

Caractérisation morphologique de l'iguane commun *Iguana iguana* (Linnaeus, 1758), de l'iguane des Petites Antilles *Iguana delicatissima* Laurenti, 1768 et de leurs hybrides

par

Michel BREUIL

Muséum national d'Histoire naturelle
Département de Systématique et d'Évolution
CP 30 (Reptiles et Amphibiens)
57, rue Cuvier, 75231 Paris cedex 05
Association Le Gaïac-GECIPAG, La Chaise
97110 Sainte-Rose

Réserve Naturelle de Saint-Barthélemy
Association Grenat, BP 683, Gustavia
97098 Saint-Barthélemy cedex
breuil.michel@gmail.com

Résumé – Les Antilles françaises hébergent deux espèces d'iguanes, l'iguane des Petites Antilles (*Iguana delicatissima*) et l'iguane commun (*Iguana iguana*). Les données historiques et morphologiques montrent que l'iguane commun est arrivé aux Saintes à partir du milieu du XIX^e siècle lors d'échanges de bagnards avec la Guyane. Cette espèce a été transportée ensuite volontairement en Basse-Terre à la fin des années 1950 et en Martinique dans les années 1960. Elle a ensuite été introduite à Saint-Martin. L'installation de l'iguane commun a conduit à l'hybridation entre les deux espèces et à l'élimination de l'iguane des Petites Antilles des Saintes et de Grande-Terre. En Basse-Terre, toutes les populations d'*I. delicatissima* sont maintenant colonisées par l'iguane commun et leurs hybrides. Des iguanes communs échappés de captivité ont envahi Saint-Martin début 2000 et sont arrivés par la suite à Saint-Barthélemy où l'hybridation a démarré. Les deux espèces se différencient l'une de l'autre par plus de 15 caractères dont la plupart n'ont pas été reconnues jusqu'à la présente étude. L'iguane commun présent en Guadeloupe et en Martinique (*Iguana iguana iguana*) se distingue très bien des iguanes d'Amérique centrale (*Iguana iguana rhinolopha*) et de ceux des îles de Sainte-Lucie et Saba dont les caractéristiques qui les différencient des iguanes communs continentaux sont indiquées pour la première fois. La morphologie des hybrides est décrite. Ces hybrides sont très divers et montrent clairement que les individus F1 sont fertiles produisant une introgression engendrant progressivement la disparition d'*Iguana delicatissima*.

Mots-clés : *Iguana delicatissima*, *Iguana iguana*, *Iguana iguana rhinolopha*, hybridation, morphologie, Guadeloupe, Martinique, Saint-Martin, Saint-Barthélemy, Sainte-Lucie, Saba.

Summary – **Morphological characterization of the common iguana *Iguana iguana* (Linnaeus, 1758), of the Lesser Antilles iguana *Iguana delicatissima* Laurenti, 1768 and of their hybrids.** French West Indies are inhabited by two *Iguana* species, the Lesser Antilles Iguana (*Iguana delicatissima*) and the common iguana (*Iguana iguana*). Historical and morphological data show that the common iguana came to Les Saintes in the middle of the nineteenth century during the exchange of convicts between the prisons of French Guyana and the penitentiary in Les Saintes. Then this species

was introduced voluntarily to Basse-Terre in the late 1950's and to Martinique in the 60's. It was then introduced in St. Martin. In Les Saintes and Grande-Terre, the arrival of common iguanas has led to hybridization between the two species and the elimination of the Lesser Antilles Iguana. In Basse-Terre, all *I. delicatissima* populations are invaded by common iguanas and their hybrids. Moreover, common iguanas escaped from captivity, and invaded St. Martin in early 2000 and arrived to St. Barthélemy; few years later hybridization started. The two species differ from each other by more than 15 characters, most of them were unnoticed before the present study. The common iguana from Guadeloupe and Martinique (*Iguana iguana iguana*) differs also from iguanas found in Central America (*Iguana iguana rhinolopha*) and from those of the islands of St. Lucia and Saba whose morphological characteristics are described for the first time. The morphology of the hybrids is described. These hybrids are morphologically very diversified and clearly show that F1 individuals are fertile, leading to introgression and progressive extinction of *delicatissima*.

Keys-words: *Iguana delicatissima*, *Iguana iguana*, *Iguana iguana rhinolopha*, hybridization, morphology, Guadeloupe, Martinique, St Martin, St Bart, St Lucia, Saba.

I. INTRODUCTION

Les deux espèces du genre *Iguana* Laurenti, 1768 habitent les Antilles françaises. L'iguane des Petites Antilles *Iguana delicatissima* Laurenti, 1768, endémique des Petites Antilles, d'Anguilla au nord à la Martinique au sud et l'iguane commun *Iguana iguana* (Linnaeus 1758) présent en Guadeloupe (Basse-Terre, Grande-Terre, Marie-Galante, Les Saintes), en Martinique, à Saint-Martin, à Saint-Barthélemy (Breuil 2002, Breuil *et al.* 2010a, 2011a, b), à Anguilla, Saba, Montserrat et Sainte-Lucie (Henderson & Breuil 2012). Si l'origine des iguanes communs de la Martinique est bien identifiée à partir d'introductions réalisées des Saintes dans les années 60 (Breuil 2009), la situation est moins claire pour la Guadeloupe. Lazell (1973), se fondant sur la séparation écologique ou plutôt géographique des deux espèces aux Saintes (Guadeloupe) et sur les modalités de leurs variations morphologiques, a considéré que l'iguane commun était un habitant naturel des Petites Antilles et qu'il n'y avait pas de compétition entre les deux espèces, comme d'autres auteurs l'avaient suggéré (revue *in* Breuil 2002). De plus, selon cet auteur, l'Homme ne serait en aucun cas responsable de sa distribution dans les Petites Antilles. Les études que je mène depuis 1987 montrent que la situation est tout autre. Rappelons que l'iguane des Petites Antilles est une espèce qui a d'abord été classée vulnérable par l'UICN (Day *et al.* 2000) et elle est maintenant considérée en danger d'extinction (Breuil *et al.* 2010b).

II. HISTORIQUE DE LA RECHERCHE DE CRITÈRES SPÉCIFIQUES DANS LE GENRE *IGUANA*

Linnaeus (1758) a décrit *Lacerta iguana* mais sa diagnose est trop vague pour différencier les deux espèces reconnues actuellement dans le genre. Il a cité les figures de Seba (1734 : 95.1, 95.2, 96.4, 97.3, 98.4) pour caractériser l'iguane commun ou iguane vert. Toutes ces figures correspondent bien au taxon actuellement considéré comme *Iguana iguana* (Breuil 2002). De plus, il indique, entre autres, la figure de Sloane (1725) comme représentant aussi cette espèce, mais cette figure n'est qu'une reprise de celle de Du Tertre (1667) qui correspond à *Iguana delicatissima* comme le montre entre autres la queue unie, l'absence de

plaque subtympanique et d'épines sur la partie inférieure du fanon (Breuil 2002). Laurenti (1768) a décrit les deux espèces d'iguane (*Iguana delicatissima* et *Iguana tuberculata*) sur la base des planches du cabinet d'histoire naturelle de Seba (1734) et sur l'existence d'individus observés en Autriche dans les collections du comte de Thurn (Breuil 2002) mais aujourd'hui disparus (Pasachnick *et al.* 2006). La description latine qu'il a donnée permet l'identification des deux espèces. Comme caractères diagnostiques, Laurenti a indiqué l'absence de tubercules sur le cou chez *delicatissima* et leur présence chez l'iguane commun qu'il appelle, en référence à ce caractère, *Iguana tuberculata*. Par ailleurs, il a noté aussi la tête plate d'*Iguana tuberculata* et les bosses tuberculeuses à l'arrière de la tête chez *Iguana delicatissima*. Si la description permet la séparation sans ambiguïté des deux espèces, en revanche la citation des figures de Seba, sur laquelle elle est censée en partie reposer, est erronée. Toutes les figures mentionnées par Laurenti (95.1, 95.2, 96.4, 96.5, 97.3, 98.4) sont attribuées à *Iguana delicatissima*, alors qu'aucune d'elles n'est assignée à *I. tuberculata*, ce qui correspond à une inversion entre la diagnose et l'iconographie plutôt qu'à une erreur de détermination. Duméril et Bibron (1837) ont indiqué que seule la figure 96.5 de Seba correspond à *I. delicatissima*. L'iguane de la figure 96.5 ne présente pas de tubercules nucaux, mais possède une rangée d'écailles sous-labiales isodiamétriques et 12 épines gulaire, une association de caractères qui suggère un hybride (Breuil 2002) s'il a été fidèlement dessiné. Ainsi, les descriptions de Linnaeus (1758), de Laurenti (1768) et celle de Lacépède (1788) ne correspondent pas à des ensembles homogènes. Si l'on fait abstraction de l'erreur de renvoi aux figures, la description que Laurenti a donnée d'*I. delicatissima*, en s'appuyant sur les spécimens observés dans les collections du comte de Thurn, est parfaitement diagnostique.

Cuvier (1816) se fondant sur une gravure ancienne (Fig. 1) du début du XVII^e siècle (Besler 1616) republiée par Lochner et Lochner (1716) a décrit l'iguane à col nu sous le nom d'*Iguana delicatissima* Laur. : « Ressemble à l'[iguane] ordinaire, surtout par les épines dorsales ; mais n'a point la grande plaque à l'angle de la mâchoire, ni les tubercules épars sur les côtés du cou. Le dessus du crâne est garni de plaques bombées, le fanon est médiocre et sans dentelure. Laurenti le dit des Indes ». L'examen de la gravure de référence (Fig. 1), mais aussi de la représentation du musée de Besler dans l'édition de 1616 où cet animal est dessiné sous un autre angle, montrent que cette description s'applique à un iguane des rochers (*Cyclura*), et non pas à un *Iguana delicatissima* comme l'indiquent les écailles bombées et ovalaires sous la commissure buccale et l'absence d'épines gulaire. D'ailleurs, Cuvier a écrit à propos de l'iguane cornu de Saint-Domingue (*Cyclura*) « assez semblable à l'iguane ordinaire [iguane commun] et encore plus au précédent [iguane des Petites Antilles]. Cuvier (1829) a repris la description précédente mais l'a complétée ainsi en lui ajoutant le nom latin d'*Iguana nudicollis* : « ... de plaques bombées, l'occiput tuberculeux ; le fanon est médiocre et n'a que peu de dentures, et seulement en avant. Laurenti le dit des Indes, mais c'est une erreur, nous l'avons reçu du Brésil et de la Guadeloupe ». Entre les deux éditions de l'ouvrage de Cuvier, 1816 et 1829, *Le Règne animal*, le MNHN a reçu des *I. delicatissima* envoyés par Félix-Louis L'Herminier dont certains ont pris un bateau venant du Brésil pour traverser l'Atlantique (Breuil 2002). Cuvier (1829) a ainsi caractérisé le fanon qui n'était pas entièrement visible sur la figure dont il s'était servi pour décrire son iguane à col nu. Ainsi la première description de Cuvier (1816) d'*I. delicatissima* Laur. qu'il appelle « Iguane à col nu » s'applique à un *Cyclura* et la seconde fait référence à la même figure à laquelle il ajoute des exemplaires d'*I. delicatissima* de Guadeloupe envoyés par Félix-Louis L'Herminier (Breuil

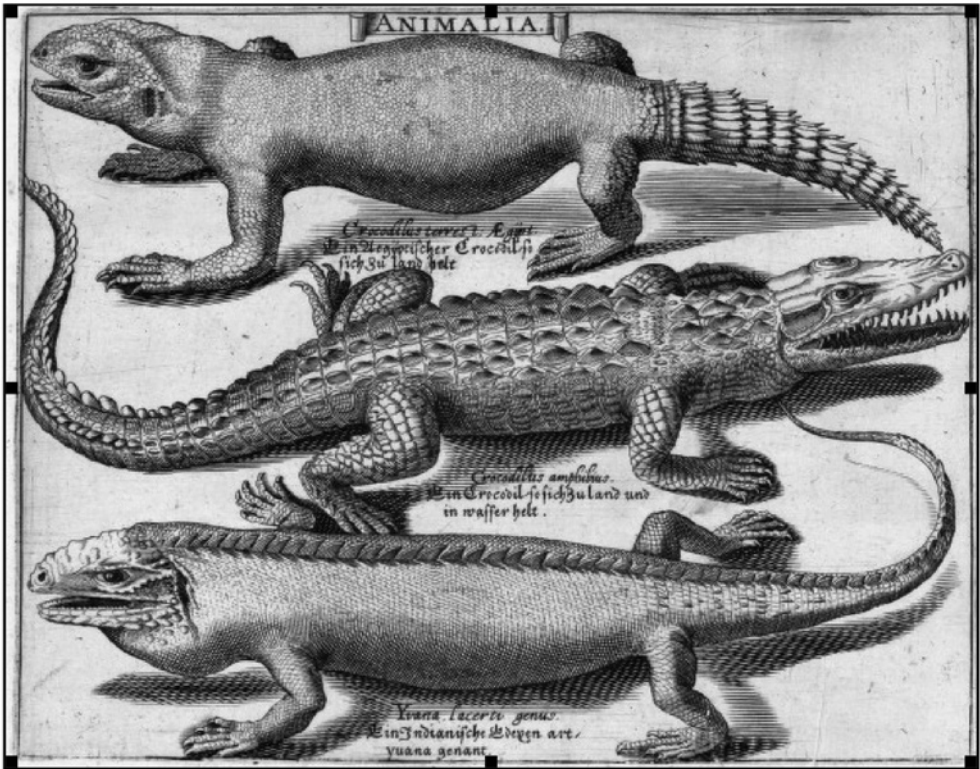


Figure 1 : Planche I de Besler (1616) republiée par Lochner & Lochner (1716) sous le numéro 13 et référencée par Cuvier (1816) : « *L'iguane à col nu*. Besler. Mus. tab. XIII. fig. 3. *Ig. delicatissima*. Laur. » et par Cuvier (1829) : « *L'iguane à col nu* (*Ig. nudicollis* Cuv.) Besler. Mus. tab. XIII. fig. 3. *Ig. delicatissima*. Laur ».

Figure 1: Besler's (1616) Plate I republished by Lochner & Lochner (1716) under N° XIII and cited by Cuvier (1816) as "*L'iguane à col nu*. Besler. Mus. tab. XIII. fig. 3. *Ig. delicatissima*. Laur." and by Cuvier (1829) as "*L'iguane à col nu*. (*Ig. nudicollis* Cuv.) Besler. Mus. tab. XIII. fig. 3. *Ig. delicatissima*. Laur".

2002). Entre les deux éditions du *Règne animal*, Merrem (1820) avait proposé *Iguana nudicollis* comme nom de substitution d'*Iguana delicatissima*. Cuvier (1816, 1829) a considéré que seules les figures de Seba (1734) 95.1, 97.3 et 98.1 correspondaient à *Iguana tuberculata* Laur. et de ce fait sa série de référence ne contient que cette espèce ; ces figures de Seba illustrent donc des syntypes de *Lacerta iguana* de Linné.

