

# ÉVOLUTION DE LA DENSITÉ DE POPULATION DE L'IGUANE DES PETITES ANTILLES (*IGUANA DELICATISSIMA*) DANS LA RÉSERVE NATURELLE DES ÎLES DE LA PETITE TERRE (GUADELOUPE) ENTRE 1995 ET 2002

Olivier LORVELEC<sup>1</sup>, Anthony LEVESQUE<sup>1, 2</sup>, Nicolas BARRÉ<sup>1</sup>, Philippe FELDMANN<sup>1</sup>, Gilles LEBLOND<sup>1</sup>, Marie-Ève JAFFARD<sup>1</sup>, Michel PASCAL<sup>3</sup> & Claudie PAVIS<sup>1</sup>

## SUMMARY

The ecosystem of the two Petite Terre Islands (a natural reserve of 148,6 ha since 1998, Guadeloupe, French West Indies) is original because it is dominated by a large size vegetarian reptile, the Lesser Antillean Iguana (*Iguana delicatissima*), a IUCN vulnerable species. A survey of the Lesser Antillean Iguana population was carried on by the AEVA Natural History Society at the request of the authority in charge of the management of this protected area. The main goals of this study were to gather data on the interannual evolution of the population density and to identify possible threats. A line-transect census, based on a method accounting for the perpendicular distance between the animal and the line transect, was conducted annually from 1995 to 2002 (except in 1997). Correlations were established between large declines of the population and two major climatic events, i.e. two hurricanes in 1995 and a long drought in 2001. With an estimated size of 10,000 adults outside the breakdown periods, the Lesser Antillean Iguana population of the Petite Terre Islands appears as one of three largest ones in the world, with those in Dominica and Désirade Islands. These protected islands are thus a quite important place for this threatened species. The size of the population and its location on two protected islands should favour studies on the biology and the ecology of the species. Hypotheses about the origin of the present population and on the factors that might limit its perpetuity are discussed.

## RÉSUMÉ

Les îles de la Petite Terre (148,6 ha, Guadeloupe), situées entre la pointe des Châteaux de la Grande-Terre et l'île de La Désirade, bénéficient du statut de réserve naturelle depuis 1998. Elles constituent un écosystème original dont la biomasse de vertébrés est dominée par l'Iguane des Petites Antilles (*Iguana delicatissima*). Endémique du nord des Petites Antilles où elle ne vit plus que dans certaines îles, souvent en très petites populations, cette espèce est actuellement classée comme vulnérable par l'UICN. Le gestionnaire de la réserve naturelle a confié à l'association naturaliste AEVA le développement d'études destinées à apprécier l'effectif de la population d'iguanes et ses variations interannuelles. Une méthode de dénombrement sur transect, modélisant la détectabilité des individus en fonction de la distance, a été adaptée à l'espèce et aux conditions locales. Reproduite annuellement entre 1995 et 2002, à l'exception de l'année 1997, elle a permis d'établir la corrélation entre d'importants déclin de la population et deux événements climatiques majeurs, le passage de deux ouragans en 1995 et une période prolongée de sécheresse en 2001. L'effectif de cette population, en dehors des périodes consécutives à ces événements, est estimé à 10 000 individus adultes. Cette esti-

---

<sup>1</sup> AEVA (Association pour l'Etude et la protection des Vertébrés et végétaux des petites Antilles), c/o C. Pavis, Hauteurs Lézarde. F-97170 Petit-Bourg, Guadeloupe. E-mail : lorvelec@beaulieu.rennes.inra.fr

<sup>2</sup> ONF (Office National des Forêts, Direction régionale de la Guadeloupe), Jardin Botanique. F-97100 Basse-Terre, Guadeloupe.

<sup>3</sup> INRA (Institut National de la Recherche Agronomique), Unité SCRIBE, Équipe Gestion des Populations Invasives, Campus de Beaulieu. F-35042 Rennes Cedex.

mation lui confère le statut d'une des trois plus importantes populations mondiales de l'espèce avec celles des îles de la Dominique et de La Désirade. L'important effectif de cette population et sa répartition sur deux îles ainsi que la situation géographique et le statut de protection du site, confèrent à la Réserve Naturelle des îles de la Petite Terre un rôle de premier plan dans le domaine de la conservation et de l'étude de la biologie et de l'écologie d'*I. delicatissima*. La discussion porte sur diverses hypothèses relatives à l'origine de la population actuelle et sur la nature des facteurs susceptibles d'en limiter la pérennité.

## INTRODUCTION

Les îles de la Petite Terre (commune de La Désirade, Guadeloupe) comprennent deux îles de petites dimensions (148,6 ha), situées par  $16^{\circ}10' N$  et  $61^{\circ}07' O$ , à 12 km au sud de la pointe des Colibris (ouest de La Désirade) et 7,5 km au sud-est de la pointe des Châteaux (sud-est de la Grande-Terre). Terre de Bas (117,1 ha dont environ 8,5 ha de lagunes, 2,5 par 0,6 km) est séparée de Terre de Haut (31,5 ha, 1,1 par 0,3 km) par un chenal peu profond de 150 m de large (Fig. 1). Les principaux milieux géo-morphologiques qui s'y rencontrent sont des plages sableuses, des émergences de calcaire de madrépores anciens et récents qui culminent à 8 m à l'est des deux îles, et quatre lagunes à Terre de Bas.

