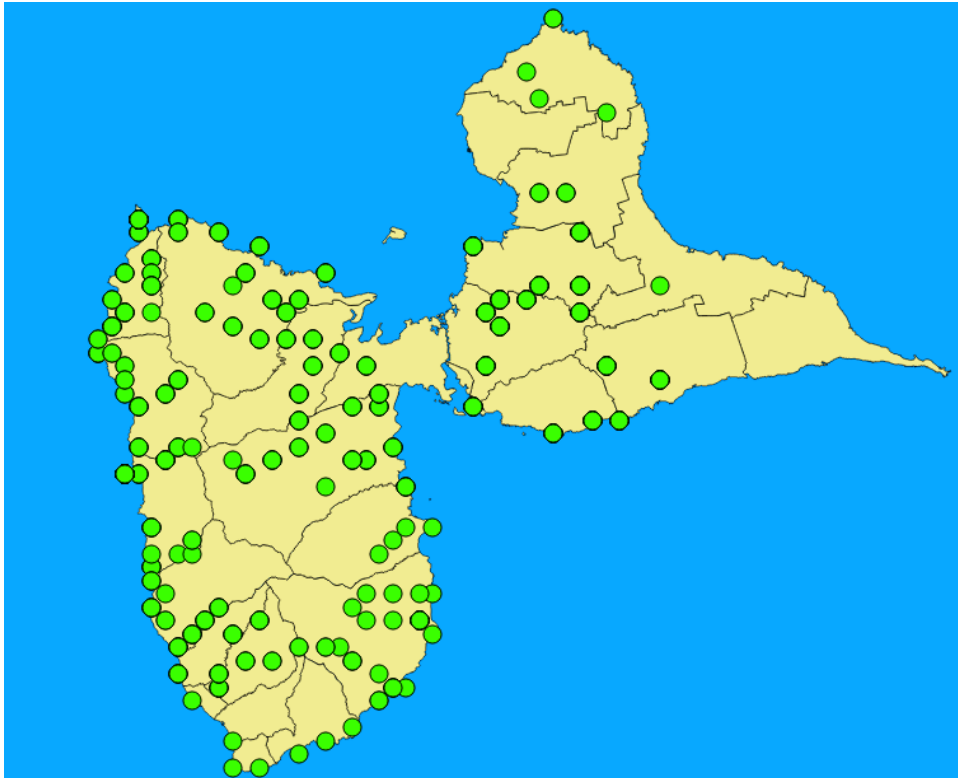


Fig. 9. Répartition de l'ensemble des stations étudiées sur la Grande-Terre, la Basse-Terre et les Ilets à Kahouanne et Pigeon.

Pour chacune des stations, au moins 5 individus mâles adultes ont été prélevés. En effet, les caractéristiques phénotypiques des femelles ne permettent pas à l'expérimentateur d'identifier la sous-espèce à laquelle elles appartiennent. Comme l'indique Lazell (Lazell, 1964), il existe souvent plus de différences entre les femelles d'un même taxon qu'entre les femelles de taxons différents. Au total, nous avons donc caractérisé 687 anoles mâles et procédé à 260 prélèvements génétiques.

D'un point de vue méthodologique, l'ensemble de ces prélèvements et l'observation du comportement des anoles au cours des phases de manipulation et/ou d'expérimentation nous ont amené à déterminer des règles de bonne conduite qu'il nous paraît nécessaire d'être

systematisées dans le futur, même si des raffinements pourront surement encore être ajoutés. L'objectif de ces règles relatives à l'étude des anoles dans des conditions *in situ* nécessitant la capture est de transcrire au mieux les règles des 3R (réduire, raffiner, remplacer) conformément aux textes relatifs à l'expérimentation animale (directive européenne 10/63 et transcription française par le décret 2013-118 du 01/02/2013).

Les heures de prélèvement se font entre 9h00 du matin et 16h00 le soir. En effet, Avant 9h00, les couleurs des individus sont le plus souvent sombres s'ils n'ont pu profiter de la lumière matinale des premiers rayons du soleil. En ce qui concerne l'horaire du soir, il est justifié par le stress subit par les individus au cours de la manipulation par l'expérimentateur. En effet, ce stress induit une consommation énergétique importante qu'il s'agit de compenser avant le coucher du soleil (vers 18h00), les anoles étant des vertébrés ectothermes.

La technique de capture est celle du nœud coulant en fil de pêche (diamètre 0,16 mm) fixé à l'extrémité d'une canne à pêche en fibres de verre ou de carbone. Il est à noter que l'insert d'une nervure de feuille de coco entre le fil de pêche et la canne permet d'éviter d'effrayer les individus (Fig. 10). Cette technique permet d'attraper des individus jusqu'à une hauteur de 3 m sans endommager leur robe. Au delà de cette hauteur, la technique oblige l'expérimentateur à « arracher » l'anole de son support ce qui engendre un étranglement et l'apparition d'une trace foncée sur la robe où l'étranglement a été provoqué. Une fois l'anole immobilisé sans tirer sur le fil, il est capturé à la main et le nœud est immédiatement retiré. Il est à noter que la position de l'individu influe sur la réussite de la capture. Il est ainsi préférable de capturer l'anole quand il est orienté soit la tête vers le haut sur le tronc, soit la tête orientée vers la canopée sur les branches. En effet, c'est le sens selon lequel il fuira, l'expérimentateur étant perçu comme un prédateur potentiel.

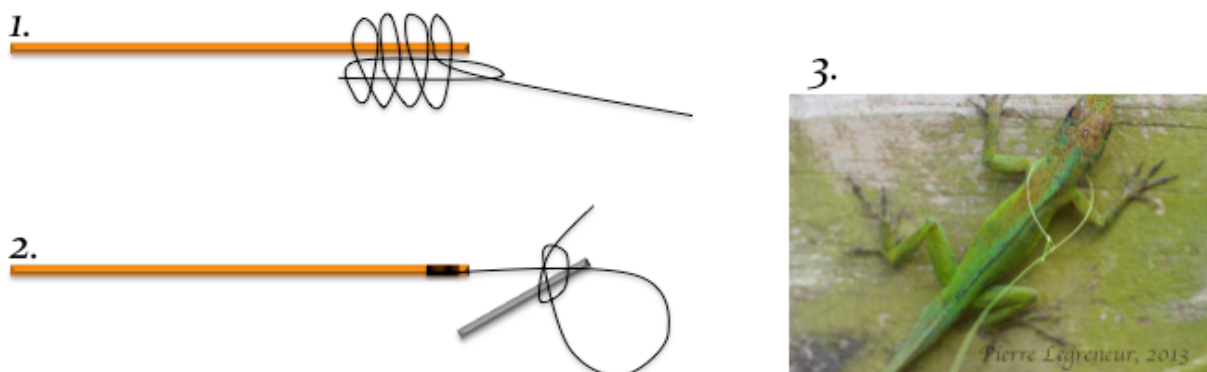


Fig. 10. Technique de capture au nœud coulant des anoles. La canne à pêche n'est pas présente sur les schémas. (1) Fixation du fil de pêche sur la fibre de coco. (2) Fabrication du nœud coulant (double nœud) en veillant à ne pas serrer pour que le nœud se referme facilement. Pour ce faire, une pointe peut être insérée dans le nœud pendant sa fabrication. (3) Capture de l'anole, tête orientée vers la canopée.

Une fois capturé, il est nécessaire de réaliser l'ensemble des mesures dans le temps le plus bref possible de manière à limiter le stress de l'anole, et donc sa déperdition énergétique. La durée optimale de manipulation est d'environ 5 mn. Si la couleur de la robe s'assombrit suite au stress de la capture, il sera préconisé de placer l'anole dans une enceinte close placée dans un lieu mi-ombre mi-soleil sans le manipuler. Les mesures seront reprises dès que l'individu aura retrouvé sa couleur initiale. Il est à noter que des manipulations trop longues sur des individus de faible taille peuvent engendrer la mort de ce dernier.

La manipulation terminée, l'anole est replacé à l'endroit exact de sa capture de manière à ne pas perturber la structure sociale des conspécifiques présents sur l'arbre ou le support (mur, barrière, etc.). Nous avons ainsi observé, suite au remplacement de l'anole prélevé sur un support autre que celui de prélèvement initial, l'intervention d'un autre mâle pour faire sortir l'intrus de son territoire. Affaibli par la manipulation, installé dans un territoire qui n'est pas

le sien, l'individu se trouve donc en situation de danger potentiel, sans possibilité de fuite ou de défense car il est bien souvent trop faible pour pouvoir interagir avec l'environnement.

2.2 Données climatiques des stations

De manière à caractériser les paramètres de pluviométrie et de température à chaque station, ces derniers ont été extraits de la base de donnée *worldclim* sur laquelle l'ensemble des données sont libres de droit (<http://www.worldclim.org/current>). Les données mises à disposition correspondent à la moyenne, sur chaque mois de l'année, des valeurs enregistrées entre 1950 et 2000. La résolution spatiale est de 30 sec. d'arc, soit une surface au sol d'1 km². Pour chaque station, nous avons donc relevé les valeurs moyennes de chaque mois et nous les avons sommées sur l'ensemble de l'année pour la pluviométrie (pluviométrie annuelle cumulée) et moyennées pour les températures (température annuelle moyenne). L'ensemble des données climatiques et géographiques ont été traitées et représentées à l'aide du logiciel SIG open source Quantum GIS (<http://www.qgis.org/>).

2.3 Caractérisations phénotypique et génotypique des individus

Pour chaque individu ont été relevés des traits phénotypiques relatifs à leur morphologie et leurs couleurs.

En ce qui concerne la morphologie, la masse de chaque individu a été évaluée avec une balance de précision ($\pm 0,01$ g) et les longueurs ont été mesurées avec un pied à coulisse ($\pm 0,5$ mm). Les longueurs concernent la longueur de la queue, la longueur museau-cloaque (SVL – Snout Vent Length), la longueur des membres antérieurs et la longueur des membres postérieurs (Fig. 11).

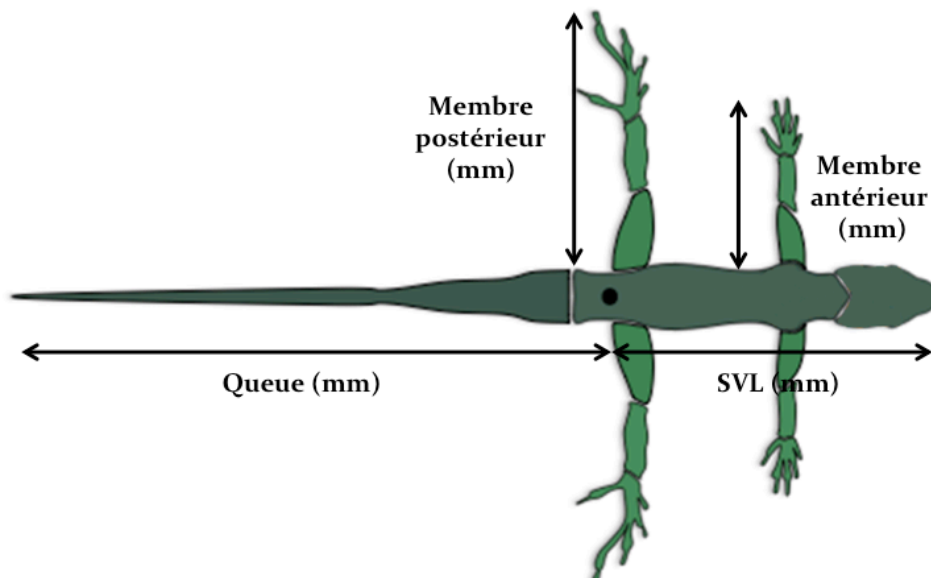


Fig. 11. Longueurs mesurées chez chaque individu.

En ce qui concerne les données de couleurs, chaque individu a fait l'objet d'une série de photographies (Fig. 12) comme suit : le dessus de la tête, la robe au niveau du tronc et le fanon. Il est à noter que la couleur des individus étant très sensible au stress (la couleur vire au marron-noir), un temps de retour au calme a souvent été nécessaire pour pouvoir photographier les individus selon des couleurs identiques à celles observées sur le support naturel avant la capture.

Des photos complémentaires ont également été réalisées, à savoir le profil de la tête, la base du cloaque et le 4^{ème} métatarse du 4^{ème} doigt du membre postérieur. Cette dernière photo a pour objectif de quantifier le nombre de lamelles subdigitales sur ce métatarse. Enfin, une photo de l'individu dans son entier a également été prise.

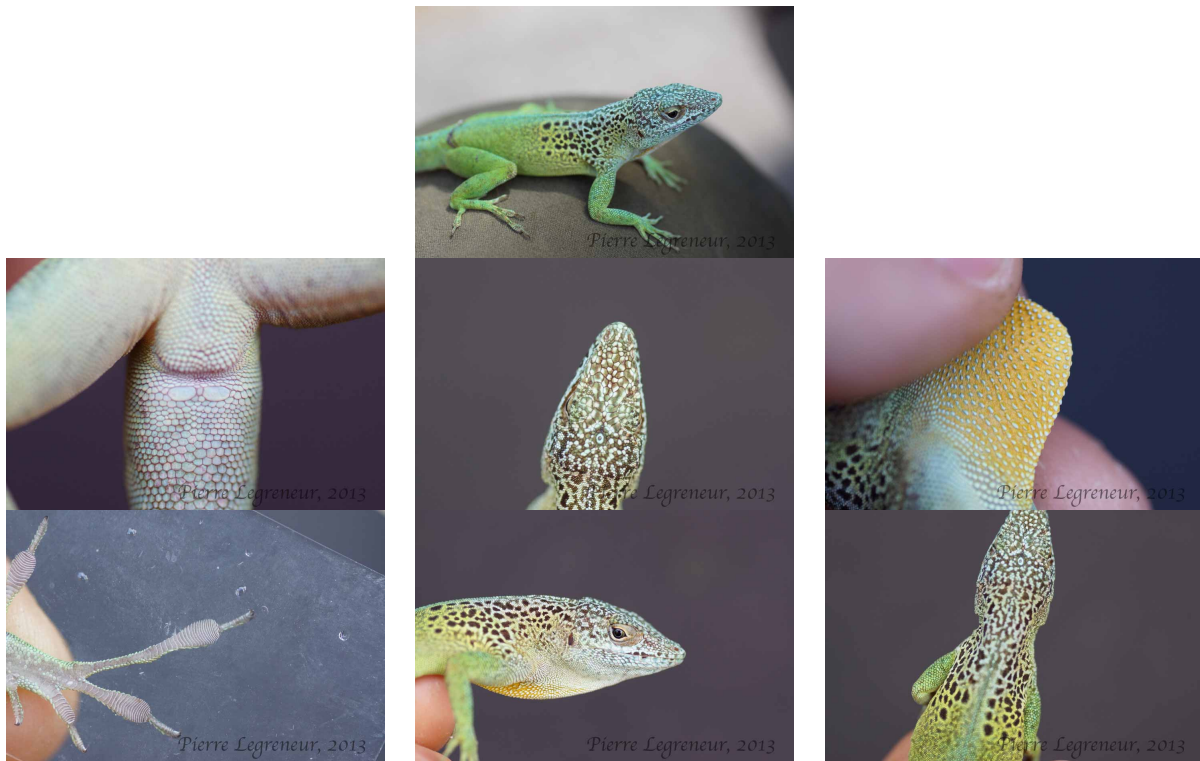


Fig. 12. Photos à partir desquelles chaque individu a été caractérisé.

L'ensemble des données brutes a été résumé sur une fiche d'identité spécifique à chaque individu (Fig. 13).

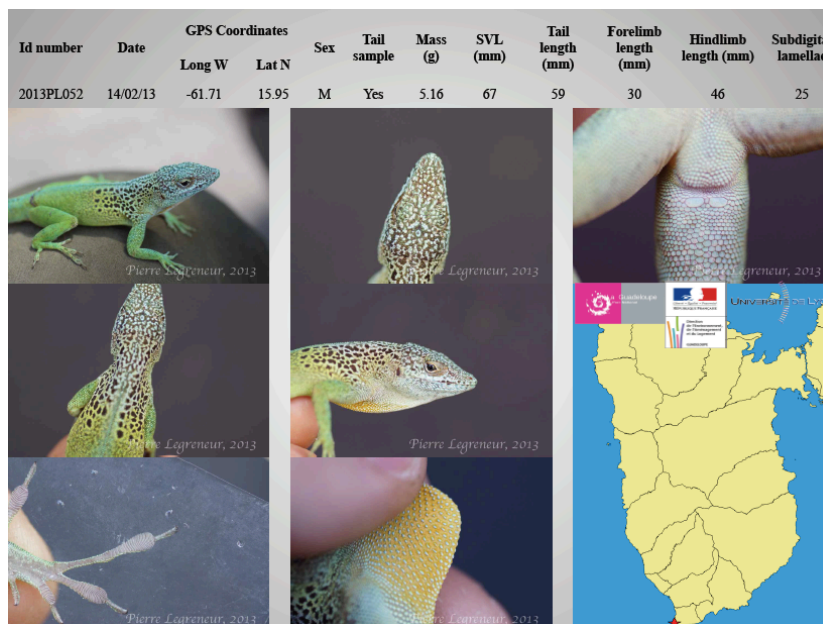


Fig. 13. Carte d'identité d'un anole de la station de la Pointe du Vieux Fort.

2.4 Traitement des données phénotypique

En ce qui concerne les longueurs, elles ont été normalisées au regard de la longueur museau-cloaque de chaque individu.

Pour les couleurs, elles ont été quantifiées uniquement pour les individus de la Grande-Terre. En effet, leurs robes unies se prêtent à ce type d'analyse. Pour les individus de la Basse-Terre, la variabilité des tâches ou des marbrures sur la tête et parfois sur l'ensemble du tronc ne permet pas une quantification objective des couleurs. Dans ce cas, seule une description visuelle subjective peut rendre compte de la variabilité des patterns de couleur.

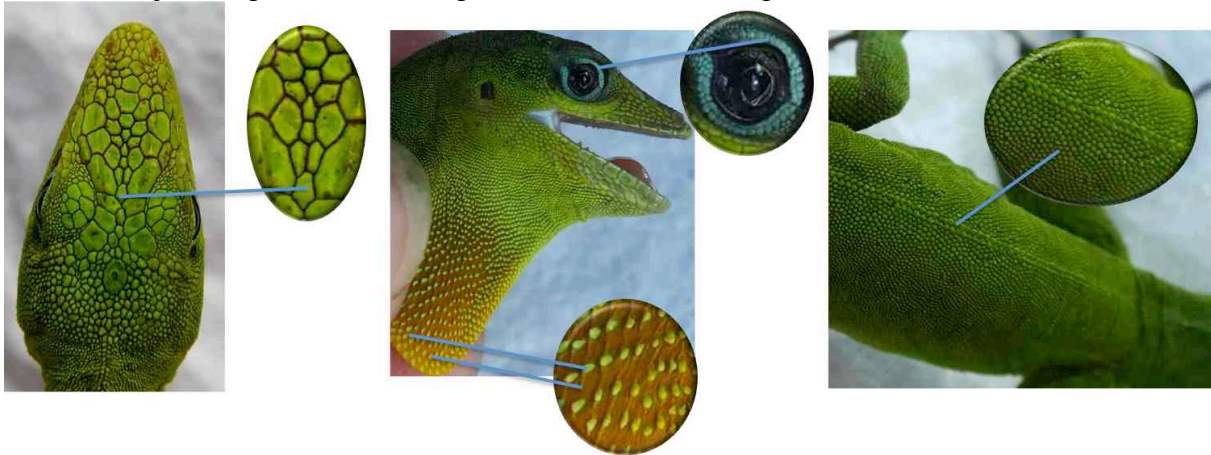


Fig. 14. Caractérisation des couleurs de la tête, de l'ocelle de l'œil, de la peau du fanon, des écailles du fanon et du tronc.

Quand les couleurs ont été quantifiées, nous avons évalué les couleurs du tronc (écailles de l'épine dorsale au milieu du tronc), du dessus de la tête, de la peau du fanon et des écailles du fanon à l'aide du logiciel Classic Color Meter (Fig. 14). Ce programme permet de quantifier la couleur en RGB (Red-Green-Blue), chaque couleur primaire étant comprise entre 0 et 255. De manière à traiter statistiquement ces données, les valeurs RGB ont été transformées en valeurs HLS (Hue : teinte, Luminescence, Saturation) par traitement mathématique sous Visual Basic pour Excel. Ce traitement nous a permis d'extraire la teinte (Fig. 15) et de nous dispenser des valeurs de luminescence et de saturation, et donc de lisser les différences qui pourrait exister entre des photos prises dans des conditions climatiques et d'ensoleillement différentes. Les statistiques ont donc été réalisées sur les valeurs moyennes de H pour chacune des stations.

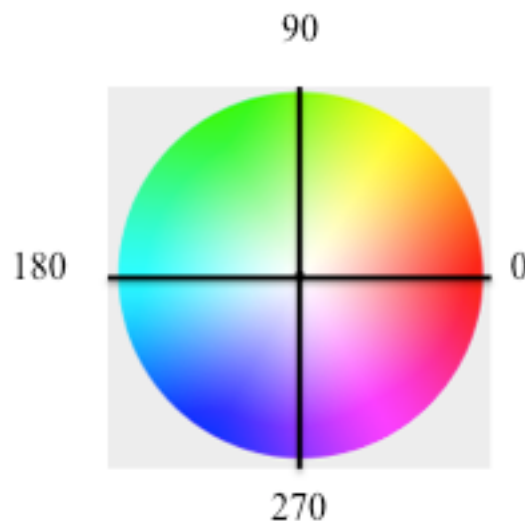


Fig. 15. Evaluation quantitative de la teinte (H : Hue). 0 correspond au rouge, 90 au vert et 180 au bleu.

2.5 Traitements statistiques

En ce qui concerne les statistiques descriptives, nous avons calculé les valeurs moyennes et les écarts types des paramètres pour chacune des stations. Pour les statistiques inférentielles, l'ensemble des données morphologiques, des données relatives au couleurs des anoles de la Grande-Terre ainsi que des données climatiques ont été traitées statistiquement sur systat®. De manière à caractériser les relations pouvant exister entre les différentes variables, le coefficient de corrélation r de Bravais-Pearson a été calculé pour chaque relation ainsi que la probabilité p . En ce qui concerne les comparaisons 2 à 2 entre les différentes stations, deux tests statistiques non paramétriques ont été utilisés successivement : (i) le test de Friedman et (ii) le test de Wilcoxon. Pour chaque test, le seuil de significativité a été fixé à $p < 0,05$.

3 RESULTATS & DISCUSSION

3.1 Densité des populations sur la Basse-Terre et la Grande-Terre de Guadeloupe et les îlets

La collecte des anoles a été réalisée au cours de 2 campagnes, en Février et en Juillet 2013. Aucune différence de densité de population n'a été observée entre ces deux campagnes. Il semble donc que la période de l'année (saison sèche vs saison des pluies) importe peu sur les résultats de l'étude. Par contre, quelque soit la période, la répartition est très inégale en fonction des habitats rencontrés. Ainsi, il s'avère que la densité de population, sur la Basse-Terre et la Grande-Terre de Guadeloupe, est proportionnelle à la densité de la population humaine en zones semi-urbaine, dès lors que les conditions environnementales le permettent. En zones urbaines bien qu'ils soient présents sur des habitats de substitution tels que les maisons, la présence de jardins arborés semble avoir une influence positive sur la densité de la population.