Duméril et Bibron (1837) ont donné une bonne description d'*I. delicatissima* qu'ils ont nommé iguane à cou nu (*Iguana nudicollis*), reprenant ainsi l'appellation de Cuvier sans doute pour éviter de donner un nom qui a été appliqué aux deux espèces : « La crête dorsale est proportionnellement moins élevée ; les plaques qui revêtent la partie supérieure du crâne sont beaucoup plus tuberculeuses, et groupées de telle manière qu'elles se trouvent former deux protubérances, l'une à droite, l'autre à gauche ; sous l'oreille il n'existe pas de grande squame circulaire ; les côtés des branches sous-maxillaires, au lieu d'offrir un pavé d'écailles

hexagonales, présentent chacune une seule rangée longitudinale de huit ou neuf scutelles épaisses, convexes qui, bien qu'ayant réellement plusieurs pans, affectent une forme circulaire ; cette rangée est parallèle à celle des plaques labiales dont elle n'est séparée que par une ou deux séries de petites écailles ; la partie inférieure du fanon est arrondie, et son bord antérieur ne présente au plus que 8 ou 9 dentelures. Quant au mode de coloration, il paraît plus simple que celui de l'iguane tuberculeux ; car tous les sujets que nous nous sommes trouvés dans le cas d'examiner, nous ont offert une teinte uniforme vert bleuâtre sur toutes les parties supérieures du corps ; tandis que les inférieures n'en différaient que par une couleur plus claire. Un seul individu nous a montré son épaupe marquée d'une raie jaune comme chez l'Iguane tuberculeux ». Suivant l'approche de Linnaeus (1758), Duméril et Bibron (1837) ont retiré la figure 96.5 de Seba de leur description de l'iguane tuberculeux et l'ont attribuée à leur iguane à cou nu. Toutefois, ce choix conduit à une incohérence comme le nombre d'épines gulaires qui est de 12 sur la figure de Seba (Breuil 2002) et qui devient 8-9 dans leur description, alors que ce nombre est inférieur sur les *Iguana delicatissima* qu'ils ont observés et qui sont encore présents dans les collections du MNHN. La couleur vert-bleuâtre n'est qu'un effet optique lié à la solubilisation des pigments jaune-orange de type caroténoïde dans l'alcool, l'interférence de la lumière blanche sur les écailles produit une couleur physique bleue qui, en se superposant aux pigments chimiques, donne la couleur verte sur le vivant. Cette coloration bleue apparaît aussi au cours de la mue.

Wiegmann (1834) a décrit une autre espèce d'iguane originaire du Mexique sous le nom d'*Iguana rhinolopha* qui se différencie de l'iguane tuberculeux par la présence de petites cornes sur le museau et par un nombre plus faible d'épines dorsales qui sont par ailleurs

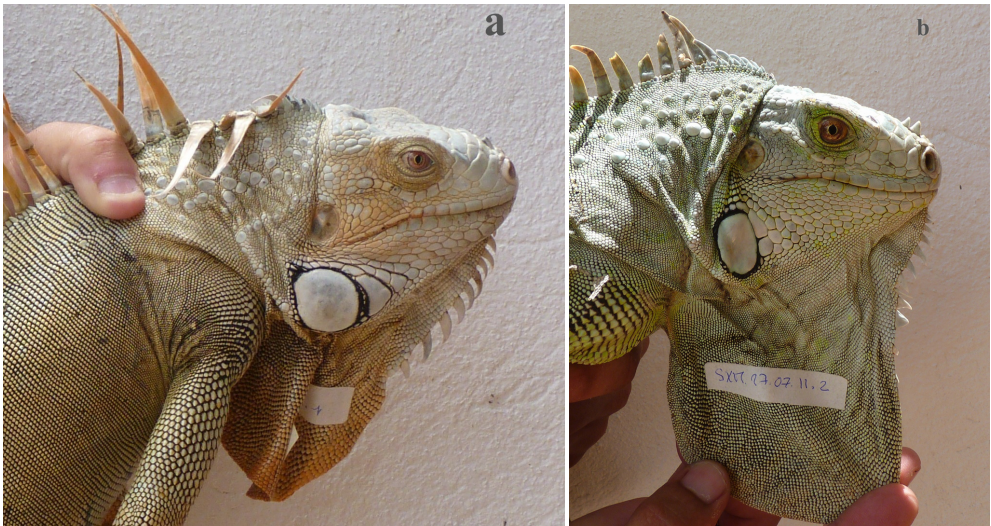


Figure 2 : *Iguana iguana rhinolopha* de Saint-Martin (a mâle, b femelle). Les cornes nasales, la très grosse écaille subtympanique, les gros et nombreux tubercules nucaux, la couleur du corps, les épines gulaires (forme et nombre) et la couleur de l'œil différencient ces iguanes de ceux de Sainte-Lucie.

Figure 2: *Iguana iguana rhinolopha* from Saint-Martin. The nasal horns, the very large subtymppanic scale, the numerous large nuchal tubercles, the body colour, the gular spikes (shape and number) and the colour of the eye distinguish these iguanas from those of St. Lucia.

plus grandes (Fig. 2). Par la suite, cette espèce a été reconnue par Duméril et Bibron (1837). Boulenger (1885) a considéré qu'*I. rhinolopha* est une sous-espèce d'*I. tuberculata* qui se distingue uniquement par la présence de deux ou trois écailles coniques et souples en arrière des narines. Ces écailles sont plus prononcées chez les vieux mâles que chez les femelles et, chez les jeunes, ces écailles ne sont pas toujours bien visibles. Selon Boulenger, il y aurait un passage progressif de la forme *tuberculata* à la forme *rhinolopha*. Les spécimens qu'il a utilisés pour sa diagnose de *tuberculata* provenaient d'Amérique du Sud, d'Amérique centrale et des Antilles. Le nombre d'épines dorsales mentionné par Duméril et Bibron pour distinguer *rhinolopha* de *tuberculata* est jugé non déterminant pour séparer ces deux espèces. Toutefois, on note que la provenance des iguanes utilisés par Boulenger recouvre une grande partie de l'Amérique centrale et l'île de Sainte-Lucie. Boulenger note aussi que les *Iguana tuberculata* avec les écailles coniques sur le museau possèdent le plus grand nombre d'épines dorsales alors que les *Iguana rhinolopha* chez lesquels les cornes nasales sont le moins développées en possèdent nettement moins.

Dunn (1934) a repris le caractère de Boulenger (écaille nasale sous forme de cornes) pour distinguer *rhinolopha* d'*iguana*, il délaisse ainsi l'appellation de Laurenti pour reprendre celle de Linnaeus mais n'a pas justifié son choix. Selon cet auteur, il existe une espèce avec deux sous-espèces sur le continent. *Iguana iguana iguana* habiterait Panama et la côte Atlantique du Costa Rica et *Iguana iguana rhinolopha* serait présent au Nicaragua et sur la côte Pacifique du Costa Rica. Dunn reconnaît comme caractères distinctifs entre *Iguana delicatissima* et *Iguana iguana* la présence de la grosse écaille subtympanique chez *iguana* et son absence chez *delicatissima*, ainsi que la présence d'une rangée de grosses écailles sous-labiales chez *delicatissima* et d'écailles relativement uniformes chez *iguana*.

À la suite de l'étude et des mensurations de 139 *I. iguana* des Antilles, d'Amérique centrale et du Sud et de 29 *I. delicatissima*, Lazell (1973) a rejeté les différences relevées par les auteurs précédents pour caractériser *Iguana iguana iguana*, *I. i. rhinolopha* et *Iguana delicatissima* et n'a retenu que la présence de la grosse plaque subtympanique comme caractère constant différenciant les deux espèces. De plus, cet auteur a affirmé qu'il y a une séparation écologique complète entre les deux espèces dans l'archipel des Saintes et qu'en aucun cas il ne pouvait y avoir eu compétition et élimination de l'iguane des Petites Antilles par l'iguane commun, comme cela avait été suggéré par exemple par Underwood dès 1962. Par ailleurs, en se fondant uniquement sur la présence des cornes nasales et sur leur absence chez certains iguanes au sein de l'aire de répartition de *rhinolopha* et sur leur présence aussi bien en Amérique centrale et aux Petites Antilles de Sainte-Lucie à Grenade, Lazell (1973) a rejeté la sous-espèce *rhinolopha*. Toutefois, même si les cornes nasales sont présentes chez des iguanes d'Amérique du sud et des Petites Antilles et absentes chez certains iguanes d'Amérique centrale, elles n'ont pas toutes la même morphologie. De plus, il existe d'autres caractères morphologiques qui différencient les iguanes d'Amérique centrale des iguanes d'Amérique du sud et des iguanes communs endémiques des Petites Antilles.

Afin de clarifier les débats, je propose pour des raisons pratiques qui s'appuient sur les données génétiques de Malone et Davis (2004) et sur les différences morphologiques décrites dans ce travail, qui ne se résument pas à l'absence ou à la présence de cornes nasales de revenir sur la proposition de Dunn (1934) en reconnaissant les deux sous-espèces :

- iguanes du nord de l'Amérique du Sud : *Iguana iguana iguana* ;
- iguanes d'Amérique centrale : *Iguana iguana rhinolopha*.

Van Denburgh (1898) a considéré que les iguanes du Mexique appartenaient à la sous-espèce *Iguana igvana* (sic) *rhinolopha*. Smith et Taylor (1950) ont suivi cette opinion en entérinant la proposition précédente par l'appellation *Iguana iguana rhinolopha* Wiegmann.

Pour les iguanes insulaires et endémiques de Sainte-Lucie, de Saba et de Montserrat, il serait préférable de les considérer comme des lignées différentes comme le montrent les données génétiques de Malone et Davis (2004), dont le niveau taxonomique reste à préciser (Vuillaume *et al.* en préparation) ce qui permettrait de ne pas les confondre avec les iguanes invasifs. Cette opinion est partagée entre autres par Daltry (2009) et Morton (2009). Afin de tenir compte des particularités morphologiques des iguanes endémiques de Sainte-Lucie et de Saba et les différencier des iguanes communs, les caractères morphologiques particuliers de ces iguanes insulaires sont présentés et interprétés à la lumière des connaissances acquises sur l'origine des iguanes communs de Guadeloupe et du phénomène de l'hybridation (Breuil 2002 ; Breuil *et al.* 2010a)

III. HISTORIQUE DE LA CONNAISSANCE DE LA SYSTÉMATIQUE DES IGUANES DANS LES ANTILLES FRANÇAISES

Duméril et Bibron (1837) ont cité la présence de l'iguane commun sous le nom d'*Iguana tuberculata* Laurenti 1768 en Martinique sur la base d'individus envoyés par Plée en 1821. Le catalogue de Plée (MS 71 III) conservé à la bibliothèque du Muséum national d'Histoire naturelle (Breuil 2002) indique : « individu de l'iguane d'Amérique : plus connu à la Martinique sous le nom de lézard vert ». Le MS 71 IV mentionne : « un iguane de la Trinité espagnole [Trinidad] empaillé (*Lacerta iguana*) de plus de 5 pieds de longueur et dans un état parfait de conservation. Un autre individu de l'iguane ordinaire de la Trinité mais d'une taille beaucoup moins considérable ». Ces trois individus sont présents dans les collections nationales sous les numéros respectifs MNHN 7481, 7482, 7484 et ne proviennent donc pas de Martinique comme cela est indiqué dans les catalogues. Visiblement, Plée n'avait pas fait la différence entre les deux espèces.

Le premier iguane commun mentionné dans l'archipel Guadeloupéen l'a été de l'îlet à Cabrit (Saintes) par Dunn (1934). Par la suite, cette espèce a été signalée de Terre-de-Haut des Saintes en 1962 et en 1964 aux îlets Pigeon au large de la côte caraïbe de la Basse-Terre par Lazell (1973). Toutefois, dans les années 50, Underwood (1962) n'a observé qu'*Iguana delicatissima* dans ces deux îlets. L'observation d'Underwood est parfaitement fiable, des iguanes communs originaires des Saintes ont été libérés dans le sud de la Basse-Terre à la fin des années 50 et ont remplacé progressivement l'iguane des Petites Antilles (Breuil *et al.* 2010a).

Des prospections réalisées aux Saintes fin 1992, à la demande du Parc National de la Guadeloupe, ont conduit à la proposition d'une compétition et d'une hybridation entre les deux espèces d'iguanes dans ces îles (Breuil *et al.* 1994 ; Breuil 2002). Cette hypothèse reposait d'une part sur le remplacement d'*I. delicatissima* par *I. iguana* à Terre-de-Bas et dans la partie orientale de Terre-de-Haut et d'autre part, sur la présence d'individus aux phénotypes intermédiaires entre les deux espèces. Par la suite, les prospections conduites sur la Basse-Terre ont montré, à côté de populations pures d'*I. delicatissima*, l'existence de populations où les deux espèces parentales cohabitaient avec des individus aux phénotypes intermédiaires (Breuil *et al.* 1994). Les analyses morphologiques et génétiques des iguanes de ces popu-

lations mixtes ont confirmé la réalité de l'hybridation (Day & Thorpe 1996). Ce travail reposait sur le séquençage du gène du cytochrome *c* qui différencie parfaitement *I. delicatissima* d'*I. iguana* par quelque 10 % de substitutions et sur l'existence d'individus possédant un génome mitochondrial d'une espèce associé au phénotype de l'autre espèce ou à un phénotype intermédiaire. Toutefois, les données originales de ce travail n'ont jamais été publiées, ce qui a conduit au rejet de l'hybridation et de la compétition comme principale menace pour l'iguane des Petites Antilles par Lorvelec et Pavis (1999). La différenciation génétique entre les deux espèces a été confirmée par la suite par Malone *et al.* (2000) sur une autre séquence mitochondriale (ND4-RNAt-Leu). Ces auteurs ont montré que tous les *I. delicatissima* étudiés (Dominique, Saint-Eustache, Anguilla) possèdent le même haplotype mitochondrial et que la divergence avec *I. iguana* est de quelque 10 %, confirmant ainsi les conclusions publiées précédemment sur la différenciation des deux espèces.

À la suite du travail de Lazell (1973) réalisé dans les années 60 sur la répartition et la morphologie des deux espèces, la seule différence reconnue entre ces taxons était la présence d'une écaille subtympanique dont la taille atteint au moins 80 % du plus grand diamètre du tympan. Le Museum of Comparative Zoology (MCZ) possède une série de 20 individus capturés aux Saintes par Noble en 1914. L'iguane MCZ 10969 a été déterminé comme *Iguana delicatissima* par Lazell (1973) et pose un problème. La présence de tubercules nucaux, le nombre et la forme des épines gulaires, la plaque subtympanique de petite taille, les caractéristiques des écailles sous-labiales et de la partie postérieure du crâne indiquent que cet individu est un iguane hybride (Fig. 3).

J'ai déterminé à partir des photographies réalisées par le MCZ les 17 iguanes restant de cette série, tous considérés dans le catalogue en ligne comme *I. delicatissima* à l'exception de deux individus de l'îlet à Cabrit étiquetés *I. iguana*. À cette époque, les Saintes (probablement Terre-de-Haut) étaient habitées par *I. iguana* (MCZ 10626, 10968, 10973, 10976, 10977, 10978, 10979, 10980, 10981, 10982, 10983, 10984), *I. delicatissima* (MCZ 10975) et des hybrides (MCZ 10969, 10972). Le seul *I. delicatissima* morphologiquement pur est celui illustré par Dunn (1934) qui a été monté en crâne par la suite. Ce crâne présente bien les caractéristiques exposées par Conrad et Norell (2010). Selon Dunn (1934), l'îlet à Cabrit était habité au début du xx^e siècle par *I. iguana*. Les deux exemplaires (MCZ 10962-63) provenant de cet îlet sont bien des *Iguana iguana* mal déterminés dans le catalogue en ligne du MCZ, mais correctement identifiés par cet auteur. Toutefois, le spécimen MCZ 10963, un nouveau-né, pourrait être introgressé. Ces données suggèrent qu'*I. delicatissima* semblait déjà rare à Terre-de-Haut dès le début du xx^e siècle et que l'iguane commun était déjà l'espèce dominante tout au moins dans une partie de cette île comme en atteste le nombre d'individus collectés. Toutefois, il est surprenant que Dunn n'ait mentionné qu'*I. delicatissima* à Terre-de-Haut (MCZ 10975) alors que la plupart des individus de cette série sont *I. iguana* venant de cette île qu'il n'a visiblement pas étudiés mais qui étaient enregistrés de manière erronée dans le catalogue comme *I. delicatissima*.