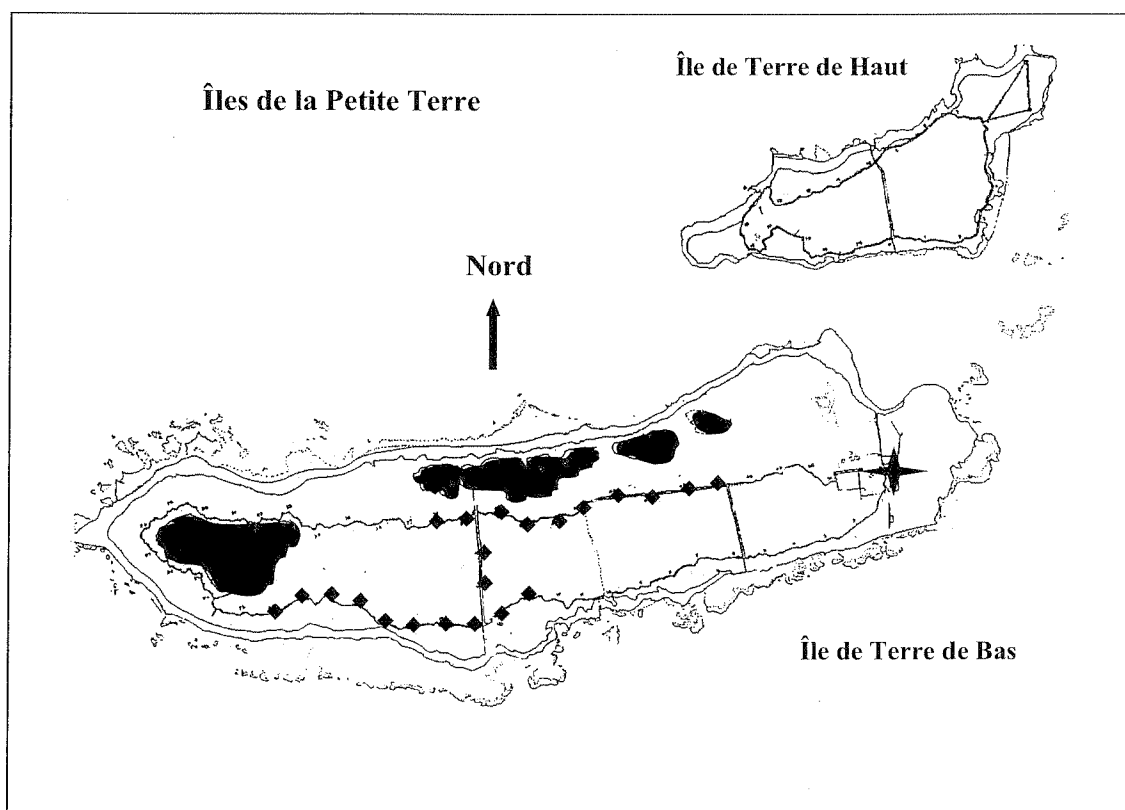


Figure 1. — Les îles de la Petite Terre (Guadeloupe, fond de carte ONF). Les lagunes sont assombries, le phare est indiqué par une étoile et les balises du parcours utilisé pour le dénombrement des iguanes dans le fourré arboré de Terre de Bas sont signalées par des losanges.

Ces îles ont été habitées jusqu'en 1972 et des déboisements y ont été réalisés dans le passé pour permettre le développement de l'agriculture et la construction de

quelques bâtiments. Propriété de l'État et du Conservatoire de l'Espace Littoral et des Rivages Lacustres, elles bénéficient du statut de Réserve Naturelle terrestre et marine depuis le 3 septembre 1998. Leur gestion, confiée initialement à l'Office National des Forêts (ONF), revient depuis avril 2002 à une association désiradienne. Terre de Bas accueille annuellement environ 15 000 touristes qui fréquentent essentiellement la plage de la cocoteraie, un sentier de découverte et les alentours du phare.

Le climat, l'un des plus secs de la Guadeloupe, est caractérisé par une pluviométrie annuelle de l'ordre de 1 000 mm, une évapotranspiration potentielle supérieure à 2 000 mm et des températures moyennes comprises entre 20 et 30 °C (Lasserre, 1982 ; Rousteau, 1995). L'année 2001 a été marquée par une saison sèche exceptionnellement longue. Au cours des 13 dernières années, les ouragans ayant eu l'impact le plus déterminant sur la dynamique du couvert végétal ont été Hugo (septembre 1989) puis Luis et Marylin (septembre 1995).

Pour compléter les connaissances relatives au fonctionnement de cet écosystème, l'ONF a confié à l'Association pour l'Etude et la Protection des Vertébrés et végétaux des Petites Antilles (AEVA), plusieurs suivis scientifiques des vertébrés (Barré *et al.*, 1997 ; Cabanis, 1998 ; Levesque *et al.*, 1999 ; Lorvelec *et al.*, 2000) qui ont permis de proposer un diagnostic écologique d'ensemble et des mesures de gestion conservatoire de cet écosystème fragile et exceptionnel. D'autres travaux, réalisés dans cette même perspective, sont disponibles : la liste initiale des oiseaux établie par Bénito-Espinal (1990) et reprise par Asmodé *et al.* (1994), les travaux concernant la population d'iguanes de Breuil (1994) et Breuil & Thiébot (1993), la présentation écologique établie par l'ONF (Anonyme, 1994), l'étude phyto-écologique de Rousteau (1995), le travail sur le milieu marin de Bouchon *et al.* (1995), les rapports de Boisard (1994) et de Lancelot (1995) réalisés dans le cadre de la création de la réserve naturelle, ainsi que la synthèse écologique récente de Ramade (2000). Outre la présence du Gaïac (*Guaiacum officinale*) à Terre de Bas, dont l'importance patrimoniale a été relevée par tous les naturalistes, ce site héberge de belles reliques de forêts sèches. Parmi les crustacés décapodes présentant une phase de vie terrestre, figure le Crabe zombi ou Crabe sorcier (*Gecarcinus ruricola*), devenu très rare à la Guadeloupe (Sonia Bourgeois-Lebel, comm. pers., février 2002). Lorvelec *et al.* (2000) ont établi la fréquentation de ces îles par 82 espèces de vertébrés (3 mammifères hors espèces marines, 72 oiseaux et 7 reptiles). Depuis, des observations complémentaires ont permis de contacter 30 espèces d'oiseaux supplémentaires (Anthony Levesque, données non publiées, juin 2002). Les mammifères terrestres sont représentés par une chauve-souris, le Molosse commun, *Molossus molossus* (Anthony Levesque & Béatrice Ibéné, données non publiées), et un rongeur allochtone, le Rat noir (*Rattus rattus*). La Souris domestique (*Mus musculus*), autre rongeur allochtone, est probablement présente. Des oiseaux, ailleurs rares (*e.g.* Feldmann, 1998 ; Raffaele *et al.*, 1998), tels le Moqueur des savanes (*Mimus gilvus*), l'Huîtrier d'Amérique (*Haematopus palliatus*) et la Petite Sterne (*Sterna antillarum*), se reproduisent sur ces îles et les lagunes de Terre de Bas constituent l'un des sites les plus favorables pour le stationnement des espèces limicoles à la Guadeloupe (Barré *et al.*, 1997 ; Levesque *et al.*, 1999 ; Lorvelec *et al.*, 2000). Les plages sont utilisées par deux espèces de tortues marines pour la nidification (*e.g.* Lorvelec *et al.*, 2000 ; Pavis *et al.*, 2001) : la Tortue verte (*Chelonia mydas*) et la Tortue imbriquée (*Eretmochelys imbricata*). L'herpétofaune terrestre compte, entre autres, deux reptiles endémiques ou localisés (*e.g.* Lazell, 1972 ; Roughgarden, 1990 & 1995 ; Schwartz & Henderson, 1991 ; Barré *et al.*, 1997 ; Censky & Kaiser, 1999), l'Anolis de Petite Terre (*Anolis marmoratus chrysops*) et le Sphérodactyle bizarre de Grande-Terre (*Sphaerodactylus fantasticus karukera*),

un reptile en voie de disparition à la Guadeloupe (Lorvelec *et al.*, 2000 ; Breuil, 2002), le Scinque mabouya (*Mabuya mabouya mabouya*), et une importante population de l'Iguane des Petites Antilles (*Iguana delicatissima*).