Nous avons recensé deux grands types de facteurs qui semblent influencer sur la densité de population des anoles, à savoir des facteurs anthropiques et des facteurs liés aux écosystèmes. En ce qui concerne les facteurs anthropiques, le premier concerne les zones de cultures intensives telles que la canne à sucre ou la banane. Ainsi, nous n'avons presque jamais trouvé d'individus dans ces cultures. Trois hypothèses peuvent être envisagées.

1. Les anoles établissent des structures sociales sur un support qu'ils définiront comme leurs territoires sur lesquels ils se reproduiront. Le cycle conquête du territoire – reproduction – croissance des juvéniles, qui dure environ 1 an est beaucoup trop long vis à vis de celui de la culture de la canne à sucre (entre 10 et 12 mois) ou de la banane (9 à 12 mois). En effet, même si les juvéniles peuvent arriver à maturité sexuelle, ils seront éliminés du territoire de par les méthodes mécaniques de récolte.
2. L'écotoxicologie, à savoir la pollution engendrée par l'utilisation de pesticides dans les cultures. Le chlordécone en est un exemple symptomatique, puisque même s'il est interdit depuis 1993 et a été utilisé clandestinement jusqu'en 2002, les sols et les nappes phréatiques sont toujours empoisonnés. Les traitements phytosanitaires qui l'ont remplacés aujourd'hui ne sont pas neutres non plus (herbicide Paraquat, anti-fourmi Mirex, etc.).
3. La fragmentation des cultures : l'absence de haies dans les cultures, permettant l'installation « durable » de populations d'anoles. Ainsi, par exemple, pour la station 8 (INRA), les seuls anoles que nous avons trouvés (en nombre) sont installés sur les locaux de l'INRA, alors qu'aucun n'a été observé dans les bananeraies. Il en a été systématiquement de même pour toutes les stations localisées dans des cultures de type intensives.

Le second facteur anthropique concerne la construction de nouvelles zones d'habitation. Un exemple caractéristique est celui du nouveau lotissement du domaine de la Boissière sur la commune de Sainte-Rose (station 77). Nous y avons trouvé un seul individu sur l'ensemble du site qui fait 5 ha. Après discussion avec un propriétaire, il s'avère que la construction du lotissement a été précédée d'un déboisement quasi complet de l'ensemble du site. Nous pouvons donc poser l'hypothèse que ce déboisement a résulté en une éradication de l'ensemble de la biodiversité et donc des anoles présents originellement. Un suivi de la population dans les années à venir permettra de quantifier la recolonisation de cet habitat par les anoles d'un point de vue spatio-temporel.

En ce qui concerne les facteurs éco-systémiques, il semble que la répartition et la densité des populations dépendent des caractéristiques du biotope tels que les facteurs climatiques (vent, température, ensoleillement) (Fig. 16) et la végétation (Fig. 17). Ainsi, 2 cas peuvent être envisagés :

1. Sur la Grande Terre de Guadeloupe, la densité des individus est très faible sur les zones de plus faible pluviométrie et les plus exposées aux vents dominants. Ces zones sont localisées d'une part entre la pointe de la Grande Vigie (station 205) et le Trou du Souffleur à l'extrême Nord, et d'autre part entre Saint François et la Pointe des Châteaux. Une hypothèse serait que les conditions climatiques de ces zones induiraient une perte hydrique des individus qui ne pourrait être compensée par des apports hydriques suffisants par la pluviométrie ou les réserves hydrologiques (en eau douce) présentes sur le terrain.

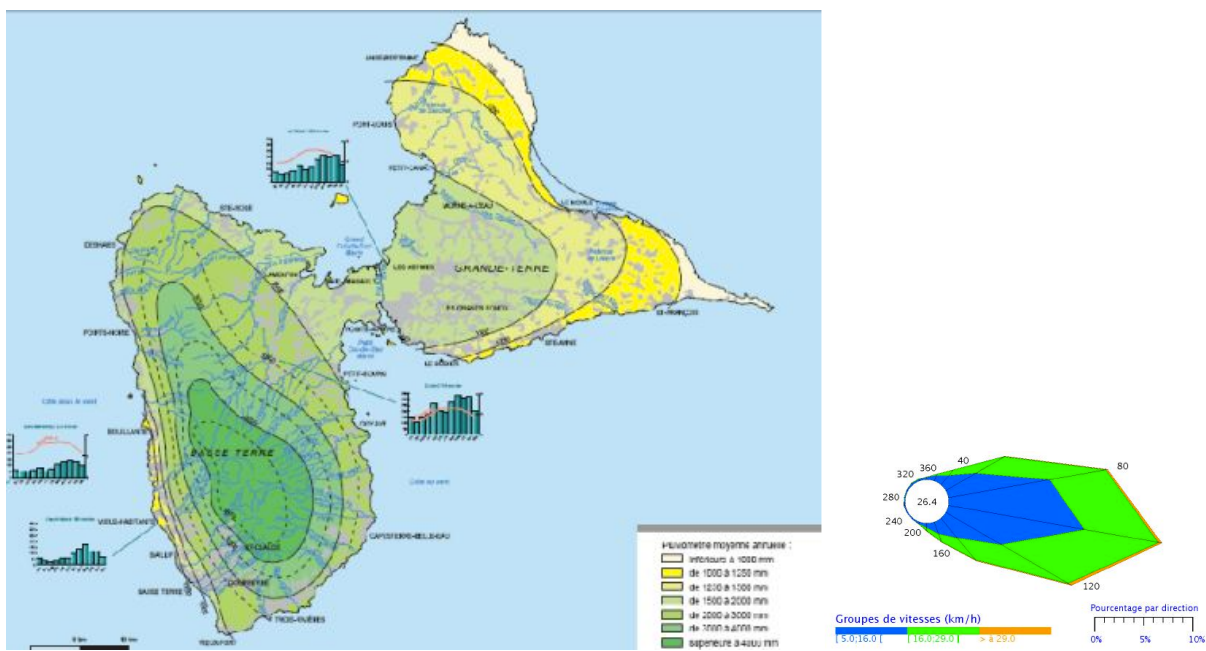


Fig. 16. (Gauche) Pluviométrie moyenne sur la Basse-Terre et la Grande-Terre de Guadeloupe (source DEAL de la Guadeloupe). (Droite) Vents dominants à la station de l'aéroport de Pointe à Pitre (Météo France).

2. Sur la Basse-Terre de Guadeloupe, très peu d'individus ont été observés dans les étages de forêt ombrophile, à l'exception des zones anthropisées telles que la cascade aux Ecrevisses (station 51), la Maison de la Forêt (station 50), le Zoo de Guadeloupe (station 46), le Morne à Louis (station 47), le parking du Carbet (station 18), les Bains Jaunes (station 28), la Source de la Sofaïa (station 78) et autres.

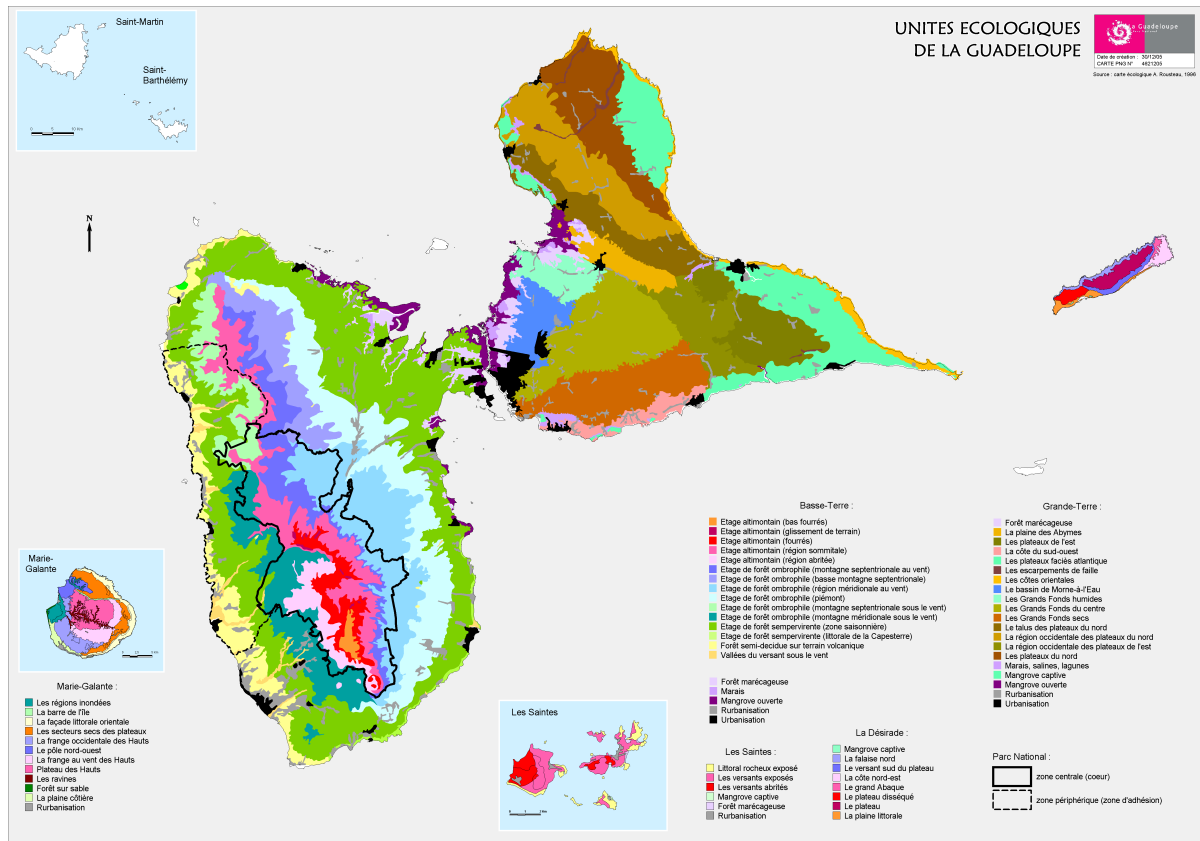


Fig. 17. Les unités écologiques de la Guadeloupe

Par ailleurs, à l'exception des Bains Jaunes où les individus présentent des caractéristiques morphométriques de très grande importance (masse = 11,34 g, SVL = 77 mm), les individus présentent des tailles moyennes, voir très faibles. Il semble de plus que cette taille soit proportionnelle au niveau d'anthropisation de la station. Ainsi, les individus de plus faible masse (moyenne = 3,03 g) ont été observés aux Sources de la Sofaïa. Les individus de plus grande masse, outre les Bains Jaunes, ont été observés au Zoo des Mamelles (moyenne 8,27 g) et au Parking du Carbet (7,91 g).

Au niveau de l'analyse, il faut garder à l'esprit que ce n'est pas parce que l'on n'a pas observé d'individus dans la forêt ombrophile non anthropisée (et en particulier en cœur de parc) qu'il ne sont pas présents, en faible densité, dans des étages supérieurs de la forêt (hauteur supérieure à 3 m) comme proposé par Lazell (Lazell, 1972). En effet, comment expliquer autrement la présence d'individus sur certaines stations s'ils ne peuvent radier en se déplaçant dans la canopée ? Il est à noter que cette réflexion concerne tout particulièrement les anoles des montagnes (*Anolis marmoratus alliaceus*), endémiques de la forêt équatoriale primaire du cœur de parc. Un autre argument en faveur de la présence d'individus dans la canopée et non pas en dessous serait la recherche de source de chaleur par ces vertébrés ectotherme, la lumière du soleil ne pouvant que difficilement pénétrer dans la forêt primaire tropicale. En d'autres termes, la hauteur de l'habitat des individus dépendrait du taux de pénétration de la lumière du soleil dans la forêt (clairière vs forêt dense). Cette hypothèse reste à être validée au cours d'une mission d'exploration de la canopée en cœur de parc.

La relation entre les périodes de reproduction et les biomes pourrait également jouer un rôle sur la densité des populations observées. Il a en effet été montré que dans la forêt ombrophile où les anoles sont thermoconformes, la reproduction suit des cycles saisonniers très marqués. Au contraire, dans les zones ouvertes, où les anoles thermorégulent, ils se reproduisent tout au long de l'année, la différence avec les précédents étant plus marquée entre Octobre et

Décembre (Huey, 2014)². Ces différences de durées des périodes de reproduction pourraient ainsi conduire à une plus forte densité de population en zones ouvertes qu'en zones ombrophiles.

3.2 Répartition des populations sur la Basse-Terre et la Grande-Terre de Guadeloupe

3.2.1 Classification

Selon Lazell (Lazell, 1964, 1972), il semble possible de distinguer 12 sous-espèces d'*Anolis marmoratus* sur la Guadeloupe et ses dépendances :

1. *Anolis marmoratus marmoratus* (Duméril & Bibron, 1837) sur la Basse-Terre ;
2. *Anolis marmoratus alliaceus* (Cope, 1864) sur la Basse-Terre ;
3. *Anolis marmoratus girafus* (Lazell, 1964) sur la Basse-Terre ;
4. *Anolis marmoratus setosus* (Lazell, 1964) sur la Basse-Terre ;
5. *Anolis marmoratus speciosus* (Garman, 1887) sur la Basse-Terre et la Grande-Terre ;
6. *Anolis marmoratus inornatus* (Lazell, 1954) sur la Grande-Terre ;
7. *Anolis marmoratus kahouannensis* (Lazell, 1964) sur l'Îlet à Kahouanne ;
8. *Anolis marmoratus chrysops* (Lazell, 1964) sur les îles de la Petite-Terre (Terre de Bas et Terre de Haut) ;
9. *Anolis marmoratus desiradei* (Lazell, 1964) sur l'île de La Désirade ;
10. *Anolis marmoratus fereus* (Cope, 1864) sur l'île de Marie-Galante ;
11. *Anolis marmoratus terraealtae* (Barbour, 1915) sur les îles des Saintes (Terre de Haut) ;
12. *Anolis marmoratus caryae* (Lazell, 1964) sur les îles des Saintes (Terre de Bas).

Différentes révisions de cette classification ont été proposées dans la littérature. Ainsi, Breuil (Breuil, 2002; Henderson and Breuil, 2012) a proposé de reclasser certaines sous-espèces au statut d'espèce :

1. *Anolis kahouannensis* sur l'Îlet à Kahouanne ;
2. *Anolis ferreus* sur Marie-Galante.
3. *Anolis terraealtae terraealtae* sur les îles des Saintes (Terre de Haut)
4. *Anolis terraealtae caryae* sur les îles des Saintes (Terre de Bas)

Il est à noter qu'en ce qui concerne les îlets Pigeon, ce même auteur indique que les individus qui y habitent sont de la sous espèce *A. m. girafus*. Cette donnée aura son importance dans la suite de la discussion (Cf.3.2.5).

Enfin, Nicholson (Nicholson et al., 2012) a proposé de reclasser les espèces du groupe *bimaculatus* dans le clade *Ctenonotus* :

1. *Ctenonotus marmoratus marmoratus* (C. Duméril and Bibron, 1837) ;
2. *Ctenonotus marmoratus alliaceus* (Cope, 1864) ;
3. *Ctenonotus marmoratus girafus* (Lazell, 1964) ;
4. *Ctenonotus marmoratus setosus* (Lazell, 1964) ;
5. *Ctenonotus marmoratus speciosus* (Garman, 1887) ;
6. *Ctenonotus marmoratus inornatus* (Lazell, 1964) ;
7. *Ctenonotus kahouannensis* (Lazell, 1964) ;

² <http://www.anoleannals.org/2014/01/07/sicb-2014-micro-landscape-variation-in-reproduction/>

8. *Ctenonotus chrysops* (Lazell, 1964) ;
9. *Ctenonotus desiradei* (Lazell, 1964) ;
10. *Ctenonotus ferreus* (Cope, 1864) ;
11. *Ctenonotus marmoratus caryae* (Lazell, 1964) ;
12. *Ctenonotus terraealtae* (Barbour, 1915).

Dans le cadre de ce rapport qui ne concerne que les populations d'anoles de Grande-Terre, Basse-Terre, l'Îlet à Kahouanne et les Îlets Pigeon, nous considérerons *a priori* la classification suivante :

1. *Anolis marmoratus marmoratus* (Duméril & Bibron, 1837) sur la Basse-Terre ;
2. *Anolis marmoratus alliaceus* (Cope, 1864) sur la Basse-Terre ;
3. *Anolis marmoratus girafus* (Lazell, 1964) sur la Basse-Terre et les Îlets Pigeon ;
4. *Anolis marmoratus setosus* (Lazell, 1964) sur la Basse-Terre ;
5. *Anolis marmoratus speciosus* (Garman, 1887) sur la Basse-Terre et la Grande-Terre ;
6. *Anolis marmoratus inornatus* (Lazell, 1954) sur la Grande-Terre ;
7. *Anolis marmoratus kahouannensis* (Lazell, 1964) sur l'Îlet à Kahouanne.



Fig. 18. Planche présentant les squamates de la Guadeloupe (Père Du Tertre, 1667).

Ainsi, nous gardons la dénomination classique du clade du groupe *bimaculatus*, à savoir *Anolis sp.* En effet, la classification proposée par Nicholson est encore très loin de faire l'unanimité dans la littérature et la communauté herpéthologique. De plus, la dénomination « Anolis » est historiquement apparue dans la littérature pour dénommer des squamates de la Guadeloupe (Père Du Tertre, 1667). Il est à noter que ces « Anolis » décrits par le Père Du Tertre étaient en fait des abolos ou améives de Guadeloupe (*Ameiva Cineracea*), les *Anolis* modernes étant dénommés « Gobe-mouche » (Fig. 18).

En ce qui concerne les Ilets à Kahouanne, nous gardons la classification de Lazell. En effet, aucune donnée scientifique dans la littérature ne nous paraît à l'heure actuelle satisfaisante pour justifier de considérer la sous-espèce *kahouannensis* comme une espèce à part entière, même si la discussion reste naturellement ouverte.

3.2.2 Les anoles de la Grande-Terre de Guadeloupe

En ce qui concerne les anoles de la Grande-Terre, l'ensemble des données présentées synthétise les données acquises au cours de prélèvements faits par mes soins dans le cadre des missions de Février et Juillet 2013, ainsi que celles obtenues par Sophie Quinquenel dans le cadre de son stage recherche de Master1 ECOTROP de l'Université des Antilles et de la Guyane en Février 2013 (co-encadrement Pierre LEGRENEUR et Jérôme GUERLOTTE, PU à l'UAG).

Sur la Grande-Terre de Guadeloupe, deux sous-espèces cohabitent, *ie. A. m. speciosus* au Sud et *A. m. inornatus* au Nord (Fig. 19).

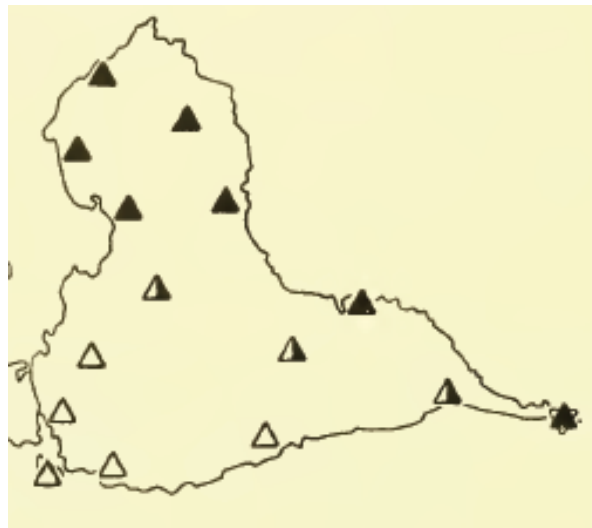


Fig. 19. Répartition des anoles de la Grande-Terre de Guadeloupe (Lazell, 1964). Triangles pleins : *Anolis marmoratus inornatus*. Triangles vides : *Anolis marmoratus speciosus*. Triangles mi-plein : phénotype intermédiaire entre les 2 sous-espèces.

Les deux populations sont théoriquement séparées par la plaine de Grippon qui est une plaine d'effondrement au pied des Grands Fonds (au Sud) et des hauts plateaux du Nord. Le relief uniformément plat de cette plaine alluviale contraste avec les escarpements de failles, au Nord et au Sud, qui sont nets et bien marqués dans le paysage³ (Fig. 20). Au regard de la littérature, les anoles endémiques de cette zone de transition sont identifiés comme étant des individus intermédiaires *A. m. speciosus* x *inornatus* (Lazell, 1964).

³ <http://www.paysagesdegueloupe.com/index.php/plaines-grande-terre/plaine-grippon>

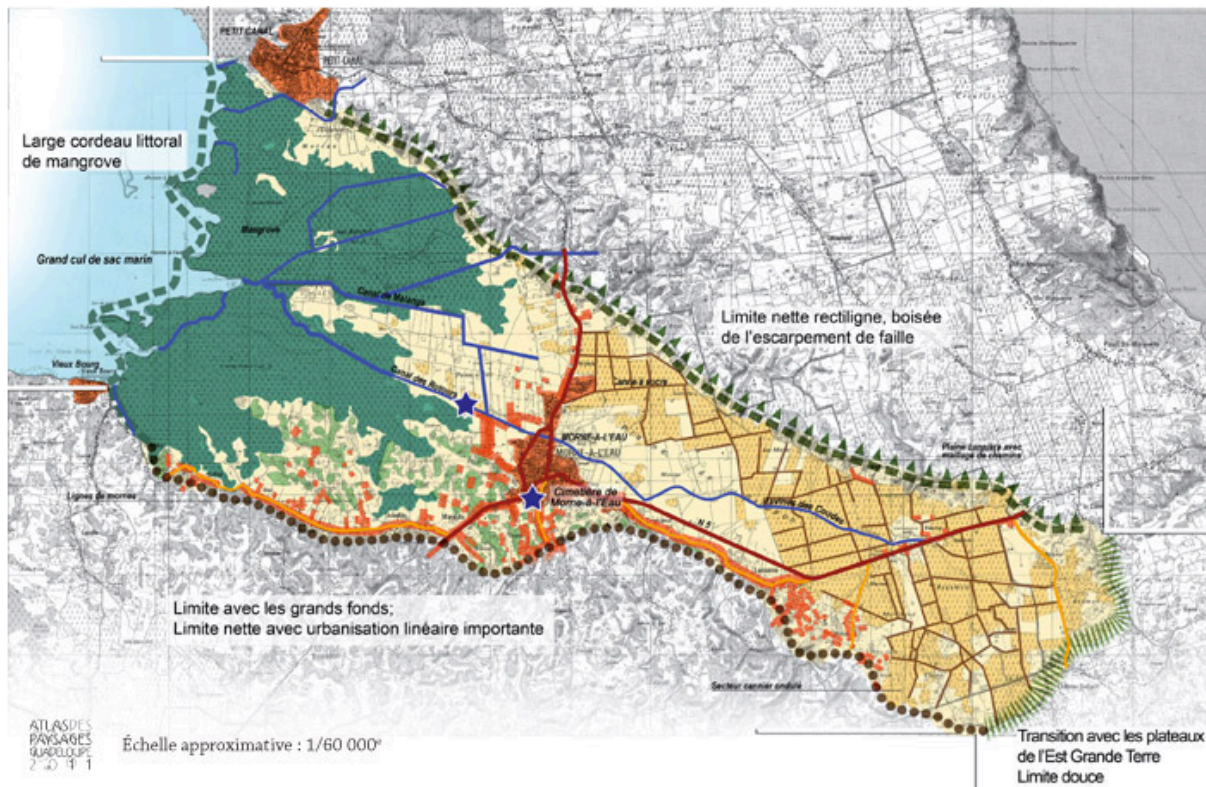


Fig. 20. Carte synthétique de présentation de l'unité paysagère de la plaine de Grippon et de ses limites (source : <http://www.paysagesdeguaadeloupe.com/index.php/plaines-grande-terre/plaine-grippon>).