La comparaison des iguanes communs présents aux Saintes avec les iguanes de Guyane conservés au Muséum national d'Histoire naturelle n'a pas mis en évidence de différences morphologiques entre les spécimens de ces deux origines. Les iguanes communs des Saintes ne présentent pas de caractères qui pourraient faire penser à une lignée endémique comme celles qui habitent Sainte-Lucie, Montserrat ou Saba (Malone & Davis 2004). Les données historiques montrent que l'iguane commun a par la suite été introduit dans le sud de la Bas-



Figure 3 : Iguane des Saintes MCZ R 10969 collecté par Noble en 1914. Cet iguane est illustré en noir et blanc dans l'article de Lazell (1973) et déterminé comme *Iguana delicatissima*. La présence d'une écaille subtympanique plus petite que le tympan, le faible nombre de tubercules nucaux, les 6-7 épines gulaire triangulaires, la forme et la disposition des écailles labiales et la couleur montrent que cet individu est probablement un backcross avec l'iguane des Petites Antilles.

Figure 3: Iguana MCZ R 10969 collected by Noble in 1914 in les Saintes Archipelago. This iguana was illustrated in black and white in the paper by Lazell (1973) who identified it as *Iguana delicatissima*. The presence of a subtympanic plate smaller than the tympanum, the small number of nuchal tubercles, the 6-7 triangular gular spikes, the arrangement of the sublabial scales and the colour shows that this individual is probably a backcross with a Lesser Antillean iguana.

se-Terre à la fin des années 50 (Breuil *et al.* 2010a) et de là, a envahi toute l'île et le reste de l'archipel Guadeloupéen, à l'exception, pour l'instant, de la Désirade et des îles de la Petite Terre. La parenté morphologique des iguanes communs des Saintes avec les iguanes de Guyane et l'absence de différenciation génétique (Vuillaume *et al.* en préparation) plaident pour un transport récent par l'homme. En 1852, l'ancien fort Joséphine, situé sur l'îlet à Cabrit est devenu un pénitencier jusqu'en 1905. Le Fort Napoléon construit sur Terre-de-Haut a été achevé en 1867, il a été utilisé par la suite comme une prison jusqu'en 1902. Ainsi, de nombreux bateaux venant de Guyane et notamment des îles du Salut et de Saint-Laurent du Maroni (deux des lieux du bagne) s'arrêtaient aux Saintes pour des échanges de prisonniers et repartaient vers la Guyane (Fougère 2010). Des iguanes communs ont pu être transportés, volontairement ou involontairement, de Guyane à ces occasions et se sont trouvés libres aux Saintes, notamment à l'îlet à Cabrit et à Terre-de-Haut. On peut aussi envisager que des *I. delicatissima* des Saintes soient repartis par ce même canal vers l'Amérique du Sud. En août 2000, à la suite de nombreuses éclosions d'iguane commun dans un jardin de la maison où je logeai dans le sud de la Basse-Terre, deux nouveau-nés se sont trouvés dans

mes bagages et auraient pu être transportés, à mon insu, dans une autre île. Cette observation montre clairement avec quelle facilité de jeunes iguanes sont des passagers clandestins potentiels. Par ailleurs, les Amérindiens sont connus pour transporter volontairement des iguanes vivants au cours de leurs voyages dans les Petites Antilles (Anonyme de Carpentras 1994). Des transports d'iguanes de ces îles vers le Venezuela et le plateau des Guyanes sont plausibles.

Avec la demande d'un Plan National d'Action en avril 2006 par le Ministère de l'Écologie et du Développement Durable (MEDD), les études sur la compétition et l'hybridation sur les iguanes qui avaient été bloquées en Guadeloupe, ont repris (Breuil 2003). De nouvelles prospections ont été entreprises par le Groupe d'Étude et de Conservation de l'Iguane des Petites Antilles en Guadeloupe (GECIPAG). Ces prospections montrent la situation catastrophique de l'espèce dans l'archipel Guadeloupéen (Breuil *et al.* 2007, Breuil & Ibéné 2008a, b, Breuil *et al.* 2010a, 2011, obs. pers. août 2011, 2012). Elles ont permis l'observation de nombreux autres hybrides et la réalisation de biopsies pour les études génétiques. Il n'existe actuellement plus aucune population reproductrice pure d'iguane des Petites Antilles en Basse-Terre et l'espèce a complètement disparu des Saintes et très probablement de Saint-Martin et de Grande-Terre alors que Lorvelec *et al.* (2007) ont indiqué, sans citer de sources, la présence actuelle de cette espèce dans ces îles ce qui laisse croire qu'il existe encore des populations viables qui n'ont rien à voir avec la survie de quelques individus isolés (Breuil & Ibéné 2008b).

Par ailleurs, l'iguane commun se multiplie de plus en plus et, en cinq ans, il s'est installé à Marie-Galante, Tintamarre et Pinel (Saint-Martin), Saint-Barthélemy et Sainte-Lucie sans parler de sa prolifération sur l'ensemble de la Basse-Terre, de la Grande-Terre, de Saint-Martin et de son expansion en Martinique. Les dernières populations d'*I. delicatissima* sur la Basse-Terre connues au milieu des années 90 (Breuil 2002) sont toutes envahies par l'iguane commun et des hybrides. Le Plan National d'Action pour la sauvegarde de l'iguane des Petites Antilles est associé, à la demande du Ministère, à l'élimination de l'iguane commun, espèce reconnue invasive par le Grenelle de l'environnement. L'iguane commun fait partie des espèces les plus problématiques sur les DOM (Breuil *et al.* 2011) mais aussi en Floride (Krysko *et al.* 2007) et à Porto Rico (Lopez-Torres *et al.* 2011). Six ans après la demande du Ministère, aucune mesure concrète n'a été prise en Guadeloupe pour limiter son expansion. En revanche, la collectivité de Saint-Barthélemy, devenue PTOM depuis le 1^{er} janvier 2011, qui bénéficie de son autonomie pour la gestion de l'environnement possède, depuis le 18 avril 2011, un arrêté territorial autorisant la « neutralisation » de l'iguane commun et de toutes les formes hybrides. Saint-Martin est toujours sous la juridiction de la Guadeloupe et l'iguane commun y est protégé. Les iguanes communs de Saint-Martin proviennent du commerce et sont maintenant essentiellement originaires d'Amérique centrale (Breuil 2002). Les iguanes communs présents à Saint-Barthélemy sont originaires de Saint-Martin et ont été relâchés par des particuliers dans l'île au milieu des années 2000 (Breuil *et al.* 2010a) voire avant comme le suggère des phénotypes montrant des traces d'introgession.

L'inertie administrative dans les Antilles françaises met à mal tous les projets de sauvegarde de l'iguane des Petites Antilles sur l'ensemble de la Caraïbe. Il est donc nécessaire de proposer aux différents gestionnaires des critères fiables pour différencier les deux espèces d'iguane, leurs hybrides et les formes insulaires endémiques. Ces critères ne peuvent se limiter à la présence ou à l'absence d'une écaille subtympanique comme trop de personnes le

croient à la suite du travail de Lazell (1973). La capacité à reconnaître d'un point de vue morphologique l'espèce invasive de l'espèce locale et leurs hybrides est donc primordiale pour éviter, en ne considérant qu'un nombre restreint de caractères, voire un seul, comme au Parc Zoologique des Mamelles (Guadeloupe) qu'un individu soit mal déterminé et utilisé dans des futurs programmes de reproduction. Depuis que le Plan National d'Action a été demandé, les nombreuses prospections réalisées par le GECIPAG (Groupe d'Étude et de Conservation de l'Iguane des Petites Antilles en Guadeloupe), L'ASFA (L'Association pour la Sauvegarde et la réhabilitation de la Faune des Antilles), le MNHN (Muséum national d'Histoire naturelle) et l'UAG (Université Antilles-Guyane) ont permis de mieux appréhender la diversité morphologique des deux espèces et de leurs hybrides en Basse-Terre, en Grande-Terre et à Saint-Barthélemy. Les études de biologie des populations que je mène à Chancel depuis 1994 (Breuil 2009) et maintenant avec l'ONCFS (Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage), à Petite Terre et à La Désirade avec le GECIPAG, à Saint-Barthélemy avec la Réserve Naturelle, l'association *Alsophis* et le groupe *Iguana delicatissima* de Saint-Barthélemy (IDSB) (Breuil 2011a, Le Quellec 2011a, b) ont conduit à la capture et à la caractérisation de près de 1500 iguanes des deux espèces et d'un nombre croissant d'hybrides.

La réserve naturelle de Saint-Barthélemy a inscrit dans son plan de gestion (Réserve naturelle 2008) le contrôle de la population d'iguane invasif. Depuis 2011, une vaste étude sur les iguanes a été entreprise à Saint-Barthélemy avec le soutien de la Collectivité, de la Réserve naturelle, de l'association *Alsophis* et du groupe *I. delicatissima* de Saint-Barthélemy (<http://alsophis-antilles.blogspot.com/p/groupe-idsb.html>). Elle a conduit au marquage de quelque 300 *I. delicatissima*, à la capture et à la neutralisation d'iguanes communs et d'hybrides, au renforcement de la population d'*I. delicatissima* de l'îlet Fourchu, à la translocation d'*Iguana delicatissima* à l'îlet Frégate et au sauvetage d'une ponte de cette espèce (Le Quellec 2011a, b, c).

Une différence fondamentale dans la situation des iguanes en Guadeloupe, en Martinique et dans les îles du Nord (Saint-Martin, Saint-Barthélemy) est l'origine des iguanes communs. En Guadeloupe et en Martinique, les iguanes à l'origine de la population invasive provenaient de Guyane alors qu'à Saint-Martin, ils sont principalement originaires d'Amérique centrale et appartiennent à un clade différent (Malone *et al.* 2000, Malone & Davis 2004) morphologiquement identifiable. Toutefois, à Fort-de-France (Martinique), il existe maintenant des iguanes d'Amérique centrale qui deviennent de plus en plus abondants et s'hybrident avec les iguanes d'Amérique du Sud introduits par le Père Pinchon dans les années 60 (Breuil, obs. pers. inédites, octobre 2011).

IV. CARACTÈRES DIAGNOSTIQUES DES DEUX ESPÈCES DU GENRE *IGUANA*

L'identification correcte des espèces autochtones par rapport aux espèces allochtones est la clé de la réussite de tout programme de conservation (Powell *et al.* 2011). Les caractères que je propose pour différencier les deux espèces du genre *Iguana* et les différentes populations insulaires d'*I. iguana* (Fig. 4) sont des caractères faciles à appréhender. Ils ne nécessitent pas de mesures et ne sont pas dépendants du sexe comme le sont la taille des épines dorsales. Ils sont aussi déterminables sur des photographies. Ils ont été établis après l'étude de plus de 1500 *I. delicatissima* dans des populations actuellement pures ou qui l'ont été (Saint-Barthélemy, Basse-Terre, Désirade, Petite Terre, Martinique, Chancel, Dominique)

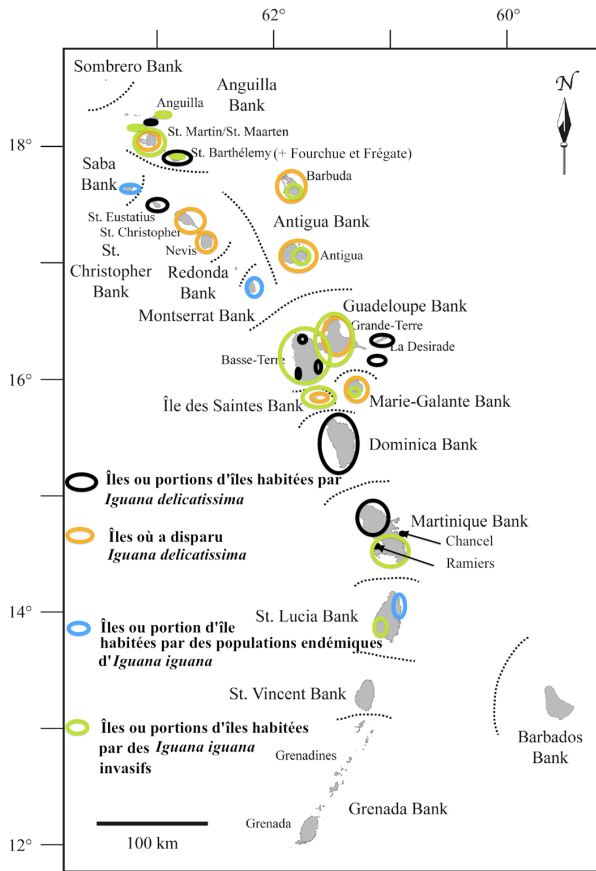


Figure 4 : Répartitions actuelle et ancienne des différentes lignées d'*Iguana* dans les Petites Antilles au nord de Sainte-Lucie (Fond de carte d'après Henderson & Breuil, 2012). Les iguanes de Saint-Vincent, de Grenade et des Grenadines sont considérés comme des *Iguana iguana* autochtones. Îles ou portions d'îles habitées par *I. delicatissima* (du sud au nord) : Martinique (+ Îlet à Ramiers et Îlet Chancel), Dominique, Basse-Terre (N, SE, SO), Désirade et Petite Terre, Saint-Eustache, Saint-Barthélemy + Îlet Fourchu et Anguilla. Îles où *Iguana delicatissima* a disparu (du sud au nord) : Archipel des Saintes, Grande-Terre, Antigua, Barbuda, Nevis, Saint-Christophe, îlets Bonhomme et Frégate au nord de Saint-Barthélemy, Saint-Martin. Îles habitées par des lignées endémiques d'*Iguana iguana* (du sud au nord): Sainte-Lucie, Montserrat, Saba. Îles habitées par *Iguana iguana* invasif (du sud au nord) : Sainte-Lucie, Archipel des Saintes, Basse-Terre, Grande-Terre, Marie-Galante, Barbuda et Antigua (éliminé), Saint-Barthélemy (quelques individus éliminés mais pas de populations reproductrices, mais quelques hybridations), Saint-Martin, Anguilla.

Figure 4: Current and past distributions of the different lineages of *Iguana* in the Lesser Antilles north of St. Lucia (map drawing from Henderson & Breuil, 2012). Iguanas from St. Vincent, and Grenada Bank are considered as autochthonous *Iguana iguana*. Islands or part of islands inhabited by *I. delicatissima* (South to North): Martinique Bank (Ramiers + Chancel), Dominica Bank, Guadeloupe Bank (N, SE, and SW, Basse-Terre), La Désirade and Petite Terre), Saint-Barthélemy + Îlet Fourchu, and Anguilla. Islands where *I. delicatissima* disappeared (South to North): Les Saintes Bank, Marie-Galante Bank, Guadeloupe Bank (Grande-Terre), Antigua Bank (Antigua, Barbuda), St. Christopher Bank (St. Christopher, Nevis), Îlets Bonhomme and Frégate North St. Barthélemy, and St. Maarten. Islands inhabited by endemic lineages of *Iguana iguana*.

sans compter les nombreuses photographies publiées ou non d'iguanes des îles que je n'ai pas visitées comme Anguilla et Saint-Eustache. Les caractéristiques de l'iguane commun présent dans les Antilles françaises ont été confrontées aux individus originaires du continent sud-américain déposés au Muséum national d'Histoire naturelle et aux données de la littérature. Ce choix s'est imposé par le fait qu'aucun iguane d'Amérique du Sud, tout comme ceux observés dans les Antilles françaises, ne possède de cornes sur le nez à l'inverse de ceux présents à Sainte-Lucie, à Saint-Vincent, à Grenade et aux Grenadines et en Amérique centrale (Lazell 1973).