L'Iguane des Petites Antilles est une espèce endémique du nord des Petites Antilles dont l'aire de répartition s'étend d'Anguilla au nord, à la Martinique au sud. Disparu ou en voie de disparition dans plusieurs îles, il est menacé ailleurs en raison de la destruction de son habitat, de la chasse, des persécutions humaines, de la compétition avec les animaux domestiques herbivores, de la prédation par des carnivores introduits, ainsi que par l'hybridation et la compétition exercées par son congénère, l'Iguane commun (*Iguana iguana*) ou Iguane vert (Breuil & Sastre, 1993 & 1994 ; Breuil & Thiébot, 1993 ; Breuil, 1994, 1996, 1999a, 2000a, b, 2001 & 2002 ; Breuil *et al.*, 1994 ; Day & Thorpe, 1996 ; Barré *et al.*, 1997 ; Day *et al.*, 1999 ; Lorvelec *et al.*, 2000). L'espèce, classée comme vulnérable par l'Union Internationale pour la Conservation de la Nature et des Ressources Naturelles (UICN, 2000), est protégée par la législation française. L'intérêt écologique des îles de la Petite Terre est fortement lié à la présence d'une importante population de cet iguane conjuguée à l'absence des menaces précitées. Divers travaux portent sur la répartition, la biologie et l'écologie de cette espèce et en particulier sur la population des îles de la Petite Terre (Breuil & Thiébot, 1993 ; Breuil, 1994 ; Barré *et al.*, 1997 ; Cabanis, 1998 ; Lorvelec *et al.*, 2000). L'objectif de cet article est de présenter l'évolution de la densité de cette population entre 1995 et 2002, de rechercher les explications aux fortes fluctuations observées et d'en inférer un diagnostic quant à son statut et à sa pérennité.

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

### CHOIX ET DESCRIPTION DE LA MÉTHODE DE DÉNOMBREMENT

Les travaux relatifs à l'évaluation des densités de populations de reptiles sont généralement fondés sur l'utilisation de la méthode de marquage-recapture (*e.g.* Heckel & Roughgarden, 1979). Nous avons écarté, *a priori*, l'utilisation de cette méthode en raison des perturbations qu'elle est susceptible de générer au sein des populations étudiées et de sa difficulté de mise en œuvre rigoureuse. D'autres méthodes, fondées sur des dénombrements directs sur parcours préétablis ou à partir de points fixes, ont été développées pour établir les densités de populations d'oiseaux (Bibby *et al.*, 1993, 2000). Ces méthodes modélisent la probabilité de détecter un individu en fonction de sa distance, leur objectif n'étant pas de compter tous les individus présents, ce qui n'est généralement pas réalisable, mais de définir la fonction de décroissance de la détectabilité de l'espèce en fonction de la distance et selon les milieux. Nous avons appliqué le dénombrement sur transect à la population d'iguanes des îles de la Petite Terre en estimant, pour chaque individu, sa distance perpendiculairement à l'axe de progression. En pratique, l'emplacement de chaque individu a été rapporté à l'intérieur de 8 bandes situées de part et d'autre de l'axe de progression (0-2 m, 2-5 m, 5-10 m, > 10 m). Cette technique a permis de couvrir des superficies importantes dans l'ensemble des différents milieux insulaires identifiés *a priori*.

Les données présentées ici ont été collectées lors de 14 sorties d'une ou deux journées, entre mars 1995 et mars 2002. Les dénombrements ont eu lieu en milieu de journée ensoleillée et en dehors de la période de ponte qui se situe entre les mois

de juin et d'août (Breuil & Thiébot, 1993 ; Breuil, 1994 ; Barré *et al.*, 1997 ; Lorgelec *et al.*, 2000). Des groupes de 4 observateurs en moyenne ont parcouru discrètement, sans arrêt ni retour en arrière et à la vitesse moyenne de 0,8 km/h, les parcours balisés tous les 100 m. L'effort d'observation a été réparti équitablement sur les différentes bandes à droite et à gauche, depuis l'axe de progression jusqu'à l'infini. Les dénombrements n'ont concerné que les adultes.

Rousteau (1995) a défini 12 milieux phyto-écologiques aux îles de la Petite Terre. Une classification simplifiée, adaptée à l'étude des iguanes, a été proposée par Barré *et al.* (1997). Elle distingue 5 milieux : végétation rase, fourré, fourré arboré, forêt et végétation sur sable. En 1995 et 1996, ces 5 milieux ont été échantillonnés à l'aide de 83 transects de 100 m. Les résultats obtenus (Barré *et al.* 1997) ont notamment décrit la variation des comportements et des abondances en fonction de l'heure de la journée et du milieu ainsi que les effets de l'observateur. Partant de l'hypothèse que d'éventuelles variations de la densité seraient plus facilement détectables sur un milieu densément peuplé, seul celui qui avait présenté en 1995 la densité la plus élevée d'iguanes, le fourré arboré de Terre de Bas (27,2 ha), a été échantillonné à partir de 1998, par 21 transects de 100 m (Fig. 1). Entre 1998 et 2002, les densités moyennes et les effectifs de la population ont été établis sur la base des rapports de proportionnalité inter-milieux observés en 1995 et sous les hypothèses que ces rapports et les surfaces couvertes par les différents milieux n'ont pas évolué de manière significative pendant l'étude.

#### ESTIMATION DES DENSITÉS

La méthode de dénombrement ainsi définie permet d'estimer des densités moyennes de façon fondée, sous réserve de respecter rigoureusement le protocole de recueil de données et plusieurs hypothèses (Bibby *et al.*, 1993 & 2000 ; Hayes & Carter, 1999) : (1) les iguanes situés sur l'axe de progression sont tous détectés et le dénombrement est réalisé jusqu'à l'infini ; (2) les distances perpendiculaires à l'axe de progression sont estimées avec exactitude ; (3) les iguanes ne sont pas perturbés par les observateurs avant leur détection ; (4) chaque iguane n'est compté qu'une seule fois ; (5) chaque iguane est détecté indépendamment des autres ; (6) les biais liés à la saison, au temps ou à l'observateur sont estimés.

La démarche suivante permet de calculer une densité. Dans une première étape, la représentation graphique du nombre de contacts en fonction de la distance donne un aperçu graphique de la fonction de décroissance de la détectabilité pour le milieu considéré. Elle permet d'identifier la zone où la détectabilité chute de façon exponentielle et de définir la largeur de la bande garantissant une bonne détectabilité. Un indice de détectabilité, rapport entre le nombre de contacts au-delà de la bande retenue par rapport au nombre total de contacts, peut être calculé. Si le nombre de contacts est suffisant, la densité peut être calculée en partant des hypothèses méthodologiques suivantes : (1) la probabilité de détecter un individu est de 100 % sur l'axe de progression et elle est nulle à l'infini ; (2) la fonction de décroissance de la détectabilité suit raisonnablement une loi exponentielle négative.