Les sous-espèces d'anoles de la Grande-Terre, comme celles de la Basse-Terre sont issues d'un processus de spéciation parapatrique qui n'aurait atteint que le stade initial de la spéciation (Muñoz et al., 2013), à savoir des variations de couleur et de comportement (Underwood and Williams, 1959; Lazell, 1972; Williams and Rand, 1977; Thorpe et al., 2004) plutôt que des variations de caractères associés à des divergences écomorphologiques (Knox et al., 2001). D'un point de vue géographique, les divergences de couleur pourraient résulter d'une séparation entre deux populations. Mais ces divergences seraient le plus souvent adaptatives, résultant d'une sélection vis à vis des capacités de camouflages des individus dans l'environnement (Rosenblum, 2006). Ces divergences de coloration conduiraient à la spéciation car les anoles utilisent des signaux de couleur dans le cadre de leurs interactions intraspécifiques, induisant dès lors une isolation reproductive (Losos, 1985; Losos, 2009; Ng and Glor, 2011).

En ce qui concerne les mâles, *A. m. speciosus* est classiquement décrit comme un anole dont le tronc est vert, la tête et la queue bleutées et avec un ocelle bleu autour de l'œil. *A. m. inornatus*, comme son nom l'indique, ne présente pas d'ornement. Son corps est vert-jaune tirant vers le marron au niveau de la tête. L'ocelle de l'œil est jaune, marron ou crème. Par contre, les deux sous-espèces ont des fanons similaires, à savoir d'une couleur jaune-orangée. Pour les femelles et les juvéniles, ils ne présentent pas de différences interspécifiques au regard de leurs couleurs et dessins (Fig. 21).

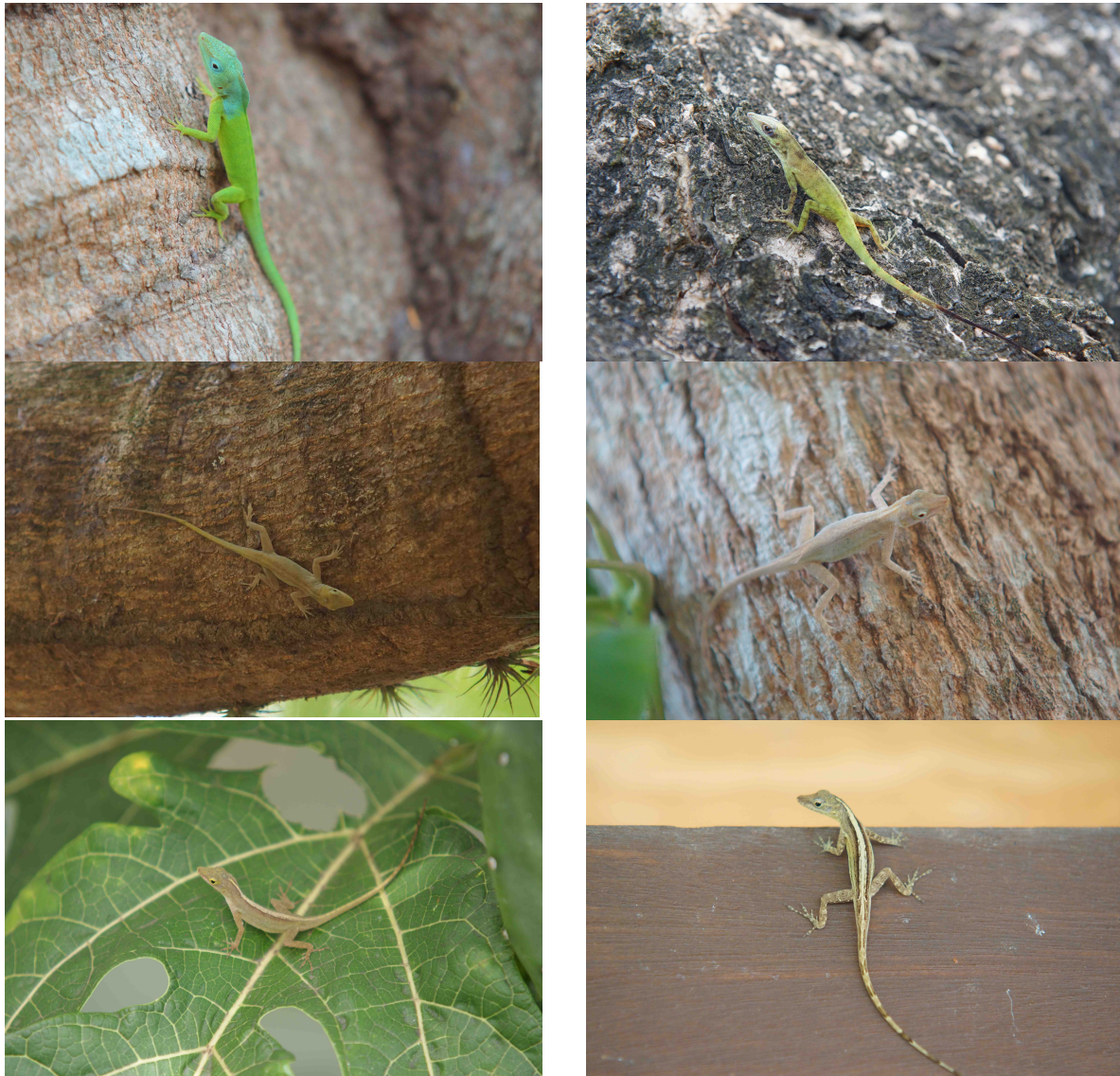


Fig. 21. Individus mâles (1^{ère} ligne), femelles (2nde ligne) et juvéniles (3^{ème} ligne) d'*Anolis marmoratus speciosus* (colonne gauche) et d'*Anolis marmoratus inornatus* (colonne droite).

Ces différences phénotypiques pourraient donc résulter, comme nous l'avons vu précédemment, de différences liées à des facteurs éco-systémiques tels que la structure des sols ou la végétation pour que les individus puissent se camoufler et donc diminuer la pression de prédation qui s'exerce sur eux.

La région des Grand-Fonds, constituée des communes de Gosier, Les Abymes, Sainte-Anne, Morne à l'Eau et le Moule est vallonnée et composée de calcaires qui reposent sur une base volcanique. L'habitat mésique est constitué d'une végétation d'arbres à feuilles larges. La transition avec l'habitat xérique des plateaux du Nord est brutale et se produit sur une distance de 2 à 4 kilomètres. Le phénotype *speciosus* est donc associé à un habitat mésique alors que le phénotype *inornatus* est associé à un habitat xérique constitué de plaines ouvertes et sèches. Cependant, la coloration bleue présente chez les *speciosus* ne peut être expliquée par des problématiques de camouflage. En effet, cette couleur est particulièrement visible et utilisée de manière extensive chez les squamates dans le cadre de la communication (Cooper and Burns, 1987; Zamudio and Sinervo, 2000; Macedonia, 2001). Elle jouerait donc un rôle essentiel dans le cadre de la sélection sexuelle des partenaires. Ainsi, la couleur bleue de la tête (voir de la queue) chez *A. m. speciosus* serait plus associée à des mécanismes de reconnaissance qu'à des problématiques de camouflage. Par extension, il a été proposé que

dans le cas des îles des Petites-Antilles, comme la Guadeloupe où une seule espèce est présente, la couleur des anoles, et en particulier celle de la tête, aurait une fonction essentielle de communication intraspécifique (Williams and Rand, 1977).

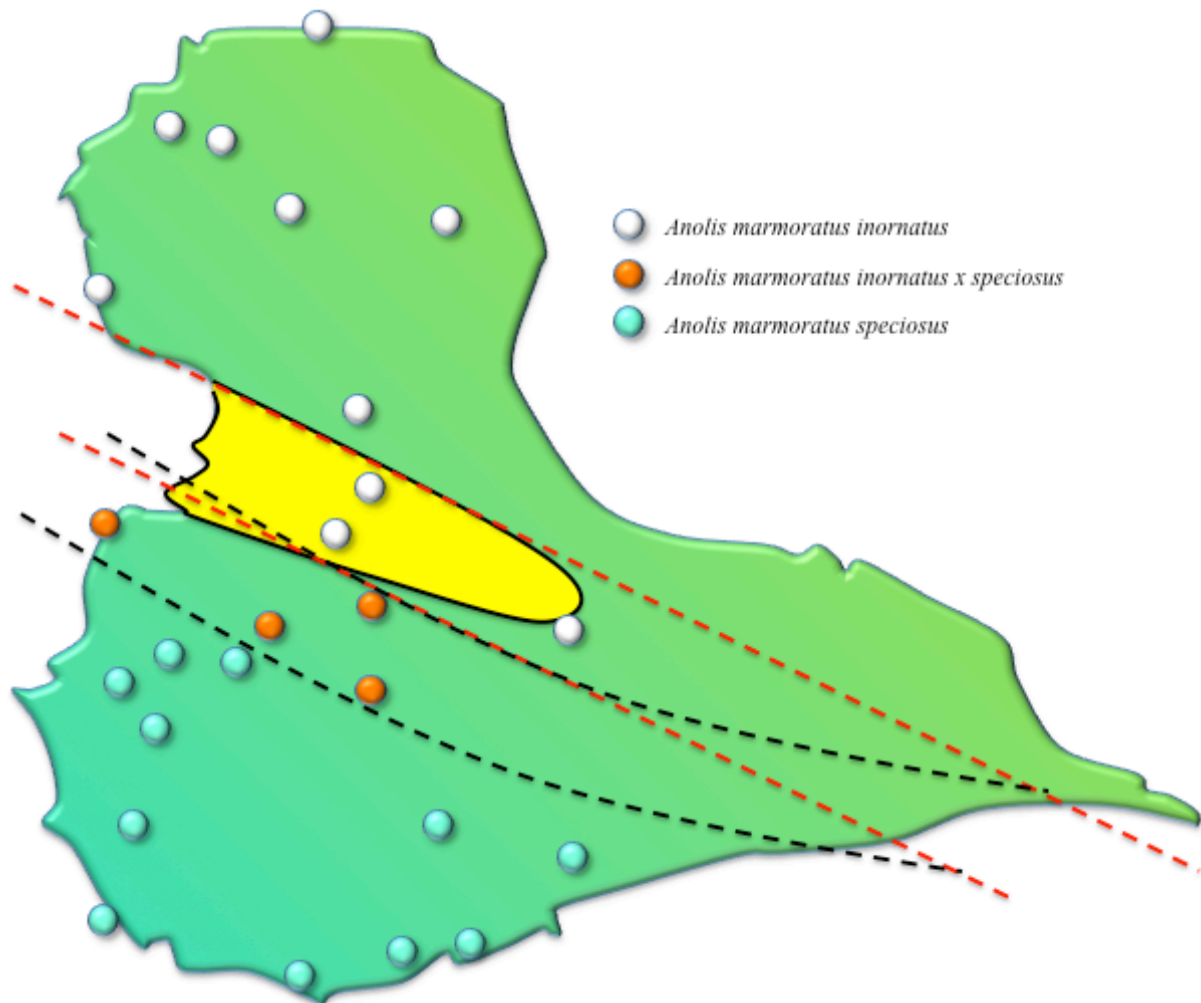


Fig. 22. Répartition des anoles de la Grande-Terre de Guadeloupe. La zone en jaune représente la plaine de Grippon. La zone délimitée par les traits pointillés rouges correspond à l'aire de répartition des phénotypes intermédiaires *A. m. inornatus x speciosus* en 1964 (Lazell, 1964). La zone délimitée par les traits pointillés noirs correspond à l'aire de répartition des mêmes phénotypes intermédiaires suite aux missions de 2013.

Au regard de l'ensemble de ces données, il semble que la couleur des anoles et les dessins de la robe aient des fonctions de camouflage et de communication en fonction de l'écosystème dans lequel ils habitent (Muñoz et al., 2013). Ainsi, les données de colorimétrie montrent que le phénotype *inornatus* est similaire à celui de son environnement et serait donc une réponse à des problématiques de camouflage dans un habitat xérique et ouvert. Au contraire, le phénotype *speciosus* est parfaitement visible dans son habitat mésique, même si la couleur verte du tronc est similaire à l'environnement. Ainsi, le tronc aurait une fonction de camouflage alors que les parties bleues interviendraient dans la communication. Il s'en suit que la sélection sexuelle primerait sur le camouflage dans des environnements fermés (comme les Grands Fonds) où la pression de prédation serait moindre (Reznick and Endler, 1982; Kemp et al., 2009).

Dans le cadre de notre étude, et à l'analyse des phénotypes des individus, nous avons retrouvé globalement la même répartition géographique entre les phénotypes *inornatus* et *speciosus* (Fig. 22). La différence la plus notable est le décalage vers le Sud de la zone de transition des

phénotypes intermédiaires, induisant de fait une extension vers le Sud de l'habitat d'*A. m. inornatus*, et une réduction de l'habitat d'*A. m. speciosus*. Ainsi, la plaine de Grippon ne représente plus, comme c'était le cas dans les études précédentes, une zone de variation clinale entre les deux sous-espèces, mais une part de l'aire de répartition d'*A. m. inornatus*. La frontière nord de nouvelle zone de variation clinale correspondrait à la limite Sud de la Plaine de Grippon. La largeur de cette zone serait, quant à elle, restée similaire.

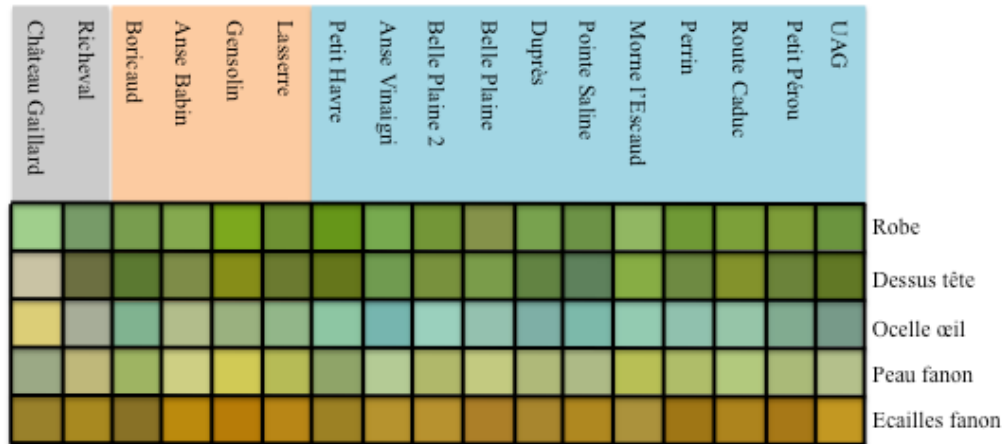


Fig. 23. Caractères colorimétriques des anoles de la Grande-Terre de Guadeloupe. En bleu, phénotype *speciosus*. En orange, phénotype *inornatus x speciosus*. En gris, phénotype *inornatus*.

Certains facteurs anthropiques pourraient expliquer ce résultat. Le principal pourrait être l'urbanisation et donc la création d'habitats de substitution et une fragmentation du paysage. Le second, lié en partie au précédent, serait le défrichement alarmant des Grands Fonds, où la forêt n'est pas protégée (23 procès verbaux dressés en 2005 par l'ONF), induisant un important morcellement de cette zone. Les raisons de ces défrichements sont diverses⁴ : (i) la création du traditionnel jardin créole est une des plus fréquentes. Même s'il est toléré, il ne peut pas dépasser 10 ares ; (ii) de nombreux terrassements sauvages, sans autorisations de défrichement préalables, ont pour origine le besoin ressenti par les propriétaires héritiers de se réserver une parcelle de terrain constructible pour le futur ; (iii) le prélèvement illégal de tuff est parfois à l'origine de défrichements. Un détournement de la législation en matière d'extraction de matériaux conduit les entrepreneurs de travaux publics à négocier avec les propriétaires le prélèvement en contrepartie de travaux de terrassement avant construction. Dans certains cas, l'extraction abusive de tuff en raison de sa qualité conduit même l'entrepreneur à devoir rémunérer le propriétaire au mètre cube prélevé. On découvre alors de véritables carrières ouvertes clandestinement, parfois sous couvert d'un permis de construire, et le développement d'une économie « souterraine » ; (iv) le charbon est une autre filière qui suscite des inquiétudes : les propriétaires font réaliser le « nettoyage » d'une partie de leur terrain. Ils récupèrent le bois, le transforment en charbon et alimentent ainsi un véritable marché parallèle.

La question est dès lors de savoir pourquoi le phénotype *inornatus* aurait radié au dépend du phénotype *speciosus*. Il est possible de poser l'hypothèse selon laquelle la caractéristique ouverte ces nouveaux habitats serait plus favorable, en terme de fitness, à des caractères favorisant le camouflage face aux prédateurs nombreux qui accompagnent classiquement l'urbanisme comme par exemple les chats, les chiens les grives et les merles. Il est à noter que les différences les plus importantes entre les différentes sous-espèces concernent la couleur du dessus de la tête ainsi que de l'ocelle de l'œil qui passe du bleu chez *A. m. speciosus* au crème chez *A. m. inornatus* (Fig. 23). Chez les phénotypes intermédiaires, l'ocelle est gris-vert.

⁴ Source ONF.

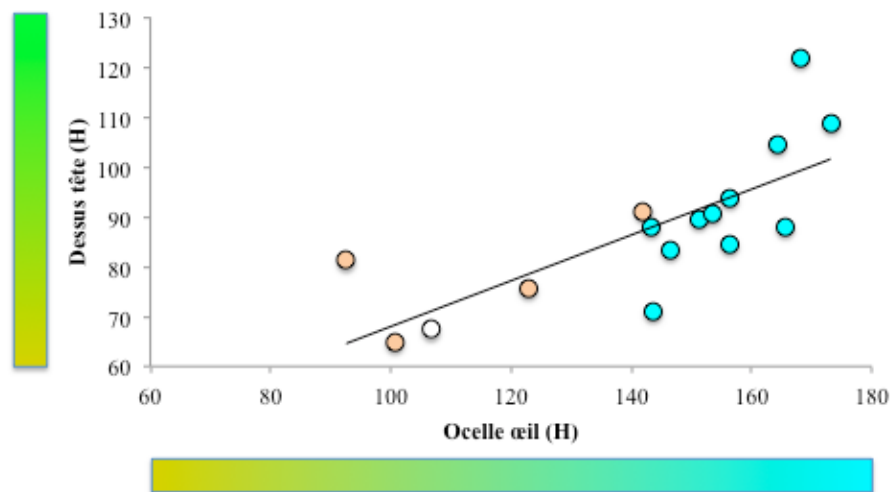


Fig. 24. Relation entre les teintes (H : Hue) de la tête et de l'ocelle de l'œil pour l'ensemble des anoles de Grande-Terre de Guadeloupe. Points bleus : *A. m. speciosus*. Points blancs : *A. m. inornatus*. Points oranges : *A. m. speciosus x inornatus*. Les palettes accolées aux axes des abscisses et des ordonnées indiquent les correspondances entre les valeurs de H et la teinte observée.

Par ailleurs, l'analyse par colorimétrie (mesure de la teinte H : Hue) des variations de couleurs entre les individus des différentes stations montre qu'il existe une corrélation significative entre la couleur de l'ocelle de l'œil et la couleur de la tête ($N = 16$, $r = 0,754$, $p < 0,001$) (Fig. 24). Ainsi, plus le vert de la tête tend vers le jaune et plus le bleu de l'ocelle de l'œil tend vers le vert. Inversement, plus le vert de la tête tend vers le bleu, plus l'ocelle de l'œil également. En d'autres termes, les teintes de la tête et de l'ocelle croissent proportionnellement.

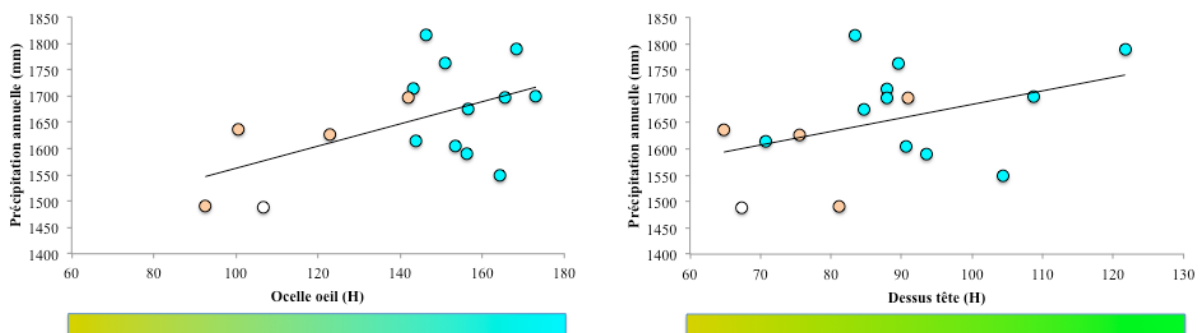


Fig. 25. Relations entre les teintes de l'ocelle de l'œil (gauche), du dessus de la tête (droite) et la pluviométrie annuelle totale aux stations. pour l'ensemble des anoles de Grande-Terre de Guadeloupe. Points bleus : *A. m. speciosus*. Points blancs : *A. m. inornatus*. Points oranges : *A. m. speciosus x inornatus*. Les palettes accolées aux axes des abscisses et des ordonnées indiquent les correspondances entre les valeurs de H et la teinte observée.

Si l'on considère les données climatiques, il s'avère qu'il existe des corrélations significatives entre la couleur de l'ocelle de l'œil et la pluviométrie ($N = 16$, $r = 0,673$, $p = 0,003$) et entre la couleur du dessus de la tête et la pluviométrie ($N = 16$, $r = 0,555$, $p = 0,021$) (Fig. 25). Ces relations sont en accord avec les données de la littérature dans le sens où la coloration dépend pour partie de l'environnement, et donc de la végétation, et en conséquence de la pluviométrie du lieu. Ainsi, dans la forêt mésophile des Grands Fonds, plus la pluviométrie est grande, plus les couleurs tendent vers le bleu ($H > 90$). Dans la forêt xérophile des plateaux du Nord, on y trouve des espèces de tailles plus modestes de par une pluviométrie moindre : le poirier, le mapou gris, le gommier rouge, et dans les zones plus dégradées des fourrés d'acacias et de campêches.

