

**LES IGUANES (*IGUANA IGUANA* & *IGUANA DELICATISSIMA*)
DE MARTINIQUE, SAINTE-LUCIE ET GUADELOUPE :
ORIGINE ET DIFFERENCIATION**



Michel Breuil

*Muséum national d'Histoire naturelle
Département de Systématique et d'Évolution
Bâtiment 30 (Reptiles et Amphibiens)
57, rue Cuvier, 75231 Paris cedex 05*

Barbara Vuillaume

*Laboratoire Génindexe
6 rue des Sports
17000 La Rochelle*



Résumé

Des analyses génétiques ont été entreprises sur différents iguanes des Petites Antilles en utilisant un ensemble de 17 microsatellites, deux gènes nucléaires (NT3, C-mos) et une séquence mitochondriale (ND4-LEU). Sur l'ensemble du travail réalisé depuis 2007, 178 iguanes ont été étudiés pour tout ou partie des ces séquences en liaison avec leurs morphologies.

Iguana delicatissima montre une structuration de l'espèce en plusieurs ensembles parfaitement identifiés par la présence de microsatellites spécifiques. Ainsi, on définit 3 groupes de populations : Petite Terre de Guadeloupe + Grande-Terre, Basse-Terre + Saint-Barthélemy et Chancel.

Iguana iguana présente une structuration en 4 groupes par des microsatellites spécifiques mais aussi par des séquences nucléaires et mitochondriales inédites. Ainsi, on distingue les deux populations insulaires et endémiques des îles de Saba et Sainte-Lucie parfaitement identifiés morphologiquement et génétiquement. Les iguanes continentaux se répartissent en deux groupes, un groupe d'Amérique du Sud et un groupe d'Amérique centrale. Le groupe d'Amérique du Sud a donné naissance aux deux populations insulaires endémiques. Les iguanes présents aux Saintes, en Guadeloupe, en Martinique et à Saint-Martin ne peuvent être différenciés des iguanes de Guyane. Ces données génétiques confirment ce qui a été établi de longue date sur les données morphologiques quant au caractère non autochtone de ces iguanes en Guadeloupe. Les iguanes du groupe d'Amérique centrale issu du commerce animalier se rencontrent maintenant en Martinique, Sainte-Lucie, Saint-Martin et Saint-Barthélemy. Ils commencent à apparaître en Guadeloupe.

La présence d'haplotypes différents et de microsatellites qui différencient les deux espèces a permis d'améliorer la compréhension du phénomène d'hybridation. Les données génétiques montrent que les iguanes des deux espèces s'hybrident dans les deux sens, que les hybrides de première génération sont fertiles en croisement avec l'une ou l'autre des espèces parentales et que les hybrides de première génération s'hybrident entre eux. Cette fertilité entre les deux espèces conduit au phénomène d'introgession et à la disparition du pool génétique d'*Iguana delicatissima* dans celui d'*Iguana iguana*.

Par ailleurs en Martinique et à Saint-Martin, on note des croisements anciens entre *Iguana iguana* d'Amérique du Sud avec *Iguana delicatissima*, mais aussi des croisements avec des iguanes issus d'Amérique du Sud et d'Amérique centrale. La situation de ces deux îles est assez comparable, elles ont d'abord été peuplées par des iguanes communs d'Amérique du Sud et qui se font supplanter par des iguanes d'Amérique centrale nettement plus gros et prolifiques.

L'iguane des Petites Antilles (*Iguana delicatissima*) est une espèce emblématique de cet Archipel considérée comme en danger par l'UICN notamment en raison de l'hybridation avec l'espèce *Iguana iguana*. (Breuil et al., 2010b). À la suite des travaux de Lazell (1973), cette espèce a été jugée autochtone dans les Petites Antilles ce qui a conduit à sa protection en 1989 en Guadeloupe au même titre qu'*Iguana delicatissima*. Toutefois, Lazell avait identifié morphologiquement trois groupes d'iguane commun dans les Petites Antilles :

- le groupe comprenant les îles au sud de Grenade à Sainte-Lucie caractérisé par des cornes nasales, un corps rayé et des tubercules nucaux petits et peu nombreux ;
- le groupe de Guadeloupe morphologiquement identique aux iguanes du nord-est de l'Amérique du Sud ;
- le groupe Nord avec des iguanes à gros tubercules montrant une tendance au mélanisme (Montserrat, Saba, Sainte-Croix).

Selon Lazell, la répartition de l'iguane commun dans les Petites Antilles était tout à fait naturelle et en aucun l'homme en était responsable. Les travaux que nous avons entrepris depuis 20 ans sur le sujet montrent clairement que les iguanes communs présents aux Saintes et qui sont à l'origine des peuplements de l'ensemble de la Guadeloupe, de la Martinique et de Saint-Martin proviennent d'Amérique du Sud (revue et actualisation successive dans Breuil 2002, 2009, 2013, Breuil et al., 2010a).

Selon Lazell, la cohabitation des deux espèces d'iguanes aux Saintes dans des zones géographiques différentes était l'argument le plus fort pour rejeter l'hypothèse d'une compétition entre les deux espèces d'iguane et l'élimination de l'iguane des Petites Antilles de certaines îles à la suite d'un phénomène de compétition. L'observation d'iguanes de phénotypes intermédiaires en 1992 aux Saintes nous a fait suggérer que les deux espèces s'hybridaient (Breuil et al., 1994). Les travaux de Mark Day (Day et Thorpe, 1996) ont confirmé cette hypothèse et selon ces auteurs l'hybridation aurait commencé dans les années 60. L'étude des iguanes capturés aux Saintes en 1914 et conservés au Musée d'Harvard a montré que l'iguane commun y était déjà présent à cette époque ainsi que des hybrides (Breuil, 2013). La présence d'hybrides aux Saintes pris pour des *delicatissima* par Lazell l'a empêché de découvrir les quelque 20 caractères morphologiques qui différencient sans ambiguïté les deux espèces alors qu'il n'a reconnu que la plaque subtympanique pour les différencier. Les données historiques suggèrent que ces iguanes sont arrivés de Guyane française au cours des échanges de bagnards entre le bague des Saintes et ceux de Guyane à partir du milieu du XIXème siècle (Breuil, 2013). La comparaison génétique d'iguanes des Saintes avec des iguanes de Guyane plus nombreux permettra de confirmer ce que les données historiques et morphologiques ont déjà montré.