Les formules suivantes peuvent alors être appliquées (Bibby *et al.*, 1993) dans lesquelles  $a$  est une constante inconnue liée à l'espèce et à sa détectabilité,  $p$  est la proportion d'individus contactés en deçà de la bande de référence ( $p = NI / N$ ),  $N2$  est le nombre (transects cumulés) d'individus contactés au-delà de la bande de référence,  $NI$  est le nombre (transects cumulés) d'individus contactés en deçà de la bande de référence,  $N (= NI + N2)$  est le nombre total d'individus contactés, transects cumulés (la valeur de  $N$  peut être artificiellement multipliée par 2 si un seul

côté des transects est pris en compte dans l'analyse),  $w$  est la distance orthogonale en m entre l'axe de progression et le bord externe de la bande de référence,  $L$  est la longueur en km des transects cumulés et  $D$  est la densité à l'hectare :

(1) La probabilité  $p$  raisonnable de détecter un individu à  $x$  mètres est :  $p = e^{-ax}$

(2) Il peut être démontré que :  $p = 1 - e^{-aw}$  et que :  $a = (-\log_e(1-p))/w$

(3) La densité (ha) est :  $D = 5aN/L$  soit :  $D = 5((- \log_e(1-(NI/N)))/w)N/L$

## RÉSULTATS

La figure 2 montre l'évolution d'un indice d'abondance des iguanes dans le fourré arboré de Terre de Bas entre 1995 et 2002, l'année 1997 n'ayant pas fait l'objet de dénombrements.

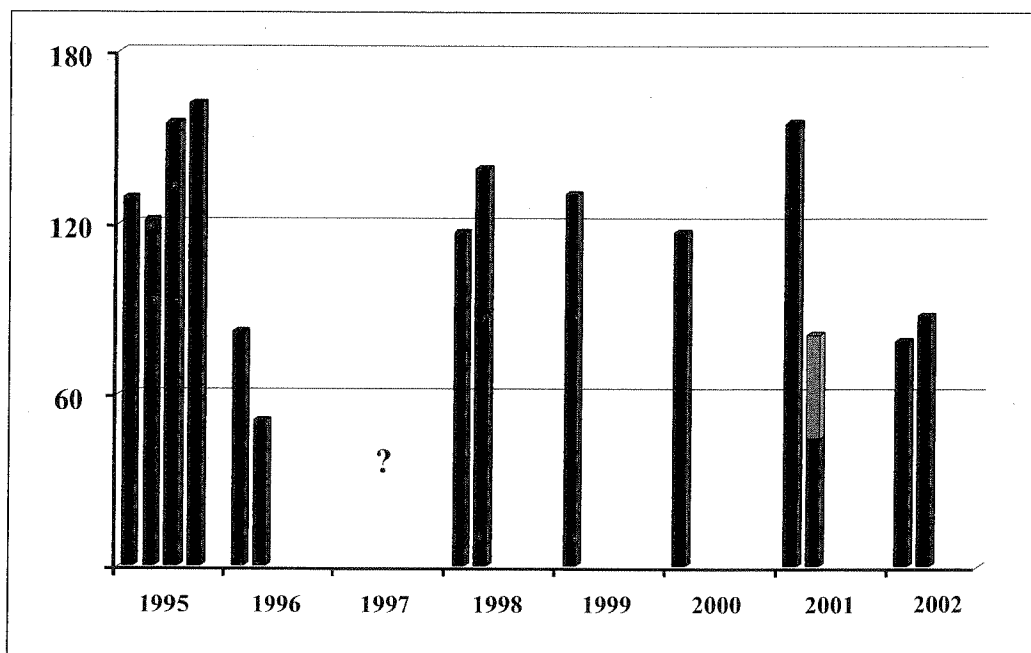


Figure 2. — Dynamique de la population d'iguanes adultes dans le fourré arboré de Terre de Bas (îles de la Petite Terre, Guadeloupe) entre 1995 et 2002. Le niveau de la population est exprimé par le nombre, rapporté à l'hectare, d'individus contactés dans la bande de 2 m de part et d'autre de l'axe de progression. Dates des dénombrements : 1995 (16 avril, 13 mai, 24 juin, 23 septembre), 1996 (13 janvier, 23 mars), 1998 (17 mai, 24 mai), 1999 (24 avril), 2000 (15 avril), 2001 (10 avril, 27 août), 2002 (10 janvier, 24 mars). Le nombre d'iguanes morts rapporté à l'ha (27 août 2001) est représenté en trame hachurée.

Cet indice est le nombre moyen de contacts à l'intérieur de la bande de 2 m de part et d'autre de l'axe de progression, rapporté à l'ha. En 1995, les dénombrements d'avril et mai fournissent des valeurs moins élevées que ceux de juin et septembre, ce qui semble indiquer une variabilité intra-annuelle. Même si un test global de conformité des fréquences ne permet pas de conclure à une différence significative entre ces abondances ( $\chi^2 = 4,2$  ; ddl=3), les dénombrements ont été réalisés pendant le seul premier semestre des années suivantes pour éviter le biais d'un éventuel effet saisonnier. L'analyse de la variabilité interannuelle montre que cet indice a fortement diminué en 1996 puis a retrouvé, dès 1998 et jusqu'au premier semestre 2001,

un niveau proche de celui de 1995. Un second déclin apparaît en août 2001, en liaison avec une importante mortalité des iguanes constatée les mois précédents (les cadavres encore présents en août ont été dénombrés parallèlement aux iguanes vivants). En 2002, l'indice d'abondance amorce une croissance.

Le tableau I présente les moyennes annuelles de cet indice d'abondance ainsi que les densités et les effectifs moyens d'iguanes adultes dans le fourré arboré de Terre de Bas et pour l'ensemble des deux îles, entre 1995 et 2002, calculés à partir d'une loi exponentielle négative de décroissance de la détectabilité.

TABLEAU I

*Densités (ha) et effectifs moyens d'iguanes adultes entre 1995 et 2002 (îles de la Petite Terre, Guadeloupe). La loi de décroissance de la détectabilité retenue est une exponentielle négative*

ANNÉE	C FATB	D FATB	E FATB	D PT	E PT, l=2m	E PT, l=1,5m	E PT, l=2,5m
1995	155	184	5 014	88	12 283	16 031	9 965
1996	59	70	1 920	34	4 769	6 194	3 881
1998	128	143	3 891	68	9 532	12 710	7 626
1999	130	152	4 135	73	10 130	13 505	8 104
2000	117	142	3 859	68	9 454	12 604	7 562
2001 (avril)	155	174	4 745	83	11 624	15 497	9 299
V 2001 (août)	45	49	1 335	23	3 270	4 361	2 616
M 2001 (août)	36	55	1 496	26	3 665	4 885	2 932
2002	82	91	2 489	44	6 097	8 128	4 877

C : nombre moyen de contacts dans la bande de 2 m de part et d'autre de l'axe de progression, rapporté à l'ha ; D : densité ; E : effectif ; FATB : fourré arboré de Terre de Bas ; PT : îles de la Petite Terre ; l : largeur de la bande de part et d'autre de l'axe de progression ; V : vivants ; M : morts.

Les mêmes variations interannuelles peuvent être constatées. Les deux dernières colonnes encadrent le nombre total d'iguanes adultes estimé chaque année pour l'ensemble de la population, à partir d'une variation de la largeur de la bande de bonne détectabilité correspondant à l'erreur extrême que peut commettre un observateur ( $2 \text{ m} \pm 0,5$ ).