Il est à noter qu'il n'existe pas de corrélation entre la couleur et la pluviométrie pour les sous-espèces seules. Chaque sous-espèce de la Grande-Terre de Guadeloupe présente donc une homogénéité phénotypique intraspécifique en ce qui concerne la couleur des individus, alors qu'une variation clinale émerge au niveau interspécifique.

3.2.3 Les anoles de la Basse-Terre de Guadeloupe

En ce qui concerne les anoles de la Basse-Terre, l'ensemble des données présentées regroupe des données acquises au cours de prélèvements faits par mes soins dans le cadre des missions de Février et Juillet 2013. Pour la correspondance entre les stations le numéro qui leur a été attribué, le lecteur est prié de se référer à l'annexe en fin de rapport.

Sur la Basse-Terre de Guadeloupe, cinq sous-espèces cohabitent, ie. *A. m. speciosus*, *A. m. setosus*, *A. m. girafus*, *A. m. marmoratus* et *A. m. alliaceus* (Fig. 26). En ce qui concerne le phénotype *alliaceus*, il semblerait, sur la base de données génotypiques, qu'il faille distinguer les *A. m. alliaceus* Nord de ceux du Sud (Schneider et al., 2001). La ligne de partage entre les deux populations passerait approximativement par la route de la Traversée (Schneider, communication personnelle).



Fig. 26. Répartition des anoles de la Basse-Terre de Guadeloupe (Lazell, 1964). Triangles vides : *Anolis marmoratus speciosus* ; Croix : *Anolis marmoratus setosus* ; Rond noir : *Anolis marmoratus girafus* ; Carré vide : *Anolis marmoratus marmoratus* ; Rond vide : *Anolis marmoratus alliaceus*. Les symboles composés de deux des symboles précédents indiquent des phénotypes intermédiaires.

Sur l'ensemble des individus de la Basse-Terre, le taux de reconnaissance des phénotypes des sous-espèces a été de 61,5%. En 1964, ce taux avait été de 75% (Lazell, communication personnelle). Notre taux de reconnaissance se répartit comme suit :

Phénotype	Taux de reconnaissance
<i>speciosus</i>	16%
<i>setosus</i>	11%
<i>girafus</i>	8%
<i>marmoratus</i>	14%
<i>alliaceus</i>	13%
intermédiaire	17%
indéterminé	22%

Ce taux de reconnaissance rend donc compte de la proportion des différents phénotypes sur la Basse-Terre. Il semble donc que les phénotypes *speciosus* et *marmoratus* soient les plus représentés, malgré des territoires peu étendus. Au contraire, le phénotype *girafus* est celui qui est représenté par le moins d'individus sur une bande côtière peu large qui va de Basse-Terre à Pointe-Noire. En ce qui concerne le phénotype *alliaceus*, l'importance *a priori* de la population doit être modérée par la grande surface de son territoire qui couvre le centre de la Basse-Terre du Nord au Sud.

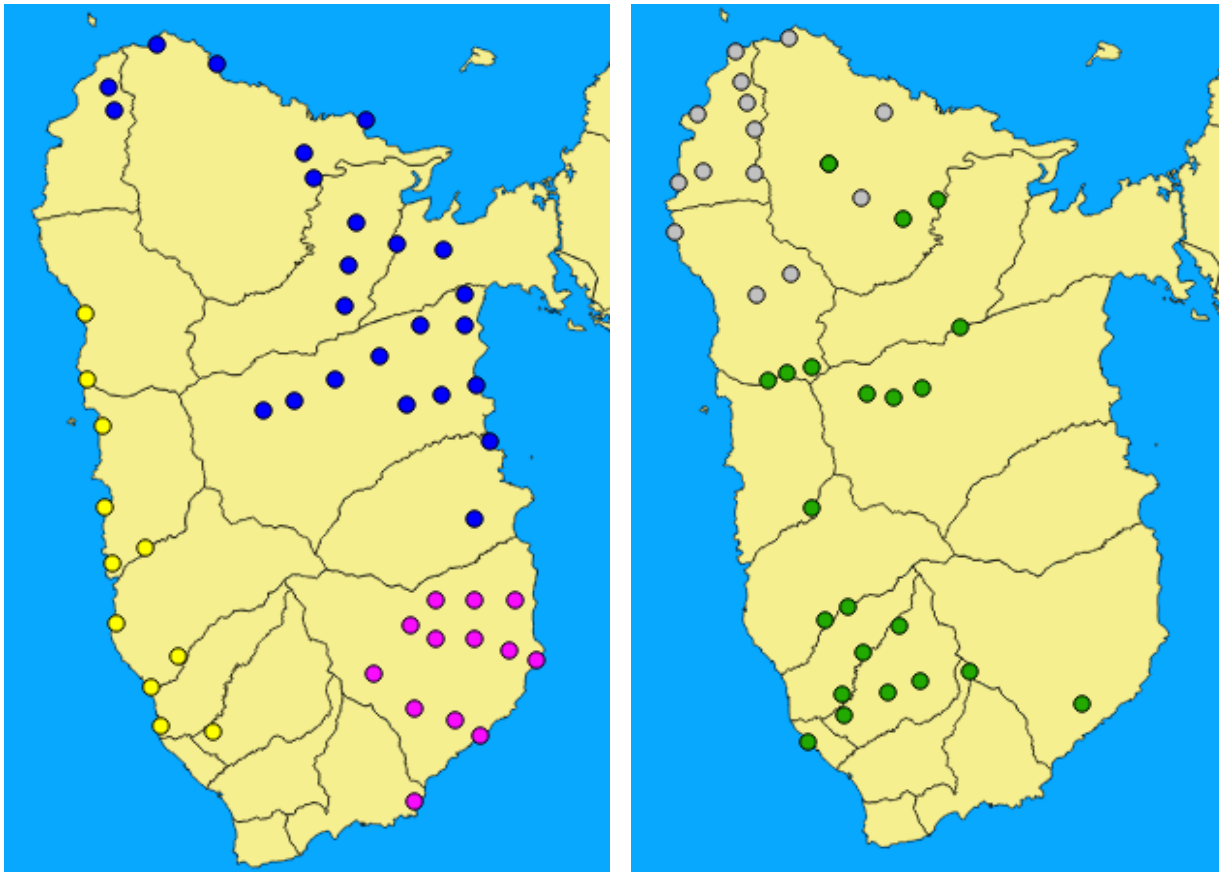


Fig. 27. Répartition des différentes sous-espèces de la Basse-Terre de Guadeloupe dans le cadre de notre étude. Bleu : *A. m. speciosus* ; Rose : *A. m. marmoratus* ; Jaune : *A. m. girafus* ; Vert : *A. m. alliaceus* ; Gris : *A. m. setosus*.

De tous les phénotypes de la Basse-Terre, *speciosus* (Fig. 28) est le seul qui soit également présent sur la Grande-Terre. *A priori* issu d'un mécanisme de spéciation parapatrique sur la Grande-Terre, il aurait ensuite radié au Nord de la Basse-Terre. Si l'on considère que cette radiation est d'origine anthropique, elle aurait pu se tenir à partir du XIX^{ème} siècle, quand le pont flottant de la Gabarre (ou pont de l'Union) a été mis en service en 1806. Au regard de nos résultats, le phénotype *speciosus* présente un fort taux de pénétration au Sud, Au Nord et vers le centre de la Basse-Terre (Fig. 27), sur des sites où Lazell (Lazell, 1964) n'indiquait n'avoir observé que des phénotypes intermédiaires. En ce qui concerne la couleur de la tête, contrairement à ce que nous avons observé sur la Grande-Terre, elle est beaucoup moins souvent bleue que ce que ne le laisserait envisager la description phénotypique classique de *speciosus*. Ainsi, la couleur du tronc est, dans la plupart des cas, répartie de manière uniforme sur l'ensemble du corps. Au regard des relations entre environnement, relations intraspécifiques et traits phénotypiques, il se pourrait que cette coloration « terne » de la tête soit lié à un habitat beaucoup plus ouverts (cultures, urbanisation) du Nord-Est de la Basse

Terre. D'un point de vue écomorphologique, nous avons montré en 2012 qu'il pouvait être caractérisé comme « tronc-canopé »⁵.



Fig. 28. (Gauche) Phénotype *speciosus*. (Droite) Phénotype *setosus*.

Anolis marmoratus setosus est endémique de la côte Nord-Ouest de la Basse-Terre. Son tronc est vert-jaune, sa queue tire vers le bleu et sa tête vers le gris-bleu (Fig. 28). L'ocelle de l'œil varie du crème au marron clair. Son fanon est jaune avec des écailles vert pâle. La caractéristique essentielle de cet anole sont les écailles de son cou qui sont coniques en forme d'épines (Fig. 29). En ce qui concerne son aire de répartition, nous avons observé des phénotypes *setosus* à l'intérieur des terres, ce qui n'était pas le cas pour Lazell en 1964. Par ailleurs, où ce dernier observait des phénotypes intermédiaires entre *setosus* et *girafus* entre l'anse Guyonneau (commune de Pointe Noire, station 61) et la Pointe Paul Thomas (commune de Deshaies, station 65), nous n'avons observé que des phénotypes *setosus* (Fig. 27) et des phénotypes indéterminés (nous en discuterons à la fin de ce chapitre) (Fig. 36). Il est à noter que seule la forme des écailles permet d'identifier avec certitude un phénotype *setosus*. En effet, les couleurs de la queue et en particulier la tête présentent des variations clinales du vert-jaune au Sud vers le vert-bleu au Nord qui pourraient être expliquées par des contacts avec d'autres phénotypes (*girafus*, *alliaceus*, *speciosus*) sans qu'il ne soit possible d'identifier objectivement les hybridations qui ont pu conduire à l'émergence de ces phénotypes. D'un point de vue écomorphologique, nos observations semblent indiquer qu'il pourrait être classé comme «tronc-canopée».

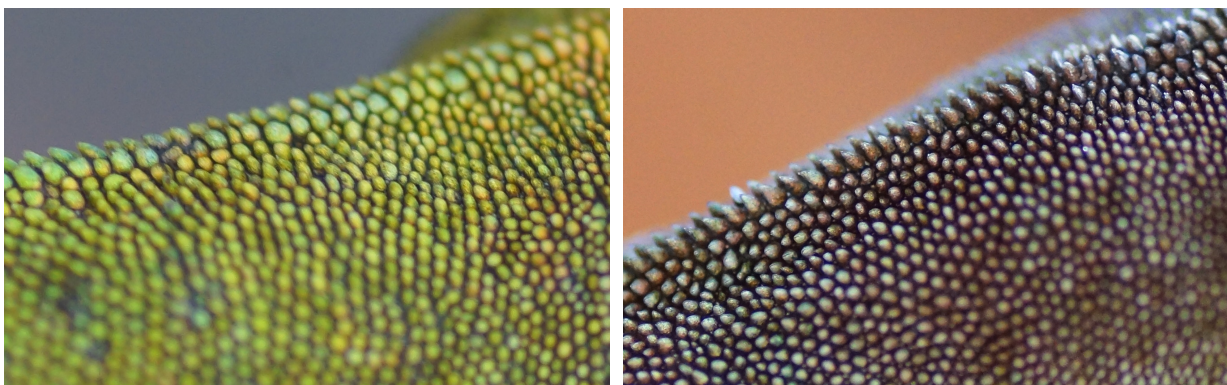


Fig. 29. Ecailles du cou chez *Anolis marmoratus girafus* à gauche et *Anolis marmoratus setosus* à droite.

⁵ Legreneur, P., Guerlotté, J., Moeckesch, B. (2012) Rapport Final du Projet *Anolis marmoratus*. Parc National de la Guadeloupe. 11 pp.

Anolis marmoratus girafus est endémique de la côte Ouest de la Basse-Terre dans la partie la plus sèche de l'île. Des lignes et des pointillés pâles produisent une forme réticulée sur le tronc. Il semblerait que ce phénotype soit l'un des plus variables de la Guadeloupe (Lazell, 1964), ce qui rend parfois la détermination complexe puisque le naturaliste pourrait être tenté d'y classer toutes les formes qui ne sont pas déterminables au regard des autres phénotypes. Pour notre part, nous nous sommes tenu au dessin réticulé sur le tronc (Fig. 30). Ce dessin est plus ou moins effacé. De manière générale, les individus du Sud ont une robe vert-bleue, alors qu'au Nord, la robe tire vers le vert-jaune pâle. Les formes réticulées les plus nettes ont été observées à Pigeon (commune de Bouillante) entre la Pointe de l'Ermitage (station 43) et Galets (station 44) (Fig. 27). Les variations clinales de ce phénotype entre Bas du Bourg (station 25) au Sud et Pigeon d'une part et entre Mahaut au Nord et Pigeon d'autre part ne sont pas corrélés avec les paramètres climatiques, laissant à supposer des variations liées aux contacts avec d'autres phénotypes (*marmoratus* au Sud, *alliaceus* au Nord et à l'Ouest, *setosus* au Nord). Classiquement, la tête, le cou et l'ocelle des yeux sont marron-gris et la queue est verte-bleu. Cependant, comme nous l'avons noté précédemment, le phénotype est extrêmement variable et dépend de la situation géographique (Sud vs Nord). D'un point de vue écomorphologique, nos propres observations suggèrent qu'*A. m. girafus* peut être classé en tant que "tronc-sol". En effet, la plupart des individus (et en particulier les femelles et les juvéniles) se déplacent et chassent leurs proies sur le sol. Dès qu'un prédateur potentiel approche, ils courent puis sautent vers l'arbre le plus proche.



Fig. 30. Variation phénotypique de la robe chez *Anolis marmoratus girafus*.

Anolis marmoratus marmoratus a été qualifié par Lazell (Lazell, 1964) comme le plus bel anole qu'il n'ait jamais observé. Il est endémique de la plaine de Capesterre, au Sud-Est de la Basse-Terre. Les adultes (mâles) sont vert pomme, avec la queue tirant vers le bleu et les membres vers le vert-jaune (Fig. 31). Il est surtout caractérisé par les marbrures orangées sur la tête et le cou. Ces marbrures sont plus ou moins importantes et peuvent aller de quelques traces sur la tête à un marquage de l'ensemble de la tête, du cou et du début du dos. Répartis

du Nord au Sud de la Pointe Constant (station 5) à l'anse de la Grande Ravine (station 19) (Fig. 27), l'importance des marbrures présente un maximum au niveau de la route conduisant de l'Ilet Pérou (stations 9 & 10) à Duflo (station 13). Il n'y a pas de corrélation avec les données climatiques, nous laissant à penser que ces variations clinales de Petit Pérou vers le Nord d'une part et de Petit Pérou vers le Sud d'autre part ne seraient liées qu'à des problématiques de spéciation, voir d'interactions avec d'autres phénotypes (*speciosus* au Nord, *alliaceus* à l'Est, *girafus* au Sud). Le fanon est jaune-orangé avec des écailles jaunes. Nos travaux semblent indiquer qu'ils pourraient être caractérisés comme des écomorphes "tronc-sol" (Legreneur et al., 2012c).



Fig. 31. Variation phénotypique de la robe chez *Anolis marmoratus marmoratus*.

L'habitat de l'anoles des montagnes, *Anolis marmoratus alliaceus* (Fig. 32), est la forêt ombrophile tropicale et la forêt mésophile du cœur de la Basse-Terre (Fig. 33). En d'autres termes, toutes les sous-espèces ont colonisé la bande côtière de la Basse-Terre, sauf le phénotype *alliaceus* qui ne se retrouve qu'exceptionnellement sur la côte (Fig. 27). L'altitude maximale à laquelle nous l'avons observé est au sommet de Morne à Louis (station 47), à 743 m d'altitude au dessus du niveau de la mer. Il est à noter que ce jour-là, la température extérieure était de 17°C, un vent violent soufflait et la pluie tombait dans un épais brouillard. Malgré ces conditions, de nombreux spécimens ont été observés sur les poteaux du grillage cernant le relais de télévision. Cela démontre, si besoin en était, que les anoles peuvent s'adapter à des environnements très divers en terme de climatologie. L'ensemble du corps est vert foncé avec des tâches noires distribuées à partir des épaules vers le tronc. Le nombre de ces tâches est très variable (de 1 à plus de 10). Il en est de même pour leur répartition, d'où une variabilité phénotypique importante (Fig. 34). Il est à noter que parfois ces tâches sont jaunes et cerclées de noir ou de crème (Fig. 35). Ces écailles jaunes ont souvent la particularité d'être plus longues que les autres écailles du corps de l'individu, formant de petits "bouquets d'épines". Le fanon est jaune orangé avec des écailles vert-jaunes.



Fig. 32. *Anolis marmoratus alliaceus* observé au Domaine de l'Habitation « La Grivelière » (maison du café).



Fig. 33. La forêt ombrophile du centre de la Basse-Terre, habitat du phénotype *alliaceus*.



Fig. 34. Variation phénotypique de la robe chez *Anolis marmoratus alliaceus*.

D'un point de vue écomorphologique, nos observations doivent nous conduire à la prudence. En effet, les individus observés l'ont été entre le tronc et le sol. Cependant, comme nous l'avons fait remarquer précédemment (§ 3.1), il semble qu'il puissent exister des populations dans la canopée de la forêt de cœur de parc. Si tel était le cas, nous pourrions affirmer qu'*A. m. alliaceus* aurait colonisé l'ensemble des strates de la forêt. Quoiqu'il en soit, les anoles sont des animaux opportunistes qui s'installent à des places compatibles avec leur physiologie ectotherme. Enfin, si l'on considère l'hypothèse de deux populations d'*A. m. alliaceus* phylogénétiquement divergentes, à savoir l'une au Nord et l'autre au Sud de la Traversée (Schneider et al., 2001), il s'avère que les individus du Nord sont plus graciles que ceux du Sud.

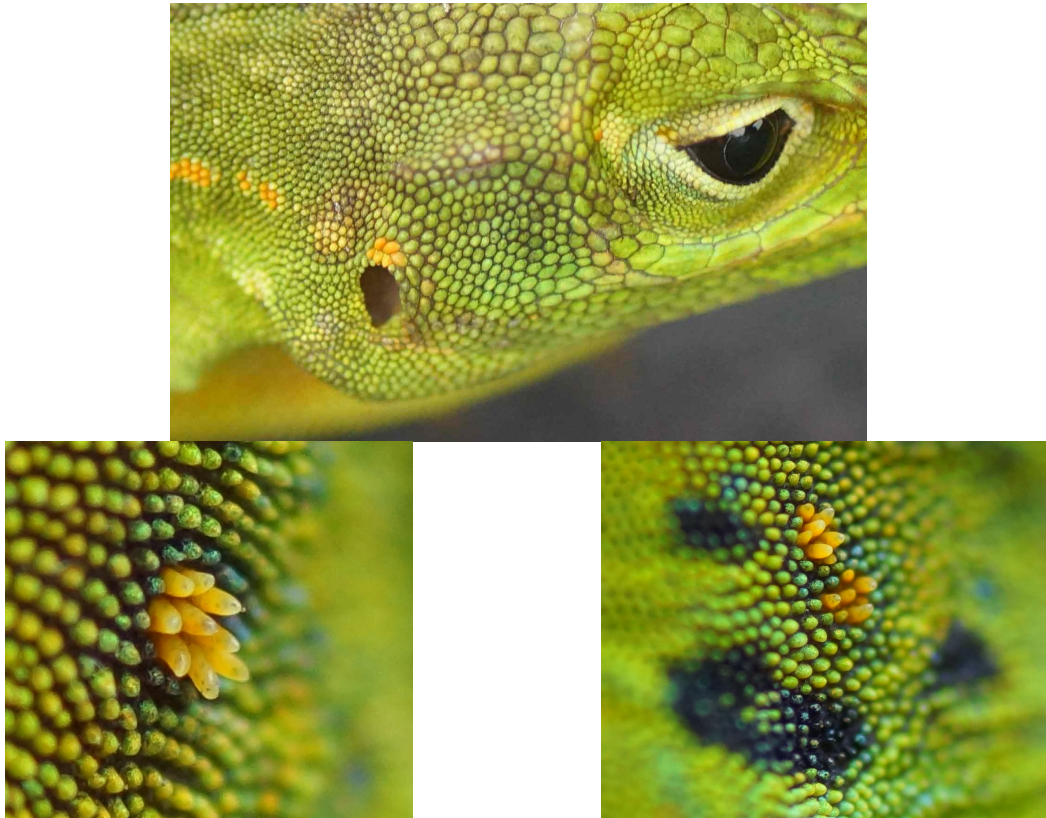


Fig. 35. Variabilité des tâches chez *Anolis marmoratus alliaceus*. Des groupements d'écaillés jaunes disposées en bouquet peuvent parfois apparaître.

En 1964, Lazell indiquait dans sa monographie sur les anoles de la Guadeloupe "there exists between two distinct populations occupying different geographic areas a zone in which "intergrade" individuals assure continuous gene flow between the two extremes." (il existe entre des populations distinctes qui occupent différentes aires géographiques une zone dans laquelle des individus intermédiaires permettent d'assurer un continuum génétique entre les deux extrêmes." En d'autres termes, les phénotypes classiquement décrits dans la littérature et utilisés comme référentiels cladistiques pourraient représenter une faible proportion de la population par rapport à la population totale des anoles de la Basse-Terre. Les autres individus seraient donc des intermédiaires phénotypiques entre les extrêmes. Ces phénotypes intermédiaires se retrouvent sur l'ensemble du territoire, et en particulier le long des voies de pénétration et les routes en particulier (Fig. 36). Ces phénotypes intermédiaires sont de deux types. Soit ils peuvent être identifiés au regard de phénotypes caractéristiques des sous-espèces décrites dans la littérature, soit ils paraissent indéterminables. En tant qu'observateur sur le terrain, je ne me suis personnellement jamais avancé à poser des hypothèses sur la caractérisation d'un individu sur la seule base de sa localisation géographique. Ainsi, par exemple, si un individu est observé vers Baille-Argent (commune de Pointe Noire), et donc entre les aires de répartition d'*A. m. girafus* et *A. m. setosus*, je le classe comme indéterminé s'il ne présente pas les caractères d'au moins l'un des phénotypes de ces derniers (réticulé pour *girafus*, écaillés du cou en forme d'épines pour *setosus*). Cela explique ainsi le nombre d'individus classés indéterminés (66%) au regard du nombre de phénotypes intermédiaires identifiés (44%). En conséquence, ce n'est pas parce qu'un phénotype intermédiaire a été caractérisé que les phénotypes qui le constituent ont été identifiés (et en particulier au point d'intersection de plus de 2 phénotypes). Inversement, ce n'est pas parce qu'un phénotype a été caractérisé comme indéterminé qu'il n'est pas le représentant d'une variation clinale entre deux phénotypes.