Depuis quelques années des iguanes communs aux phénotypes différents de ceux de Guyane sont observés à Saint-Martin, en Martinique, à Sainte-Lucie, en Guadeloupe et à Saint-Barthélemy. Ces iguanes invasifs menacent les populations d'*Iguana delicatissima* et les populations d'*Iguana iguana* aux phénotypes particuliers des îles de Sainte-Lucie et Saba et Montserrat. Les données morphologiques montrent qu'ils se sont déjà hybridés avec *Iguana delicatissima* à Saint-Barthélemy (Breuil et al., 2010a). Ces nouveaux iguanes invasifs caractérisés par leur grande taille, leurs cornes nasales, leurs yeux jaunes, leurs très grosses écailles subtympaniques, leurs gros et nombreux tubercules nucaux et la coloration orange des mâles reproducteurs correspondent à des iguanes d'Amérique centrale issus du commerce animalier. Par la présence de cornes nasales, ces iguanes d'élevage ressemblent aux iguanes de Sainte-Lucie mais s'en différencient par d'autres caractères.

Lazell (1973) donne les précisions suivantes à propos des iguanes en Martinique :

On the Martinique Bank this species [Iguana delicatissima] still occurs in the Bois Montout (I examined the fresh skin of a specimen shot there in August, 1964) and along the north coast from Grande Riviere to Cap St. Martin, where I have seen wild individuals (there was one individual from this area residing in the zoo at Fort Saint Louis, Fort-de-France, until the hurricane of 1962). It is said that iguanas occur on the Ilet Chancel (a coastal cay of Martinique), but I encountered none there. There are said to be iguanas on Fort Saint Louis, and the habitat looks excellent. I suspect these

may be zoo escapees and their descendants, but I have never seen one there.

Ces données indiquent clairement la présence d'au moins un *Iguana delicatissima* au Fort Saint-Louis au début des années 60. Par ailleurs, les données des collections du musée Pinchon montrent la présence d'*Iguana iguana* au milieu des années 60. Les premières observations réalisées en 1994 au Fort Saint-Louis montrent que tous les iguanes présents étaient de phénotype *Iguana iguana* d'Amérique du Sud et qu'aucun ne montrait de signes morphologiques d'hybridation. Le premier individu possédant un phénotype de type Amérique centrale, observé au Fort Saint-Louis remonte au début des années 2000.

Les objectifs de ce travail sont :

- la caractérisation des *Iguana delicatissima* de Martinique par rapport aux autres populations d'iguane des Petites Antilles précédemment étudiées ;
- la caractérisation des iguanes communs présents en Martinique, Guadeloupe, Sainte-Lucie et la recherche de leurs origines ;
- la recherche de traces d'hybridation entre les *Iguana delicatissima* libérés par le Père Pinchon au Fort Saint-Louis et entre les différentes formes d'iguanes identifiées morphologiquement et génétiquement ;
- l'estimation de la différenciation génétique des iguanes rayés de Sainte-Lucie.

Ce travail s'inscrit dans un programme plus général de l'étude de la diversité des populations d'*Iguana delicatissima*, de la compréhension du phénomène d'hybridation, de l'origine et des particularités des différentes populations d'*Iguana iguana* présentes de manière naturelle ou introduites par l'homme depuis la colonisation humaine de l'archipel des Petites Antilles. Cette étude bénéficie donc du savoir-faire du laboratoire Génindexe acquis grâce aux travaux précédents de séquençage réalisés dans le cadre de la préparation du plan national d'action pour l'iguane des Petites Antilles confié à l'association guadeloupéenne « Le Gaïac ». Le travail de séquençage de ces iguanes a été réalisé par Barbara Vuillaume (2012) et s'appuie pour les microsatellites identifiés précédemment pour ces deux espèces (Valette et al., 2012). Ce rapport analyse les iguanes dont les séquençages ont été financés par la DEAL de Martinique en relation avec les résultats obtenus avec d'autres financements (Réserve naturelle de Saint-Barthélemy, DEAL Guadeloupe).

Les résultats de ce travail montrent sans aucune ambiguïté que les iguanes communs présents en Guadeloupe, Martinique et Sainte-Lucie sont des iguanes allochtones d'arrivée récente et non pas des lignées endémiques comme cela a été prétendu, sans aucun argument, au cours de la rédaction du Plan National d'Action pour *Iguana delicatissima*.

1. Ensemble des iguanes étudiés

1.1 Iguanes des îles du Nord

- 9 iguanes communs (*Iguana iguana*) de Saint-Martin (SXM00 à SXM08);
- 6 iguanes communs (*Iguana iguana*) de Saba (Saba1, 2, 3, 4, 5, 7) ;
- 4 iguanes des Petites Antilles (*Iguana delicatissima*) de Saint-Barthélemy ;
- 4 hybrides entre les deux espèces de Saint-Barthélemy.

Ces iguanes ont été capturés en 2011 par le groupe *Iguana delicatissima* de Saint-Barthélemy et la réserve naturelle de Saint-Barthélemy en collaboration avec la réserve naturelle de Saint-Martin (autorisation préfectorale de capture N° 2011/061/Pref/STMDD) et du Marine Park de Saba pour ces deux îles.

1.2 Iguanes de Guadeloupe

- 18 *I. delicatissima* de Terre de Haut de Petite Terre
- 2 *I. delicatissima* de Terre de Haut de Petite Terre
- 1 *I. delicatissima* de la Désirade
- 6 *I. delicatissima* de Basse-Terre
- 7 *I. iguana* de Grande-Terre

- 4 *I. iguana* de Basse-Terre
- 8 *I. iguana* des Saintes
- 17 hybrides de Basse-Terre
- 11 hybrides de Grande-Terre

Les iguanes de Guadeloupe ont été collectés par l'association le Gaïac (GECIPAG) et le MNHN au cours de nombreuses sorties sur le terrain réalisées dans le cadre de la préparation du Plan National d'Action à partir de 2007.

1.3 Iguanes de Martinique

- 29 *Iguana delicatissima* de Chancel
- 1 *Iguana delicatissima* des forêts du Nord
- 19 *Iguana iguana* de Fort-de-France et des environs.

Les iguanes de Martinique ont été collectés par l'ONCFS en collaboration avec le MNHN.

1.4 Iguanes de Sainte-Lucie

- 9 *Iguana iguana* invasifs de Sainte-Lucie
- 19 *Iguana iguana* endémiques de Sainte-Lucie

Les échantillons des iguanes de Sainte-Lucie ont été mis à notre disposition par le service des forêts de Sainte-Lucie et le Durrell Wildlife Trust de Jersey (Matthew Morton).

1.5 Iguanes d'Amérique continentale

- 1 *Iguana iguana* d'Amérique centrale
- 3 *Iguana iguana* d'Amérique du Sud.