## DISCUSSION

### ÉVOLUTION ET STATUT DE LA POPULATION

L'histoire de l'Iguane des Petites Antilles aux îles de la Petite Terre est peu documentée à ce jour. Lazell, dans sa monographie de 1973 sur le genre *Iguana* fai-

sant état d'une décennie d'investigations dans les Petites Antilles, affirme que ces îles n'hébergent pas d'iguanes. Alain Saint-Auret (comm. pers., février 2001), l'un des actuels gardes de la réserve naturelle qui vécut à Terre de Bas dans les années 1970, assure y avoir connu à cette époque une population florissante, voire envahissante puisque du coton, réputé toxique pour les iguanes, était planté dans le voisinage du phare pour s'en débarrasser. Ce témoignage direct est en contradiction avec l'absence de mention de l'espèce par Lazell, omission probablement due à un défaut d'information.

Ambroise et André Block de Friberg, ainsi que Marcel Bon Saint Côme, consultés en présence de Claude Ffrench, affirment sans ambiguïté qu'il n'y avait aucun iguane sur les îles de la Petite Terre jusque vers la fin des années 1940 (comm. pers., mai 2001). Ces guadeloupéens, chasseurs et bons naturalistes, en connaissaient à l'époque à La Désirade, précisant qu'il s'agissait de l'espèce dont les adultes deviennent « noir uniforme » (il s'agit de l'Iguane des Petites Antilles). La population se serait ensuite développée et, dans les années 1950 (1952-53 pour l'un d'eux, entre 1950 et 1960 pour un autre), l'espèce « noire à queue non rayée » serait devenue commune. Ces personnes ont fourni également d'autres informations concordantes utiles à la compréhension des répartitions respectives actuelles de l'Iguane des Petites Antilles et de l'Iguane commun dans l'archipel guadeloupéen, la qualité de leurs descriptions permettant d'affirmer qu'ils sont capables de distinguer les deux espèces.

Ernest Saint-Auret, désiradien âgé de 81 ans en juin 2002, connaît les îles de la Petite Terre depuis son enfance et a vécu régulièrement à Terre de Bas depuis la dernière guerre mondiale jusqu'à la fin des années 1970. Son fils aîné, Prudent Saint-Auret, et lui-même, questionnés en présence d'Alain Saint-Auret, affirment que, pendant la guerre, il n'y avait pas d'iguanes à Terre de Bas, sauf un individu de temps en temps, et que seule Terre de Haut en hébergeait (comm. pers., juin 2002). Selon Ernest Saint-Auret, c'est entre 1946 et 1950 que les iguanes ont progressivement colonisé Terre de Bas depuis Terre de Haut en traversant le chenal. Il a au demeurant trouvé des restes d'iguanes dans des estomacs de poissons pêchés dans ce chenal. Cette implantation des iguanes sur l'île principale aurait été liée au déclin des activités agricoles intervenu dès cette époque. Il attribue leur rareté antérieure à la prédation par les chiens, et à la consommation par les iguanes de graines de coton germées et de feuilles de mancenillier (en réalité, les iguanes consomment au moins ces dernières sans conséquences apparentes). Cet informateur mentionne que la Société Cotonnière se serait installée entre 1925 et 1927 aux îles de la Petite Terre et qu'elle y aurait poursuivi son activité jusqu'à la dernière guerre mondiale. À cette époque, les cultures auraient été permises par des pluies plus abondantes qu'actuellement, de nombreux animaux domestiques étaient élevés (essentiellement chèvres et moutons) et des productions vivrières, des poissons et des tortues marines étaient exportés en Guadeloupe. Il signale que la grand-mère de sa femme aurait déjà connu les iguanes des îles de la Petite Terre.

Selon Gabriel Robin (comm. pers., juin 2002), ancien garde-chasse de La Désirade âgé de 92-93 ans en juin 2002, les iguanes étaient tués par la Société Cotonnière qui se serait installée en 1922 ou 1923 à Terre de Bas mais il y aurait toujours eu des iguanes sur cette île.

Si l'on admet que les premières personnes consultées ne fréquentaient que Terre de Bas et ne connaissaient pas la situation à Terre de Haut, leur témoignage concorde avec ceux des désiradiens et l'interprétation suivante des témoignages peut être formulée. Jusqu'à une date comprise entre 1945 et 1960, les iguanes ont été absents ou rares à Terre de Bas, île dont ils ont été directement ou indirectement



éliminés par l'Homme au moins depuis les années 1920, en liaison avec l'importance des activités agricoles d'alors. L'actuelle population de Terre de Bas s'est constituée il y a une cinquantaine d'années, parallèlement au déclin de l'agriculture, à partir de quelques individus survivants et/ou d'individus provenant de Terre de Haut, île plus inhospitalière où les activités agricoles étaient réduites au XX<sup>e</sup> siècle et où les iguanes n'avaient pas été persécutés avec la même intensité que sur Terre de Bas. L'histoire de la population avant la dernière guerre mondiale demeure difficile à établir. Il est possible que le Grand Cyclone de septembre 1928, auquel fut associée une forte montée du niveau des eaux à l'origine de la disparition de plusieurs îlots du Petit Cul-de-sac Marin de la Guadeloupe, ait eu un effet majeur sur plusieurs compartiments de l'écosystème terrestre et notamment sur l'herpétofaune. Par ailleurs, les îles de la Petite Terre ont été utilisées de longue date par l'Homme, d'abord par les amérindiens puis par les européens (Asmodé *et al.*, 1994 ; Boisard, 1994 ; Lancelot, 1995). Leur éventuelle interaction avec les iguanes ne nous est pas connue mais l'exploitation des riches dépôts archéologiques de ces îles pourrait éclairer le débat.

Une étude génétique appropriée permettrait de déterminer l'isolement éventuel des populations et de calculer les migrations par génération et leur sens, s'il y en a aujourd'hui, entre les deux îles. Des études de génétique des populations des deux espèces du genre *Iguana* permettraient également de préciser, pour l'Iguane des Petites Antilles, les liens existants entre la population des îles de la Petite Terre et celles de la Guadeloupe, et de rechercher la présence d'introgressions entre les deux espèces.

Pour les deux îles, l'effectif d'iguanes adultes a été estimé à près de 12 500 individus en 1995 dont plus de 10 500 pour Terre de Bas et plus de 1 500 pour Terre de Haut (Barré *et al.*, 1997). Nous suggérons que ces valeurs constituent la référence des études portant sur la dynamique de cette population, aucune perturbation climatique majeure n'étant, *a priori*, intervenue depuis l'ouragan Hugo cinq ans et demi auparavant. En 1996, la population de l'archipel a connu un déclin de son effectif d'au moins 60 %. Les ouragans Luis et Marylin de septembre 1995 ont probablement joué un rôle dans ce déclin sans qu'un effet direct ait pu être constaté immédiatement après leur passage par le dénombrement de septembre 1995 (Barré *et al.*, 1997). Dès 1998 et en moins de trois ans, cet effectif s'est reconstitué à un niveau proche mais légèrement inférieur à celui de 1995 (Cabanis, 1998 ; Lorvelec *et al.*, 2000) par le recrutement de cohortes de juvéniles. En août 2001, s'observe un nouveau déclin drastique de l'effectif de la population, en liaison avec un phénomène de mortalité s'étalant sur plusieurs mois. Selon Alain Saint-Auret (comm. pers., mai 2002), ce phénomène de mortalité aurait perduré entre les mois d'avril et d'août, avec un pic en juin et juillet. La disparition des cadavres d'iguanes au sol étant localement rapide en raison de la présence de nombreux Bernard-l'ermite (*Coenobita clipeatus*), les 3 500 iguanes morts d'août 2001 constituent une sous-estimation du phénomène qui a dû atteindre, si l'on part de l'effectif d'avril 2001, 8 000 adultes, soit environ 70 % de la population. Cette estimation s'avère deux fois supérieure à celle de 4 000 adultes morts donnée par Breuil (2001 & 2002). Cette mortalité est probablement liée à la durée exceptionnelle de la saison sèche de l'année 2001. Les relevés météorologiques de Gardel (Grande-Terre) indiquent l'absence de précipitations hebdomadaires supérieures à 25 mm entre la fin du mois de décembre 2000 et la mi-juillet 2001, soit pendant près de 7 mois, alors que la saison sèche dure habituellement 3 mois à la Guadeloupe et s'étend en moyenne entre le 15 janvier et le 15 avril (Lasserre, 1982). Cette sécheresse prolongée a vraisemblablement entraîné un déficit en ressources alimentaires et hydriques pour les iguanes. Par ailleurs, la saison de ponte se situe localement entre les mois de juin et d'août et s'accompagne, certaines années au moins, comme en 1995, d'une morta-