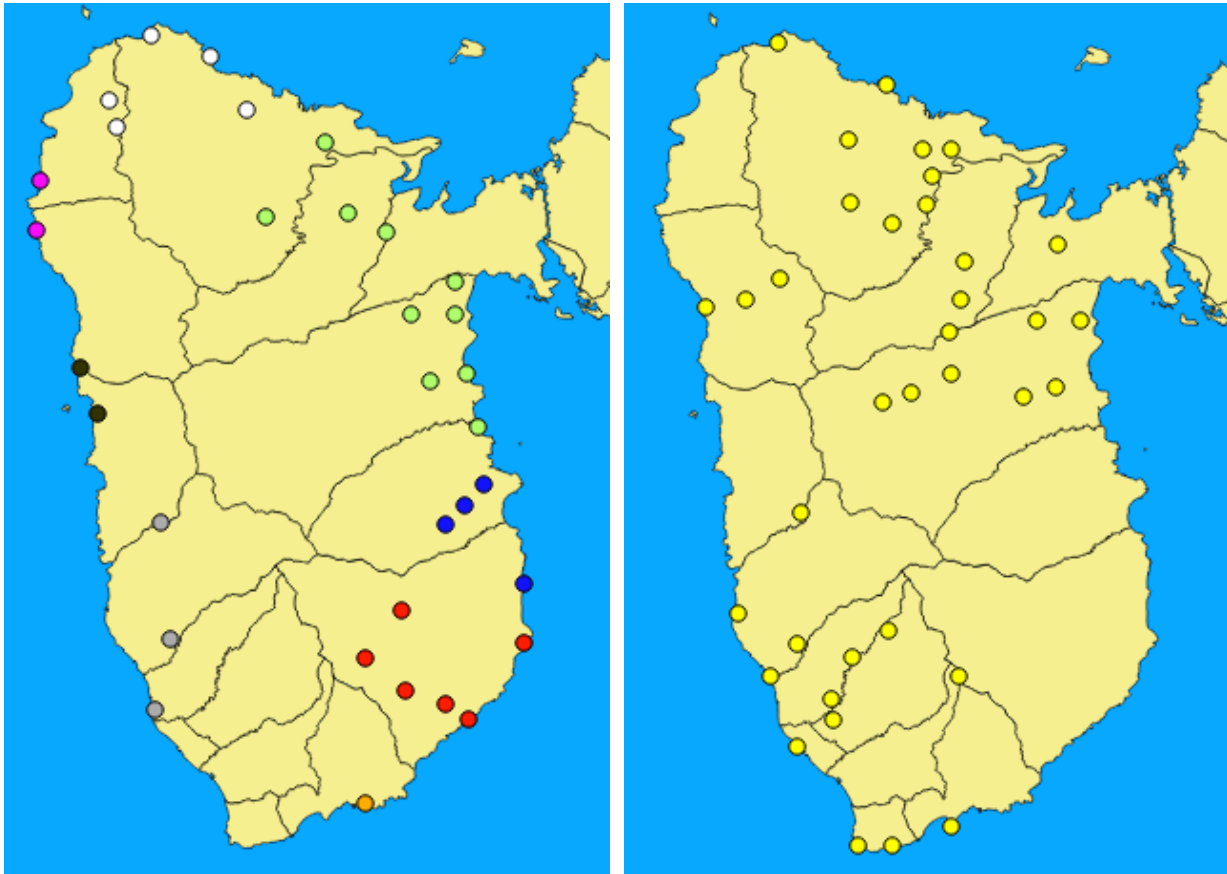


Fig. 36. Répartition des phénotypes intermédiaires et indéterminés sur la Basse-Terre de Guadeloupe. Blanc : *speciosus x setosus* ; Vert : *speciosus x alliaceus* ; Bleu : *marmoratus x speciosus* ; Rouge : *marmoratus x alliaceus* ; Orange : *marmoratus x girafus* ; Gris : *girafus x alliaceus* ; Noir : *pigeonensis x girafus* ; Rose : *setosus x alliaceus* ; Jaune : phénotype indéterminé.

En ce qui concerne les phénotypes intermédiaires identifiés, ils sont au nombre de 6 : *speciosus x marmoratus*, *marmoratus x alliaceus*, *girafus x marmoratus*, *girafus x alliaceus*, *setosus x alliaceus* et *speciosus x setosus* (Fig. 37). L'intérêt de l'identification de ces phénotypes est, dans le cadre d'études longitudinales de prédire l'évolution des aires de répartition en termes de stabilisation, régression ou augmentation, des différentes sous-espèces. Ainsi, l'observation depuis trois ans des individus le long de la D4 (route entre Saint Sauveur et la Deuxième Chute du Carbet) nous a montré une expansion du phénotype *alliaceus* par l'apparition de phénotypes *marmoratus x alliaceus* où n'étaient présents auparavant que des phénotypes *marmoratus*. Il en est de même sur la route de la traversée où apparaissent de plus en plus d'individus indéterminés au détriment du phénotype *alliaceus*. Ainsi, d'une manière générale, il semble que les aires de répartition des différents phénotypes évoluent de la manière suivante :

1. Expansion du phénotype *speciosus* vers le Sud jusqu'à la Pointe Constant (commune de Capesterre) ;
2. Stabilisation du phénotype *marmoratus* avec des risques de diminution au Nord en faveur de *speciosus* et au Sud-Ouest en faveur d'*alliaceus* ;
3. Expansion du phénotype *alliaceus* vers les bandes côtières sur les aires de répartition de *marmoratus*, *girafus*, *setosus* et *speciosus* ;
4. Diminution du phénotype *setosus* au Nord en faveur de *speciosus*, et augmentation vers le Sud-Ouest au détriment de *girafus* ;
5. Diminution du phénotype *girafus* au Sud et au Nord.

Ces hypothèses demandent naturellement à être validées par l'étude longitudinale de stations localisées aux extrêmes des aires de répartition des différents phénotypes. Enfin, il est à noter l'apparition de phénotypes intermédiaires qui n'avaient encore jamais été décrits dans la littérature, à savoir *pigeonnensis x girafus*. Nous en discuterons dans le chapitre consacré spécifiquement aux Ilets Pigeon (§ 3.2.5).

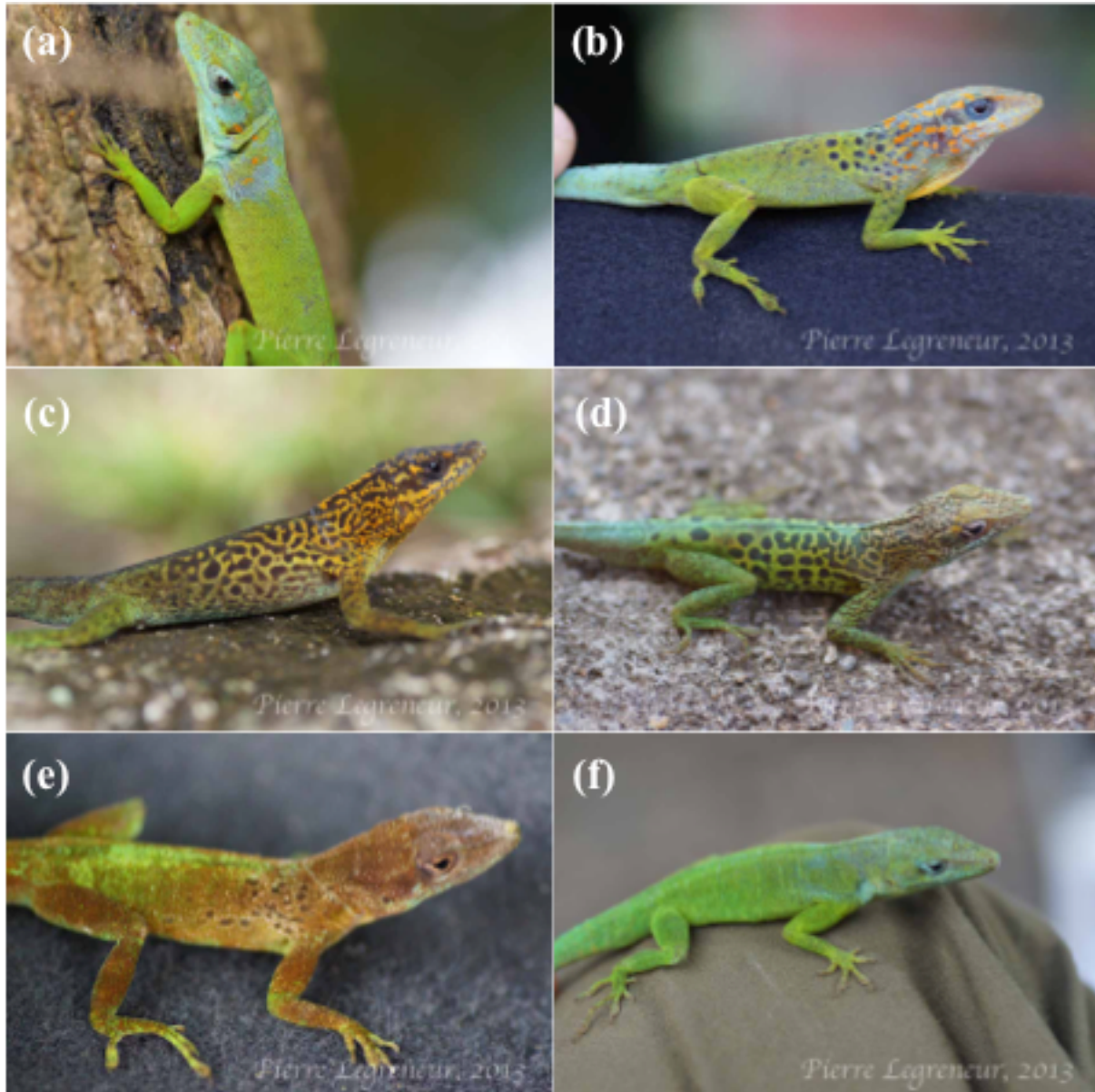


Fig. 37. Phénotypes intermédiaires : (a) *speciosus x marmoratus* ; (b) *marmoratus x alliaceus* ; (c) *girafus x marmoratus* ; (d) *girafus x alliaceus* ; (e) *setosus x alliaceus* ; (f) *speciosus x setosus*.

En ce qui concerne les phénotypes indéterminés (Fig. 39), ils sont essentiellement de deux types.

En premier lieu, les spécimens observés sur la bande côtière au Sud de la Basse-Terre, entre l'Anse de la Grande Ravine (station 19) et la Pointe Turlet (station 25) présentent des traits phénotypiques similaires et spécifiques (Fig. 38 & Fig. 39 gauche). Dans la littérature, ces individus ont toujours été considérés comme présentant des phénotypes intermédiaires entre *alliaceus* et *girafus* (Lazell, 1964; Breuil, 2002). Cependant, leurs têtes présentent une couleur qui varie du bleu très prononcé au blanc-crème. De plus, elles sont constellées de petits points noirs répartis uniformément qui se projettent en arrière jusque parfois sur la queue. Il s'en suit

que cette multitude de points nous laisse septique vis à vis d'une interprétation réticulée de la robe comme c'est le cas pour le phénotype *girafus*. Il en est de même vis à vis du phénotype *alliaceus* de par la projection de ces tâches sur la tête. Notre hypothèse serait donc que le phénotype de ces individus serait un intermédiaire entre les phénotypes *marmoratus*, *alliaceus* et *girafus* qui aurait évolué par spéciation parapatrique. De manière identique aux autres phénotypes, la spéciation de ces variants se serait terminée prématurément.



Fig. 38. *Anolis marmoratus* ssp. dont le phénotype n'a pu être déterminé. Ce spécimen a été observé à la Pointe du Fort au Sud de la Basse-Terre.

En second lieu, sur l'ensemble de la Basse-Terre (Fig. 36), nous avons observé un phénotype similaire très semblable à *inornatus* endémique de la Grande-Terre (Fig. 39 droit). Le Tronc est vert-jaune, la queue verte, et la tête tend vers le jaune brun. L'ocelle de l'œil est soit vert, soit jaune, soit marron. Nous l'avons retrouvé dans tous les types de biomes, à savoir la forêt ombrophile du cœur de parc, la forêt mésophile, aux alentours des cultures, sur la côte, dans les habitats semi-urbain et urbain. L'exception notable est la partie Sud-Est de la Basse-Terre où tous les individus ont pu être identifiés. En ce qui concerne les individus du Nord de la Basse-Terre, nous pouvons interpréter ce phénotype comme une réponse en terme de fitness aux habitats ouverts suite à l'anthropisation (cultures, déforestation, construction de lotissements). Si tel est le cas, il serait absolument nécessaire d'envisager des mesures conservatoires de la biodiversité dans les contraintes d'aménagement de nouvelles habitations en limitant au maximum la déforestation et le maintien de zones d'habitats ombrophiles pour limiter la pression de prédation sur les individus, et donc les phénotypes de couleur (en particulier au niveau de la tête) qui interviennent dans la communication intraspécifique. En ce qui concerne les autres stations d'observation de ces individus, l'interprétation reste complexe et hypothétique. Une explication semble plausible, à savoir le transport involontaire d'individus comme cela est certainement le cas sur la route de la Traversée (Cascade de l'Ecrevisse, maison de la Forêt, Zoo de Guadeloupe). Quoiqu'il en soit, l'évolution dans le temps de la répartition de ce phénotype est à surveiller car nul ne peut prédire son impact sur les populations locales, et donc sur l'évolution des différents phénotypes spécifiques à la Basse-Terre.



Fig. 39. Phénotypes classés comme indéterminés. Gauche : Sud de la Basse-Terre ; Droite : Ensemble du territoire de la Basse-Terre.

En conclusion à ce chapitre relatif aux anoles de la Basse-Terre, nous avons démontré l'existence d'une extrême variabilité des phénotypes entre les stations. Cette diversité résulte en des variations clinales entre des populations dont les phénotypes sont référencés dans la littérature. Ainsi, le tour de la bande côtière permet de passer progressivement du phénotype *speciosus* au Nord au *marmoratus* au Sud-Est, puis *girafus* à l'Ouest et enfin *setosus* au Nord-Est (Fig. 40). Ces phénotypes intermédiaires sont très nombreux et représentent 39% de l'ensemble des individus. Il semble donc que leur nombre soit en augmentation depuis le recensement de Lazell en 1964.

Si nous avons mis en évidence une grande variabilité inter-stations, nous avons également observé une grande variabilité intra-station. Il était en effet commun de trouver, à la même station, des phénotypes déterminés, des phénotypes intermédiaires et des phénotypes indéterminés. Ce résultat nous a donc conduit à nous interroger, en tant que chercheur, de la pertinence du choix des individus pour rendre compte aux lecteurs des phénotypes présents sur la Basse-Terre. Quel doit être le critère de sélection ? Doit-on sélectionner les individus de manière aléatoire quelque soient leurs phénotypes, ou doit on sélectionner les individus dont

le phénotype est le plus proche des phénotypes référencés dans la littérature en fonction de leur positionnement géographique, même si ce phénotype est minoritaire dans la population ? Pour notre part, nous nous sommes toujours attaché à ne jamais trier les individus, ce qui peut expliquer la grande quantité de phénotypes indéterminés observés.

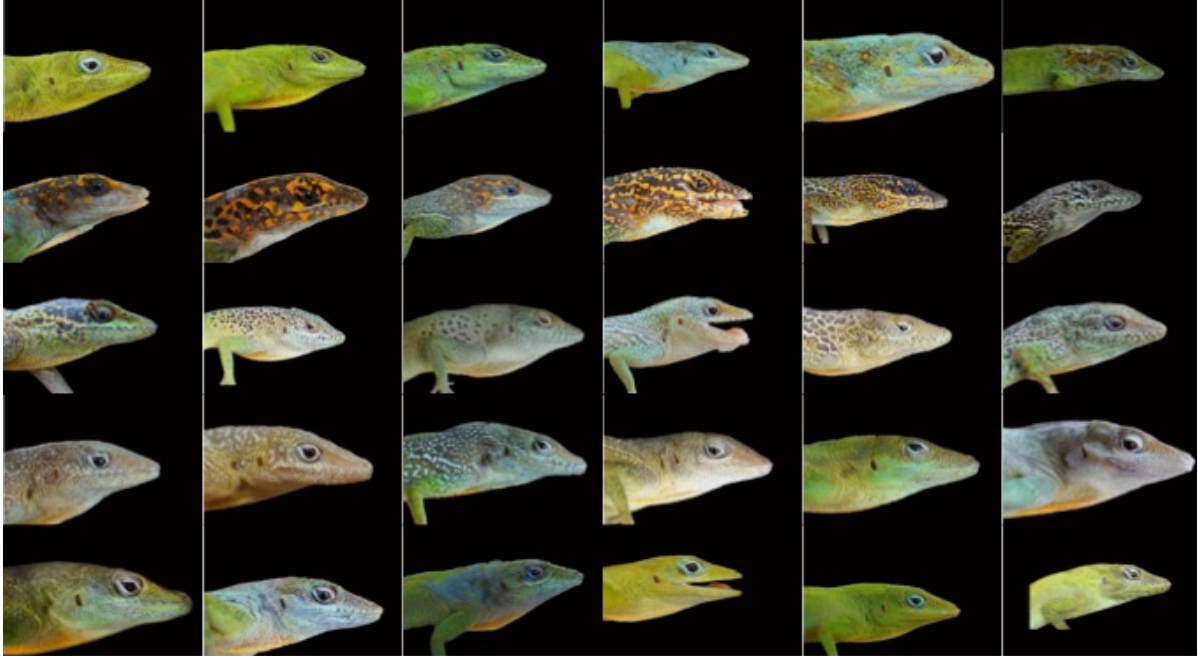


Fig. 40. Variations clinales des phénotypes sur le pourtour de la Basse-Terre dans le sens des aiguilles d'une montre. La première image correspond à la Pointe Granger (Morne-Rouge, commune de Sainte-Rose, station 80).

3.2.4 Les anoles de l'Ilet à Kahouanne



Fig. 41. L'îlet à Kahouanne, au large de Deshaies.

Anolis marmoratus kahouannensis a été décrit pour la première fois par Lazell (1964). Breuil (2002), suivi par Nicholson et al. (2012) l'on propulsé au rang d'espèce. Si tel était le cas, cela signifierait que contrairement aux individus de la Grand-Terre et de la Basse-Terre, le processus de spéciation se serait terminé.

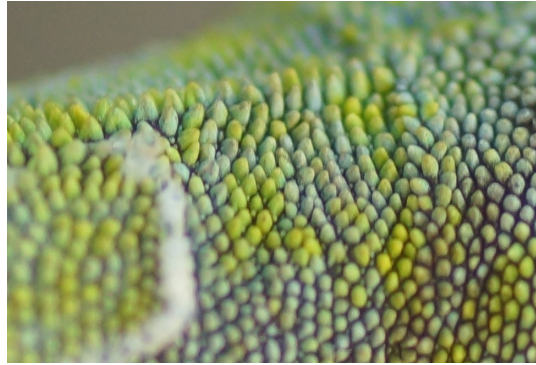


Fig. 42. Écailles du cou chez *Anolis marmoratus kahouannensis*.

L'argumentaire de maintenir cet anole au statut de sous-espèce tient tout d'abord à l'observation des écailles du cou (Fig. 42). Ainsi, elles représentent un phénotype intermédiaire entre *setosus* et les autres phénotypes de la Basse-Terre (Fig. 29). Les écailles sont plus rondes que *setosus*, tout en présentant une forme conique, surtout le long de la crête dorsale. Dès lors, l'argumentation de Lazell (1964) est qu'il existe autant de différence entre le phénotype *kahouannensis* et le phénotype *setosus* qu'entre tous les phénotypes de la Basse-Terre. La seule différence est qu'il n'existe pas d'individu variant puisque l'isolement de l'îlet à Kahouanne (Fig. 41) fait que les différents phénotypes ne peuvent rentrer en contact. Il est à noter que cet îlet fait culturellement partie du patrimoine des Daihaïsiens. Ainsi, il y abordent régulièrement, y ont élevé des cabris et y ont introduit (involontairement) une population importante de rats noirs qui prolifèrent. Si les mouvements de populations animales peuvent se faire dans ce sens, rien n'empêche qu'ils ne puissent se faire de l'îlet vers le continent comme cela est le cas avec l'ensemble des dépendances de la Guadeloupe. Cependant, il semble difficile d'identifier sur de simples critères phénotypiques les éventuels hybridations entre *setosus* et *kahouannensis* de part leur proximité phénotypique. Quoiqu'il en soit, le statut d'espèce ou de sous-espèce semble donc difficile à trancher au regard de leurs caractères phénotypiques et des analyses génétiques devront certainement être envisagées.

Le phénotype *kahouannensis*, de part son isolement insulaire ne présente pas de variation (Fig. 43). Comme pour *setosus* ou *speciosus*, il ne présente pas de dessin sur le corps et la robe du tronc et de la queue est unie et tire vers le vert-jaune, tout en étant plus jaune sur la face ventrale. La tête présente des variations de bleu et l'ocelle de l'œil est jaune. Le fanon est, en continuité avec la face ventrale, jaune avec des écailles verdâtres.

En ce qui concerne la répartition de la population sur l'îlet, la plus grande densité a été observée sur les bords de la mangrove localisée à l'Est de l'îlet (Fig. 44). Quelques individus ont été observés sur le reste de l'îlet, mais de manière isolée, sans que de véritables groupes ne paraissent véritablement constitués. Quoiqu'il en soit, la densité globale est relativement faible. Ainsi, sur une durée de 6 heures sur place, nous n'avons capturé que 10 individus mâles aux alentours de la mangrove. Les individus isolés au Nord de l'îlet n'ont que simplement été observés. Cette faible densité pourrait être expliquée par une très forte pression de prédation des rats. Nous préconisons donc un suivi longitudinal de la population d'anoles de manière à mettre en œuvre, si nécessaire, des procédures de sauvegarde de cette population vis à vis de leurs prédateurs.



Fig. 43. Caractérisation de la couleur du phénotype *kahouannensis*.



Fig. 44. La mangrove de l'îlet à Kahouanne.

3.2.5 Les anoles des îlets Pigeon

Partie intégrante du Parc National de la Guadeloupe, les îlets Pigeon sont situés à 1 mile nautique au large de la plage de Malendure (Fig. 45), sur la commune de Bouillante. Le nom « Pigeon » est celui d'un propriétaire terrien du XVIIème siècle. Le site est énormément fréquenté par les touristes de par la richesse des fonds marins aux alentours et par des randonneurs qui y débarquent en canoë.



Fig. 45. Les ilets Pigeon, au large de la plage de Malendure.

Jusqu'à ce jour, tous les auteurs ont classé les anoles des ilets Pigeon comme étant des *Anolis marmoratus girafus* (Lazell, 1964; Breuil, 2002; Nicholson et al., 2012). Pour notre part, ce choix est extrêmement surprenant au vu du phénotype caractéristique et spécifique de ces individus (Fig. 46).

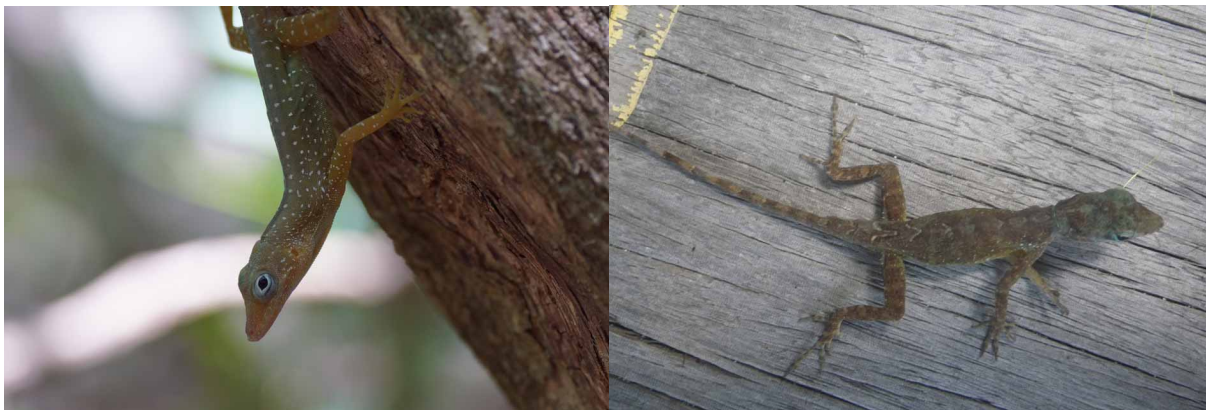


Fig. 46. *Anolis marmoratus pigeonnensis*. (Gauche) Individu mâle. (Droite) Individu femelle.

