Zeitschrift: Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles

Herausgeber: Société Vaudoise des Sciences Naturelles

Band: 67 (1958-1961)

Heft: 302

Artikel: Nouvelle contribution à la Cytologie comparée des Chamaeleontidae (Reptilia-Lacertilia)

Autor: Matthey, Robert / Brink, Jany van

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-275105

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 15.07.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

Nouvelle contribution à la Cytologie comparée des *Chamaeleontidae (Reptilia-Lacertilia).*

PAR

ROBERT MATTHEY et JANY VAN BRINK

Laboratoire de Zoologie et d'Anatomie comparée de l'Université de Lausanne
Institut de Génétique de l'Université d'Utrecht

Introduction.

A la suite d'une note préliminaire publiée en collaboration avec J. VAN BRINK (1956), MATTHEY a donné, en 1957, un travail décrivant les formules chromosomiques de vingt espèces de *Chamaeleontidae* appartenant aux genres *Brookesia* (1 espèce), *Rhampholeon* (1 espèce) et *Chamaeleon* (18 espèces). Cette famille de Sauriens avait été choisie afin de comparer les résultats d'une étude faite sur un groupe de Vertébrés plus anciennement différencié que les Mammifères avec ceux qu'ont fournis, depuis dix ans, les investigations relatives à une centaine de *Muridae* (Rongeurs) et qui ont permis de formuler un certain nombre de conclusions générales sur la nature de l'évolution chromosomique: en effet, dans un travail récent (1958), MATTHEY a montré que, chez les Euthériens, l'éventail des formules diploïdes présentait une distribution « normale » dont l'explication est la suivante: toute déviation par rapport au mode est d'autant moins probable qu'elle est plus accentuée — puisque ces fortes déviations résultent d'une série de mutations chromosomiques ayant chacune une faible probabilité de se produire — ce qui implique la rareté des valeurs numériques extrêmes. Il s'ensuit que ces grands changements structuraux dans l'architecture des chromosomes, les translocations, les inversions péricentriques et surtout les fusions centriques, sont dépourvus de valeur adaptative et que la diversité des formules découle de processus relativement tardifs pouvant contribuer tout au plus à assurer l'isolement reproductif. D'entre les Mammifères, les *Muridae* apparaissent comme un groupe en voie d'expansion évolutive, relativement épargné par la sélection, et où toutes les formules possibles se rencontrent encore, du minimum de 17 au maximum de 78.

A cette famille de Mammifères il était donc intéressant de comparer une famille de Reptiles: le genre *Chamaeleon* renferme à lui

seul le 90 % des espèces de la famille qui sont au nombre d'une centaine environ. Ces espèces sont réparties également entre l'Afrique continentale et Madagascar, une seule atteignant les Indes et Ceylan. La taxonomie classique n'a jamais tenté de préciser les affinités interspécifiques et s'est contentée de donner la liste des espèces. Il était permis d'espérer que la Cytologie comparée serait capable de jeter quelque lumière sur l'évolution et sur la systématique de ce groupe et, peut-être, de rendre compte d'une distribution géographique singulière. Effectivement, le travail de 1957 se termine par un certain nombre de conclusions dont voici les plus importantes: 1) il existe deux types principaux de formules chromosomiques: l'un, dit « continental », est caractérisé par une séparation tranchée en deux lots de macro- et de microchromosomes (*M* et *m*), la limite se plaçant à la suite de la sixième paire ; le second, appelé « insulaire », est défini par un déclin graduel de la taille, lorsqu'on passe d'une paire à la suivante. 2) Le type continental caractérise 8 des 10 *Chamaeleontidae* africains étudiés; le type insulaire, 7 des 10 espèces malgaches. 3) La sixième paire est morphologiquement très semblable chez toutes les espèces analysées. Les *M*-chromosomes sont également très comparables d'une espèce à l'autre, alors qu'à partir de la sixième paire une évolution chromosomique très active se traduit par des assortiments très disparates. 4) Les genres *Brookesia* et *Rhampholeon* sont cytologiquement bien distincts et exceptionnels en ce que *Brookesia* (malgache) est de type continental et *Rhampholeon* (africain) de type insulaire. 5) En utilisant la morphologie chromosomique, il est possible de proposer un groupement systématique des espèces étudiées.