lité non négligeable de femelles. Un tel phénomène a pu agir en synergie avec la sécheresse de 2001.

La population d'*I. delicatissima* des îles de la Petite Terre est aujourd'hui considérée comme l'une des trois plus importantes au monde, avec celles de La Désirade et de la Dominique. L'effectif total des adultes y avait été estimé en 1993, trois ans et demi après Hugo, entre 4000 et 6000 individus seulement (Breuil & Thiébot, 1993 ; Breuil, 1994), Day *et al.* (1999) indiquant les mêmes effectifs uniquement pour Terre de Bas sans mention de l'année. Les auteurs ne précisaient pas complètement leur méthode de dénombrement et n'avaient apparemment pas retenu la possibilité d'une variation de la densité selon le milieu et selon l'île, ce qui empêche la comparaison avec nos résultats. Cet effectif était considéré à l'époque comme représentant entre le quart et le tiers du stock mondial de l'espèce (selon Mark Day, cité par Breuil, 1994). Nos résultats, qui modélisent la distance d'observation, présentent au fil du temps une forte cohérence (Barré *et al.*, 1997 ; Cabanis, 1998 ; Lorgelec *et al.*, 2000) et suggèrent que cette participation soit supérieure, au moins certaines années. L'ensemble des travaux précités, ainsi que ceux de Breuil *et al.* (1994), indiquent que les îles de la Petite Terre possèdent, sinon la population la plus importante en effectif, du moins celle présentant la densité la plus élevée.

#### ÉTUDES NÉCESSAIRES ET MENACES

La biomasse de vertébrés des îles de la Petite Terre est dominée par un reptile végétarien de grande taille. Cette situation, rare à notre époque, est comparable à celle que confère la Tortue éléphantine d'Aldabra (*Dipsochelys elephantina*) et, peut-être dans une moindre mesure, la Tortue terrestre des Galápagos (*Chelonoidis nigra*), respectivement aux îles d'Aldabra (Seychelles) et aux Galápagos (Équateur). Les îles de la Petite Terre présentent donc à cet égard un écosystème original, pouvant servir de modèle d'étude aux écologues. Par ailleurs, l'important effectif de la population d'*I. delicatissima*, sa répartition sur deux îles préservées des principales causes de disparition connues de l'espèce sur l'ensemble de son aire de répartition, associés à la situation géographique et au statut de protection du site, confèrent à la Réserve Naturelle des îles de la Petite Terre un rôle de premier plan dans le domaine de la conservation et de l'étude d'*I. delicatissima*.

En cas de nouvel ouragan majeur (il a été dénombré en moyenne un ouragan tous les neuf ans touchant la Guadeloupe au cours du XX<sup>e</sup> siècle), des dénombrements après son passage puis pendant au moins cinq années, en utilisant la méthode standardisée que nous préconisons, permettraient de connaître plus précisément l'impact d'un tel phénomène. Cette démarche pourrait également être utilisée dès maintenant pour suivre la dynamique de la population après la sécheresse de 2001, tout particulièrement si elle était étendue aux différentes cohortes de juvéniles et à Terre de Haut. En 1995, la densité moyenne à Terre de Haut était nettement plus faible que celles observées globalement à Terre de Bas et dans le seul fourré arboré de Terre de Bas (49, 99 et 184 individus à l'ha respectivement, Barré *et al.*, 1997). Nous ignorons si elle a subi les mêmes déclin en 1996 et 2001. Plus ancienne et moins dense, la sous-population de Terre de Haut est peut-être en équilibre plus stable avec le milieu que celle de Terre de Bas et surmonte peut-être mieux les événements climatiques catastrophiques.

En l'absence de tels phénomènes climatiques, l'effectif de la population continuerait-il de croître ? Se pose la question de la nature, de l'importance relative et de l'éventuelle synergie d'impact des autres facteurs de régulation de la population, éléments permettant d'apprécier la probabilité de sa pérennité à long terme et d'éla-

borer une stratégie fondée de sa gestion. Parmi ces facteurs, il en est qui concernent :

(1) *La reproduction.* Les femelles se reproduisent-elles localement tous les ans ? Par ailleurs, comme l'évoque Breuil (*e.g.* 1999b) pour l'îlet Chancel (Martinique), la faible superficie des sites favorables à la ponte peut-elle constituer un facteur limitant au développement de la population ? Le nombre de ces sites s'est accru à l'occasion de l'ouverture d'un sentier de gestion sur Terre de Bas. La probable déconcentration des femelles sur les sites de reproduction qui en est résultée constitue-t-elle un avantage ou un inconvénient, sachant que ces concentrations provoquent l'excavation et la perte de certaines pontes mais aussi l'effondrement de terriers mettant les œufs hors de portée des bernard-l'ermite (Lorvelec *et al.*, 2000) ? L'activité touristique a-t-elle un rôle défavorable dans l'utilisation des zones situées en arrière des plages de part et d'autre du chenal ?

(2) *Les ressources alimentaires.* Ces ressources et leurs fluctuations interannuelles permettent-elles d'accueillir durablement et sans risque d'effondrement, une densité aussi élevée d'iguanes ? Par ailleurs, les iguanes consomment les feuilles du Gaïac (Barré *et al.*, 1997), espèce absente de Terre de Haut et ne présentant pas de régénération à Terre de Bas. Ces deux particularités n'ont pas d'explication fondée actuellement mais font l'objet d'études (Alain Rousteau, comm. pers., février 2002). Qu'en est-il de l'interaction entre ces deux espèces à forte valeur patrimoniale ?