Leur longueur museau-cloaque est de 59 ± 4 mm et leur masse est de $4,5 \pm 8$ g. Ces mesures en font des individus graciles qui vivent essentiellement entre le sol sur lequel ils recherchent leurs proies et les troncs. Il semble qu'ils puissent être classés, d'un point de vue écomorphologique, comme des « sol-tronc ». Nous n'avons en effet observé aucun individu dans la canopée, malgré la faible taille de la végétation. En ce qui concerne le nombre de lamelles subdigitales, il varie entre 23 et 26 ($24,5 \pm 0,9$). Les mâles sont de vert-marron à marron foncé avec des points blancs répartis sur l'ensemble du corps, du milieu de la tête à la base de la queue (Fig. 47). La face ventrale est vert-jaune. L'ocelle de l'œil varie du marron clair au blanc. Le fanon est jaune clair avec des écailles blanchâtres. Le phénotype des mâles ne présente donc pas de variabilité. Cela peut être expliqué, comme pour les individus de l'îlet à Kahouanne, par leur isolement lié à leur habitat insulaire.

En ce qui concerne les femelles, elles présentent les mêmes dessins et les mêmes couleurs que les femelles du continent. La différence notable est l'existence d'une ligne de points blancs qui part de l'épaule et se continue sur la ligne médiane jusqu'au membre postérieur en s'effaçant progressivement. De même que pour les mâles, les femelles ne présentent pas de variabilité phénotypique intraspécifique.



Fig. 47. Caractérisation de la couleur du phénotype *pigeonnensis*.

Au regard de ces caractéristiques phénotypiques spécifiques, nous avons considéré qu'il était légitime de considérer les anoles des îlets Pigeon comme une sous-espèce à part entière (*Anolis marmoratus pigeonnensis*, LEGRENEUR & GUERLOTTÉ 2013). Comme pour les anoles des îlets à Kahouanne, ce choix de classification au sein de l'espèce *marmoratus* plutôt qu'en tant qu'espèce à part entière se discute. Notre choix a été dicté par l'existence de phénotypes intermédiaires sur le continent au niveau de la plage de Malendure jusqu'à Mahaut au Nord (Fig. 36, Fig. 48).



Fig. 48. Phénotype intermédiaire *girafus x pigeonnensis*.

3.2.6 Carte de répartition des anoles sur la Basse-Terre

Au regard des résultats précédents relatifs aux anoles de la Basse-Terre et des îlets à Kahouanne et des îlets Pigeon, nous proposons donc une carte actualisée de la répartition des anoles sur ces territoires (Fig. 49).

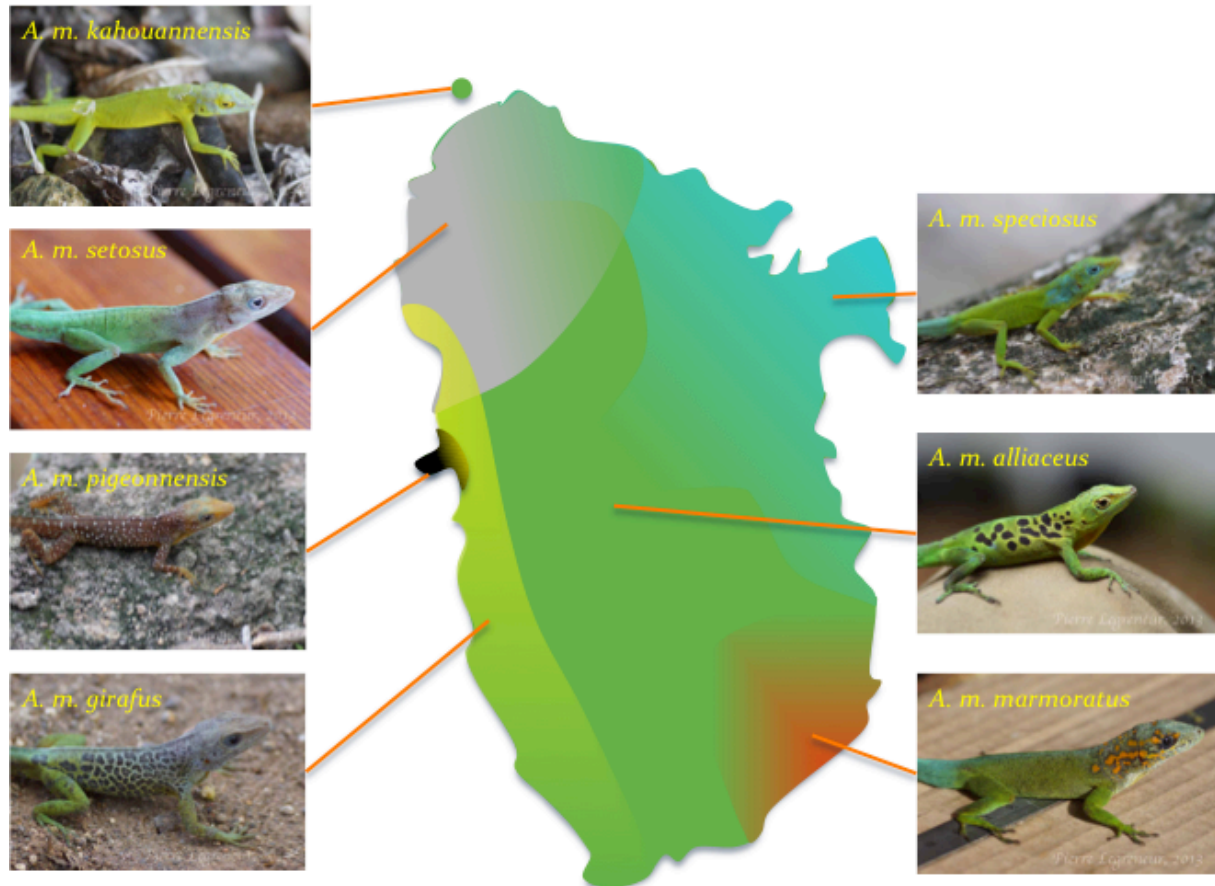


Fig. 49. Répartition des anoles sur la Basse-Terre de Guadeloupe. Les superpositions de couleur représentent les phénotypes intermédiaires.

3.3 Morphométrie

La quantification des caractéristiques morphométriques des individus est essentielle car elle rend compte des stratégies interactionnelles intra et interspécifiques dans le cadre des interactions trophiques des individus. Ainsi, les stratégies de fuite face à des prédateurs diffèrent selon la longueur relative des membres et la masse relative du tronc. Plus le tronc, qui est la masse principale du corps à déplacer, est lourd, et plus les membres sont petits, moins l'individu pourra courir vite et sauter haut. Il devra dès lors développer des stratégies de camouflage pour éviter les prédateurs. Inversement, plus les individus sont graciles et ont les membres longs, plus ils pourront utiliser des stratégies locomotrices tels le saut ou la course pour fuir les prédateurs.

Dans le cas des anoles, leur morphologie dépend essentiellement de la place qu'ils occupent dans le substrat (Williams, 1972). Ainsi, les écomorphes « tronc-sol » ont un corps gracile et des membres longs, alors que les écomorphes « tronc-canopée » ont un corps plus massif avec des membres plus courts (Legreneur et al., 2012a). Il en résulte donc des variations locomotrices en fonction de la classification écomorphologique des individus. Dans le cas particulier des anoles de la Guadeloupe, nous n'avons pas affaire à différentes espèces qui

cohabitent en se répartissant dans le substrat comme cela est le cas dans les Grandes Antilles où les théories écomorphologiques ont été développées. En Guadeloupe, comme nous l'avons vu précédemment, une seule espèce est endémique de la Basse-Terre et de la Grande-Terre, à savoir *A. marmoratus ssp.* Dès lors, cette compétition interspécifique conduisant, par spéciation parapatrique, à l'émergence de nouvelles espèces aux caractéristiques écomorphologiques différentes, n'existe pas. Nous pouvons nous attendre *a priori* à ce que chaque individu puisse coloniser, de manière indifférenciée, l'ensemble des strates du substrat (sol, tronc, branches, canopée, sommet), sans contrainte de compétition autre que celle inhérente aux interactions intraspécifiques (mâle, femelle, juvénile, dominance). Les autres contraintes sont d'ordre environnementales, à savoir l'accès à la biomasse et à un éclairage suffisant pour répondre aux contraintes de la physiologie ectotherme de ces squamates. Dès lors, la notion de biome devient essentielle puisque les caractéristiques du biome, à savoir la végétation et les espèces animales qui y prédominent et y sont adaptées, sont l'expression des conditions écologiques du lieu : le climat qui induit le sol, les deux induisant eux-mêmes les conditions écologiques auxquelles vont répondre les communautés des plantes et des animaux du biome en question.

Dès lors, la morphométrie doit nous permettre à rendre compte de ces relations entre biome et répartition des individus, et donc de leur mode de locomotion, et *in fine* de leurs interactions trophiques intra et interspécifiques.

3.3.1 Relation entre masse et longueur museau-cloaque

L'étude des relations entre la masse et la longueur museau-cloaque de l'ensemble des individus adultes mâles de la Basse-Terre et de la Grande-Terre démontre qu'ils se répartissent sur une même courbe linéaire. La corrélation est extrêmement significative ($r^2 = 0,819$, $p < 0,001$) (Fig. 50a). En d'autre terme, cette relation linéaire conforte l'hypothèse de l'existence d'une espèce unique sur la Basse-Terre et la Grande-Terre. La longueur museau-cloaque moyenne est de $61,08 \pm 7,08$ mm, la médiane est de 62 mm, et les valeurs extrêmes sont de 41 et 83 mm. En ce qui concerne la masse, sa valeur moyenne est de $5,49 \pm 1,91$ g, la médiane est de 5,31 g, et les valeurs extrêmes sont de 1,62 et 14,88 g.

La comparaison des individus de la Basse-Terre et de la Grande-Terre montre cependant des différences (Fig. 50b). Ainsi, la droite de régression pour les individus de la Grande-Terre est décalée à gauche de ceux de la Basse-Terre malgré une pente similaire, indiquant que les anoles de la Grande-Terre présentent des masses plus importante à longueur équivalente que ceux de la Basse-Terre. D'un point de vue écomorphologique, cela indiquerait que les individus de la Grande-Terre présenteraient des modes de locomotion moins « explosifs » et habiteraient dans des strates supérieures par rapport aux individus de la Basse-Terre (Toro et al., 2003). Par contre, les individus de la Grande-Terre (SVL = $53,76 \pm 3,93$ mm, Masse = $4,45 \pm 1,29$ g) sont en moyenne plus petits et moins lourds que ceux de la Basse-Terre (SVL = $64,17 \pm 4,34$ mm, Masse = $6,03 \pm 1,44$ g). Ce résultat est conforté par la comparaison morphologique des phénotypes *speciosus* de la Basse-Terre et de la Grande-Terre (Fig. 50c & d). Ainsi, le même phénotype présente des morphologies différentes selon le lieu de prélèvement. En d'autres termes, l'environnement géographique semble avoir une importance plus prédominante sur la morphologie des individus que son appartenance ou non à une sous-espèce donnée.

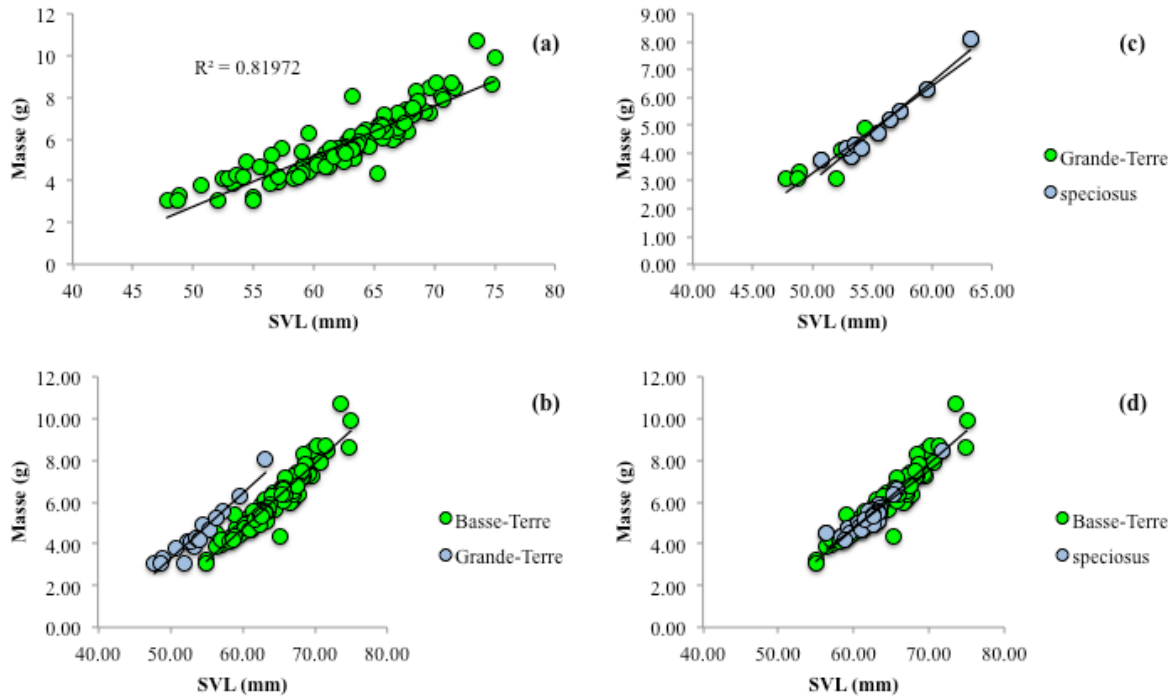


Fig. 50. Relations entre la masse et la longueur museau-cloaque pour (a) tous les anoles de la Guadeloupe sans distinction, (b) les anoles de Basse-Terre et de Grande-Terre, (c) les phénotypes *speciosus* de la Grande-Terre et (d) les phénotypes *speciosus* de la Basse-Terre.

En ce qui concerne les phénotypes de la Basse-Terre (Fig. 51) les individus se répartissent de manières différentes. La plus grande dispersion est observée pour le phénotype *alliaceus* qui se répartit sur l'ensemble du nuage de points (SVL = $64,84 \pm 6,18$ mm, Masse = $6,37 \pm 2,15$ g) (Fig. 51b). Ce résultat peut s'expliquer par la très grande variabilité des environnements dans lesquels ont été observés ces individus. Ainsi, dans des environnements ouverts et fortement anthropisés les individus étaient de corpulence importante, voire très importante. Par compte, dans des environnements faiblement anthropisés, les individus étaient beaucoup plus graciles. Il est donc légitime de s'interroger sur l'âge des individus observés. En effet, nous avons montré auparavant l'existence d'une relation entre la répartition des individus et la strate occupée sur le substrat, les mâles étant entre le tronc et la canopée, les individus plus jeunes étant répartis entre le tronc et le sol. Puisque notre mode de prélèvement nous permettait d'observer que des individus à une hauteur inférieure à 3 m par rapport au sol, il se peut que les individus prélevés en milieu faiblement anthropisés soient des jeunes adultes, plus graciles que les plus vieux mâles qui habiteraient à des hauteurs plus importantes dans la canopée.

Le phénotype *setosus* se répartit sur les 2/3 inférieurs de la courbe selon une moyenne inférieure à celle de l'ensemble des individus de la Basse-Terre (SVL = $62,42 \pm 3,62$ mm, Masse = $5,42 \pm 1,19$ g) (Fig. 51a). Les deux autres phénotypes se répartissent pareillement sur la moitié supérieure de la courbe et présentent des moyennes supérieures à celle de l'ensemble des individus de la Basse-Terre : SVL = $67,20 \pm 2,63$ mm et Masse = $6,86 \pm 0,87$ g pour le phénotype *marmoratus* (Fig. 51c) ; SVL = $66,40 \pm 2,32$ mm et Masse = $6,81 \pm 0,94$ g pour le phénotype *girafus* (Fig. 51d).

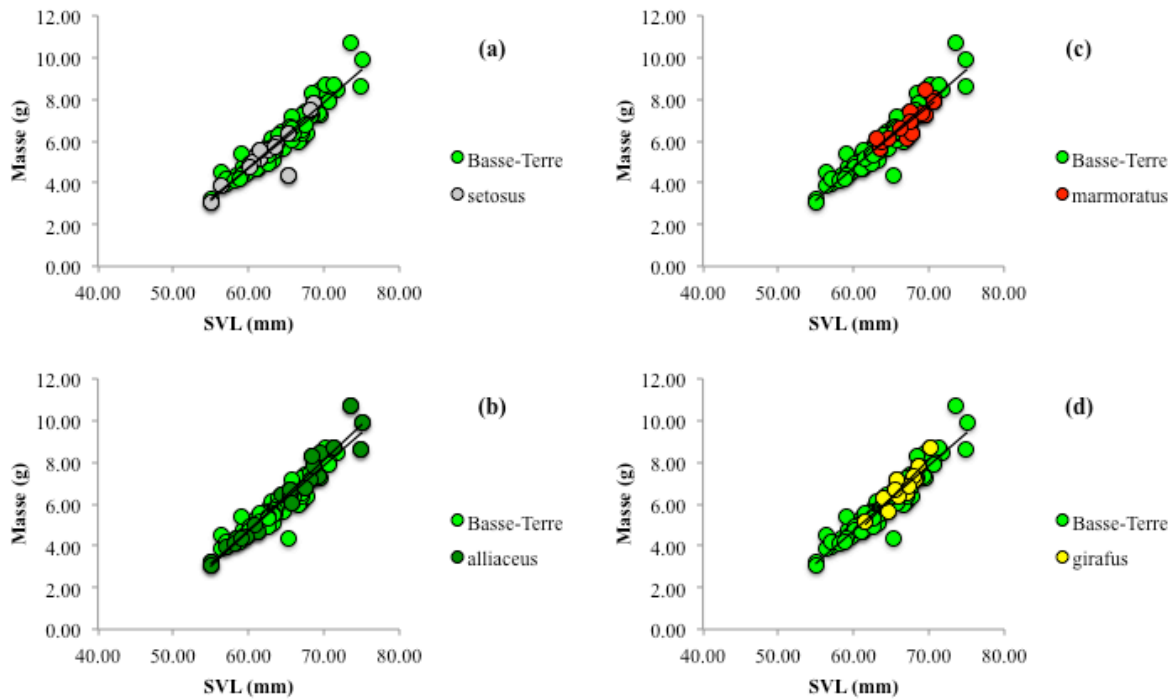


Fig. 51. Relations entre la masse et la longueur museau-cloaque pour les anoles de la Basse-Terre : (a) phénotype *setosus* ; (b) phénotype *marmoratus* ; (c) phénotype *alliaceus* ; (d) phénotype *girafus*.

Nous avons également reporté sur cette courbe les anoles des îlets Pigeon et de l'îlet à Kahouanne (Fig. 52). Il s'avère que leur morphométrie, en ce qui concerne le rapport entre la masse et la longueur museau-cloaque, est similaire à celle des autres individus de la Basse-Terre de Guadeloupe. Le phénotype *pigeonnensis* est réparti sur la moitié inférieure de la courbe (SVL = $58,77 \pm 4,21$ mm, Masse = $4,55 \pm 0,79$ g). Le phénotype *kahouannensis* est réparti sur la moitié supérieure de la courbe (SVL = $65,11 \pm 2,84$ mm, Masse = $6,48 \pm 0,94$ g).

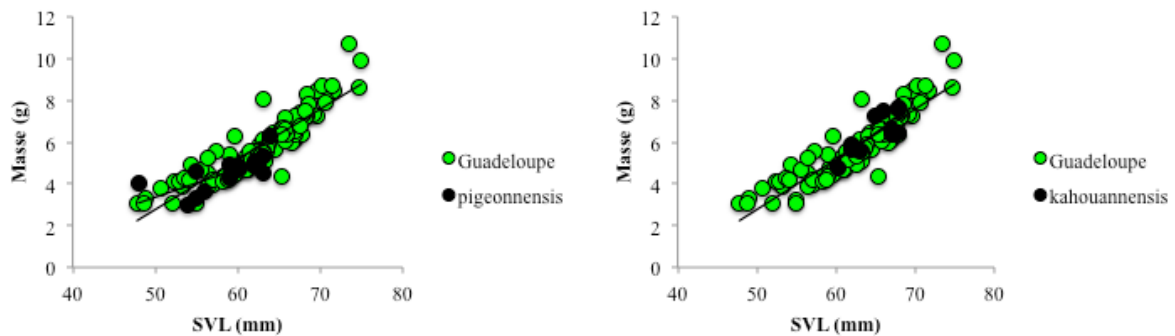


Fig. 52. Relations entre la masse et la longueur museau-cloaque pour les anoles des îlets : (Gauche) phénotype *pigeonnensis* ; (Droite) phénotype *kahouannensis*.

3.3.2 Relation entre longueur des membres et longueur museau-cloaque

Les relations entre la longueur museau-cloaque et les longueurs des membres antérieurs et postérieurs présentent une grande importance dans le cadre de la compréhension de la fitness des individus (Legreneur and Bels, 2010; Legreneur et al., 2012b). D'un point de vue fonctionnel, les membres antérieurs et postérieurs n'ont pas les mêmes fonctions au cours de la locomotion. La fonction première des membres postérieurs est de propulser les individus au

cours du saut. Cette forme de motricité est essentielle dans le cadre des interactions trophiques en milieu arboricole car c'est la seule qui permette aux individus de changer de support sans suivre le chemin défini par la structure géométrique des arbres. Cependant, pour être efficace, cette motricité nécessite une morphologie particulière, à savoir des membres postérieurs longs au regard de la longueur museau-cloaque pour pouvoir développer un maximum de puissance au cours de l'impulsion. Si la longueur des membres postérieurs est plus petite, les individus privilégieront la course au saut dans le cas de fuite devant des prédateurs. Si la longueur des membres postérieurs est encore plus faible, les stratégies de camouflage seront privilégiées. En ce qui concerne les membres antérieurs, ils ont une fonction essentielle d'amortissement au cours de l'atterrissage. Ils n'ont donc pas de fonction propulsive au cours du saut. De même que pour les membres postérieurs, il faut que les membres antérieurs soient longs pour pouvoir développer une puissance maximale dans ce type de motricité et donc permettre aux anoles de ne pas s'écraser à l'atterrissage et se réorganiser au plus vite pour fuir les prédateurs après le saut. Au cours de la course, les membres antérieurs ont une fonction propulsive au même titre que les membres postérieurs. Dans ce cas, leur longueur relative se rapprochera de celle des membres postérieurs. Enfin, comme précédemment, si la longueur des membres antérieurs est trop faible, la stratégie de camouflage sera préférée. Ces formes de locomotion, et donc la longueur relative des membres, permettent d'interpréter les traits de vie des individus en terme d'ecomorphologie. Ainsi, les anoles proches du sol de type « tronc-sol » présenteront des formes de locomotion telles que le saut ou la course et donc des membres postérieurs et antérieurs d'une grande longueur relative et un tronc gracile. Les écomorphes « tronc-canopée » auront des membres moins longs et privilégieront la course ou le camouflage. Enfin, les écomorphes « canopée » auront des membres d'une faible longueur relative avec un corps massif. Ces derniers auront donc des stratégies essentiellement orientées vers le camouflage.