L'échantillon d'iguane d'Amérique centrale a été prélevé dans une animalerie par MB et les échantillons d'Amérique du Sud ont été donnés par François Catzefis (Université de Montpellier).

2. Choix des gènes séquencés et des microsatellites

Le choix des marqueurs moléculaires s'est porté sur :

- le gène mitochondrial ND4-LEU qui permet d'établir le sens des croisements dans le cas d'une hybridation et qui est un gène dont le taux de mutation est très supérieur aux gènes nucléaires et donc qui est un bon marqueur de la différence entre populations ;
- les gènes nucléaires C-mos et NT3 qui montrent l'existence de rétrocroisements (croisement d'un hybride avec une espèce parentale) et d'estimer la divergence entre différentes lignées ;
- les microsatellites qui sont des séquences non codantes à évolution très rapide qui permettent, à l'instar des empreintes génétiques utilisées dans l'espèce humaine, de mesurer d'une part l'étendue de l'hybridation et du mélange des génomes entre les deux espèces d'iguane et d'autre part de mesurer des différences entre populations de la même espèce. Au vu des travaux précédents, seuls 17 microsatellites ont été retenus pour ces analyses.

Les protocoles de l'analyse des microsatellites ont été publiés par Valette et *al.* (2012) et figurent dans le mémoire d'ingénieur de Vuillaume (2012).

Pour des raisons financières et quelques fois techniques, tous les iguanes n'ont pu être étudiés pour l'ensemble de ces séquences.

3. Haplotypes du Gène NT3, origine et différenciation des populations d'iguanes

Le tableau ci-dessous présente les différences dans la séquence des différents haplotypes rencontrés dans le gène NT3.

	<i>Iguana iguana</i>	<i>Iguana iguana</i>	<i>Iguana iguana</i>	<i>Iguana delicatissima</i>
PB/HAPLO	AMC	AMS	Ste Lucie	Guad, Mart, St Barth.
109	C	C	C	T
133	A	A	A	G
177	C	T	T	T
194	C	A	A	A
224	A	G	G	G
315	G	G	G	A
427	T	T	T	T
441	T	T	T	T
464	C	C	C	C
471	A	A	A	A
472	A	A	A	G
473	A	A	A	A
Noms	IGI-NT3 1	IGI-NT3 2	IGI-NT3 2	IGD-NT3

Fig. 1 Haplotypes du gène NT3

L'haplotype **IGD-NT3** unique présent dans toutes les populations d'*Iguana delicatissima* (Guadeloupe, Martinique, Saint-Barthélemy) se différencie par 4 bases de la séquence consensus d'*Iguana iguana*. Il se différencie en plus par 3 paires de bases (177, 194, 224) de IGI-NT3 1 d'Amérique centrale (AMC) et apparaît donc plus proche de celui d'Amérique du Sud (AMS).

Il existe 3 haplotypes différents pour *Iguana iguana*: un haplotype (**IGI-NT3.1**) commun à :

- des iguanes d'élevage échappés à Sainte-Lucie et présentant le phénotype *rhinolopha* ;
 - à des iguanes de Fort-de-France présentant aussi le phénotype *rhinolopha* ;
 - à l'iguane HM352529.1 de Genbank originaire du Guatemala.
- À cet haplotype **IGI-NT3.1** d'Amérique centrale est associé un haplotype rencontré chez un individu d'élevage sélectionné pour une mutation rouge qui s'en distingue en deux positions (45 et 105). Ces deux haplotypes sont des haplotypes d'Amérique centrale. Comme, il n'a pas été trouvé ailleurs, cet haplotype particulier n'est pas numéroté.

L'autre haplotype (**IGI-NT3.2**) est commun :

- aux iguanes endémiques de Saba ;
- aux iguanes endémique de Sainte-Lucie ;
- à des iguanes de Fort-de-France ;
- à des iguanes de Basse-Terre ;
- à des iguanes de Grande-Terre.

Cet haplotype réparti dans différentes îles correspond à un haplotype d'Amérique du Sud.

Ces données sont conformes à celles de Stephen et al. (2012) qui mentionne deux haplotypes se différenciant à 3 positions entre les iguanes communs d'Amérique centrale et ceux d'Amérique du Sud.

• Ce gène ne présente pas de divergence chez les formes insulaires d'iguane de Sainte-Lucie et de Saba. Il montre donc une évolution des populations insulaires à partir de l'Amérique du Sud.

• Si l'on fait référence à ce gène, la Martinique possède des iguanes d'Amérique centrale et d'Amérique du Sud alors que la Guadeloupe (Basse-Terre et Grande-Terre) ne présente que des iguanes originaires d'Amérique du Sud.

4. Haplotypes du Gène C-mos, origine et différenciation des populations d'iguanes

Le gène Cmos a donné quatre haplotypes pour *Iguana iguana* et 2 pour *Iguana delicatissima*. Il existe 3 ou 4 différences entre ces deux haplotypes.

L'haplotype **ID-Cmos 1** se rencontre à :

- Clugny, Longueteau et Anse à sable (Basse-Terre) ;
- Manganao (Grande-Terre)
- Petite Terre (Grande-Terre)
- Désirade (Grande-Terre)
- Chancel (Martinique)

L'haplotype **ID-Cmos 2** est présent à :

- Anguilla (GB HM352539.1) ;
- Saint-Eustache (GB HM352539.1) ;
- La Dominique (GB HM352539.1) ;
- Saint-Barthélemy ;
- Carangaise (Basse-Terre).

En l'état actuel des séquençages, seule la population de Basse-Terre possède les deux haplotypes.

Iguana iguana possède 4 haplotypes

L'haplotype **IGI C-mos 1** est présent :

- en Amérique centrale (GB HM 35 25 39.1) ;
- Iguane d'élevage d'Amérique centrale (IGU24) ;
- Longueteau, Clugny (Basse-Terre) ;
- Fort-de-France (Martinique).

L'haplotype **IGI C-mos1** est donc un haplotype d'Amérique centrale conformément aux données de Stephen et al. (2012) qui n'a trouvé que cet haplotype.

L'haplotype **IGI C-mos 2** est rencontré à :

- Gosier (Grande-Terre) ;
- Fort-de-France et au Diamant (Martinique) ;
- Carangaise (Basse-Terre) ;
- Saba.

L'haplotype **IGI C-mos2** serait donc un haplotype d'Amérique du Sud comme le suggère sa présence à Gosier conformément à l'origine guyanaise des iguanes communs de Guadeloupe (Breuil, 2013).

Ces deux haplotypes se distinguent par une seule base en position 375. Cette différence sur la dernière base de la séquence n'est peut-être pas significative et dans ce cas là, l'origine géographique ne peut être précisée.