Au sujet de ce dernier point, une restriction s'imposait : une communauté de formule chromosomique peut être l'indice d'une parenté proche, mais ne l'est pas nécessairement: dans la famille des *Chamaeleontidae*, nous retrouvons fréquemment une formule que Matthey (1931, 1933) a rencontrée dans plusieurs autres familles de Lacertiliens et qui semble correspondre à un état d'équilibre: 12 *M* métacentriques et 24 *m*. Cette formule apparaissant chez des *Iguanidae*, des *Agamidae*, des *Amphisbaenidae*, des *Gerrhosauridae* et ses variantes robertsoniennes caractérisant des *Helodermatidae*, *Varanidae*, *Xantusiidae* et *Anguidae*, elle peut tout au plus illustrer des tendances évolutives communes à tout un Ordre, mais non autoriser, en absence d'autres critères, une conclusion de proche parenté.

Grâce à l'obligeance du Dr Aellen (Musée de Genève), du professeur R. Laurent (Elisabethville), du Dr R. Paulian (Tananarive) et de M. J. L. Perret (Caméroun), deux espèces malgaches et trois espèces africaines sont parvenues à Lausanne où elles ont été étudiées par R. Matthey. D'autre part, plusieurs exemplaires du Camé-

léon indien, *C. calcaratus* ont été expédiés par la « Biological supply house » de Madras à l'Institut de Génétique d'Utrecht, le Dr J. van Brink s'étant chargée de les examiner. Cet envoi a été facilité par le Dr Hrishi (alors à Groningue) et par le Dr Narayanan (New-Dehli).

En ce qui concerne la technique utilisée, je renvoie le lecteur au mémoire de 1957 en rappelant simplement que nos préparations sont obtenues à partir de la rate et du testicule, après prétraitement hypotonique, fixation acétique, « squashing » et coloration au Feulgen ou à l'hémalun acide.

La formule chromosomique chez 6 espèces de Chameleon.

1) *Chamaeleon monoceras* Boetgg. (fig. 1).

Cette espèce de Madagascar a une formule insulaire typique, les chromosomes, la longueur des éléments décroissant régulièrement : à la suite de 8 paires de V (les chromosomes des couples 3, 4 et 7 étant, avec un rapport 1/2 des bras, les moins symétriques), nous trouvons une paire de petits acrocentriques et deux paires de *m*. On remarquera que la différence de taille est très faible entre les acrocentriques de la neuvième paire et les *m*-chromosomes.

En raison du mauvais état dans lequel ce Caméléon se trouvait, un petit nombre de divisions spermatogoniales ont seules pu être étudiées, les phases méiotiques manquant totalement.

2) *Chamaeleon wiedersheimi* Nieden (fig. 2 et 3).

Chez ce Caméléon provenant du Caméroun, nous retombons sur la formule continentale typique, $2N = 12\ M$ en V plus 24 *m*. Les métaphases I montrent six macrotétrades et 12 microtétrades.

3) *Chamaeleon willsi* Günther (fig. 4-6).

Le tableau chromosomique de cette espèce malgache est assez original qui présente une série de 14 *V* suivie d'une série de 14 *m*.

La septième paire de *V* étant formée d'éléments relativement très petits (1,2 μ) et le premier couple de *m*, de chromosomes relativement grands (0,8 μ), la distinction entre *M* et *m* est moins tranchée que dans une formule continentale typique. La métaphase I confirme ces données et les tétrades ont en outre une particularité que je n'ai observée que dans cette espèce, soit la localisation proximale des chiasmas qui, pour plusieurs bivalents, n'ont encore esquissé aucune terminalisation au moment de la métaphase.

4) *Chamaeleon quadricornis* Torn. (fig. 7 et 8).

Ce Caméléon camérounais est de nouveau un continental typique, doté de 12 *M* en V et de 24 *m*.

5) *Chamaeleon jacksoni* Blgr. (fig. 9 et 10).

C. jacksoni, originaire du Kenya, possède 24 chromosomes qui peuvent être décrits de la manière suivante: la série présente un déclin

graduel de la taille et s'achève avec quatre *m*. D'entre les autres éléments, ceux qui appartiennent aux paires 1 (rapport des bras $^1/_4$-$^1/_5$, longueur totale, 7 μ, 2, 3 et 4 manifestent une tendance remarquable à l'acrocentrie. Les métaphases I permettent de reconnaître aisément les bivalents issus de ces chromosomes asymétriques.