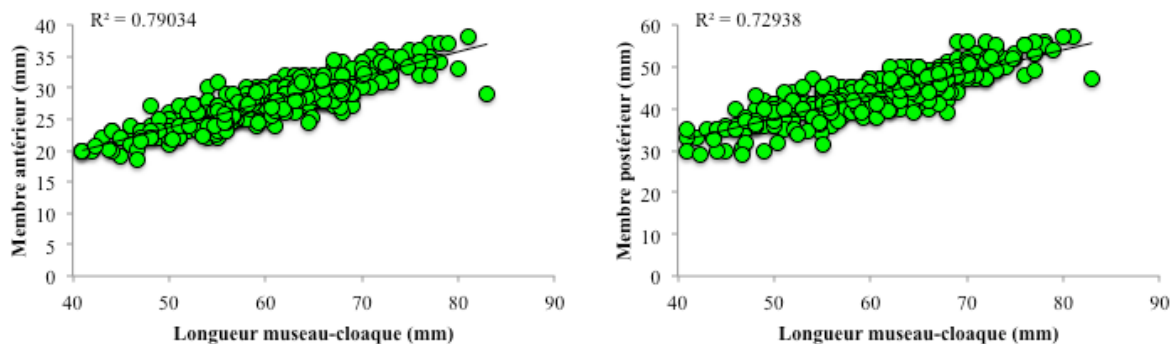


Fig. 53. Relations entre la longueur museau-cloaque et (Gauche) la longueur des membres antérieurs et (Droite) la longueur des membres postérieurs.

Au regard de l'ensemble des données obtenues sur les anoles de la Grande-terre et de la Basse-Terre, les relations entre la longueur museau-cloaque et les longueurs des membres antérieurs ($r^2 = 0,79$; $p < 0,001$) et postérieurs ($r^2 = 0,73$; $p < 0,001$) sont parfaitement linéaires et regroupent tous les individus sur une même courbe (Fig. 53). Les longueurs absolues des membres sont les suivantes :

- Membres antérieurs : moyenne : $28,12 \pm 3,20$ mm ; médiane : 28 mm ; minimum : 18,64 mm ; maximum : 38,00 mm.
- Membres postérieurs : moyenne : $43,69 \pm 4,53$ mm ; médiane : 44 mm ; minimum : 28,93 mm ; maximum : 57,00 mm.

En valeur relative par rapport à la longueur museau-cloaque, les membres antérieurs représentent 46% et les membres postérieurs 71,5%. Ces valeurs indiquent qu'*Anolis marmoratus* produirait des modes de locomotion qui se rapprocheraient plus des écomorphes « tronc-sol » que « tronc-canopée » (Legreneur et al., 2012a).

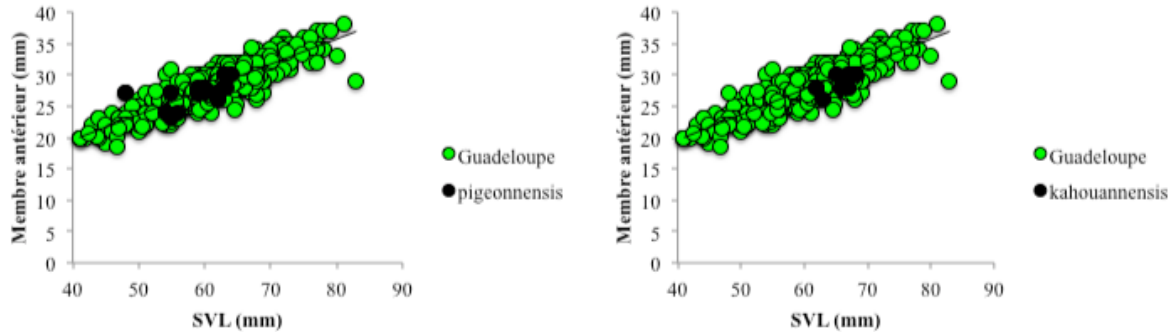


Fig. 54. Relations entre la longueur museau-cloaque la longueur des membres antérieurs pour les anoles des îlets : (Gauche) phénotype *pigeonnensis* ; (Droite) phénotype *kahouannensis*.

En ce qui concerne les anoles des îlets Pigeon et de l'îlet à Kahouanne, la morphométrie de leurs membres est strictement similaire à celle de l'ensemble des anoles de la Guadeloupe (Fig. 54 & Fig. 55).

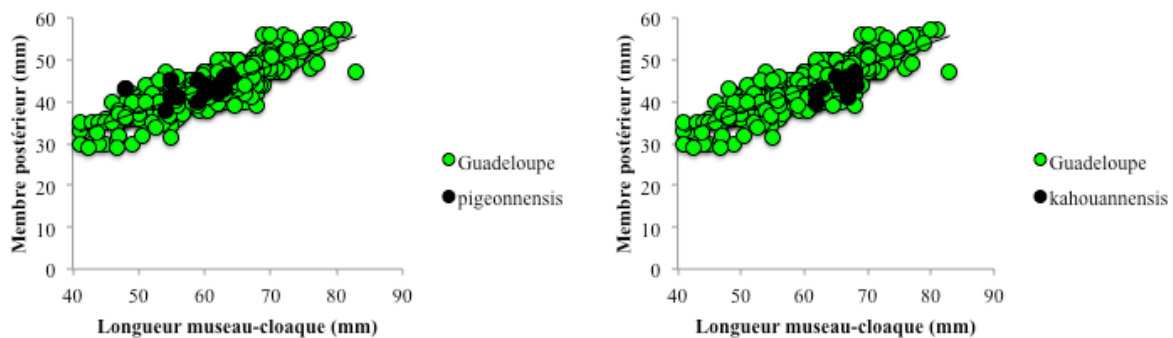


Fig. 55. Relations entre la longueur museau-cloaque la longueur des membres postérieurs pour les anoles des îlets : (Gauche) phénotype *pigeonnensis* ; (Droite) phénotype *kahouannensis*.

3.3.3 Les lamelles subdigitales

Les anoles partagent avec les geckos la particularité d'avoir sous les métatarses des orteils et des doigts des lamelles subdigitales (Fig. 56). Ces écailles ont été modifiées au cours de l'évolution pour permettre à ces lézards de conquérir de nouvelles niches écologiques où une adhésion optimale sur des surfaces verticales est nécessaire. Les lamelles sont constituées de setae qui sont comme des cheveux microscopiques d'une longueur de 20 μm et constitués de β -kératine qui facilite l'adhérence par des interactions de Van der Waals à l'interface avec le support.

Du point de vu de la cladistique, le nombre de lamelles subdigitales sous le 4^{ème} métatarse du 4^{ème} doigt du membre postérieur permettrait de caractériser les différentes sous espèces. Sur l'ensemble de tous les individus de la Guadeloupe, le nombre moyen de lamelles est de 24 ± 2 . Cependant, il existe une variabilité entre les sous-espèces (Lazell, 1964) et plus particulièrement leur localisation géographique (Fig. 57).

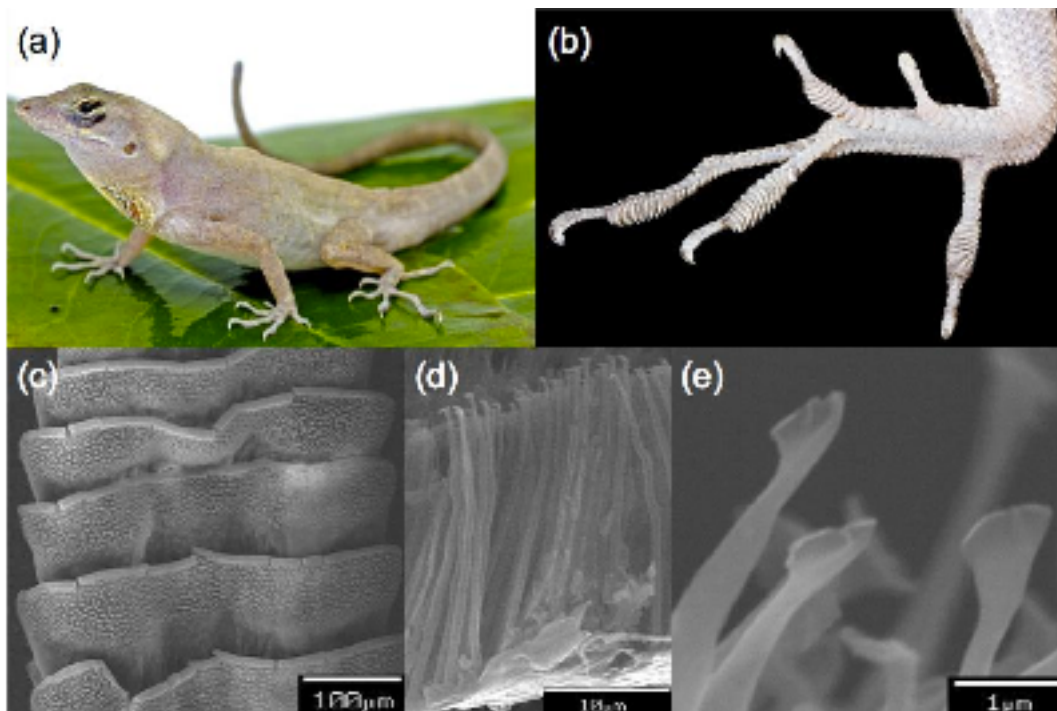


Fig. 56. Anatomie des orteils d'une anole à différents niveaux de grossissement (Mahler et al., 2010).



Fig. 57. Variation géographique du nombre de lamelles subdigitales (Lazell, 1964)

Le tableau ci-dessous présente le nombre de lamelles subdigitales pour chaque sous-espèce obtenues par Lazell en 1962 et par nous-même en 2013.

Phénotype	Lazell (1964)			Legreneur (2013)			
	min	max	moyenne	min	max	moyenne	
<i>inornatus</i>	20	26	25	20	25	22	
<i>speciosus</i>	Grande-Terre	20	26	23	22	24	23
	Basse-Terre				22	26	25
<i>setosus</i>	22	28	25	22	26	24	
<i>girafus</i>	25	30	28	23	26	24	
<i>marmoratus</i>	25	30	28	26	28	27	
<i>alliaceus</i>	25	30	28	22	27	25	
<i>kahouannensis</i>	22	28	25	21	25	23	
<i>pigeonnensis</i>				23	26	25	

D'une manière générale, les résultats sont similaires avec cependant des tendances à la baisse pour les individus de la Basse-Terre. Il est à noter que nous observons une nette différence entre les phénotypes *speciosus* de la Grande-Terre et de la Basse-Terre. En ce qui concerne le phénotype *pigeonnensis*, le nombre de lamelles est similaire à *girafus*.

La différence entre les individus de Basse-Terre et de Grande-Terre pourrait être interprété par une relation hypothétique entre le nombre de lamelles et la longueur museau-cloaque des individus. Dans le cadre d'une telle hypothèse, un certain nombre de lamelle pourrait donc être « ajouté » au cours de la croissance. Nous avons en effet souvent observé des divisions de lamelles en Y, division pouvant conduire à l'apparition de nouvelles lamelles (Fig. 58). Naturellement, une telle hypothèse nécessiterait une validation par une étude longitudinale des lamelles subdigitales avec la croissance des individus.



Fig. 58. Division en Y d'une lamelle subdigitale. La division est indiquée par le cercle blanc.

De manière à tester cette hypothèse, nous avons tracé la relation entre la longueur museau-cloaque de tous les anoles de la Guadeloupe et le nombre de lamelles subdigitales. La relation indique une corrélation significative ($r^2 = 0,27$; $p < 0,05$) (Fig. 59a). De plus, quelque soit la sous-espèce considérée, elle se retrouve sur cette relation (Fig. 59, Fig. 60 & Fig. 61).

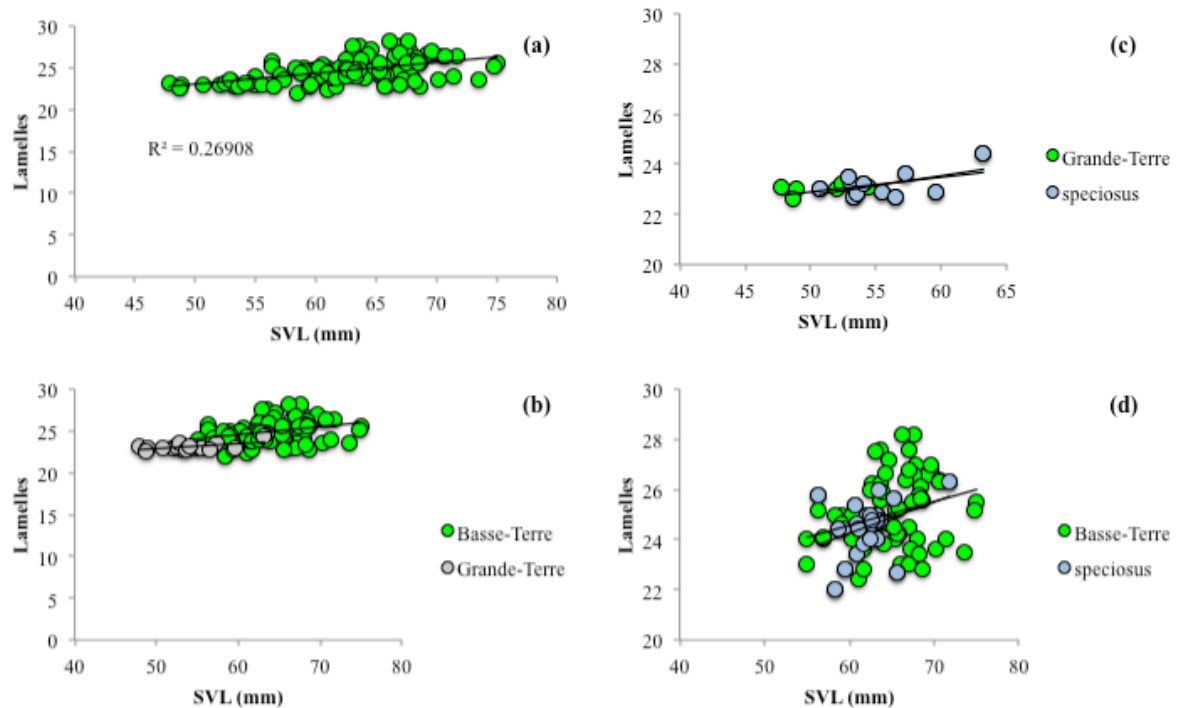


Fig. 59. Relations entre le nombre de lamelles et la longueur museau-cloaque pour (a) tous les anoles de la Guadeloupe sans distinction, (b) les anoles de Basse-Terre et de Grande-Terre, (c) les phénotypes *speciosus* de la Grande-Terre et (d) les phénotypes *speciosus* de la Basse-Terre.

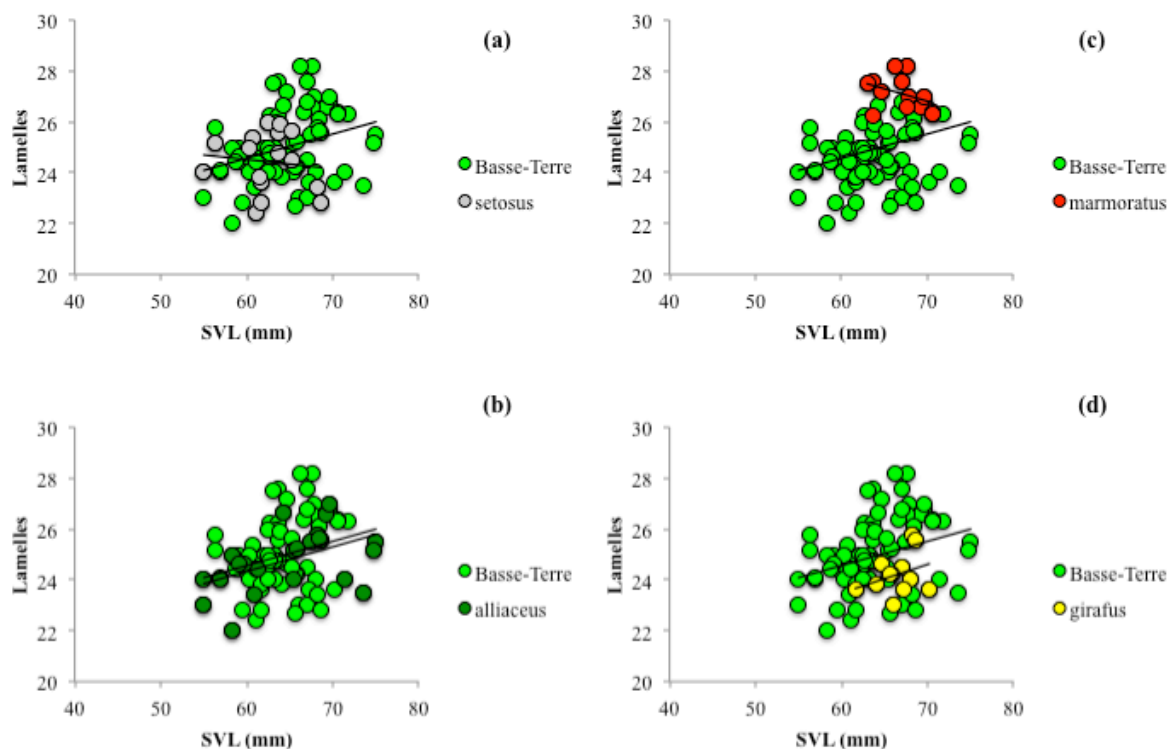


Fig. 60. Relations entre le nombre de lamelles et la longueur museau-cloaque pour les anoles de la Basse-Terre : (a) phénotype *setosus* ; (b) phénotype *marmoratus* ; (c) phénotype *alliaceus* ; (d) phénotype *girafus*.

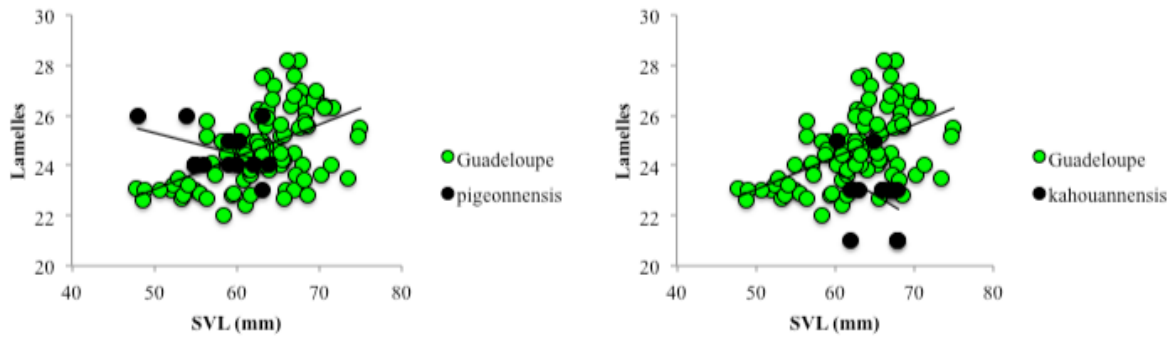


Fig. 61. Relations entre le nombre de lamelles et la longueur museau-cloaque pour les anoles des îlets : (Gauche) phénotype *pigeonnensis* ; (Droite) phénotype *kahouannensis*.

3.3.4 Effet de la pluviométrie

Comme nous l'avons vu précédemment (§3.2.2), il existe une relation entre la pluviométrie et la coloration des anoles de la Grande Terre. D'autre part, nous avons montré l'existence d'une relation entre la morphologie et l'environnement. En particulier, il semble qu'un même phénotype, en l'occurrence *speciosus*, présente des caractéristiques morphologiques différentes selon son aire de répartition, à savoir la Grande-Terre vs la Basse-Terre de Guadeloupe. Pour tester l'hypothèse d'une telle relation, nous avons étudié les corrélations entre la masse des individus et la pluviométrie de leur habitat (Fig. 62 & Fig. 63).

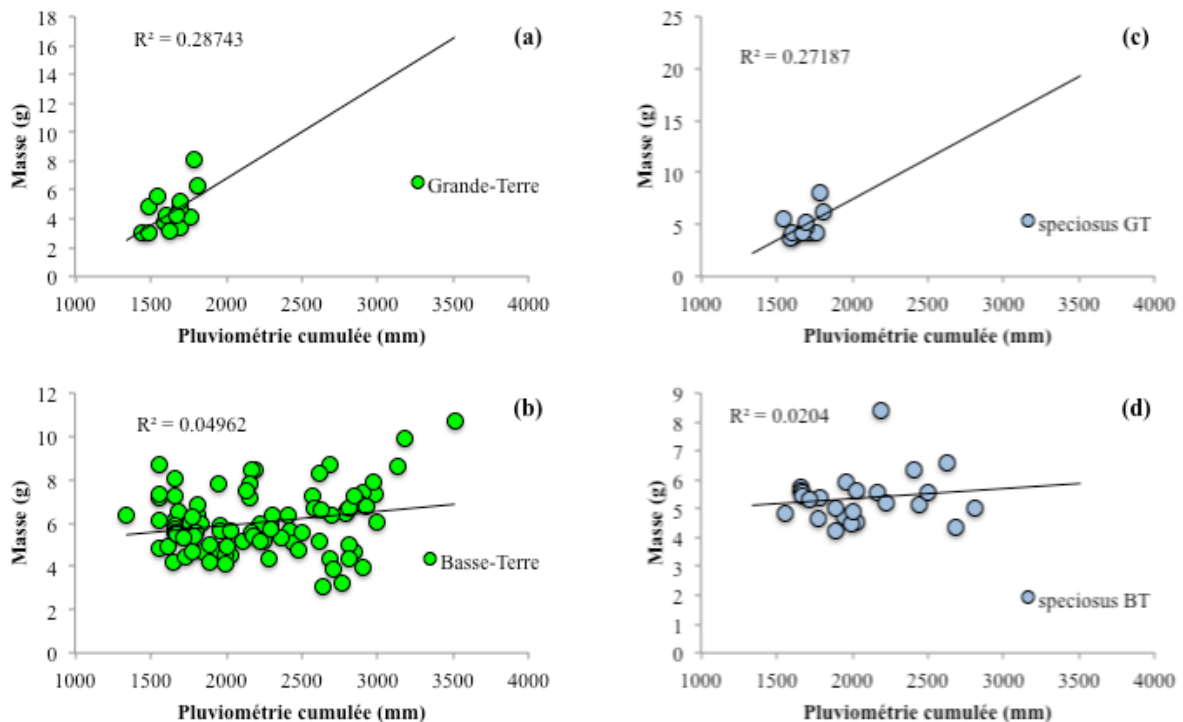


Fig. 62. Relations entre la pluviométrie cumulée sur l'année et la masse pour (a) tous les anoles de la Guadeloupe sans distinction, (b) les anoles de Basse-Terre et de Grande-Terre, (c) les phénotypes *speciosus* de la Grande-Terre et (d) les phénotypes *speciosus* de la Basse-Terre.