(3) *La prédation.* Si les œufs d'iguanes sont localement soumis à une forte prédation, au demeurant non quantifiée, de la part des bernard-l'ermite, les juvéniles et les adultes ne sont soumis, *a priori*, à aucune pression de prédation importante de la part d'espèces autochtones. En revanche, l'éventuel impact du Rat noir sur les œufs et les premiers stades juvéniles est inconnu, et l'autopsie en 2001 d'un chat haret (*Felis silvestris*) présent sur Terre de Bas depuis 1995 au moins, a révélé la présence des restes frais d'une femelle adulte ou d'un grand juvénile. Prévenir l'installation de tout prédateur allochtone sur les îles et envisager la gestion des espèces allochtones déjà présentes devrait constituer l'un des objectifs de gestion de la réserve naturelle.

(4) *La compétition.* L'Iguane commun présente une aire de répartition néotropicale beaucoup plus vaste que celle de l'Iguane des Petites Antilles. Absent des îles de la Petite Terre, il est présent dans d'autres îles de l'archipel guadeloupéen et les deux espèces s'hybrident dans les zones de sympatrie (synthèse dans Breuil, 2002). Si la descendance de ce croisement s'avère fertile, l'hybridation peut créer un risque d'absorption génétique pour l'une ou l'autre des espèces, risque potentiellement plus important pour l'Iguane des Petites Antilles en raison de sa moindre abondance et de son aire de répartition réduite. Par ailleurs, en situation de sympatrie, une compétition interspécifique pour l'alimentation et les sites de reproduction a tout lieu de s'établir. En conséquence, prévenir l'installation spontanée de l'Iguane commun, phénomène constaté à Anguilla, Scrub Island, et Barbuda après les cyclones de septembre 1995 (Censky *et al.*, 1998), ou son introduction délibérée sur les îles de la Petite Terre constituent des objectifs majeurs de gestion en faveur de la pérennité de l'Iguane des Petites Antilles.

Une synergie d'impacts entre certains facteurs limitants du milieu et des événements climatiques catastrophiques est susceptible de menacer la pérennité de populations de reptiles insulaires. Schoener *et al.* (2001) ont ainsi montré que l'introduction d'un lézard prédateur (*Leiocephalus carinatus*) a augmenté la probabilité de disparition d'un anolis (*Anolis sagrei*) sur de minuscules îlots de 200 m<sup>2</sup> environ (Great Abaco, Bahamas) après le passage de l'ouragan Floyd (septembre 1999), par la réduction des effectifs de la proie mais aussi par la modification de ses

traits de vie. Percevoir de tels mécanismes nécessite d'acquérir une connaissance approfondie de la biologie des populations locales et du fonctionnement global de l'écosystème. C'est à ce prix que l'on pourra fonder une stratégie de conservation de l'exceptionnelle population d'*I. delicatissima* des îles de la Petite Terre, stratégie qui doit viser à assurer sa pérennité en bon équilibre avec son milieu et non l'augmentation artificielle de son effectif.

## REMERCIEMENTS

Nous remercions les professionnels de la mer qui ont accepté de nous transporter par tous les temps : Laurent Bouguet, Dominique Chastannet, Jean-François Chastannet, Gilles Grémion, Bernard Mouriau & Éric Pagès, ainsi que les membres de l'AEVA et les naturalistes invités qui ont participé activement à cette étude, en particulier Laure Barbat-du-Closel, Isabelle Bracco-Fabulet, Anne et Michel Breuil, Lucie Cabanis, Pascal Chondroyanis, Eddy et Nathalie Dubrulle, Maguy Dulormne, Jean-Jacques Espinos, Maguy Eugène, Pierre-Yves Fabulet, Fortuné Guiougou, Béatrice Ibéné, Lydie Largitte, Franck Loison, Pascal Marty, Mathias Prat, Serge Prédine †, Louis Redaud, Alain Rousteau, Alain Saint-Auret et Pascal Villard. Nous remercions également l'ONF, premier gestionnaire de la Réserve Naturelle des Îles de la Petite Terre, qui a en grande partie soutenu cette étude et qui nous a accordé sa confiance.

## RÉFÉRENCES

- ANONYME (1994). — *Petite Terre de la Désirade, éléments de synthèse écologique*. Rapport ONF, Basse-Terre, Guadeloupe.
- ASMODÉ, J.-F., BREUIL, M., LECOMTE, P. & CHABIN, L. (1994). — *Dossier de création de la Réserve Naturelle terrestre et marine des Îlets de Petite Terre*. Rapport OGÉ, DIREN, Basse-Terre, Guadeloupe.
- BARRÉ, N., LORVELEC, O. & BREUIL, M. (1997). — *Les oiseaux et les reptiles des îles de la Petite Terre (Guadeloupe). Bilan d'un suivi écologique d'une année (mars 1995 à mars 1996)*. Rapport AEVA n° 16. CELRL, ONF, Basse-Terre, Guadeloupe.
- BÉNITO-ESPINAL, E. (1990). — *Les Oiseaux des Petites Antilles*. Les Éditions du Latanier, Saint-Barthélemy, Guadeloupe.
- BIBBY, C.J., BURGESS, N.D. & HILL, D.A. (1993). — *Bird Census Techniques*. 1<sup>e</sup> édition. Academic Press, London.
- BIBBY, C.J., BURGESS, N.D., HILL, D.A. & SIMON, H.M. (2000). — *Bird Census Techniques*. 2<sup>e</sup> édition. Academic Press, London.
- BOISARD, P. (1994). — *La création de la Réserve Naturelle marine et terrestre des îlets de Petite Terre de la Désirade*. Mémoire DESS Droit de l'Urbanisme et de l'Environnement, Université de Limoges.
- BOUCHON, C., BOUCHON-NAVARO, Y., CHOUVAUD, S. & LOUIS, M. (1995). — *L'environnement marin côtier des îles de La Petite Terre*. Rapport Université Antilles-Guyane. CEMINA, ONF, Pointe-à-Pitre, Guadeloupe.
- BREUIL, M. (1994). — Les Iguanes (*Iguana delicatissima* et *Iguana iguana*) dans les Antilles françaises et sur les îles de la Petite Terre. Pp. 26-34, in: J.F. Asmodé, M. Breuil, P. Lecomte & L. Chabin (eds). *Dossier de création de la Réserve Naturelle terrestre et marine des Îlets de Petite Terre*. Rapport OGÉ, DIREN, Basse-Terre, Guadeloupe.
- BREUIL, M. (1996). — *Herpétofaune de l'archipel des Saintes (Guadeloupe), intérêt de Grand Ilet*. Rapport AEVA n° 7. CELRL, ONF, Basse-Terre, Guadeloupe.
- BREUIL, M. (1999a). — Editorial. *West Indian Iguana Specialist Group Newsletter*, 2: 4.
- BREUIL, M. (1999b). — Taxon Reports, Lesser Antillean Iguana (*Iguana delicatissima*). *West Indian Iguana Specialist Group Newsletter*, 2: 7.
- BREUIL, M. (2000a). — Taxon Reports. Lesser Antilles *Iguana delicatissima* and *Iguana iguana*. *West Indian Iguana Specialist Group Newsletter*, 3: 4-5.
- BREUIL, M. (2000b). — Taxon Reports. Lesser Antilles *Iguana delicatissima* and *Iguana iguana*. *West Indian Iguana Specialist Group Newsletter*, 3: 11-15.