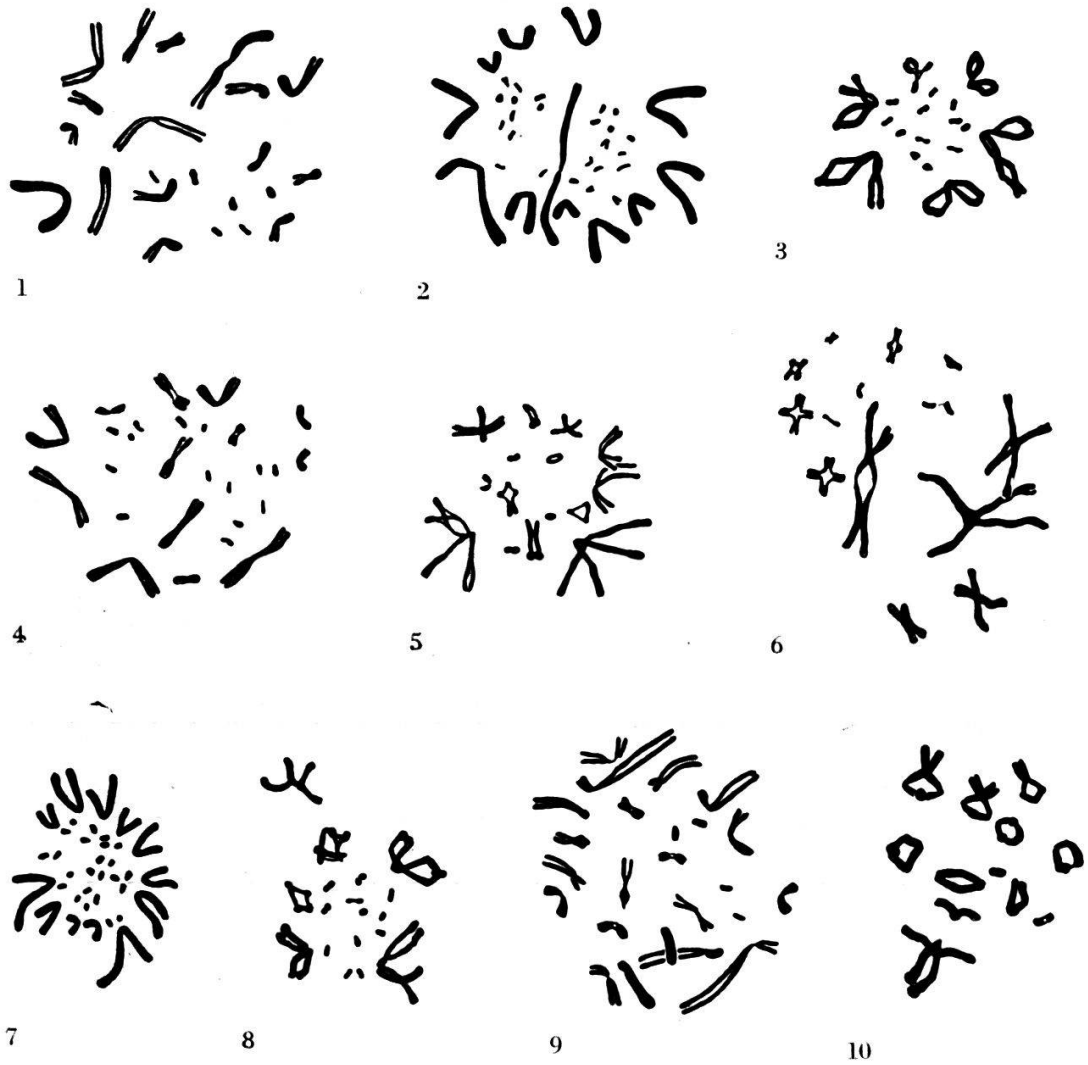

Fig. 1-10. — Chromosomes chez 5 espèces de Caméléons. Fig. 1 : *C. monoceras* Boettg. Division spermatogoniale. Fig. 2 : *C. wiedersheimi* Nieden. Division. spermatogoniale. Fig. 3 : *Idem*. Métaphase I. Fig. 4 : *C. willsi* Günther. Division spermatogoniale. Fig. 5 : *Idem*. Métaphase I. Fig. 6 : *Idem*. Diacinèse. Fig. 7 : *D. quadricornis* Torn. Division spermatogoniale. Fig. 8 : *Idem*. Métaphase I. Fig. 9 : *C. jacksoni* Blgr. Division spermatogoniale. Fig. 10 : *Idem* Métaphase I. — X 1.800.

6) *Chamaeleon calcaratus* Merrem (fig. 11-14).

Seule la rate des individus reçus a été utilisable ; l'examen des cinèses qu'elle présente révèle une formule typiquement continentale de 12 *M* plus 12 *m*. Rappelons encore que ce Caméléon est d'origine indienne.

Discussion.

A) Origine des Caméléons indiens.