L'haplotype **IGI-Cmos 3** est assez particulier. Le début de la séquence 1-303 correspond à la séquence de **IGI-Cmos 1** et **IGI-Cmos 2**. Il possède une première délétion de 304 à 309 et une seconde de 314 à 335. Les bases 336 et 337 sont les mêmes que celles de **IGI-Cmos 1** et **IGI-Cmos 2**. Une séquence originale de 35 paires de bases (338-375) est accrochée à la délétion. Cette séquence présente 26 différences par rapport à la séquence homologue des **IGD Cmos 1** et **IGI Cmos1** et **IGI Cmos 2**.

Cet haplotype se rencontre :

- à Sainte-Lucie, chez les iguanes endémiques ;
- à Sainte-Lucie chez les iguanes d'Amérique centrale invasifs ;
- chez un iguane de Saint-Martin (SXM02) ;
- chez un iguane de Carangaise (CAR 79).

L'haplotype **IGI-Cmos 4** se caractérise par :

- une séquence 1-337 identique à tous les haplotypes **IGI-Cmos** sans délétions ;
- une séquence de 338 à 374 identique à celle de **IGI-Cmos 3** et différente de **IGI-Cmos 1** et **2**

- Cet haplotype **IGI-Cmos 4** est rencontré à :
- Saint Martin (SXM0, 1, 2, 3, 7, 8) ;
- En Martinique (MARTQ 32, 52, 73, 75) ;
- Basse-Terre (Cluny 78) ;
- Saint-Lucie chez l'iguane endémique SL55.

Ce gène montre l'existence de deux types d'haplotypes pour *Iguana iguana* **IGI-C-mos 1** et **IGI-C-mos 2** qui ne diffèrent que par une base à fin de la séquence. Cet haplotype est commun à une partie de l'Amérique centrale à l'Amérique du Sud et à Saba. Le **IGI-Cmos 1** est celui de GenBank.

Il est curieux de constater que les iguanes communs invasifs de Sainte-Lucie et les iguanes endémiques de cette île présentent le même haplotype fort éloigné des deux précédents qui se caractérise par deux délétions et une séquence terminale unique retrouvée chez des iguanes invasifs d'Amérique centrale vivant en Martinique et à Saint-Martin. Stephen et al. (2012) n'ont pas trouvé de différences pour ce gène entre les populations d'iguane commun du Mexique, du Salvador, du Honduras, du Brésil, du Suriname de Sainte Lucie et de Curaçao. Cette particularité n'a pas reçu d'explication satisfaisante et une comparaison des séquences déposées dans GenBank s'impose.

Curieusement des iguanes invasifs de Saint-Martin et de Martinique possèdent cette même fin originale sans les délétions ce qui suggère une certaine parenté et qu'ils proviennent de la même localité, très probablement une ferme d'élevage.

5. Haplotypes de ND4-LEU

Nous avons identifiés 9 haplotypes différents pour le gène ND4-LEU :

• L'haplotype **IGD-ND4 2** (= GB AF 217883.1) est présent à :

- Saint-Barthélemy ;
- Basse-Terre (Clugny, Carangaise) ;
- Petite Terre ;
- Désirade ;
- Martinique (hybride de Fort-de-France, Chancel) ;
- Anguilla ;
- Saint-Eustache ;
- Dominique.

• L'haplotype U66231.1 (GenBank) de la Dominique, séquencé en 1996, présente 17 différences avec le précédent, ce qui paraît bien curieux, il est appelé ici **IGD-ND4 1**. Nous n'en tiendrons pas compte dans notre analyse à moins qu'il existe une très forte structuration de l'espèce masquée par une morphologie proche.

La séquence obtenue dans nos travaux est conforme à celle déposée dans GenBank et provenant des populations d'*Iguana delicatissima* d'Anguilla, Saint-Eustache et Dominique. De ce fait, *Iguana delicatissima* ne montre qu'un seul haplotype pour ce gène alors qu'il en possède de nombreux pour *Iguana iguana*. Ces données suggèrent que la répartition d'*Iguana delicatissima* telle qu'elle est

connue actuellement, en tenant compte des disparitions, est très récente et probablement due à des déplacements d'iguanes par les Amérindiens. En revanche, on note des différences très marquées pour ce gène entre les populations insulaires endémiques de Saba et Sainte-Lucie ou entre les différents taxons de *Cyclura* dont certains ne sont séparés que depuis quelque 12 000 ans par la montée des eaux (Malone et al. 2000).

Pour les *Iguana iguana*, 7 haplotypes ont été identifiés :

- L'haplotype **IGI-ND4 1** (= GB AF217786.1) est présent :
 - en Martinique ;
 - à Sainte-Lucie chez les invasifs.
- L'haplotype **IGI-ND4 2** (= GB U66230.1) est présent à :
 - Saint-Vincent.
- L'haplotype **IGI-ND4 3** (= GB AF217782.1) est présent :
 - à Sainte-Lucie (haplotype des endémiques de l'île) ;
 - en Martinique (Mart 28, 59) ;
 - en Basse-Terre (CAR 47, 50) hybride.
- L'haplotype **IGI-ND4 4** est présent à :
 - Saba (haplotype endémique de l'île).

L'haplotype **IGI-ND4 5** est présent à :

- Grande-Terre Gosier (c'est un haplotype d'AMS).

L'haplotype **IGI-ND4 6** est présent :

- Amérique centrale (IGU 24, SXM1, SXM2).

Il se différencie à 7 positions de l'autre haplotype d'AMC (**IGI-ND4 1**).

L'haplotype **IGI-ND4 7** est présent :

- Saint-Martin (SXM 4 et SXM7)

Le gène mitochondrial est un gène à évolution rapide. Il montre clairement la structuration de l'espèce en plusieurs ensembles :

- Un ensemble d'Amérique centrale qui possède plusieurs haplotypes apparentés ;
- Un ensemble d'Amérique du Sud (Guyane) ;
- Un ensemble dérivé d'Amérique du Sud et correspondant à la population de Saba ;
- Un ensemble dérivé d'Amérique du Sud, plus divergent et correspondant à la population de Sainte-Lucie.

6. Microsatellites

L'utilisation du logiciel Structure permet le regroupement des populations en fonction de leurs différences dans la présence des allèles. À partir des différents microsatellites retenus pour cette étude, le logiciel Structure regroupe les populations en fonction des microsatellites qui différencient au mieux les populations.

6.1 Structuration des populations des deux espèces

Le tableau ci-contre regroupe pour les 17 loci microsatellites retenus les allèles rencontrés.