Toutefois, depuis le commencement de mes observations en 1987, la situation a évolué très vite. L'iguane commun était très localisé en Basse-Terre à la fin des années 70 (Breuil 2002). En 40 ans, il a colonisé la quasi-totalité du littoral de la Basse-Terre et de la Grande-Terre. En Martinique, les iguanes communs introduits des Saintes étaient limités au Fort Saint-Louis (Fort-de-France) jusqu'au milieu des années 90, puis ils sont partis à la conquête du sud de la Martinique (Breuil 2009, 2011b). De plus, on observe depuis une dizaine d'années en Martinique des iguanes originaires d'Amérique centrale qui proviennent d'individus échappés ou libérés de captivité. Ces iguanes se différencient des iguanes communs originaires de Guyane entre autres par une taille et une corpulence plus élevée, une plaque subtympanique proportionnellement plus grosse, un fanon proportionnellement plus grand, des écailles nasales plus ou moins développées en forme de cornes, un œil plutôt jaune et une coloration orange du corps plus ou moins soutenue chez les mâles reproducteurs. Depuis 2006, ce scénario d'invasion par des iguanes d'Amérique centrale se déroule à Sainte-Lucie où ces iguanes exogènes, libérés de captivité, prolifèrent malgré les mesures de contrôle mises en œuvre (Morton 2009, Daltry 2009). Les iguanes endémiques de Sainte-Lucie se distinguent par un



Figure 5 : Iguane de Sainte-Lucie (*Iguana iguana* cf. *iguana*). Adultes (a mâle, b femelle) caractérisés par un corps annelé de noir, un faible nombre de tubercules nucaux, une plaque subtympanique de dimension comparable à celle du tympan, des cornes nasales, un fanon droit avec 7-8 épines triangulaires s'étendant dans sa partie inférieure, un œil marron.

Figure 5: Iguana from St Lucia (*Iguana iguana* cf. *iguana*). Adults (a male, b female) characterized by a black-ringed body, a small number of nuchal tubercles, a subtympanic plate similar in size to that of the tympanum, nasal horns, a straight dewlap with 7-8 triangular spikes extending into its lower part, and a brown eye.

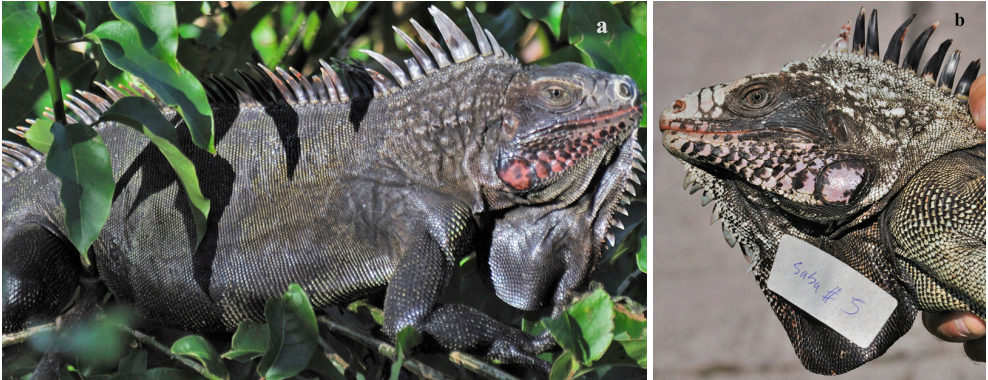


Figure 6 : Iguane noir de Saba (*Iguana iguana* cf. *iguana*). Adultes mâles (a, b) caractérisés par un corps plus ou moins noir, des tubercules nucaux nombreux et développés, une tache noire entre l'œil et le tympan, une plaque subtympanique développée, une coloration rose plus ou moins foncé et noire de la plaque subtympanique et des écailles sous-labiales un fanon noir, droit avec 8-9 épines triangulaires s'étendant dans sa partie inférieure et un œil marron foncé.

Figure 6: Black Iguana from Saba (*Iguana iguana* cf. *iguana*). Adult males (a, b) characterized by a black body, a high number of prominent nuchal tubercles, a developed subtympenic plate, a pink and black coloration of the subtympenic plate and of the scales of the cheek, a straight black dewlap with 8-9 triangular spikes extending into its lower part, and a dark brown eye.

ensemble de caractères morphologiques jamais mis en évidence avant ce travail (Fig. 5) qui les rend uniques et qui sont présentés ci-dessous. Ces différences morphologiques associées aux différences génétiques mises en évidence par Malone et Davis (2004) montrent l'originalité de ce clade qui est complètement différent de celui d'Amérique centrale. La présence de « cornes » qui les a injustement rattachés au sein du taxon *rhinolopha* apparaît comme une convergence d'autant plus que ces cornes présentent des caractéristiques différentes.

Les iguanes de Saba sont connus localement sous le nom de « Black Iguanas » (Fig. 6). Selon Malone et Davis (2004), ils appartiennent au même clade que ceux de Montserrat et du Venezuela qui forment le groupe frère de celui de Sainte-Lucie. Les caractéristiques morphologiques des iguanes de Saba sont présentées ici. Je ne dispose pas de suffisamment de données sur les iguanes de Montserrat pour en réaliser une description morphologique. Toutefois, les informations disponibles ne permettent pas de les différencier morphologiquement de ceux de Saba. Les analyses génétiques en cours sur les iguanes de ces différentes populations (Fig. 4) permettront de montrer leur parenté et de les différencier des iguanes communs continentaux.

À Saint-Martin, des iguanes communs étaient détenus dans des hôtels et au petit parc zoologique situé du côté néerlandais, mais aussi vendus (Breuil 2002). Ces iguanes communs, que j'ai observés en 1996, ont deux origines, une sud-américaine probablement à partir d'individus capturés en Guadeloupe ou au Surinam et une d'Amérique centrale à partir d'individus issus du commerce animalier. Depuis le début des années 2000, la prolifération d'un stock de quelque 120 individus échappés au cours d'un transit sur l'aéroport Princess Juliana (Breuil 2002) a modifié cette situation. Ces iguanes d'Amérique centrale ont été recapturés en partie et déplacés par la Nature Foundation de Saint-Martin du côté néerlandais.

dais et ont bénéficié d'aménagements destinés à compenser la destruction de la mangrove dans laquelle ils vivaient lors de l'extension de l'aéroport (Breuil 2002, Powell & Henderson 2005). On voit là comment une initiative qui apparaissait bonne a eu des répercussions puisque ces iguanes ont envahi Saint-Martin et sont arrivés à Saint-Barthélemy. L'iguane invasif prolifère particulièrement dans la mangrove de la marina d'Anse Marcel et en d'autres points du littoral. Saint-Martin se trouve confronté à la présence d'iguanes d'Amérique centrale et d'Amérique du Sud qui sont morphologiquement identifiables. Anguilla abrite des iguanes originaires de Guadeloupe arrivés naturellement avec le cyclone Luis de 1995. Quelque 36

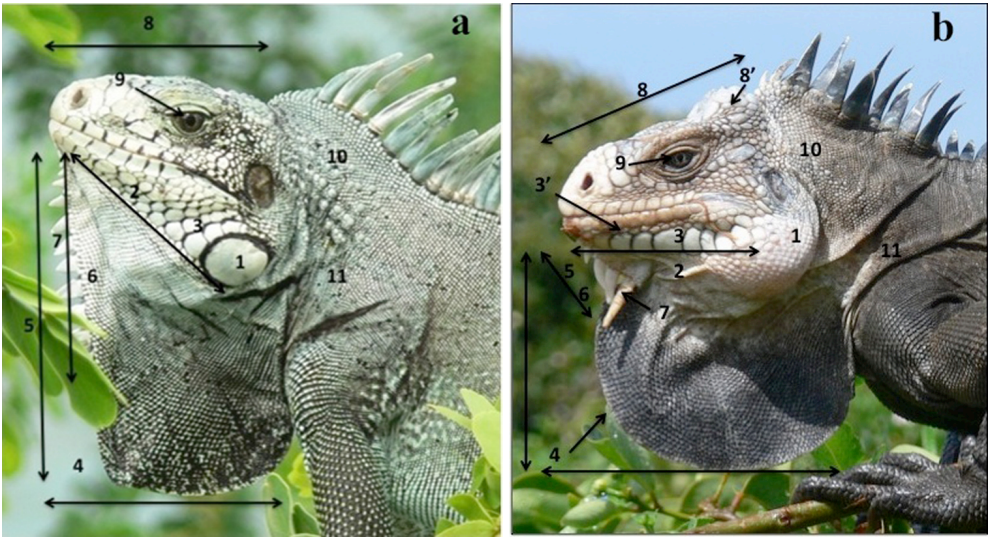


Figure 7 : Caractérisation morphologique de la tête d'*Iguana iguana* (Fort Saint-Louis, Martinique). 1. Plaque subtympanique. 2. Écailles sous-labiales inférieures en mosaïque. 3. Écailles sous-labiales plates. 4. Fanon à bords formant un angle droit. 5. Épines gulaire s'étendant dans la moitié inférieure du fanon. 6. Nombre d'épines gulaire > 10. 7. Épines gulaire triangulaires. 8. Dessus de la tête plat. 9. Œil marron foncé. 10. Tubercules nucaux. 11. Couleur du corps vert-gris (a). Caractérisation morphologique de la tête d'*Iguana delicatissima* (Petite Terre, Guadeloupe). 1. Absence de plaque subtympanique. 2. Rangée d'écailles sous-labiales ± parallèles aux écailles labiales. 3. Écailles sous-labiales bombées. 3'. Rangée d'écailles ovalaires entre les labiales et les sous-labiales. 4. Fanon à bord arrondi. 5. Épines gulaire sur la partie supérieure rectiligne du fanon. 6. Nombre d'épines gulaire < 7-8. 7. Épines gulaire coniques, longues et plus ou moins recourbées. 8. Dessus de la tête bosselé. 8'. Bosses occipitales. 9. Œil gris. 10. Absence de tubercules nucaux. 11. Couleur du corps marron-gris (b).

Figure 7: Morphological features of the head of *Iguana iguana* (Fort Saint-Louis, Martinique). 1. Subtympanic plate. 2. Lower sublabial scales forming a mosaic. 3. Flat sub-labial. 4. Dewlap edges forming a right angle. 5. Gular spikes extending into the lower half of the dewlap. 6. Gular spikes > 10. 7. Triangular gular spikes. 8. Top of head flat. 9. Eye chestnut brown. 10. Nuchal tubercles. 11. Body colour greenish grey (a). Morphological characterization of the head *Iguana delicatissima* (Petite Terre, Guadeloupe Island). 1. No subtympanic plate. 2. Sublabial row of scales ± parallel to the labial scales. 3. Rounded scales. 3'. Row of oval scales between the labials and sub-labials. 4. Rounded dewlap edge. 5. Gular spikes on the straight upper edge of the dewlap. 6. Gular spikes < 7-8. 7. Conical, long and more or less curved gular spikes. 8. Top of head bumpy. 8'. Occipital bumps. 9. Grey eye. 10. Lack of nuchal tubercles. 11. Body colour brownish-grey (b).

iguanes communs ont été transportés sur un radeau flottant et d'autres débris qui se sont échoués dans l'est d'Anguilla après être passés par Antigua et Barbuda (Censky *et al.* 1998, Breuil 1999, 2002, Hodge *et al.* 2011). Quelques iguanes arrivés à Anguilla ont été mesurés et marqués pour suivre le processus d'invasion (Hodge *et al.* 2003, 2011). Dans le sud-ouest d'Anguilla, les iguanes communs présents sont originaires du commerce animalier (Hodge *et al.* 2003) et sont des iguanes d'Amérique centrale. Ainsi les quelque 100-300 *I. delicatissima* restant à Anguilla sont entourés par des populations d'iguanes des deux origines. Il est impératif que les iguanes communs présents à Anguilla soient neutralisés sous peine de voir rapidement disparaître les derniers *delicatissima*. Des efforts sont actuellement réalisés en ce sens (Hodge *et al.* 2011).

Iguana delicatissima a probablement disparu de Saint-Martin et le dernier individu semble avoir été observé en 1996 (Breuil 2002). Powell et Henderson (2005) et Powell (2006) ont adopté ce point de vue et il a été entériné lors de la rédaction de la dernière version de la liste rouge de l'UICN (Breuil *et al.* 2010b). Lorvelec *et al.* (2007) ont considéré qu'*I. delicatissima* y est toujours présent, mais leur donnée est une simple reprise de celle de Breuil (2002). Par ailleurs, le plan de gestion de la réserve naturelle de Saint-Martin (Diaz & Cuzange 2009) indique la présence d'hybrides entre *I. iguana* et *I. delicatissima*. Les photographies sur lesquelles repose cette affirmation montrent que les animaux considérés comme hybrides n'en sont pas. Cette information erronée a été reprise par Legouez (2010) dans le Plan National d'Action de l'Iguane des Petites Antilles. Les caractères que je propose pour identifier les deux espèces d'iguanes à l'état adulte (Fig. 7) et leurs hybrides éviteront ce genre d'erreurs. Des prospections approfondies seraient nécessaires pour rechercher d'éventuels survivants pour une translocation d'*I. delicatissima* à l'îlet Tintamarre une fois que les iguanes invasifs seront retirés de cet îlet où ces iguanes communs sont toujours protégés.

1. Région subtympanique

- ***Iguana iguana iguana*** : une écaille ou plaque subtympanique de grosse taille, légèrement bombée, dont le diamètre est très nettement supérieur au plus grand diamètre du tympan. Cette écaille est bordée d'un liseré noir particulièrement visible sur ses côtés supérieur et antérieur. Les côtés supérieur et antérieur de cette écaille sont entourés par une série d'écailles de taille croissance en allant vers le bas. La plus antérieure atteint parfois les deux tiers de la hauteur de la plaque subtympanique (Fig. 7a).

- ***I. i. rhinolopha*** : plaque subtympanique parfois plus de 3 fois la hauteur du tympan (Fig. 2).

- ***I. iguana de Sainte-Lucie*** : plaque subtympanique dont la hauteur aussi bien chez les mâles que les femelles correspond à environ ($\pm 10\%$) à la hauteur du tympan (Figs 5, 8).

- ***I. iguana de Saba*** : plaque subtympanique un peu plus de deux fois la hauteur du tympan, noire et rose plus ou moins foncé, parfois entièrement noire (Fig. 6).

- ***Iguana delicatissima*** : plaque subtympanique absente, remplacée en arrière et en dessous de la commissure buccale par de nombreuses petites écailles de taille millimétrique disposées en rangées plus ou moins longitudinales bien visibles chez les mâles. Les écailles sous-labiales inférieures ne se prolongent pas sous le tympan (Fig. 7b). Selon Lazell (1973), la plaque subtympanique est le seul caractère qui différencie les deux espèces. L'inclusion d'hybrides (Fig. 3) et des populations endémiques insulaires de Sainte-Lucie (Figs 5, 8),

Montserrat et Saba (Fig. 6) a empêché cet auteur de détecter d'autres caractères tout aussi diagnostiques.

2. Écailles sous-labiales inférieures

Cette rubrique regroupe trois caractères des écailles sous-labiales inférieures qui sont plus ou moins liés entre eux : leur disposition les unes par rapport aux autres et par rapport aux écailles labiales, leur nombre et leur taille.

- *Iguana iguana iguana* : mosaïque d'écailles plates, assez uniformes, partant du bord de la lèvre inférieure et s'étendant jusqu'à la limite supérieure du fanon. Écailles de plus en plus nombreuses à proximité de la plaque subtympanique. Dans la partie antérieure, de l'extrémité du museau à l'aplomb du bord antérieur de l'œil, écailles sous-labiales accolées aux écailles labiales. Trois premières écailles labiales antérieures au contact des sous-labiales, les suivantes séparées des sous-labiales par une rangée de petites écailles allongées disposées dans les espaces laissés libres à la jonction entre ces deux rangées. Cette disposition, avec l'augmentation du nombre d'écailles dans le sens antéro-postérieur, conduit à une obliquité de 30 à 40° à partir de l'horizontal de la limite entre ces écailles et celles du fanon (Fig. 7a).