Les résultats que nous avons obtenus sont très surprenants et contrastés. Ainsi, il existe une corrélation significative entre la masse des anoles de la Grande-Terre, et en l'occurrence le phénotype *speciosus* et la pluviométrie. Ainsi, plus la pluviométrie du lieu est importante, plus la masse des individus est grande. Par contre, en ce qui concerne la Basse-Terre, aucune corrélation n'apparaît, que ce soit pour l'ensemble des anoles de la Basse-Terre que le

phénotype *speciosus* en particulier. Il semble donc que le mécanisme, non encore élucidé, qui opérerait sur la Grande-Terre ne puisse se manifester sur la Basse-Terre. Des études complémentaires semblent donc nécessaires pour élucider ces relations entre biome et morphologie des individus.

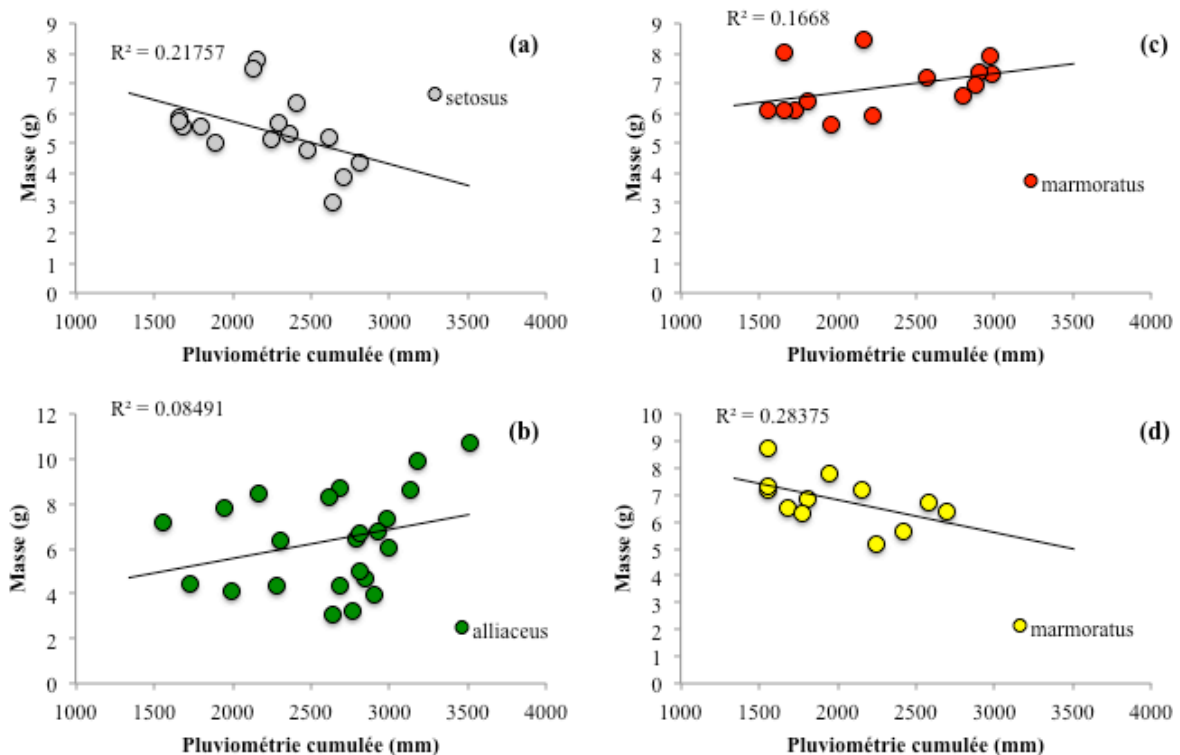


Fig. 63. Relations entre la pluviométrie cumulée sur l'année et la masse pour les anoles de la Basse-Terre : (a) phénotype *setosus* ; (b) phénotype *marmoratus* ; (c) phénotype *alliaceus* ; (d) phénotype *girafus*.

L'analyse des autres phénotypes nous montre certaines corrélations pour les phénotypes *setosus* et *girafus*, mais inversées par rapport au phénotype *speciosus* de la Grande-Terre. Ainsi, plus la pluviométrie est importante, plus la masse des individus est faible. Il est à noter que le sens de cette corrélation est similaire à celle observée chez les anoles de Porto Rico, tout en restant inexplicée à l'heure d'aujourd'hui (Wang, 2013).

Toutefois, des hypothèses peuvent cependant être émises. Sur la Grande-Terre, les conditions climatiques des habitats xériques et des zones plus sèches des habitats mésiques induiraient une perte hydrique des individus qui ne pourrait être compensée par des apports hydriques suffisants par la pluviométrie ou les réserves hydrologiques (en eau douce) présentes sur le terrain. Sur la Basse-Terre, deux hypothèses peuvent être envisagées : (i) des facteurs anthropiques telle que l'urbanisation dans des habitats xériques (ex: côte sud-est de la Basse-Terre) induirait une prolifération des proies potentielles (insectes, débris végétaux) due aux activités humaines et résulterait donc en une modification des chaînes trophiques. Enfin, l'augmentation de la complexité de l'habitat (possibilité de territoires plus nombreux, plus faciles à « défendre », diminution de l'agressivité entre mâles, etc.) impacterait la sélectivité des facteurs environnementaux, conduisant à une facilitation des interactions entre les individus des différentes lignées. (ii) nos résultats auraient été influencés par la méthodologie de prélèvement dans la forêt équatoriale primaire si l'on suppose l'existence d'individus de plus grandes tailles dans la canopée, de part l'organisation sociale des anoles, mais non accessibles à nos prélèvements.

4 CONCLUSION ET PERSPECTIVES

Au cours de l'année 2013, dans le cadre de 2 missions sur le terrain, nous avons prélevé et analysé les traits phénotypiques de 687 anoles répartis sur la Grande-Terre et la Basse-Terre de Guadeloupe et les îlets Pigeon et Kahouanne. Nos résultats ont montré que les anoles subissent une pression anthropique importante qui agit sur leur répartition et les mécanismes de spéciation. Ainsi, en comparaison avec les études précédentes (Underwood, 1959; Lazell, 1964; Breuil, 2002), il semble que les aires de répartition des populations, identifiées par leurs traits phénotypiques, évoluent rapidement depuis la dernière décennie. De plus, les variants, caractérisés par des traits phénotypiques intermédiaires, semblent augmenter en nombre sur le territoire. Enfin, nous avons démontré l'existence d'individus non déterminés sur la Basse-Terre dont le phénotype se rapproche d'*inornatus* sur la Grande-Terre. D'un point de vue subjectif, il nous semble important de suivre dans le futur l'évolution de cette population de manière à mettre en œuvre des solutions de préservation des phénotypes caractéristiques de la Guadeloupe si la population des individus indéterminés venait à croître et à remplacer ceux actuellement en place.

Nous avons découvert un nouveau phénotype qui mérite d'être classé en tant que nouvelle sous-espèce, à savoir les anoles des îlets Pigeon, *Anolis marmoratus pigeonnensis* (LEGRENEUR & GUERLOTTÉ 2013). Outre cette découverte (qui ne l'est pas en fait car les autochtones connaissent ce phénotype depuis longtemps), nos résultats morphométriques nous laissent à penser, de manière définitive, que l'ensemble des phénotypes de la Grande-Terre, de la Basse-Terre, des îlets Pigeon et de l'îlet Kahouanne représente une seule et même espèce, *Anolis marmoratus*. Ces données morphométriques sont en accord avec l'histoire géologique de l'archipel Guadeloupéen selon lequel toutes ces terres ont été reliées à un moment ou à un autre de leur histoire géologique. Ainsi, toutes les populations d'anoles, *ie. A. m. inornatus*, *A. m. speciosus*, *A. m. setosus*, *A. m. girafus*, *A. m. marmoratus*, *A. m. alliaceus*, *A. m. kahouannensis* et *A. m. pigeonnensis*, seraient toutes issues d'un mécanisme de spéciation parapatrique qui n'aurait pas abouti à ce jour.

Les données et recommandations relatives à la préservation des anoles de la Guadeloupe et présentées dans ce rapport ne valent naturellement que si un suivi longitudinal des populations est mené sur le terrain. Par ailleurs, nous sommes persuadés, au regard de nos observations quantitatives et qualitatives, que des populations endémiques de territoires non explorés restent à être découvertes en Guadeloupe, et en particulier au sommet de la canopée en cœur de parc national sur la Basse-Terre de Guadeloupe. Seules des missions spécifiques et pluridisciplinaires dans la canopée permettront de lever le voile sur des déplacements de populations qui ne peuvent être observées au sol.

5 ANNEXE : REFERENTIEL DES STATIONS SUR LA BASSE-TERRE DE GUADELOUPE

N° Station	Nom Station	Long W (°)	Lat N (°)	N° Station	Nom Station	Long W (°)	Lat N (°)
1	Pointe de la riviere Goyave	-61.560	16.130	61	Anse Guyonneau	-61.784	16.222
2	Fond Boyer	-61.580	16.130	62	Les Plaines	-61.764	16.226
3	Barthelemy	-61.590	16.120	63	ND des Larmes	-61.747	16.237
4	L'Hermitage	-61.600	16.110	64	Baille Argent	-61.805	16.258
5	Pointe Constant	-61.560	16.080	65	Pointe St Thomas	-61.803	16.283
6	Carangaise	-61.570	16.080	66	La Coque	-61.791	16.289
7	Bisson	-61.590	16.080	67	Morne Mazeau	-61.765	16.288
8	INRA	-61.610	16.080	68	Grande Anse	-61.794	16.318
9	Anse Sarlassone	-61.560	16.050	69	Pointe du Petit Bas-Vent	-61.775	16.349
10	Ilet Perou	-61.573	16.055	70	Richard	-61.772	16.334
11	Bomba	-61.590	16.060	71	Morne Cafeiere	-61.769	16.323
12	Fefe	-61.610	16.060	72	Le Dos d'Ane	-61.765	16.310
13	Duflo	-61.622	16.067	73	Clugny	-61.748	16.356
14	Anse St Sauveur	-61.588	16.012	74	Plage des Amandiers	-61.718	16.346
15	L'Habituee	-61.600	16.020	75	Pointe Le Boyer	-61.693	16.335
16	Grande Chasse	-61.620	16.026	76	Pont Canal	-61.700	16.319
17	Ravine Tonnelle	-61.630	16.035	77	St Sauveur la Montagne	-61.712	16.307
18	Parking du Carbet	-61.640	16.043	78	Source Sulfureuse de Sofiaia	-61.727	16.293
19	Anse Grande Ravine	-61.620	15.980	79	Moustique	-61.675	16.302
20	Roches Gravees	-61.640	15.970	80	Pointe Granger	-61.644	16.318
21	Pointe de la Grande Anse	-61.660	15.960	81	Morne Rouge	-61.660	16.302
22	Pointe de Batterie	-61.690	15.950	82	Les Ancenneaux	-61.670	16.289
23	Pointe du Vieux Fort	-61.707	15.950	83	Le bois Rada	-61.673	16.274
24	Pointe Turllet	-61.710	15.970	84	Cadef	-61.690	16.265
25	Bas du Bourg	-61.738	16.000	85	Route Forestiere Muraille	-61.711	16.275
26	Ducharmoy	-61.720	16.014	86	Vincent	-61.649	16.267
27	St Claude	-61.698	16.025	87	Monnier	-61.653	16.246
28	Beau Soleil	-61.681	16.031	88	Bergnolles	-61.655	16.226
29	Bains Jaunes	-61.656	16.036	89	Bellevue	-61.661	16.210
30	Baillif	-61.746	16.017	90	Dorville	-61.629	16.257
31	Bouvier	-61.721	16.024	91	Fond Budan	-61.606	16.254
32	Grand Fond	-61.710	16.046	92	Arnouville	-61.595	16.232
33	Fond Bernard	-61.692	16.059	101	UAG	-61.530	16.220
34	Anse Colas	-61.751	16.036	102	Petit Pérou	-61.520	16.250
35	Le Tuf	-61.738	16.052	103	Château Gaillard	-61.391	16.309
36	Cafeiere	-61.729	16.062	104	Route Caduc	-61.490	16.300
37	Parnasse	-61.718	16.069	105	Gensolin	-61.480	16.310
38	Pointe de la Falaise	-61.768	16.068	106	Richeval	-61.450	16.350
39	Petite Anse	-61.770	16.098	107	Anse Babin	-61.530	16.340
40	Beau Bois	-61.754	16.106	108	Perrin	-61.510	16.300
41	Dupuy	-61.743	16.111	109	Boricaud	-61.450	16.290
42	Matouba	-61.736	16.119	110	Morne l'Escaud	-61.430	16.250
43	Pointe de l'Hermitage	-61.774	16.126	111	Pointe Saline	-61.440	16.210
44	Galets	-61.775	16.166	112	Duprès	-61.390	16.240
45	Mahaut	-61.783	16.189	113	Lasserre	-61.450	16.310
46	Zoo Guadeloupe	-61.758	16.183	114	Belle Plaine	-61.525	16.291
47	Morne a Louis	-61.749	16.187	115	Petit Havre	-61.423	16.209
48	Col des Mamelles	-61.736	16.190	116	Belle Plaine 2	-61.515	16.280
49	Petit David	-61.708	16.176	117	Anse Vinaigri	-61.470	16.200
50	Maison de la Foret	-61.695	16.174	IP001	Ilets Pigeon 1	-61.790	16.168
51	Cascade aux Ecrevisses	-61.680	16.179	IP002	Ilets Pigeon 2	-61.790	16.168
52	Le Gommier	-61.660	16.189	IP003	Ilets Pigeon 3	-61.790	16.169
53	Fond Lasserre	-61.638	16.201	IK001	Ilets Kahouanne 1	-61.779	16.365
54	Lamothe	-61.617	16.216	IK002	Ilets Kahouanne 2	-61.779	16.364
55		-61.595	16.216				
56	Petit Bourg	-61.589	16.186				
57	Saussaye	-61.607	16.182				
58	St Germain	-61.624	16.177				
59	Tambour	-61.639	16.163				
60	Sarcelle	-61.583	16.159				

6 REFERENCES

- Andreieff, P. and Cottez, S.** (1976). Sur l'âge, la structure et la formation des îles de Grande-Terre et de Marie-Galante (Guadeloupe, FWI). *Bulletin du Bureau de recherches géologiques et minières* **30**, 329-333.
- Bouysse, P., Westercamp, D., Andreieff, P., Baubron, J. and Scolari, G.** (1985). Le volcanisme sous-marin Néogène récent au large des côtes Caraïbes des Antilles françaises. *Géologie de la France* **1**, 101-114.
- Breuil, M.** (2002). Histoire naturelle des amphibiens et reptiles terrestres de l'archipel guadeloupéen. Guadeloupe - Saint Martin - Saint Barthélemy. Paris: Publications Scientifiques du MNHN.
- Butler, M. A. and King, A. A.** (2004). Phylogenetic comparative analysis: a modeling approach for adaptive evolution. *American Naturalist*, 683-695.
- Cooper, W. E. and Burns, N.** (1987). Social significance of ventrolateral coloration in the fence lizard, *Sceloporus undulatus*. *Animal Behaviour* **35**, 526-532.
- Henderson, R. and Breuil, M.** (2012). Island lists of West Indian amphibians and reptiles - Lesser Antilles. *Bulletin Florida Museum Natural History* **51**, 148-159.
- Irschick, D. J. and Losos, J. B.** (1998). A comparative analysis of the ecological significance of maximal locomotor performance in Caribbean *Anolis* lizards. *Evolution* **52**, 219-226.
- Kemp, D. J., Reznick, D. N., Grether, G. F. and Endler, J. A.** (2009). Predicting the direction of ornament evolution in Trinidadian guppies (*Poecilia reticulata*). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **276**, 4335-4343.
- Knouft, J. H., Losos, J. B., Glor, R. E. and Kolbe, J. J.** (2006). Phylogenetic analysis of the evolution of the niche in lizards of the *Anolis sagrei* group. *Ecology* **87**, 29-38.
- Knox, A., Losos, J. and Schneider, C.** (2001). Adaptive radiation versus intraspecific differentiation: morphological variation in Caribbean *Anolis* lizards. *Journal of Evolutionary Biology* **14**, 904-909.
- Lazell, J. D.** (1964). The Anoles (sauria, Iguanidae) of the Guadeloupean Archipelago. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*.
- Lazell, J. D.** (1972). The anoles (Sauria, Iguanidae) of the lesser Antilles. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*.
- Legreneur, P. and Bels, V.** (2010). Forelimb roles in maximal and submaximal high leaping in squamates (*Anolis carolinensis*, Voigt, 1832). In *Society for Experimental Biology Annual Main Meeting*, pp. 141. Prague, Czech Republic.
- Legreneur, P., Homberger, D. G. and Bels, V.** (2012a). Assessment of the mass, length, center of mass, and principal moment of inertia of body segments in adult males of the Brown Anole (*Anolis sagrei*) and Green, or Carolina, Anole (*Anolis carolinensis*). *Journal of Morphology* **273**, 765-775.
- Legreneur, P., Laurin, M., Monteil, K. and Bels, V.** (2012b). Convergent exaptation of leap up for escape in distantly related arboreal amniotes. *Adaptive Behavior* **20**, 69-79.
- Legreneur, P., Magnin, H., Guerlotti, J., Pellé, E., Placide, M.-A. and Bels, V.** (2012c). Morphometric characterisation of an arboreal lizard (*Anolis marmoratus marmoratus*). *Computer methods in Biomechanics and Biomedical engineering*.
- Losos, J. B.** (1985). An experimental demonstration of the species-recognition role of *Anolis* dewlap color. *Copeia*, 905-910.
- Losos, J. B.** (1990). Ecomorphology, performance capacity, and scaling in West India *Anolis* lizards: An evolutionary analysis. *Ecological Monographs* **60**, 369-388.

- Losos, J. B.** (1994). Historical contingency and lizard community ecology. In *Lizard Ecology: Historical and Experimental perspectives*, eds. L. J. Vitt and E. R. Pianka), pp. 319-333. Princeton, NJ: Princeton University Press Princeton.
- Losos, J. B.** (2009). Ecology and adaptive radiation of anoles: Lizards in an evolutionary tree. Berkeley and Los Angeles, California: University of California Press.
- Macedonia, J. M.** (2001). Habitat light, colour variation, and ultraviolet reflectance in the Grand Cayman anole, *Anolis conspersus*. *Biological Journal of the Linnean Society* **73**, 299-320.
- Mahler, D. L., Herrel, A. and Losos, J. B.** (2010). *Anolis* Newsletter VI. Cambridge, MA: Museum of Comparative Zoology, Harvard University.
- Mattingly, W. B. and Jayne, B. C.** (2005). The choice of arboreal escape paths and its consequences for the locomotor behaviour of four species of *Anolis* lizards. *Animal Behaviour* **70**, 1239-1250.
- Muñoz, M. M., Crawford, N. G., McGreevy, T. J., Messana, N. J., Tarvin, R. D., Revell, L. J., Zandvliet, R. M., Hopwood, J. M., Mock, E., Schneider, A. L. et al.** (2013). Divergence in coloration and ecological speciation in the *Anolis marmoratus* species complex. *Molecular Ecology* **22**, 2668-2682.
- Ng, J. and Glor, R. E.** (2011). Genetic differentiation among populations of a Hispaniolan trunk anole that exhibit geographical variation in dewlap colour. *Molecular Ecology* **20**, 4302-4317.
- Nicholson, K., Crother, B., Guyer, C. and Savage, J.** (2012). It is time for a new classification of anoles (Squamata: Dactyloidae). *Zootaxa* **3477**, 3-108.
- Père Du Tertre, J. B.** (1667). Histoire générale des Antilles.
- Poe, S.** (2004). Phylogeny of anoles. *Herpetological Monographs* **18**, 37-89.
- Pounds, J. A.** (1988). Ecomorphology, locomotion, and microhabitat structure: patterns in a tropical mainland *Anolis* community. *Ecological Monographs* **58**, 299-320.
- Reznick, D. and Endler, J. A.** (1982). The impact of predation on life history evolution in Trinidadian guppies (*Poecilia reticulata*). *Evolution*, 160-177.
- Rosenblum, E. B.** (2006). Convergent evolution and divergent selection: lizards at the White Sands ecotone. *The American Naturalist* **167**, 1-15.
- Schneider, C. J., Losos, J. B. and de Queiroz, K.** (2001). Evolutionary relationships of the *Anolis bimaculatus* group from the northern Lesser Antilles. *Journal of herpetology* **35**, 1-12.
- Thorpe, R., Malhotra, A., Stenson, A. and Reardon, J.** (2004). Adaptation and speciation in Lesser Antillean anoles. *Adaptive Speciation*.
- Toro, E., Herrel, A. and Irschick, D.** (2004). The evolution of jumping performance in Caribbean *Anolis* lizards: solutions to biomechanical trade-offs. *Am Nat* **163**, 844-856.
- Toro, E., Herrel, A. and Irschick, D. J.** (2006). Movement control strategies during jumping in a lizard (*Anolis valencienni*). *Journal of biomechanics* **39**, 2014-2019.
- Toro, E., Herrel, A., Vanhooydonck, B. and Irschick, D. J.** (2003). A biomechanical analysis of intra- and interspecific scaling of jumping and morphology in Caribbean *Anolis* lizards. *J Exp Biol* **206**, 2641-2652.
- Underwood, G.** (1959). Revisionary notes. The anoles of the eastern Caribbean (*Sauria, Iguanidae*). Part III. *Bull. Mus. Comp. Zool.* **121**, 191-226.
- Underwood, G. and Williams, E. E.** (1959). The anoline lizards of Jamaica: Institute of Jamaica.
- Vanhooydonck, B., Herrel, A., Van Damme, R. and Irschick, D. J.** (2006). The quick and the fast: the evolution of acceleration capacity in *Anolis* lizards. *Evolution* **60**, 2137-2147.
- Wang, I. J.** (2013). Examining the full effects of landscape heterogeneity on spatial genetic variation: a multiple matrix regression approach for quantifying geographic and ecological isolation. *Evolution*.

Williams, E. E. (1972). The origin of faunas. Evolution of lizard congeners in a complex island fauna: a trial analysis. *Evolutionary Biology* **6**, 47-89.

Williams, E. E. and Rand, A. S. (1977). Species recognition, dewlap function and faunal size. *American Zoologist* **17**, 261-270.

Yang, S. Y., Soulé, M. and Gorman, G. C. (1974). Anolis lizards of the eastern Caribbean: a case study in evolution. I. Genetic relationships, phylogeny, and colonization sequence of the roquet group. *Systematic Zoology* **23**, 387-399.

Zamudio, K. R. and Sinervo, B. (2000). Polygyny, mate-guarding, and posthumous fertilization as alternative male mating strategies. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **97**, 14427-14432.