Diversité allélique entre les 3 groupes d'*Iguana delicatissima* et les 4 groupes d'*Iguana iguana*. Ce tableau renseigne l'ensemble des allèles retrouvé dans les populations données, sur la base des génotypes des individus analysés par marqueurs microsatellites. La lecture a été réalisée sur le logiciel GeneMapper 3.7®. 0 signifie qu'aucun allèle n'est sorti pour la population et le locus donné.

		G11	G7	H2-pl1	A1-pl2	CD-A4-1	D7	D9
Ig. delicatissima	Chancel	206	252	168	176	246	224	268-278
	Terre de Haut	206	252	174	176	246	224	272
	Saint Barthélémy / Basse Terre	206	252	174-162	176	246	224	268
Ig. Iguana	1er grp : Saba	208	252	150-154-164	192-188-194	256	218	298
	2ème grp : Saint-Martin	206-208-214	250-252	146-154-162	190-196-198-202	246	216-218	298
	3ème grp : Sainte-Lucie	204-206	252	156	192	246	218	296
	4ème grp : AMS + AF*	204-208	250-252	162	192-194	250-254	218-224	268-298
		D10		D11	CD-B3-1	CD-B4-1	CD-B5-1	
Ig. delicatissima	Chancel	178-180-194		190-192	182	198-200	206-214	
	Terre de Haut	178		192	182	200	210-214	
	Saint Barthélémy / Basse Terre	178-180-186		192	182	198-200	204-206	
Ig. Iguana	1er grp : Saba	168-170-172		184-194-196	180	192	178	
	2ème grp : Saint-Martin	170-172-178		188-190	174-180-190	192	196-198-210	
	3ème grp : Sainte-Lucie	180		186	180	192	172	
	4ème grp : AMS + AF*	166-170-178-184		186-188-192	174-180-182	192	180-182-192-206	

		E6	E7	CD-B11-1	E8	E12
Ig. delicatissima	Chancel	186-188	208	302	196-200	186
	Terre de Haut	188	208	300-302	172-188	186
	Saint Barthélémy / Basse Terre	0	0	300-302	188	186
Ig. Iguana	1er grp : Saba	0	0	306	172	196-198
	2ème grp : Saint-Martin	0	0	300-310-318	172	190-194
	3ème grp : Sainte-Lucie	0	0	300-302	172-174	196
	4ème grp : AMS + AF*	166-170-188	206-208	310-314-318	172-174	186-190-194-196-198-200

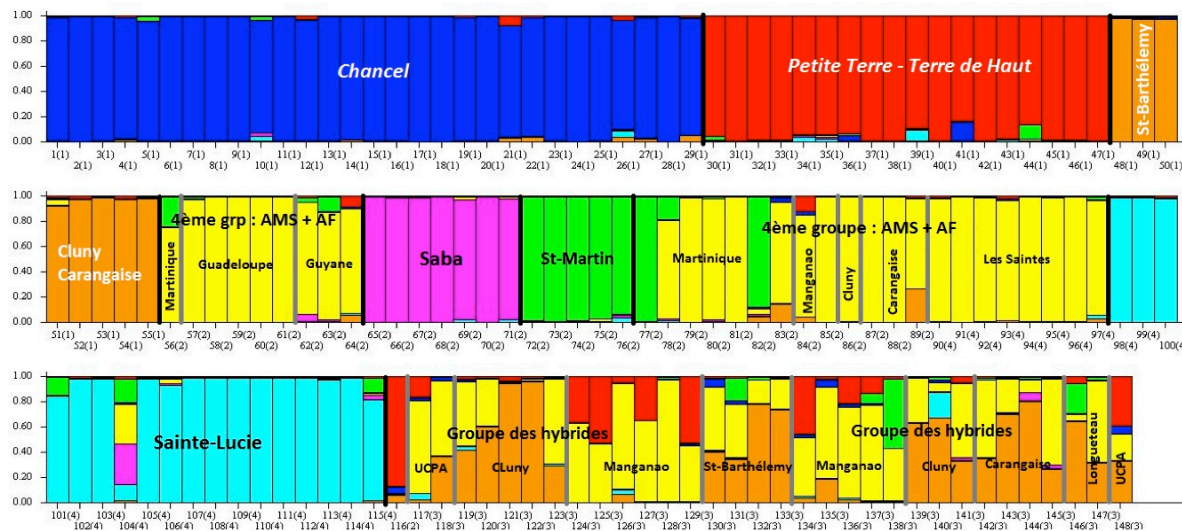


Diagramme présentant les 3 groupes identifiés pour *Iguana delicatissima* [Chancel, Petite Terre, Saint-Barthélemy + Basse-Terre (Cluny + Carangaise)] et les 4 groupes identifiés pour *Iguana iguana* (Saba, Sainte-Lucie, Amérique du Sud + Les Saintes + Guadeloupe + Martinique, Saint-Martin et Amérique centrale).

Ce diagramme montre clairement que les iguanes exogènes de Guadeloupe, des Saintes et de Martinique ne sont pas distinguables des iguanes de Guyane. Les Iguanes de Saint-Martin sont conformes à un iguane d'Amérique centrale (77) servant de témoin. Certains iguanes de Martinique présentent, en accord avec leurs morphologies aussi des caractères d'Iguane d'Amérique centrale comme un iguane hybride de Guadeloupe (146). En revanche, les iguanes de Saba et de Sainte-Lucie montrent clairement une divergence par rapport aux populations continentales et la présence de microsatellites qui les identifient sans ambiguïté.

6.2 Hybrides entre les deux espèces

Les hybrides sont identifiés sur la base de critères morphologiques. Un individu est considéré comme hybride à partir du moment où il possède au moins un caractère intermédiaire entre les deux espèces ou une combinaison de caractères parentaux des deux espèces à l'état « pur » ou intermédiaire (Breuil, 2013). Toutefois, dans les populations où l'hybridation est ancienne, certains individus ne possèdent plus de caractères morphologiques d'*Iguana delicatissima* tout en possédant des marqueurs génétiques de cette espèce. Les trois séquences étudiées montrent clairement l'existence d'haplotypes différents entre tous les individus rattachés à *Iguana iguana* et les *Iguana delicatissima*. De la même manière, il existe des allèles microsatellites qui caractérisent sans ambiguïté les deux espèces (Valette et al., 2012), mais aussi les sous-populations des deux espèces. Ainsi, il est possible d'identifier l'origine des iguanes impliqués et le degré d'hybridation des individus.

Les hybrides de la population de Grande-Terre (Manganao : 124-129 ; 134-138 : N° de la Fig.9) ont une composante *delicatissima* typique de Terre de Haut de Petite-Terre. Le 126 et le 135 ont une composante de Basse-Terre. Le 138 présente une très faible portion de *delicatissima* mais une composante *iguana* à la fois d'Amérique centrale et du Sud. Parmi les individus, il y a des individus F1 (125), des F2 (124, 129, 134) et différents backcross avec les deux espèces parentales.