- *I. i. rhinolopha* : comme chez *I. i. iguana*, l'obliquité est plus importante en raison de la grande taille de la plaque subtympanique notamment chez les mâles (Fig. 2).

- *Iguana iguana de Sainte-Lucie* : mosaïque d'écailles plutôt allongées et de plus en plus nombreuses, 2 voire 3 écailles de diamètre faiblement décroissant en avant de la plaque subtympanique. Cette disposition conduit à une obliquité d'environ 20° (Figs 5, 8).

- *I. iguana de Saba* : mosaïque d'écailles allongées à circulaires rose pâle, rose foncé voire entièrement noires. Écailles en avant de la plaque subtympanique disposées par deux l'une au-dessus de l'autre. L'obliquité est d'environ 20-25° (Fig. 6).

- *Iguana delicatissima* : une série d'écailles sous-labiales bombées et plus ou moins isodiamétriques, formant une rangée parallèle aux écailles labiales. Nombre : 7-8, rarement 9, 10 ou 11 ; séparées des écailles labiales par une ou deux lignes de petites écailles bombées de forme plutôt ovalaire. Chez certains individus de Saint-Barthélemy, les 1-3 écailles labiales antérieures sont directement au contact des sous-labiales. Chez certains individus, à partir de l'aplomb de l'œil, ces écailles isodiamétriques sont remplacées par des écailles bombées dont le diamètre est compris entre la moitié et le tiers du diamètre des écailles plus antérieures. Quand ce type d'écailles plus petites est présent, elles sont plus nombreuses et correspondent aux valeurs supérieures (9, 10, 11). Rangées d'écailles labiales et sous-labiales pratiquement parallèles, toutefois en fonction du nombre de petites écailles disposées entre ces deux rangées, apparition d'une très légère obliquité chez quelques individus (Fig. 7b).

3. Forme et disposition des écailles sous-labiales

- *Iguana iguana iguana* : écailles sous-labiales plates, plus ou moins hexagonales, disposées en mosaïque avec les bords souvent marqués d'un liseré noir (Fig. 7a).

- *Iguana iguana rhinolopha* : écailles sous-labiales de forme et de taille variable (Fig. 2).

- *Iguana iguana de Sainte-Lucie* : écailles sous-labiales plus allongées que chez les autres *iguana*, plates ou légèrement bombées, juxtaposées ou légèrement chevauchantes. Chez la plupart des individus pas de liserés noirs sur le bord de ces écailles et quand ils en possèdent, le dépôt des pigments est moins uniforme que chez les autres *iguana* (Figs 5, 8).

- ***I. iguana de Saba*** : écailles sous-labiales allongées, plus ou moins hexagonales avec la partie antérieure noire et la partie postérieure plus ou moins rose (Fig. 6).

- ***Iguana delicatissima*** : écailles sous-labiales bombées, isodiamétriques et alignées (Fig. 7b).

4. Forme et taille du fanon

- ***Iguana iguana iguana*** : fanon de grande taille dont le bord antérieur rectiligne porte les épines gulaïres. À son extrémité inférieure, bord antérieur plus ou moins arrondi ; bord antérieur et bord inférieur du fanon formant un angle plus ou moins droit (Fig. 7a).

- ***I. i. rhinolopha*** : fanon encore plus grand que chez *I. i. iguana* (Fig. 2) et dont la partie inférieure est souvent très arrondie.

- ***Iguana iguana de Sainte-Lucie*** : fanon à bord antérieur rectiligne, mais chez certains individus, partie supérieure du bord du fanon rectiligne et partie inférieure courbée, noir chez les individus âgés (Figs 5, 8).

- ***I. iguana de Saba*** : fanon à bord antérieur rectiligne, bord inférieur rectiligne ou arrondi, noir chez les individus âgés (Fig. 6).

- ***Iguana delicatissima*** : fanon à bord antérieur rectiligne et oblique sur environ le tiers supérieur qui porte les épines gulaïres, les deux tiers inférieurs formant un arrondi dépourvu d'épines (Fig. 7b).

5. Localisation des épines gulaïres

- ***Iguana iguana iguana*** : épines gulaïres sur le bord antérieur du fanon jusque dans la moitié inférieure (Fig. 7a).

- ***I. i. rhinolopha*** : épines gulaïres sur le bord antérieur du fanon jusque dans la moitié inférieure (Fig. 2).

- ***Iguana iguana de Sainte-Lucie*** : épines gulaïres s'étendant dans la partie supérieure de la moitié inférieure du fanon (Figs 5, 8).

- ***Iguana iguana de Saba*** : épines gulaïres s'étendant dans la partie supérieure de la moitié inférieure du fanon (Fig. 6).

- ***Iguana delicatissima*** : épines gulaïres que sur le bord rectiligne du fanon, rarement au-delà de la jonction avec le bord arrondi (Fig. 7b) à l'exception de certains individus de Saint-Barthélemy et de Basse-Terre.

6. Nombre des épines gulaïres

Il existe des difficultés pour dénombrer les épines gulaïres. Les plus petites dans la partie supérieure du fanon au niveau du menton n'excèdent pas 2 mm mais leur position et leur forme en général permettent de les identifier comme telles et de les comptabiliser.

- ***Iguana iguana iguana*** : au moins 10 épines gulaïres parfaitement identifiables de taille moyenne à grande (Fig. 7a).

- ***I. i. rhinolopha*** : au moins 10 épines gulaïres parfaitement identifiables de taille moyenne à grande (Fig. 2).

- ***Iguana iguana de Sainte-Lucie*** : 7 épines gulaïres de taille moyenne à grande et dans la partie supérieure du fanon une ou deux toutes petites (Figs 5, 8).

- ***Iguana iguana de Saba*** : 8-10 épines gulaïres de taille moyenne (Fig. 6).

• ***Iguana delicatissima*** : souvent moins de 6 épines gulaires de taille moyenne à grande (Fig. 7b).

Les valeurs données par Lazell (1973) pour ce caractère sont de 7-22 pour *I. iguana* et de 4-10 pour *I. delicatissima*. Toutefois, selon cet auteur, ces valeurs reflètent aussi la difficulté à dénombrer les épines gulaires. Mes comptages ne recourent pas ceux de Lazell. En effet, la population d'iguane de Sainte-Lucie que Lazell considère être *I. iguana* se caractérise par un nombre d'épines gulaires de 7. De même, certains individus des Saintes considérés par Lazell (1973) comme *I. delicatissima* sont des hybrides (Fig. 3) et donc Lazell a introduit dans la variabilité de chaque espèce les caractéristiques de ces hybrides et des populations insulaires autochtones rattachées à *I. iguana* comme celle de Sainte-Lucie ou de Saba. Ainsi, en ne considérant le nombre d'épines gulaires que dans les populations de *delicatissima* qui ne sont pas au contact d'*I. iguana*, on ne compte pas plus de 6 épines de taille moyenne à grande, exceptionnellement 7 ou 8 si l'on considère les petites. Les populations de Saint-Barthélemy et de Basse-Terre se distinguent, chez certains individus, par la présence d'épines dont la plus inférieure est parfois sur la partie supérieure arrondie du fanon.

7. Forme des épines gulaires

La forme de ces épines change avec l'âge ce qui rend parfois les comparaisons difficiles.

• ***Iguana iguana iguana*** : épines gulaires triangulaires, plutôt aplaties, parfois fusionnées à la base et parfois légèrement recourbées en crochet (Fig. 7a).

• ***I. i. rhinolopha*** : épines gulaires triangulaires, plutôt aplaties, parfois fusionnées à la base et parfois recourbées en crochet, souvent plus longues chez les mâles que chez *iguana*.

• ***Iguana iguana de Sainte-Lucie*** : épines gulaires triangulaires plates parfois légèrement en crochet, relativement allongées, assez hétérogènes (Figs 5, 8).

• ***Iguana iguana de Saba*** : épines gulaires triangulaires plates et relativement courtes (Fig. 6).

• ***Iguana delicatissima*** : épines gulaires plus allongées, plus coniques et plus fines. Caractères d'autant plus marqués que l'individu est un mâle âgé. Épines plutôt triangulaires chez les jeunes (Fig. 7b).

8. Forme de la tête

• ***Iguana iguana iguana*** : tête plate et allongée. Vue de profil, l'arcade sourcilière formant une légère bosse par rapport à la base du crâne et au museau qui sont plats (Fig. 7a).

• ***I. i. rhinolopha*** : comme chez *I. i. iguana*, mais joues plus grosses chez les mâles (Fig. 2).

• ***Iguana iguana de Sainte-Lucie*** : tête plutôt courte qui ressemble plus à celle d'*I. delicatissima*, quelques rares tubercules sur la tête non développés en bosses occipitales (Figs 5, 8).

• ***Iguana iguana de Saba*** : comme chez *I. i. iguana*, peut-être plus plate et plus allongée (Fig. 6).

• ***Iguana delicatissima*** : bosse occipitale constituée par des écailles plus ou moins pointues et tuberculeuses. Présente chez les deux sexes, mais particulièrement développée chez les mâles. Vue de profil, trois ondulations : bosse occipitale, arcade sourcilière et museau (Fig. 7b).

Les études ostéologiques (Conrad & Norell 2010) ont montré que le crâne d'*I. delicatissima* est plus court que le crâne d'*I. iguana*. Chez *I. iguana*, l'os frontal est pratiquement dans le prolongement de l'os nasal alors que chez *I. delicatissima*, il plonge avec un angle d'environ 130°.

9. Couleur de l'œil

- *Iguana iguana iguana* : œil marron (Fig. 7a).
- *I. i. rhinolopha* : œil jaune, jaune-orangé, plus ou moins foncé (Fig. 2).
- *I. iguana de Sainte-Lucie* : œil marron foncé (Fig. 5).
- *Iguana iguana de Saba* : œil marron clair (Fig. 6).
- *Iguana delicatissima* : œil gris plus ou moins foncé (Fig. 7b).

10. Tubercules nucaux

• *Iguana iguana iguana* : tubercules (écailles coniques) sur le haut du cou. Tubercules plus ou moins développés gris vert et plus ou moins abondants, particulièrement bien marqués chez les mâles âgés. Il existe une certaine variabilité dans ce caractère qui demanderait une quantification plus précise (Fig. 7a).

• *I. i. rhinolopha* : tubercules plus nombreux et nettement plus proéminents qu'*I. i. iguana*, ce caractère est assez variable tout comme sa couleur (Fig. 2).

• *Iguana iguana de Sainte-Lucie* : petit nombre de tubercules nucaux de petite dimension vert, vert gris (Figs 5, 8).

• *Iguana iguana de Saba* : tubercules très proéminents souvent regroupés en lignes parallèles à l'axe du corps, généralement blanc ou gris devenant partiellement noirs chez les individus mélaniques (Fig. 6).

• *Iguana delicatissima* : dépourvu de tubercules nucaux (Fig. 7b).

11. Couleur du corps en vie

• *Iguana iguana iguana* : couleur variable où le vert gris moucheté domine aussi bien chez les mâles que les femelles (Fig. 7a). Bandes verticales plus ou moins prononcées marquant le corps de certains individus alors que d'autres possèdent un phénotype en tapis (Lazell 1973). Couleur globale dépendant de la proportion de la couleur des différentes écailles. Les individus gris-vert possèdent des écailles de cette couleur et les marques foncées sur le corps ou les anneaux de la queue correspondent à des plages d'écailles noires. Individus vert pomme, tout comme les jeunes, possèdent des écailles de cette couleur.

• *I. i. rhinolopha* : couleur variable, mais les mâles reproducteur affichent souvent une coloration jaune orangé plus ou moins soutenue (Fig. 2).

• *Iguana iguana de Sainte-Lucie* : 6 bandes noires sur le tronc d'autant plus marquées que l'individu est âgé (Fig. 5a). Bandes les plus postérieures ramifiées du côté dorsal. Couleur vert pomme chez les nouveau-nés et les jeunes avec des bandes déjà visibles ; en vieillissant individus vert gris entre les bandes.

• *I. iguana de Saba* : avec l'âge, tendance au mélanisme plus ou moins prononcée. La couleur noir apparaît d'abord sur la tête, puis le fanon, les membres antérieurs, puis les postérieurs et enfin le corps. La présence des motifs en tapis est souvent visible sous la coloration noire. Tache noire entre l'œil et le tympan chez les adultes. Certains individus entièrement

noirs. Écailles labiales, sous labiales, plaque subtympanique, épines gulaire rose plus ou moins foncé et noires (Fig. 6).

• *Iguana delicatissima* : dimorphisme plus ou moins prononcé de coloration. Les jeunes des deux sexes sont vert pomme et deviennent plus ou moins marron avec l'âge. Mâles âgés marron foncé uni, plus ou moins grisâtres (Fig. 7b). Femelles devenant avec l'âge, d'un vert plus sombre progressivement envahi par des plaques marron. Couleur verte due à des écailles vert pomme et les plages marron à des écailles de cette couleur. *I. delicatissima* ne possède pas de marques sur le corps. Les individus âgés ont perdu leur couleur verte d'origine et sont donc unis.

L'iguane de Saba a été observé par Lazell (1973) à environ 800 m d'altitude en forêt humide. Son habitat semble être essentiellement les falaises de l'île exposées au sud où sont installées les principales populations de l'île. Ces iguanes vivent essentiellement dans les rochers. L'île de Saba est souvent dans les nuages et sous la pluie et les températures sont relativement fraîches. J'ai observé en octobre des iguanes sortir de leurs cachettes dès 5 h 45 du matin et se chauffer avec les premiers rayons du soleil. Dans ce type de milieu, la couleur noire est une adaptation qui favorise une augmentation rapide de la température corporelle.

12. Couleur de la queue

- *Iguana iguana iguana* : queue annelée de noir (Fig. 2).
- *I. i. rhinolopha* : queue annelée de noir (Fig. 2).
- *Iguana iguana de Sainte-Lucie* : queue annelée de noir (Fig. 5a).
- *I. iguana de Saba* : queue annelée de noir mais anneaux se fondant dans la mélanisation de la queue (Fig. 6).
- *Iguana delicatissima* : pas de queue annelée. Elle est unie et passe, avec l'âge, du vert au marron à partir de l'extrémité postérieure (7b).

13. Anatomie de la queue

- *Iguana iguana iguana* : autotomie et queue proportionnellement plus longue (environ 3/4 de la longueur totale) que celle d'*I. delicatissima*, queue autotomisable.
- *I. i. rhinolopha* : comme chez *I. i. iguana*, queue autotomisable.
- *Iguana iguana de Sainte-Lucie* : queue autotomisable, pas de données sur la proportion caudale.
- *I. iguana de Saba* : queue autotomisable, pas de données significatives sur la proportion caudale.
- *Iguana delicatissima* : pas d'autonomie caudale, queue comptant pour environ les deux tiers de la longueur caudale.

J'ai attrapé des centaines d'iguanes des Petites Antilles que ce soit par la base ou l'extrémité de la queue et je n'ai jamais vu un iguane de cette espèce qui a laissé sa queue dans mes mains. L'Anonyme de Carpentras (1994) mentionne que les Indiens attrapent les iguanes « d'une main par la queue et de l'autre leur saisissent le col ». Quand ils veulent les manger, ils font un bon feu et « prennent le lézard par le bout de la queue... il ne fait que tourner et se hausser vers sa queue..., il continue ainsi à se démener jusqu'à ce qu'il soit mort ». Quand un iguane des Petites Antilles est pris par la queue sur une branche ou dans un trou, il essaie d'avancer en s'agrippant au substrat pour se dégager ; au sol, il se retourne pour mordre. La queue semble moins utilisée comme fouet chez *I. delicatissima* quand l'animal est acculé

alors que son usage est très fréquent chez *I. iguana*. En revanche, chez *I. iguana* l'autotomie caudale est un phénomène connu par les terrariophiles et qui s'observe dans la nature quand on saisit cet animal par cet appendice. Un iguane commun saisi par la queue la laisse dans la gueule de son prédateur ou du chasseur qui essaie de l'attraper. Par ailleurs, en mangrove, les modes de fuite entre les deux espèces sont différents. *I. iguana* se laisse le plus souvent tomber et s'enfuit en nageant sous l'eau. Ce type de comportement est aussi rapporté par Jelski in Daszkiewicz et de Massary (2008). En revanche, *I. delicatissima* a tendance à monter le plus haut possible dans son arbre ou à en changer et ne plonge pas bien qu'il ait de bonnes capacités natatoires mais inférieures à celles d'*I. iguana* (Breuil 2002) peut-être en raison d'une queue plus courte.