- BREUIL, M. (2001). — Taxon Reports. Lesser Antilles *Iguana delicatissima* and *Iguana iguana*. *West Indian Iguana Specialist Group Newsletter*, 4: 9-11.
- BREUIL, M. (2002). — *Histoire naturelle des Amphibiens et Reptiles terrestres de l'archipel Guadeloupéen. Guadeloupe, Saint-Martin, Saint Barthélemy*. Patrimoines Naturels, 54. MNHN, Paris.
- BREUIL, M., DAY, M. & THIÉBOT, B. (1994). — L'Iguane antillais, *Iguana delicatissima*. Une espèce en voie de régression. *Le Courrier de la Nature*, 143: 16-17.
- BREUIL, M. & SASTRE, C. (1993). — *Inventaire écologique de l'archipel des Saintes (Guadeloupe) : végétation et vertébrés (sauf oiseaux)*. Rapport PNG, MNHN.
- BREUIL, M. & SASTRE, C. (1994). — Végétation et reptiles de l'archipel des Saintes (Antilles françaises). *Bulletin d'information de la Société des Amis du MNHN et du JP*, 178: 17-19.
- BREUIL, M. & THIÉBOT, B. (1993). — *Essai d'inventaire des Iguanes (Iguana iguana et Iguana delicatissima) dans l'archipel guadeloupéen*. Rapport AEVA n° 1. PNG, Basse-Terre, Guadeloupe.
- CABANIS, L. (1998). — *Estimation de la population d'Iguana delicatissima aux îles de la Petite Terre (Guadeloupe)*. Rapport AEVA n° 19. Rapport de Maîtrise de BPÉ, Université Antilles-Guyane, Pointe-à-Pitre, Guadeloupe.
- CENSKY, E.J., HODGE, K. & DUDLEY, J. (1998). — Over-water dispersal of lizards due to hurricanes. *Nature*, 395: 556.
- CENSKY, E.J. & KAISER, H. (1999). — The Lesser Antillean Fauna. Pp. 181-221, in: B.I. Crother (ed.). *Caribbean Amphibians and Reptiles*. Academic Press, San Diego and London.
- DAY, M., BREUIL, M. & REICHLING, S. (1999). — Lesser Antillean iguana *Iguana delicatissima*. Pp. 62-67 et 97-106, in: A. Alberts (ed.). *West Indian Iguanas: Status Survey and Conservation Action Plan*. IUCN & SSC West Indian Iguana Specialist Group. IUCN, Gland & Cambridge.
- DAY, M. & THORPE, R.S. (1996). — Population differentiation of *Iguana delicatissima* and *I. iguana* in the Lesser Antilles. Pp. 436-437 (abstract), in: R. Powell & R.W. Henderson (eds). *Contributions to the West Indian Herpetology. A Tribute to Albert Schwartz*. Society for the Study of the Amphibians and Reptiles, Ithaca, New York.
- FELDMANN, P. (1998). — *Liste des Oiseaux de Guadeloupe et de Martinique. Septembre 1998*. Rapport AEVA n° 20. Petit-Bourg, Guadeloupe.
- HAYES, W. & CARTER, R. (1999). — Population monitoring. Pp. 79-85 et 97-106, in: A. Alberts (ed.). *West Indian Iguanas: Status Survey and Conservation Action Plan*. IUCN & SSC West Indian Iguana Specialist Group. IUCN, Gland & Cambridge.
- HECKEL, D.G. & ROUGHGARDEN, J. (1979). — A technique for estimating the size of lizard populations. *Ecology*, 60: 966-975.
- LANCELOT, D. (1995). — *Projet de plan de gestion écologique de la Petite Terre de la Désirade et du Grand Ilet des Saintes*. Rapport École Nationale du Génie Rural des Eaux et Forêts. CELRL, ONF, Basse-Terre, Guadeloupe.
- LASSERRE, G. (1982). — *Atlas des départements français d'Outre-Mer. 3 - La Guadeloupe*. CNRS. (36 planches).
- LAZELL, J.D. (1972). — The Anoles (Sauria, Iguanidae) of the Lesser Antilles. *Bull. Mus. Comp. Zool.*, 143: 1-115.
- LAZELL, J.D. (1973). — The Lizard Genus *Iguana* in the Lesser Antilles. *Bull. Mus. Comp. Zool.*, 145: 1-28.
- LEVESQUE, A., JAFFARD, M.-E., LORVELEC, O. & PAVIS, C. (1999). — *Suivi des oiseaux aux îles de la Petite Terre (La Désirade, Guadeloupe). Année 1998*. Rapport AEVA n° 22. ONF, Basse-Terre, Guadeloupe.
- LORVELEC, O., LEVESQUE, A., LEBLOND, G., JAFFARD, M.-E., BARRÉ, N., FELDMANN, P., PASCAL, M. & PAVIS, C. (2000). — *Suivi écologique des Reptiles, Oiseaux et Mammifères aux îles de la Petite Terre (commune de la Désirade, Guadeloupe). Années 1998 et 1999*. Rapport AEVA n° 24. Petit-Bourg, Guadeloupe.
- MALHOTRA, A. & THORPE, R.S. (1999). — *Reptiles & Amphibians of the Eastern Caribbean*. Caribbean Pocket Natural History Series, Macmillan Education, London and Oxford.
- PAVIS, C., LORVELEC, O., DULORMNE, M., CHEVALIER, J. & LARTIGUES, A. (2001). — *Stratégie de conservation des tortues marines de l'archipel guadeloupéen. Rapport préliminaire 1998-2001*. Rapport AEVA n° 26. DIREN, Basse-Terre, Guadeloupe.
- RAFFAELE, H., WILEY, J., GARRIDO, O., KEITH, O. & RAFFAELE, J. (1998). — *A guide to the birds of the West Indies*. Princeton Univ. Press, New Jersey.
- RAMADE, F. (2000). — La réserve naturelle de Petite Terre. *Le Courrier de la Nature*, 184: 30-35.

- ROUGHGARDEN, J. (1990). — Origin of the Eastern Caribbean: Data from Reptiles and Amphibians. Pp. 10-26, in: D.K. Larue & G. Draper (eds), *Trans. 12<sup>th</sup> Caribbean Geological Conference*. St Croix, USVI, Miami Geol. Soc., Miami.
- ROUGHGARDEN, J. (1995). — *Anolis Lizards of the Caribbean: Ecology, Evolution and Plate Tectonics*. Oxford University Press, New York.
- ROUSTEAU, A. (1995). — *Petite Terre de la Désirade, étude phytoécologique*. Rapport CELRL, Basse-Terre, Guadeloupe.
- SCHOENER, T.W., SPILLER, D.A. & LOSOS, J.B. (2001). — Predators increase the risk of catastrophic extinction of prey populations. *Nature*, 412: 183-186.
- SCHWARTZ, A. & HENDERSON, R.W. (1991). — *Amphibians and Reptiles of the West Indies*. University of Florida Press, Gainesville.
- UICN (2002). — *2002 IUCN Red List of Threatened Species*. International Union for Conservation of Nature and Natural Resources (IUCN) : <http://www.redlist.org>.