Les hybrides de Basse-Terre (Carangaise, Cluny, UCPA et Longueau) possèdent une composante *delicatissima* typique de Basse-Terre. Toutefois quelques iguanes (117, 141, 146, 148) possèdent aussi une composante *delicatissima* de Petite Terre. À l'exception du 146 et du 147, la composante *iguana* est typique d'Amérique du Sud. Par ailleurs, on note que le 140 possède une composante du groupe de Sainte-Lucie et le 144 du groupe de Saba. Chez les individus de Basse-Terre, on note un individu F2 (140) et différents types de backcross.

Les hybrides de Saint-Barthélemy possèdent conformément aux individus purs de cette île leur composante commune avec les *delicatissima* de Basse-Terre. La composante *iguana* est d'Amérique du Sud, mais aussi d'Amérique centrale. Les individus 132 et 133 apparaissent comme des backcross avec des *delicatissima* alors que les 130 et 131 ont une composition plus complexe.

Ainsi, l'hybride HYB.STJ.F.01.03.2011 (=130) semble être un F1 entre un mâle *delicatissima* et une femelle *Iguana iguana* d'Amérique centrale, c'est-à-dire conforme à certains iguanes communs de Saint-Martin. La morphologie de l'iguane va dans ce sens. Toutefois, il présenterait quelques caractéristiques génétiques des *delicatissima* de Chancel. L'hybride HYB.STJ.M.08.02.2011(=131) possède une mère de type *Iguana delicatissima* ou une mère hybride dont la mère était *delicatissima*. Il est hybride pour un des gènes nucléaires, malheureusement le second gène n'a pas donné une séquence exploitable. Les microsatellites indiquent pour la partie *Iguana iguana* une origine à la fois d'Amérique centrale et d'Amérique du Sud. La morphologie de cet iguane est similaire à celle du précédent. Cet individu est probablement issu d'un croisement entre un mâle iguane commun lui-même issu d'un croisement à Saint-Martin entre un iguane d'Amérique du sud et un Amérique centrale avec une femelle d'iguane des Petites Antilles.

Les deux autres hybrides sont identiques. La proportion $\frac{3}{4}$ *delicatissima* / $\frac{1}{4}$ *iguana* pour les microsatellites, l'homozygotie **IGD-NT3//IGD-NT3**, l'hétérozygotie pour C-mos et un haplotype mitochondrial IGI-ND4 3 indiquent que ces deux individus sont issus d'un croisement d'individus déjà hybridés.

7. Discussion-conclusion

7.1 Structuration des populations par l'étude des microsatellites

- Le logiciel Structure a organisé les iguanes des Petites Antilles issus de 4 îles (Chancel, Petite Terre, Basse-Terre, Saint-Barthélemy) ou 5 îles si on compte la présence *delicatissima* à l'état uniquement hybride de Grande-Terre en trois groupes :
 - Petite Terre et les hybrides du Manganao (Grande-Terre) ;
 - Chancel (Martinique) ;
 - Basse-Terre + Saint-Barthélemy.

Ces données montrent clairement la structuration de l'espèce *delicatissima* en au moins 3 ensembles. Nous n'avons pas de données sur les microsatellites des îles de la Dominique, de la Martinique « continentale », de Saint-Eustache et d'Anguilla. Nous n'avons pas suffisamment de données sur la Désirade pour les inclure dans ce travail, toutefois les données préliminaires indiquent une très forte parenté avec Petite Terre. La difficulté, quand un microsatellite est à faible fréquence, est d'établir s'il s'agit d'un allèle rare dans la population ou s'il témoigne d'échanges plus ou moins anciens entre les différentes populations.

La donnée la plus originale est la proximité des iguanes de Saint-Barthélemy de ceux de Basse-Terre comme l'indique à la fois les vrais *delicatissima* (48-50) et leurs hybrides (130-133) alors que l'on note une structuration des populations à l'échelle du même banc (Basse-Terre, Grande-Terre + Petite Terre). Ces données vont clairement dans le sens d'un déplacement extrêmement récent des iguanes des Petites Antilles par les Amérindiens ou par des radeaux de végétation formés à la suite des cyclones comme ceux de 1995.

La présence de traces de Chancel à Petite Terre (41) ou de traces de Petite Terre à Chancel (12, 21, 26) ou de traces de Saint-Barth/Basse-Terre (21, 22, 26, 29) ou de traces d'*Iguana iguana* des différents groupes dans les différentes populations de *delicatissima* n'a pas pour l'instant d'interprétations simples (présence d'allèles rares, traces anciennes d'hybridation, migration récentes). Des données sur des échantillons d'effectifs plus élevés et sur d'autres populations seraient nécessaires.

7.2 Les iguanes communs endémiques

- Les iguanes de Sainte-Lucie possède l'haplotype **IGI-NT3 2** comme ceux de Saba et d'Amérique du Sud. Ils possèdent un haplotype **IGI-ND4 3** qui serait présent aussi chez des iguanes de Martinique (Mart 28 = 80 ; Mart 59), de Saint-Barthélemy (STB 35 = 130 ; STB 37 = 132) et chez des individus de Guadeloupe (CAR 47 = 142 ; CAR 50 = 145). Pour ces iguanes, il s'agit bien évidemment d'iguanes allochtones. Les hybrides de Saint-Barth ne montrent pas de marqueurs microsatellites de Sainte-Lucie ; en revanche le 131 et le 132 montrent des traces des iguanes d'Amérique centrale à l'inverse de ceux de Guadeloupe.

Pour la séquence mitochondriale ND4-LEU, la différence entre les populations de Sainte-Lucie et de Saba est de 2% et entre celle d'Amérique centrale et de Saba est de 5,2 %. La différence entre l'haplotype d'*Iguana delicatissima* et les différents haplotypes continentaux est près du double. Une différence de quelque 4,3 % a aussi été trouvée entre les iguanes d'Amérique centrale et les iguanes du nord de l'Amérique du Sud par Malone et Davis (2004) pour la même séquence. Selon Malone et al. (2000), il existe, une différence de moins de 1% entre les iguanes communs continentaux et les iguanes de Saba, la différence serait plus importante ($\pm 1,8$ %) entre les iguanes de Sainte-Lucie et ceux du Venezuela et de Saba et Montserrat. Des valeurs de 4-5 % sont classiquement trouvées pour différentes espèces des genres (*Cyclura*, *Sauromalus*) reconnues d'abord sur des bases morphologiques.