L'autotomie caudale repose sur la présence d'un plan de clivage au sein des vertèbres. Il est intéressant de noter que les iguanes terrestres (*Conolophus*) et marins (*Amblyrhynchus*) des Galapagos, comme les iguanes du genre *Brachylophus* des Fidji et Tonga ont perdu leur plan de clivage tout comme *I. delicatissima* (Frost & Etheridge 1989) et sont donc incapables d'autotomie. Cette différence entre les deux espèces du genre *Iguana* pourrait trouver son explication dans l'absence de prédateurs naturels susceptibles d'attraper un iguane par la queue. La perte de ce caractère augmenterait la probabilité de survie par rapport à sa conservation. Les *Iguana iguana* de Sainte-Lucie, Saba et Montserrat qui sont sans doute d'arrivée plus récente dans les Petites Antilles qu'*Iguana delicatissima* présentent une queue autotomisable.

14. Longueur et poids

I. iguana est nettement plus grand et plus gros qu'*I. delicatissima*. Le plus gros mâle *delicatissima* capturé en Guadeloupe pesait 3,150 kg pour une taille de 141,5 cm. À Saint-Barthélemy, le plus gros mâle mesuré atteignait 3,740 kg pour 41 cm de longueur corporelle et 121,5 cm de longueur totale. Lazell (1973) a mentionné un individu collecté à la Dominique de plus de 5 pieds (> 150 cm) et a indiqué avoir observé des individus sans doute plus grands à Terre-de-Bas des Saintes. La taille et le poids des *I. delicatissima* sont très variables selon les populations. Par exemple, les mâles de Terre-de-Bas de Petite Terre mesurent 26,5 cm de longueur corporelle pour un poids de quelque 750 g (n = 45) alors que ceux de Saint-Barthélemy pèsent 2030 g pour une longueur de 34,1 cm (n = 34). Les quelque 1500 iguanes des Petites Antilles actuellement équipés de transpondeurs dans les Antilles françaises depuis 2006 dans le cadre du Plan National d'Action (Association le Gaïac-GECIPAG, Réserve Naturelle de Saint-Barthélemy, ONCFS de Martinique) pour sauver cette espèce apporteront, sur le long terme, entre autres des précisions sur la longévité et la croissance de cette espèce. Les marquages au fanon réalisés en 1997 à Chancel (Martinique) et en 2000-01 à Saint-Barthélemy montrent que cette espèce possède une longévité supérieure à 18 ans, mais que les tailles et les poids atteints dans les différentes populations sont très variables pour un même âge.

Les plus gros mâles *I. iguana rhinolopha* dépassent largement 7 kg pour des tailles supérieures à 1,80 m. Les données publiées sont encore fragmentaires pour les iguanes endémiques de Sainte-Lucie et de Saba. Le plus gros mâle connu de Sainte-Lucie (Fig. 5) mesure 1,60 m pour un poids supérieur à 5 kg (Morton 2009).



Figure 8 : Iguane de Sainte-Lucie (*Iguana iguana* cf. *iguana*) (MNHN 2362 collecté par Bonnecourt en 1850-51) montrant les cornes nasales, la petite plaque subtymppanique, les 7 épines gulaires et les tubercules nucaux peu nombreux et de petite taille.

Figure 8: Iguana from St Lucia (*Iguana iguana* cf. *iguana*) (MNHN 2362 collected by Bonnecourt in 1850-51) showing the nasal horns, the small subtymppanic plate, the 7 gular spikes, and the low number of small nuchal tubercles.

15. Cornes nasales

Je traite de ce caractère à la fin en raison de ses particularités et de la signification qui lui a été accordée. La présence de cornes a été considérée comme un des seuls caractères identifiant le taxon *rhinolopha* décrit originellement du Mexique (Fig. 2). À la suite de la découverte de la population de Sainte-Lucie par Bonnecourt (Fig. 8), Duméril et Duméril (1851) et Boulenger (1885) ont inclus cette population insulaire dans ce taxon. Lazell a rejeté ce taxon en raison de l'incohérence de la variation du caractère « cornes » et à sa présence aussi bien en Amérique centrale, en Amérique du Sud et dans les Petites Antilles au sud de Sainte-Lucie.

- *Iguana iguana iguana* : pas de cornes nasales (Fig. 7a).
- *I. i. rhinolopha* : 2 à 5 cornes nasales aplaties à la base dans le sens antéro-postérieur et alignées selon le plan de symétrie. La taille de ces écailles varie selon l'âge et le sexe (Fig. 2), elles sont parfois absentes.
- *Iguana iguana de Sainte-Lucie* : cornes au nombre de 2 à 4, souvent élargies à la base, situées postérieurement à l'écaille rostrale ; chez certains individus une ou deux écailles latérales transformées aussi en petites cornes (Figs 5, 8).
- *Iguana iguana de Saba* : pas de cornes nasales (Fig. 6).
- *Iguana delicatissima* : pas de cornes nasales (Fig. 7b).

Tableau I : Comparaison des phénotypes des différentes populations d'*Iguana iguana*.
 Table I: Comparison of the phenotypes from different *Iguana iguana* populations.

	<i>Iguana i. iguana</i> Amérique du Sud (Guyane)	<i>Iguana i. rhinolopha</i> Amérique centrale	<i>Iguana iguana</i> (Saba)	<i>Iguana iguana</i> (Sainte-Lucie)
1. Région subtympanique	Plaque subtympanique (PST) de grande taille. x 2 tympan, entourée d'un cercle noir	Plaque subtympanique de grande taille 2,5 à 3 x tympan entourée d'un cercle noir	Plaque subtympanique de grande taille x 2-2,5 tympan, rose et noire	Plaque subtympanique de la taille du tympan ± 10%
2. Écailles sous-labiales postérieures	Écailles en mosaïque formant un arc de cercle autour de la plaque, ou écaille de taille légèrement inférieure à la PST	Écailles en mosaïque formant un arc de cercle autour de la plaque, ou écaille de taille légèrement inférieure à la PST	3-5 paires d'écailles roses et noires de taille comparable devant la plaque subtympanique	2 voire 3 écailles de taille décroissante en avant de la PST ; pas de couronne d'écailles autour de la PST
3. Forme des écailles labiales et sous-labiales	Écailles labiales et sous-labiales plates et juxtaposées	Écailles labiales et sous-labiales plates, juxtaposées, parfois éloignées par la taille des bajoues	Écailles labiales et sous-labiales plates et juxtaposées	Écailles labiales et sous-labiales plates se chevauchant légèrement
3'. Disposition des écailles labiales et sous-labiales	Rangées d'écailles labiales non séparées de la mosaïque des sous-labiales par des petites écailles allongées sur toute la longueur	Rangées d'écailles labiales non séparées de la mosaïque des sous-labiales par des petites écailles allongées sur toute la longueur	Rangées d'écailles labiales non séparées de la mosaïque des sous-labiales par des petites écailles allongées sur toute la longueur	Labiales séparées des sous-labiales par une rangée d'écailles polyédriques allongées
4. Forme du fanon	Bord antérieur rectiligne, Bord inférieur plus ou moins rectiligne	Fanon de plus grande taille, bord inférieur souvent arrondi	Bord antérieur rectiligne, Bord inférieur plus ou moins rectiligne	Extrémité antérieure ± arrondie
5. Localisation des épines gulaires	¾ supérieur	¾ supérieur	¾ supérieur	¾ supérieur
6. Couleur du fanon	Même couleur que le corps, mais certains individus avec une partie inférieure noire	Même couleur que le corps, vert, orange, gris	Noire	De verte à noire

	<i>Iguana i. iguana</i> Amérique du Sud (Guyane)	<i>Iguana i. rhinolopha</i> Amérique centrale	<i>Iguana iguana</i> (Saba)	<i>Iguana iguana</i> (Sainte-Lucie)
7. Nombre d'épines gulaïres de taille moyenne à grande	≥ 10	≥ 10	≤ 9	7
8. Forme des épines gulaïres	Plates, courtes et triangulaires	Plates, courtes et triangulaires	Plates, courtes et triangulaires	Plates, triangulaires, en crochet
9. Forme de la tête	Plate	Plate et allongée	Plate et allongée	Courte et relativement plate
10. Couleur de l'œil (iris)	Marron	Jaune, orange	Gris-marron	Marron foncé
11. Tubercules nucaux	Abondants et proéminents	Abondants et très proéminents	Abondants et proéminents	Petits et peu nombreux
12. Écailles nasales	Pas de cornes	2 à 4 cornes plates, triangulaires et généralement droites	Pas de cornes	Cornes de section plutôt ovalaires, souvent courbées, 2 à 4 dans le plan, 1 ou 2 paires latérales petites et pas toujours présentes
13. Couleur du corps (adulte)	Gris, vert ± foncé, uni, avec des bandes, des motifs en tapis	Vert, gris, mâles orange en rut	Vert gris chez les adultes avec un mélanisme parfois complet, tache noire entre l'œil et le tympan	Bandes noires sur le corps d'autant plus marquées que l'individu est âgé et mâle. Vert pomme à vert gris avec l'âge
14. Couleur des épines dorsales	Vert gris, ± foncé	Généralement jaune à orange chez les mâles en rut	De gris-vert clair à totalement noire	Même couleur que le corps vert à vert gris, orange clair à l'extrémité
15. Taille des épines dorsales	Haute	Très haute	Moyennement haute	Très haute
16. Longueur totale maximale des adultes	> 150	> 180	Données insuffisantes	> 150
17. Poids maximal des adultes	> 5 kg	> 7 kg	Données insuffisantes	> 5 kg

16. Couleur et taille des épines dorsales

Selon Duméril et Bibron (1837), le nombre moins élevé d'épines dorsales, la présence de cornes et des écailles dorsales proportionnellement plus hautes sont les seuls critères qui différencient *Iguana rhinolopha* d'*Iguana iguana*.

- ***Iguana iguana iguana*** : verts, gris vert, taille moyenne (Fig. 7a).
- ***I. i. rhinolopha*** : gris vert, souvent orange chez les mâles reproducteurs, taille élevée (Fig. 2).
- ***Iguana iguana de Sainte-Lucie*** : vert jaune, gris vert, orange chez les mâles adultes, taille élevée (Fig. 5).
- ***Iguana iguana de Saba*** : rose, grise, gris foncé à noire, taille moyennement élevée (Fig. 6).
- ***Iguana delicatissima*** : gris bleuté plus ou moins foncé, taille inférieure à celle des autres taxons (Fig. 7b).

Le tableau I récapitule les caractères des différentes populations d'*Iguana iguana*.

V. PHÉNOTYPES DES HYBRIDES

Tout iguane présent dans des populations où *I. delicatissima* et *I. iguana* ont été identifiés d'après les caractères diagnostiques exposés ci-dessus est présumé hybride sur la base de son phénotype s'il possède des caractères intermédiaires entre les deux espèces parentales et/ou une mosaïque de caractères des deux espèces parentales. Quand on considère l'ensemble des populations hybrides et l'ensemble des caractères, on note une grande diversité de phénotypes qui m'a fait suggérer, dès 2000 (Breuil 2000, 2002), la possibilité que les hybrides soient fertiles et qu'ils soient au moins capables de se croiser en retour avec l'une des deux espèces parentales. Certains individus possèdent un phénotype intermédiaire pour tous les caractères alors que d'autres individus présentent un phénotype global d'une des espèces et quelques caractères plus ou moins prononcés de l'autre. La première catégorie suggère que ces individus sont des hybrides F1 (Fig. 9). La seconde catégorie correspond soit à des hybrides F2, F3 soit à des rétrocroisements (backcross) successifs (Figs 10, 11). Le tableau II récapitule les caractères diagnostiques des deux espèces et les phénotypes des hybrides supposés F1. Toutefois, les différences dans les phénotypes des deux espèces parentales et le sens des croisements ont sans doute une influence sur le phénotype des hybrides qu'il n'est pas pour l'instant possible de quantifier. Les hybrides décrits correspondent à ceux de Basse-Terre, Grande-Terre et des Saintes, autrement dit à des croisements entre l'iguane des Petites Antilles et l'iguane commun de Guyane. Les hybrides de Saint-Barthélemy comprennent des individus qui proviennent de l'hybridation entre *I. delicatissima* et des iguanes d'Amérique du Sud et/ou d'Amérique centrale.

1. Région subtympanique : plaque subtympanique vs petites écailles

- **Hybride F1** : plaque subtympanique atteignant 1 à 2 fois la hauteur du tympan. La taille de cette plaque est associée au dimorphisme sexuel et à l'âge (Fig. 9).
- **Hybride post F1** : plaque sub-tympanique de la taille de celle d'*I. iguana*, inférieure à la hauteur du tympan, parfois située légèrement en avant de l'aplomb du tympan, ou petites écaille comme chez *delicatissima* (Figs 10, 11).

Tableau II : Comparaison des phénotypes d'*Iguana i. iguana*, d'*Iguana delicatissima* et de leurs hybrides F1.
 Table II: Comparison of the phenotypes of *Iguana i. iguana*, *Iguana delicatissima* and their F1 hybrids.

	<i>Iguana i. iguana</i>	<i>Iguana delicatissima</i>	Hybrides F1
1. Région subtympanique	Plaque subtympanique de grande taille	Grand nombre d'écaillles millimétriques	Plaque subtympanique peut-être légèrement plus petite que chez <i>iguana</i> et parfois placée légèrement en avant du tympan
2. Écaillles sous-labiales postérieures	Écaillles en mosaïque	Écaillles sous-labiales ± fractionnées	3 ou 4 écaillles sous-labiales postérieures ± alignées ± grosses
3. Forme des écaillles labiales et sous-labiales	Écaillles labiales et sous-labiales plates	Écaillles labiales et sous-labiales bombées	Écaillles labiales et sous-labiales ± bombées
3'. Disposition des écaillles labiales et sous-labiales	Rangées d'écaillles labiales au contact des sous-labiales	Rangée d'écaillles sous-labiales ± isodiamétriques séparées des labiales par des petites écaillles allongées	Rangée ± isodiamétrique d'écaillles sous-labiales plus ou moins séparées des écaillles labiales par de petites écaillles allongées
4. Forme du fanon	Bord antérieur rectiligne	Bord antérieur rectiligne dans la partie supérieure, arrondi dans la partie inférieure	Intermédiaire, la séparation entre la partie rectiligne et la partie arrondie est moins marquée
5. Localisation des épines gulaires	Trois quarts supérieurs	Quart supérieur dans la partie rectiligne, rarement 1 ou 2 à la jonction avec la partie arrondie	Moitié supérieure, indépendamment de la forme du bord antérieur
6. Nombre d'épines gulaires	> 10	< 7	8-9
7. Forme des épines gulaires	Plates, courtes et triangulaires	± coniques et longues	Triangulaires, plus ou moins plates et longues
8. Forme de la tête	Plate	Bossue	± Bossue
9. Couleur de l'œil (iris)	Marron	Gris	Gris-marron ± foncé
10. Tubercules nucaux	Abondants et proéminents	Absents	Moins nombreux et plus petits
11. Couleur du corps (adulte)	Gris, vert ± foncé, uni, avec des bandes, des motifs en tapis	Marron, ± vert, gris-marron chez les individus âgés	Beige, orange ± rouge
12. Couleur de la queue	Annelée de noir	Unie comme le corps, devenant marron avec l'âge à partir de l'extrémité postérieure	Anneaux noirs estompés + couleur du corps orange, beige
12'. Autotomie de la queue	Autotomie	Pas d'autotomie	Autotomie
13. Longueur totale maximale des adultes	> 150 cm	< 150 cm	Intermédiaire
14. Poids des adultes	> 5 kg	< 3,74 kg	Intermédiaire



Figure 9 : Hybrides (a, b : Basse-Terre, c : Saint-Barthélemy, d : Grande-Terre,) présentant pour tous les caractères diagnostiques un phénotype intermédiaire entre les deux espèces. Tous ces individus sont probablement des hybrides F1. Voir texte et figure 7.

Figure 9: Hybrids (a and b: Basse-Terre, c: Saint-Barthélemy, d: Grande-Terre), with all the diagnostic characters in an intermediate state between the two species. All these individuals are probably F1 hybrids. See text and figure 7.

2. Écailles sous-labiales : mosaïque vs rangée d'écailles isodiamétriques

Dans la région à l'aplomb de la zone comprise entre le tympan et l'œil :



Figure 10 : Iguanes hybrides (a, b, c : Basse-Terre, d : Grande-Terre), présentant un phénotype global *delicatissima* mais aussi des caractères intermédiaires et de l'une ou l'autre espèce. Ces iguanes sont soit des F2 soit des backcross avec *Iguana delicatissima*. Voir texte et figure 7.

Figure 10: Iguanas hybrids (a, b, c : Basse-Terre, d : Grande-Terre), with a overall *delicatissima* phenotype but also intermediate characters and a mix of characters of both species These iguanas are either F2 or backcrosses of *Iguana delicatissima*. See text and figure 7.

- **Hybrides F1** : trois écailles, voire quatre, plus ou moins isodiamétriques dans le prolongement de la plaque subtympanique (Fig. 9). Écailles surplombées par une série de 4-5 écailles allongées jusqu'à l'aplomb du bord antérieur de l'œil. Disposition ressemblant à celle de l'iguane de Sainte-Lucie (Fig. 5)

- **Hybrides post F1** : forme et disposition extrêmement variables allant du type *iguana* au type *delicatissima* (Figs 10, 11).

Dans la région à l'aplomb de la zone comprise entre l'œil et la narine :

- **Hybride F1** : rangée d'écailles sous-labiales plus ou moins isodiamétriques, avec parfois deux plus petites l'une sur l'autre (Fig. 9).



Figure 11 : Iguanes hybrides (a, b : Grande-Terre, c, d : Basse-Terre) présentant un phénotype global *iguana* mais aussi des caractères intermédiaires et de l'une ou l'autre espèce. Ces iguanes sont soit des F2 soit des backcross avec *Iguana iguana*. Voir texte et figure 7.

Figure 11: Hybrid iguanas (a, b: Grande-Terre, c, d: Basse-Terre) with an overall *iguana* phenotype but also intermediate characters and/or a mix of characters of both species. These iguanas are either F2 or backcrosses of *Iguana iguana*. See text and figure 7.

- **Hybrides post F1** : forme et disposition extrêmement variables allant du type *iguana* au type *delicatissima* (Figs 10, 11).

3. Forme des écailles sous-labiales : plate vs bombée

- **Hybrides F1** : écailles sous-labiales légèrement bombées (Fig. 9).
- **Hybrides post F1** : forme et disposition extrêmement variables allant du type *iguana* au type *delicatissima* (Figs 10, 11).

3'. Disposition des écailles sous-labiales et des labiales : contact direct vs séparation

Cette région s'étend de l'œil à l'écaille mentonnière.

- **Hybrides F1** : écailles fines et plates s'insérant entre les labiales et sous-labiales (Fig. 9).

- **Hybrides post F1** : forme et disposition extrêmement variables allant du type *iguana* (contact) au type *delicatissima* (ligne d'écailles allongées et bombées) (Figs 10, 11).

4. Forme du fanon : rectiligne vs arrondi

- **Hybrides F1** : fanon plus ou moins concave (Fig. 9).

- **Hybrides post F1** : forme et disposition extrêmement variables allant du type *iguana* (bord antérieur rectiligne) au type *delicatissima* (arrondi) (Figs 10, 11).

5. Localisation des épines gulaires : tout le bord antérieur du fanon vs partie supérieure

- **Hybride F1** : moitié supérieure.

- **Hybride Post F1** : disposition extrêmement variable allant du type *iguana* (jusque dans la moitié inférieure) au type *delicatissima* (tiers supérieur) (Figs 10, 11).

6. Nombre d'épines gulaires : > 10 vs < 7

- **Hybride F1** : 8-9 (Fig. 9)

- **Hybride Post F1** : nombre compris entre 7 (*delicatissima*) et plus de 10 (*iguana*) (Figs 10, 11).

7. Forme des épines gulaires : triangulaires et courtes vs coniques et allongées

- **Hybride F1** : épines, triangulaires, allongées et plates (Fig. 9).

- **Hybride Post F1** : forme extrêmement variable allant du type *iguana* (triangulaire courte) au type *delicatissima* (coniques et allongées). Tendance à la fusion des épines triangulaires à base large. Les différents types se rencontrent sur le même fanon (Figs 10, 11).

8. Forme de la tête : plate vs bossue

- **Hybride F1** : tête allongée généralement plate (Fig. 9).

- **Hybride Post F1** : tête plus ou moins allongée et plate (type *iguana*), court avec des bosses proéminentes (type *delicatissima*), ou allongée avec des bosses occipitales plus ou moins proéminentes (Figs 10, 11).

9. Couleur de l'iris en vie : marron vs gris

- **Hybride F1** : intermédiaire entre le marron et le gris (Fig. 9).

- **Hybride Post F1** : extrêmement variable (Fig. 10, 11).

Une tendance au jaune orangé quand un des parents est un *I. i. rhinolopha*.

10. Tubercules nucaux : présent vs absent

- **Hybride F1** : intermédiaire en taille et en nombre entre les deux espèces (Fig. 9).

- **Hybride Post F1** : de la quasi absence (type *delicatissima*) à un nombre et une taille élevée de type *iguana* (Figs 10, 11).

11. Couleur en vie : gris, gris-vert vs vert marron

- **Hybride F1** : généralement beige (Fig. 9), plus ou moins foncé, parfois un peu orangé couleur uniforme.

- **Hybride Post F1** : beige, orangée, rougeâtre, marron, vert, couleur uniforme, présence de motifs en tapis exceptionnelle (Figs 10, 11).

Les individus beige, orangés ou rougeâtres possèdent des écailles de cette couleur. Ces couleurs correspondent à un état intermédiaire entre des écailles vert-gris ou vertes des *I. iguana* et des écailles marron plus ou moins foncées des *I. delicatissima*.

La couleur verte des écailles est due à la présence d'un pigment jaune orangé de type caroténoïde dont les effets se combinent avec une couleur physique bleue provenant de la diffraction de la lumière sur certaines structures tégumentaires. Les couleurs intermédiaires proviennent de la combinaison des pigments jaune-orangé avec des proportions plus ou moins importantes de mélanine (marron). Les individus aux phénotypes parentaux proviennent vraisemblablement de recombinaisons.

12. Caractéristiques de la queue : annelée vs unie

- **Hybrides F1** : anneaux noirs estompés, couleur des autres anneaux conforme à celle du reste du corps, autotomie.

- **Hybrides post F1** : anneaux sombres bien marqués en alternance avec des anneaux orangés ou beige ou queue unie dans la partie postérieure et des anneaux sombres estompés dans la partie antérieure. Ce patron de coloration peut être plus ou moins masqué par la progression de la coloration marron de l'extrémité postérieure de la queue vers le cloaque au cours du vieillissement.

VI. DISCUSSION

La caractérisation morphologique des iguanes de phénotypes intermédiaires montre que la détermination morphologique des hybrides ne repose pas sur un seul critère, mais est fondée sur plus d'une quinzaine de caractères facilement repérables à la jumelle ou sur photographies. Ainsi, il est possible d'établir sur le terrain, en utilisant l'ensemble de ces caractéristiques, la composition d'une population pour les différentes catégories de phénotypes (*I. iguana*, *I. delicatissima*, hybride F1, F2 et backcross) sans qu'il soit nécessaire de capturer tous les individus qui, dans certains milieux, sont inaccessibles. Par exemple, les individus des figures 9a, 10a et 11d proviennent de la même population de la côte ouest de la Basse-Terre où les deux espèces parentales sont présentes ; il en est de même des individus 9b et 10a originaires du nord de la Basse-Terre. Les individus 9d, 10d et 11a et b habitent une mangrove de la Grande-Terre mais où *I. delicatissima* n'a pas été revu depuis le début des années 2000.

D'une manière théorique, l'haplotype mitochondrial indique quelle espèce est la mère d'un hybride. Ainsi, dans des populations d'*Iguana iguana* comme celles des Saintes, de Guadeloupe continentale ou de Martinique, si l'échantillonnage est suffisamment important, il est possible de trouver la trace de ces hybridations anciennes sous la forme d'un haplotype mitochondrial de *delicatissima* voire d'un allèle d'un gène nucléaire ou de microsatellites diagnostiques, alors que le phénotype ne montre plus trace de caractères de *delicatissima*.

L'utilisation de gènes nucléaires ou de microsatellites démontre l'hybridation à partir du moment où, pour les gènes et les microsatellites considérés, chaque espèce possède son propre haplotype. Un individu qui apparaît double hétérozygote pour deux gènes nucléaires est peut-être homozygote pour un troisième qui n'a pas été séquencé. Ainsi, les gènes nucléaires n'identifient de manière certaine que les hybrides post-F1. En effet, un gène nucléaire homozygote associé à un autre gène nucléaire hétérozygote ou la présence de plusieurs gènes nucléaires homozygotes d'une espèce associés à l'ADN mitochondrial de l'autre espèce indique un croisement post-F1 (F2 ou backcross). En revanche, l'homozygotie des gènes nucléaires en conformité avec l'haplotype mitochondrial ne permet pas d'affirmer que l'individu est un représentant pur de l'une ou l'autre espèce en raison des recombinaisons chromosomiques au cours de la formation des gamètes. C'est pour cela que l'analyse des fragments de restriction pour différencier les deux espèces et les hybrides comme cela a été proposé dans le Plan National d'Action (Legouez 2010) est réellement insuffisante pour distinguer les différentes catégories d'individus. Par exemple, un accouplement entre un mâle *delicatissima* et une femelle F1 dont la mère était *delicatissima* a une chance sur quatre de donner un individu entièrement *delicatissima* pour les trois gènes étudiés. L'utilisation de microsatellites (Valette *et al.* 2012) devrait clarifier le statut des hybrides en liaison avec l'étude morphologique et préciser les relations entre les différentes populations d'*Iguana delicatissima* et d'*Iguana iguana* sur l'ensemble des Petites Antilles en relation avec leurs origines continentales.

La morphologie fournit des données d'accès facile, plus nombreuses et moins coûteuses que les données génétiques. En supposant que les caractères morphologiques identifiés présentent un déterminisme monogénique à deux allèles, qu'ils soient génétiquement indépendants et qu'ils ne s'influencent pas entre eux, leur utilisation diminue la probabilité qu'un hybride post-F1 soit reconnu comme appartenant à l'une ou l'autre espèce. Avec 15 caractères, en raison des brassages chromosomiques au cours de la méiose, il y a 16 384 (2^{15}) gamètes théoriquement possibles chez un hybride F1. En considérant un accouplement d'un hybride avec une des espèces parentales, il y a autant de génotypes possibles que de gamètes théoriques produits par cet hybride. Ainsi, un individu qui apparaît comme appartenant à l'une ou l'autre espèce en utilisant un faible nombre de caractères diagnostiques ou qui présente une morphologie globale d'une espèce peut se révéler être introgressé par l'étude d'un nombre plus important de caractères morphologiques (Figs 10, 11).

Il est donc trop restrictif de considérer que seule la « génétique » est en mesure d'indiquer qu'un individu est hybride. Une telle attitude a prévalu en Guadeloupe depuis la proposition de l'hybridation entre les deux espèces et a conduit à l'absence de mesures de protection de l'iguane des Petites Antilles. Un individu hétérozygote à un locus diagnostique est un hybride alors qu'un individu homozygote pour quelques loci nucléaires étudiés ne l'est pas obligatoirement. Les analyses génétiques en cours (gènes nucléaires, gènes mitochondriaux, microsatellites) confirment l'hybridation et la fertilité des hybrides et rendent compte de la grande diversité des phénotypes observés. Cette hybridation introgressive conduit à la disparition d'une espèce et à la modification du patrimoine génétique de l'autre (Allendorf *et al.* 2001).

La taille et la corpulence des hybrides F1 et des iguanes issus de croisements en retour, la surreprésentation des croisements mâles *I. iguana* × femelle *I. delicatissima* (Vuillaume *et al.* en préparation) montrent que les barrières reproductives liées à la parade nuptiale sont quasiment inexistantes. Les nombreuses différences morphologiques entre les deux espèces sont

particulièrement exposées par les mâles au cours de leurs séquences de parade ou de défense de leurs territoires et l'importante différenciation génétique (Malone *et al.* 2000) n'ont pas conduit à l'isolement reproducteur de ces deux espèces mises en contact par l'Homme.

L'iguane commun est une espèce qui habite toute l'Amérique centrale et l'Amérique du Sud au nord du 25^e parallèle à l'exception des Andes. Il est présent aussi naturellement dans de nombreuses îles des Petites Antilles, soit une superficie totale de plus de 10 millions de kilomètres carrés. Compte tenu de la taille de l'espèce et de la difficulté de collecter de nombreux échantillons, aucune étude sur la morphologie de cette espèce couvrant l'ensemble de son aire de répartition n'a pu être réalisée sur un nombre suffisant de spécimens. Faute d'études, un consensus s'est établi depuis Lazell (1973) pour considérer que le genre *Iguana* ne comprend que deux espèces monotypiques, *I. delicatissima* et *I. iguana*. La meilleure connaissance des iguanes insulaires des Petites Antilles, les travaux de génétique, l'hybridation et les multiples invasions qui menacent les populations locales montrent la nécessité de clarifier le statut taxonomique des différentes lignées insulaires et continentales afin d'éviter de se retrouver à protéger certaines populations et à éliminer d'autres populations de la même espèce monotypique comme c'est le cas à Sainte-Lucie ou comme cela risque d'être le cas pour d'autres îles (Saba, Montserrat, Curaçao, ...). On voit là comment des conclusions erronées ont conduit à la protection de l'iguane commun en Guadeloupe en 1989 et que ce statut de protection, toujours en vigueur, conduit à la disparition de l'iguane des Petites Antilles.