La question du statut taxonomique des *Iguana iguana* insulaires est posée. Leurs originalités morphologiques et génétiques ont été démontrées à l'inverse de ceux des Saintes, de Guadeloupe et de Martinique qui se rattachent à certaines populations d'Amérique du Sud et d'Amérique centrale.



Figure 1 Collection localities of *Iguana iguana* and *I. delicatissima* in the Neotropics. The three-letter codes correspond to the information in Appendix S1. Sample localities fall into five generalized geographical regions as indicated on the map by dashed lines.

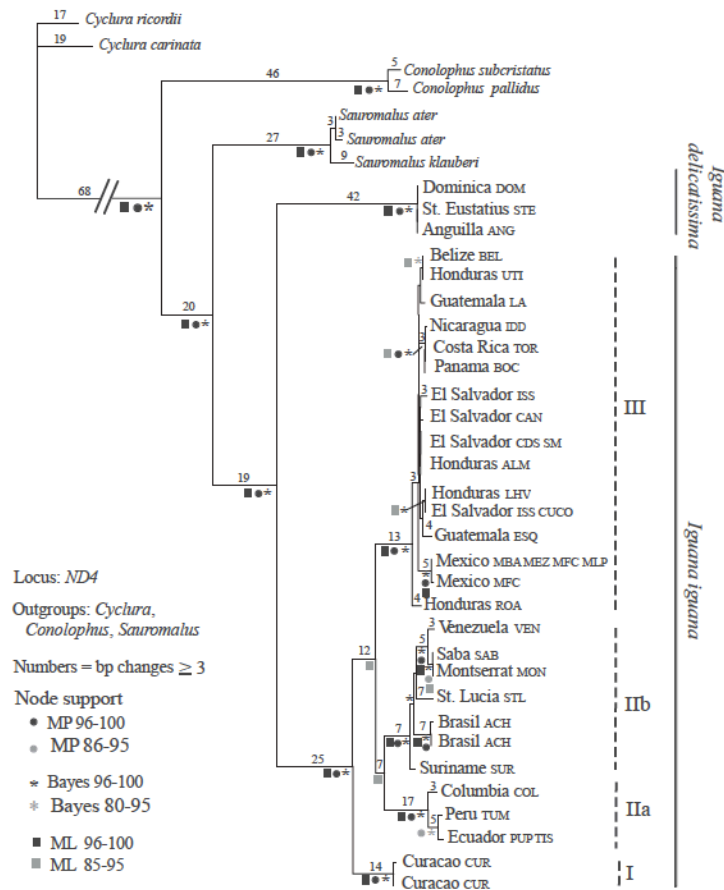


Figure 2 Maximum likelihood generated gene tree for the mitochondrial DNA *ND4* locus of *Iguana iguana* and *I. delicatissima* in the Neotropics, with nodal supported from various analyses indicated in the key (ML, maximum likelihood; MP, maximum parsimony; Bayes). Nucleotide changes greater than two are indicated along each branch. Major infraspecific clades of *I. iguana* are indicated by numerals I-IV. The three-letter codes correspond to the localities shown in Figure 1 and information in Appendix S1.

Fig. 10. Phylogénie du genre *Iguana* d'après Malone et al. (2012)

7.3 Les iguanes de Martinique

• Les iguanes de Martinique représentent une situation comparable à celle de Saint-Martin. Les données historiques indiquent la présence d'*Iguana delicatissima* sur le Fort, puis l'introduction d'iguane communs des Saintes, c'est-à-dire des individus qui étaient déjà hybridés et l'arrivée au début des années 2000 d'iguane d'Amérique centrale issus du commerce animalier.

L'analyse des microsatellites montre que les iguanes de Martinique partagent de nombreux microsatellites avec ceux des Saintes qui présenteraient quelques légères traces d'une hybridation ancienne avec *delicatissima*. Ils possèdent de nombreux caractères en commun avec ceux de Guyane et ceux de Guadeloupe (Grande-Terre). Le rattachement de tous ces iguanes communs issus de localités aussi diverses et conforme au schéma que nous avons proposé dès la découverte du phénomène d'hybridation (Breuil, 2002). Les iguanes de Martinique possèdent également des microsatellites typiques des populations d'Amérique centrale.

Pour le gène NT3, deux haplotypes sont présents en Martinique à l'état homozygote. Le **IGI-NT3 2** est typique d'Amérique du Sud alors que l'**IGI-NT3 1** est un haplotype d'Amérique centrale. Pour le gène C-mos, on trouve 3 haplotypes **IGI-C-mos 1** (Amérique centrale), **IGI-C-mos 4** (Amérique centrale) et **IGI-C-mos 2** (Amérique du Sud). Pour le gène mitochondrial, la situation est un peu plus complexe. Le Martq 4 = 56 du Diamant qui possède un œil jaune et une corne est typiquement un iguane d'Amérique centrale, son haplotype correspond à celui de GenBank 66230.1 = **IGI-ND4 2**. Le Martq 6 possède l'haplotype **IGI-ND4 1**, il est aussi présent chez les iguanes d'Amérique centrale invasifs trouvés à Sainte-Lucie. Le Martq 28 (= 80) et le Martq 59 possède le **IGI-ND4 3** présent à Sainte-Lucie et chez quelques individus de Guadeloupe. Le Martq7 présente un haplotype dont une partie est constituée par une séquence du Salvador (**IGI-ND4 1** = GB 86.1 et l'autre par une séquence de Sainte-Lucie = 82.1 = **IGI-ND4 3**). Sept individus possèdent un haplotype mitochondrial **IGI-ND4 2** d'*Iguana delicatissima* commun à toutes les îles.

Ces données montrent la complexité de la population martiniquaise qui possède au moins 4 composantes. On constate une corrélation moyenne entre les phénotypes, les génotypes nucléaires, les génotypes mitochondriaux, les microsatellites et les données morphologiques. Toutefois pour de nombreux iguanes de Martinique, toutes ces données ne sont pas disponibles. Il est curieux de constater que l'haplotype **IGI-ND4 5** présent dans tous les individus de Gosier n'a pas été retrouvé ailleurs alors que ces 5 individus sont typiques d'Amérique du Sud pour tous leurs caractères génétiques et morphologiques. De nouveaux individus d'*Iguana iguana* sont nécessaires pour rendre compte de cette particularité.

7.4 Les iguanes de Guadeloupe-Saintes-Guyane

Sur la base des microsatellites, tous les iguanes de ces îles se regroupent en un ensemble qui, bien qu'il n'ait pas de logique de proximité géographique, possède une logique historique. Cette marque se retrouve aussi chez les iguanes de Martinique, mais pas sur ceux de Saint-Martin. Par ailleurs, tous les hybrides reconnus comme tels sur le plan morphologique possède une contribution d'Amérique du Sud et (N° schéma structure Fig. 9 : 82, 131, 138, 146) et trois possèdent en plus une composante d'Amérique centrale.

Les iguanes de Gosier possèdent pour les gènes C-mos et NT3 des haplotypes d'Amérique du Sud. En revanche, ils présentent un haplotype **IGI-ND4 5** non retrouvé dans d'autres populations. Il est probable que cet haplotype soit le même que celui des iguanes des Saintes qui n'ont pas été étudiés de ce point de vue. Cet haplotype devrait aussi se rencontrer chez certains hybrides de Basse-Terre.

Il serait donc nécessaire de pouvoir génotyper un nombre important d'iguanes communs de Guyane (les échantillons ont été récoltés par l'ONCFS de Martinique en septembre 2012), d'iguanes des Saintes et de nouvelles populations « pures » d'Iguane commun de Grande-Terre.

7.5 Les iguanes hybrides

Les croisements se déroulent dans les deux sens comme le montre la présence d'haplotype mitochondrial d'*Iguana iguana* et d'*Iguana delicatissima*. 13 individus ont un haplotype mitochondrial *iguana* pour 9 *delicatissima*. L'analyse de la distribution des microsatellites et des séquences nucléaires et mitochondriales associées à la morphologie montrent que les hybrides F1 se croisent avec les deux espèces parentales mais aussi entre eux et que les F2 se croisent aussi avec les espèces parentales. Les hétérozygoties et les homozygoties pour les gènes nucléaires et les microsatellites qui différencient les deux espèces le montrent sans ambiguïté.

Par exemple, les iguanes 130 et 131 de Saint-Barthélemy correspondent au moins à une troisième génération d'hybridation. Cette donnée nous permet de fixer la première hybridation à au moins 10 ans soit au début des années 2000 alors que les premiers témoignages d'iguanes communs à Saint-Barthélemy datent de 2006 (Réserve Naturelle, 2008). Ces données montrent qu'entre l'arrivée de l'iguane commun dans une nouvelle île et la découverte de l'hybridation de nombreuses années peuvent s'écouler rendant la situation irrécupérable.

Ces données montrent clairement l'existence de plusieurs lignées indépendantes au sein du genre *Iguana* et plus particulièrement de l'espèce *Iguana iguana*.

Ces résultats génétiques montrent que malgré la divergence importante entre *Iguana iguana* et *Iguana delicatissima*, ces deux espèces sont capables de se reproduire et de donner naissance à des individus fertiles aussi bien dans les croisements *Iguana iguana* d'Amérique centrale avec *Iguana delicatissima*, *Iguana iguana* d'Amérique du Sud avec *Iguana delicatissima* et *Iguana iguana* d'Amérique centrale avec *Iguana iguana* d'Amérique du Sud. Pour concilier, les données de la phylogénie moléculaire et les données morphologiques et biologiques et assurer la conservation des différentes lignées endémiques dans ces îles, il apparaît nécessaire de reprendre la taxonomie d'*Iguana iguana* afin de pouvoir placer en sous-espèces les populations endémiques de Saba et de Sainte-Lucie.

Remerciements

Les auteurs remercient tout particulièrement la réserve naturelle de Saint-Barthélemy (Franciane Le Quellec, Julien Le Quellec, Karl Questel, David Lédée), le groupe Iguane de Saint-Barthélemy, le Parc National de Saba, la réserve naturelle de Saint-Martin, le service des forêts de Sainte-Lucie, Matthew Morton du Durrell Wildlife Conservation Trust de Jersey, l'ONCFS de Martinique, le GECIPAG et le Gaiac pour la capture des iguanes sur les différentes îles. Les études génétiques ont été réalisées au Laboratoire Genindex par Barbara Vuillaume et l'utilisation du logiciel Structure grâce au Professeur Frédéric Grandjean du laboratoire Ecologie, Evolution, Symbiose de l'Université de Poitiers. Le financement de ces travaux (prélèvement des échantillons et laboratoire) a été pris en charge par la Réserve Naturelle de Saint-Barthélemy et par la DEAL de Martinique.

Références bibliographiques

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: 339 p.

Breuil M. 2013 - Caractérisation morphologique de l'iguane commun *Iguana iguana* (Linnaeus, 1758), de l'iguane des Petites Antilles *Iguana delicatissima* Laurenti, 1768 et de leurs hybrides. *Bull. Soc. Herpetol.* Fr. sous presse

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., Questel K. & Ibéné B. 2010a (2009) - Modifications du peuplement

herpétologique dans les Antilles françaises. Disparitions et espèces allochtones. 2de 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>.

Day M.L. & Thorpe R.S. 1996 - Population Differentiation of *Iguana delicatissima* and *I. iguana* in the Lesser Antilles. In Contributions to West Indian Herpetology. A Tribute to Albert Schwartz. Contributions to Herpetology, vol. 12. Soc. Stud. Amph. Rept., New York, R. Powell & R. W. Henderson (eds), 136-137.

Lazell J.D., 1973 - The Lizard Genus *Iguana* in the Lesser Antilles. *Bull. Mus. Comp. Zool.* 145: 1-28.

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. *Molecular Phylo. Evol.*, 17 : 269-279.

Malone, C.L. & Davis, S.K. 2004 - Genetic contributions to Caribbean iguana conservation. In (eds A.C. Alberts, R.L. Carter, W.K. Hayes, & E.P. Martins) *Iguanas: Biology and Conservation*, p. 45-57. University of California Press, US.

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.

Stephen C.L., Reynoso G.H., Collett W.S., Hasburn C.R. & Breinholt J.W. 2012 – Geographical structure and cryptic lineages within common green iguana, *Iguana iguana*. *J. Biogeogr.*, 2012 : 1-13.

Valette V., Filipova L., Vuillaume B., Cherbonnel C., Risterucci A.M., Delaunay C., Breuil M. & Grandjean F. 2012 – Isolation and characterization of microsatellite loci from *Iguana delicatissima* (Reptilia:Iguanidae), new perspectives for investigation of hybridization events with *Iguana iguana*. *Conservation Genetic Resources*, publié en ligne le 5 septembre 2012 2012, DOI: 10.1007/s12686-012-9761-z.

Vuillaume B., 2012 – Origine, différenciation et hybridation entre deux espèces d'Iguane (*Iguana delicatissima* et *Iguana iguana*) dans les Petites Antilles. Mémoire de fin d'études, Agro Sup, Dijon, 50 p.