Remerciements – Je remercie les membres du Groupe d'Études et de Conservation de l'Iguane des Petites Antilles en Guadeloupe (GECIPAG), du groupe *Iguana delicatissima* de Saint-Barthélemy (IDSB), les associations L'ASFA, le Gaïac et *Alsophis*, la DEAL de Guadeloupe, la Réserve naturelle de Petite Terre, l'ONF, le PNRM, l'ONCFS, la DEAL, le Musée Pinchon et le Conseil régional de Martinique, les réserves naturelles de Saint-Barthélemy et de Saint-Martin, la Collectivité de Saint-Barthélemy, les hôtels le Toiny et Village de Saint-Jean, le Parc National et l'association Sea and Learn de Saba, Matthew Morton (Sainte-Lucie) du Durrell Wildlife Conservation Trust de Jersey et les différents personnes qui m'ont soutenu dans ce travail depuis près de 20 ans. Je remercie Jonathan Woodward du MCZ d'Harvard pour avoir pris le temps de réaliser les nombreuses photographies qui m'ont permis la détermination des premiers iguanes capturés aux Saintes. Mes remerciements vont également à I. Ineich, P. David, C.-P. Blanc, J.-C. de Massary, O. Pauwels et Claude Pieau pour leurs remarques pertinentes et constructives qui ont contribué à rendre ce travail plus pertinent.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Allendorf F.W., Leary R.B., Spruel P. & Wenburg K.J. 2001 – The problems with hybrids: setting conservation guidelines. *TREE*, 16: 613-622.
- Anonyme de Carpentras 1994 – Un flibustier français dans la mer des Antilles en 1618-1620, présenté par J.-P. Moreau. Payot et Rivages, Paris, 317 p.
- Besler B. 1616 – Fasciculus rariorum et aspectu dignorum varii generis quae collegit et suis impensis aeri ad vivum incidi curavit atque evulgavit, Nuremberg, 31 p. <http://num-scd-ulp.u-strasbg.fr:8080/81/>
- Boulenger G.A. 1885 – Catalogue of the lizards in the British Museum. Trustees, London, Vol. 2 (ed. 2). i-xiii, 492 p., pl. I-XXXII.
- Breuil M. 1999 – Editorial. *West Indian Iguana Special Group Newsl.*, 2(1): 4.
- Breuil M. 2000 – Taxon Reports: Lesser Antilles *Iguana delicatissima* and *Iguana iguana*, Hybridization in the Guadeloupean Archipelago. *West Indian Iguana Special Group Newsl.*, 3(2): 13-15.

- Breuil M. 2002 – Histoire naturelle des Amphibiens et Reptiles terrestres de l'Archipel guadeloupéen. Guadeloupe et dépendances, Saint-Martin, Saint-Barthélemy. Patrimoines naturels IEGB, SPN MNHN, 54: 1-339.
- Breuil M. 2003 – In the footsteps of French Naturalists, a « Battle » of Iguanas and « Improvements » in Biodiversity. *In: Henderson R.W. & Powell R. (éds). Islands and the Sea: Essays on Herpetological Exploration in the West Indies*, pp. 255-270. Society for the Study of Amphibians and Reptiles. Ithaca (New York). Contributions to Herpetology, volume 20.
- Breuil M. 2009 – The herpetofauna of Martinique: Past, Present, Future. *Appl. Herpetol.*, 6: 123-149.
- Breuil M. 2011a – Saint-Barth, un milieu fragile à la biodiversité élevée. *Tropical Saint-Barth*, 2011: 37-47.
- Breuil M. 2011b – The terrestrial fauna of Martinique: Past, Present, Future + addendum. *In: Hailey A., Wilson B.S. & Horrocks J.A., éds. Conservation of Caribbean Island Herpetofaunas, Vol. 2 Regional Accounts of the West Indies: Conservation Biology and the Wider Caribbean*, pp. 311-338. Leiden, Brill.
- Breuil M. & Ibéné B. 2008a – Les Hylidés envahissants dans les Antilles françaises et le peuplement batrachologique naturel. *Bull. Soc. Herp. Fr.*, 125: 41-67.
- Breuil M. & Ibéné B. 2008b – Droit de réponse. *Bull. Soc. Herp. Fr.*, 128: 49-52.
- Breuil M., Day M. & Thiebot B. 1994 – L'iguane antillais (*Iguana delicatissima*), une espèce en voie de régression. *Le Courrier de la Nature*, 143: 16-17.
- Breuil M., Guiougou F. & Ibéné B. 2007 – Taxon report: Lesser Antillean Iguana (*Iguana delicatissima*). *Iguana Special Group Newsl.*, 10(2): 15-17.
- Breuil M., Guiougou F., Questel K. & Ibéné B. 2010a (2009) – Modifications du peuplement herpétologique dans les Antilles françaises. Disparitions et espèces allochtones. 2^e partie : Reptiles. *Le Courrier de la Nature*, 251: 36-43.
- Breuil M., Day M & Knapp C. 2010b – *Iguana delicatissima*. *In: IUCN 2010. IUCN Red List of Threatened Species*. <http://www.iucnredlist.org>.
- Breuil M., Guiougou F., Questel K. & Ibéné B. 2011 – *Iguana iguana*. Les vertébrés terrestres introduits en outre-mer et leurs impacts. Guide illustré des principales espèces envahissantes. Comité français de l'UICN-ONCFS, France: 82-83.
- Censky E.J., Hodge K. & Dudley J. 1998 – Overwater dispersal of lizards due to hurricanes. *Nature*, 395: 556.
- Conrad J.L. & Norell M.A. 2010 – Cranial Autapomorphies in Two Species of *Iguana* (Iguanidae: Squamata). *J. Herpetol.*, 44: 307-312.
- Cuvier G. 1816 – Le règne animal distribué d'après son organisation, pour servir de base à l'histoire naturelle des animaux et d'introduction à l'anatomie comparée. Tome II contenant les reptiles, les poissons, les mollusques et les annélides. Déterville, Paris, T.2: 18 p. + 532 p.
- Cuvier G. 1829 – Le règne animal distribué d'après son organisation, pour servir de base à l'histoire naturelle des animaux et d'introduction à l'anatomie comparée. Nouvelle édition revue et augmentée. Tome II. Déterville, Paris. 121 p.
- Daltry J.C. 2009 – The status and management of Saint Lucia's forest reptiles and amphibians. Technical Report No. 2 to the National Forest Demarcation and Bio-Physical Resource Inventory Project, FCG International Ltd, Helsinki, Finland. 129 p.
- Daszkiewicz P. & Massary (de) J.-C. 2008 – L'herpétofaune de la Guyane française à travers les mémoires de Konstanty Jelsky de 1865 à 1869. *Bull. Soc. Herp. Fr.*, 125: 5-31.
- Day M.L. & Thorpe R.S. 1996 – Population Differentiation of *Iguana delicatissima* and *I. iguana* in the Lesser Antilles. *In: Powell R. & Henderson R.W. (éds), Contributions to West Indian Herpetology. A Tribute to Albert Schwartz. Contributions to Herpetology, vol. 12. Soc. Stud. Amph. Rept.*, New York: 136-137.
- Day M.L., Breuil M. & Reichling S. 2000 (1999) – Lesser Antillean iguana : *Iguana delicatissima*. *In: Alberts A. (éd.), West Indian Iguanas. Status Survey and Conservation Action Plan*, pp. 62-67. IUCN/SSC West Indian Iguana Specialist Group, Gland, Confédération Helvétique et Cambridge UK, .

- Diaz N. & Cuzange P.-A. 2009 – Plan de gestion de la réserve naturelle nationale de Saint-Martin et des sites du conservatoire de l'espace littoral et des rivages lacustres. CELRL, DIREN Guadeloupe, RN Saint-Martin. 310 p.
- Duméril A.-M.-C. & Bibron G. 1837 – Erpétologie générale ou Histoire naturelle complète des Reptiles. T. IV. Paris, Lib. encycl. Roret. 572 p.
- Duméril A.-M.-C. & Duméril A.H.A. 1851 – Catalogue méthodique de la collection des Reptiles du Muséum national d'Histoire naturelle. Gide et Baudry, Paris. 224 p.
- Dunn E.R. 1934 – Notes on *Iguana. Copeia*, 1934: 1-4.
- Du Tertre J.-B. – 1667. Histoire générale des Antilles habitées par les François. T.1 contenant tout ce qui s'est passé dans l'établissement des colonies françaises. T. 2 contenant l'histoire naturelle. Paris, Thomas Jolly, T.I. i-xxiv + 1-596, cartes et figures T.2. 1-xvi + 1-539, cartes et figures.
- Fougère E. 2010 – La prison coloniale en Guadeloupe (filet à Cabrit, 1852-1905). Ibis rouge Éditions, Matouri, Guyane. 128 p.
- Frost D.R. & Etheridge R. 1989 – A Phylogenetic Analysis and Taxonomy of Iguanian Lizards (Reptilia : Squamata). *Misc. Publ. Univ. Kansas Mus. Nat. Hist.*, 81: 1-65.
- Henderson R. & Breuil M. 2012 – Island Lists of West Indian Amphibians and Reptiles: Lesser Antilles. In: Powell R. & Henderson R. (éds), Island Lists of West Indian Amphibians and Reptiles. *Bull. Flor. Nat. Hist. Mus.*, 51(2): 148-159.
- Hodge K.V.D., Censky E.J. & Powell R. 2003 – The Reptiles and Amphibians of Anguilla. British West Indies. The Valley, Anguilla National Trust. 72 p.
- Hodge K.V.D., Powell R. & Censky E.J. 2011 – Conserving the herpetofauna of Anguilla. In: Hailey A., Wilson B.S. & Horrocks J.A. (éds), Conservation of Caribbean Island Herpetofaunas, Vol. 2 Regional Accounts of the West Indies: Conservation Biology and the Wider Caribbean, pp. 2-13. Leiden, Brill.
- Krysko K.L., Enge K.M., Donlan E.M., Seitz J.C. & Golden E.A. 2007 – Distribution, Natural History, and Impacts of the introduced Iguana (*Iguana iguana*) in Florida. *Iguana*, 14: 143-151.
- Lacepède B.G.E., 1788 – Histoire naturelle des Quadrupèdes ovipares et des Serpents. T. I. Paris, Imprimerie du Roi, Hôtel de Thou, 1-651 + Pls I-XLI + tabl.
- Laurenti J.N. 1768 – Specimen Medicum Exhibens Synopsis Reptilium. Vienna, Joan. Thom, 215 p., 5 pls ht.
- Lazell J.D. 1973 – The Lizard Genus *Iguana* in the Lesser Antilles. *Bull. Mus. Comp. Zool.*, 145: 1-28.
- Legouez C. 2010 – Plan national d'actions de l'iguane des petites Antilles (*Iguana delicatissima*) 2010-2015. Ministère de l'écologie, du développement durable, des Transports et du Logement, Direction régionale de l'environnement Martinique, cellule Martinique de l'ONCFS Antilles françaises. 137 p.
- Le Quellec J. 2011a – Mission Iguane. *Lettre de la RN de Saint-Barthélemy*, Mai 2011: 1-4.
- Le Quellec J. 2011b – Mission Iguane 2011. *Lettre de la RN de Saint-Barthélemy*, Août 2011: 1-5.
- Le Quellec J. 2011c – Carnets des naissances. *Lettre de la RN de Saint-Barthélemy*, Novembre 2011: 1-2.
- Linnaeus C. 1758 – Systema Naturae per Regna tria Naturae, secundum Classes, Ordines, Genera, Species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. T.I. Editio decimata reformata. Laurentii Salvii, Holmiae. 4 + 824 p.
- Lochner J.H. & Lochner M.F. 1716 – Rariora Musei Besleriani Quae Olim Basilius & Michael Rupertus Besleri Collegerunt. Norimbergae (Nuremberg) pas d'éditeur, 12 p + 112 p + 40 p.
- López-Torres A.L., Claudio-Hernández H.J., Rodríguez-Gómez C.A., Longo A.V. & Joglar R.L. 2011 – Green iguanas (*Iguana iguana*) in Puerto Rico: is it time for management? *Biol. Inv.*, doi 10.1007/s10530-011-0057-0.
- Lorvelec O. & Pavis C. 1999 – L'iguane des Petites Antilles. Poster Direction Régionale de l'Environnement de Guadeloupe - Association pour l'Étude des Vertébrés des Antilles.
- Lorvelec O., Pascal M., Pavis C. & Feldmann P. 2007 – Amphibians and Reptiles of the French West Indies: Inventories, Threats and Conservation. *Appl. Herpetol.*, 4: 131-161.

- Malone C.L. & Davis S.K. 2004 – Genetic contributions to Caribbean iguana conservation. *In*: Alberts A.C., Carter R.L., Hayes W.K. & Martins E.P. (éds), *Iguanas: Biology and Conservation*, pp. 45-57. University of California Press, US.
- Malone C.L., Wheeler T., Taylor J.F. & Davis S.K. 2000 – Phylogeography of the Caribbean rock iguana (*Cyclura*): Implications for conservation and insights on the biogeographic history of the West Indies. *Mol. Phylogenet. Evol.*, 17 : 269-279.
- Merrem B. 1820 – Versuch eines Systems der Amphibien. Tentamen Systematis Amphibiorum. Marburg : Johann Christian Krieger, xv + 188 doubles pages + Index, 1 pl.
- Morton M.N. 2009 – Management of critical species on Saint Lucia. Technical Report No. 13 to the National Forest Demarcation and Bio-Physical Resource Inventory Project, FCG International Ltd, Helsinki, Finland. 99 p.
- Pasachnik S.A., Breuil M. & Powell R. 2006 – *Iguana delicatissima*. *Cat. Am. Amph. Rept.*, 811: 1-14.
- Powell, R. 2006 – Conservation of the herpetofauna on the Dutch Windward Islands: St. Eustatius, Saba, and St. Maarten. *Appl. Herpetol.*, 3: 293-306.
- Powell R. & Henderson R.W. 2005 – Conservation status of Lesser Antillean reptiles. *Iguana*, 12: 62-77.
- Powell R., Henderson R.W., Farmer M.C., Breuil M., Echternacht A.C., Van Buurt G., Romagosa C. M. & Perry G. 2011 – Introduced amphibians and reptiles in the greater Caribbean: Patterns and conservation implications. *In*: Hailey A., Wilson B.S. & Horrocks J.A. (éds), *Conservation of Caribbean Island Herpetofaunas, Vol. 1: Conservation Biology and the Wider Caribbean*, pp. 63-143. Leiden, Brill.
- Réserve naturelle 2008 – Plan de Gestion de la réserve naturelle de Saint-Barthélemy 2010-2014. Évaluation PG 2004-2008. Description-Gestion. Réserve naturelle de Saint-Barthélemy-Caraïbes Aqua Conseil. 133 p.
- Seba A. 1734 – Description exacte des principales curiosités naturelles du magnifique cabinet d'Albert Seba. *Locupletissimi rerum naturalium thesauri accurata descriptio, et icononibus artificiosissimis...* Janssonio-Waesbergios, & J. Weststenium, & Gul. Smith., Amsterdam, 32 p., 178 p., pls I-CXI.
- Sloane H. 1707-1725 – A voyage to the islands Madera, Barbados, Nieves, S. Christophers and Jamaica with the natural history of the Herbs and Trees, Four-footed Beasts, Fishes, Birds, Insects, Reptiles etc. of the last of those islands... Vol. I, 590 p., Vol. II, 636 p., Londres Brit. Mus., London.
- Underwood G. 1962 – Reptiles of the Eastern Caribbean. *Caribb. Affairs (N. S.)*, 1: 1-192.
- Van Denburgh J. 1898 (1897) – Reptiles from Sonora, Sinaloa and Jalisco with the description of a new species of *Sceloporus*. *Proc. Acad. Nat. Sci. Philad.*, 1897: 460-464.
- Wiegmann A.F.A 1834 – *Herpetologica mexicana, seu Descriptio Amphibiorum Nova Hispaniae*. Bero-
lini : Vol. I, vi + 54 p.

Manuscrit accepté le 6 décembre 2012



Iguanes de Saba (mâle à gauche et femelle à droite) sur une falaise s'exposant au soleil dès les premières lueurs du jour. Photo : M. Breuil.

Black Iguanas from Saba (Male on the left, female on the right) on a cliff sunbathing since the first lights of the day. Picture: M. Breuil.



Îlet Fourchu (Saint-Barthélemy) habité par une population importante d'*Iguana delicatissima* dans les années 1960, réduite à quelques individus à la suite du surpâturage (Photographie prise en 2001). Photo : M. Breuil.

Îlet Fourchu (St Barts) inhabited by a huge *Iguana delicatissima* population in the Sixties that fell to a few individuals due to overgrazing by goats (Picture taken in 2001). Picture: M. Breuil.