Dans son travail de 1957, MATTHEY se demandait si le *C. calcaratus,* propre aux Indes et à Ceylan, se rattachait aux espèces afri-

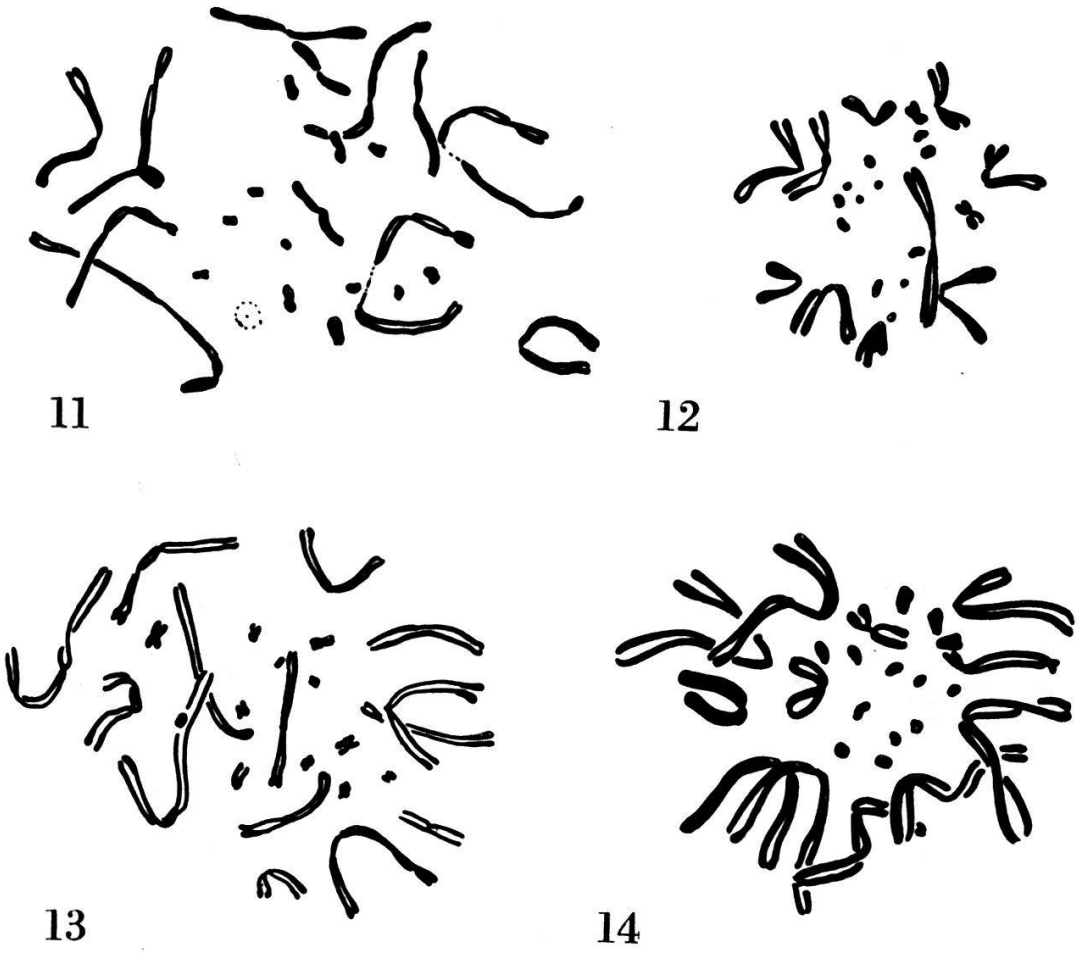

FIG. 11-14. — *C. calcaratus* MERREM. Divisions diploïdes dans la rate.

caines par l'intermédiaire des formes d'Asie mineure et d'Arabie, ou bien s'il ne serait pas un reliquat d'une faune lémurienne ancienne, un témoin de l'époque où Ceylan était reliée à Madagascar (Crétacé supérieur). Dans le premier cas, on peut s'attendre à une formule continentale; dans la seconde éventualité au type insulaire. La réponse à cette question est claire: non seulement *C. calcaratus* a une formule continentale mais encore celle-ci est exactement semblable à celle de *C. chamaeleon* (12 *M* et 12 *m*). Notons que, contrairement aux autres Caméléons africains présentant cette formule (*C. dilepis, C. senegalensis*), le mâle de *C. calcaratus* présente un éperon aux pattes postérieures. Nous voyons donc que la possession d'un caractère sexuel secondaire de cette sorte n'a pas de valeur en

tant qu'indicateur d'une proche parenté. Cette conclusion va également découler de l'analyse d'un second point de notre discussion.

B) Les affinités de Chamaeleon jacksoni.

Le mâle de cette espèce est armé de trois appendices céphaliques cornus qui existent d'ailleurs, tout aussi développés, chez la

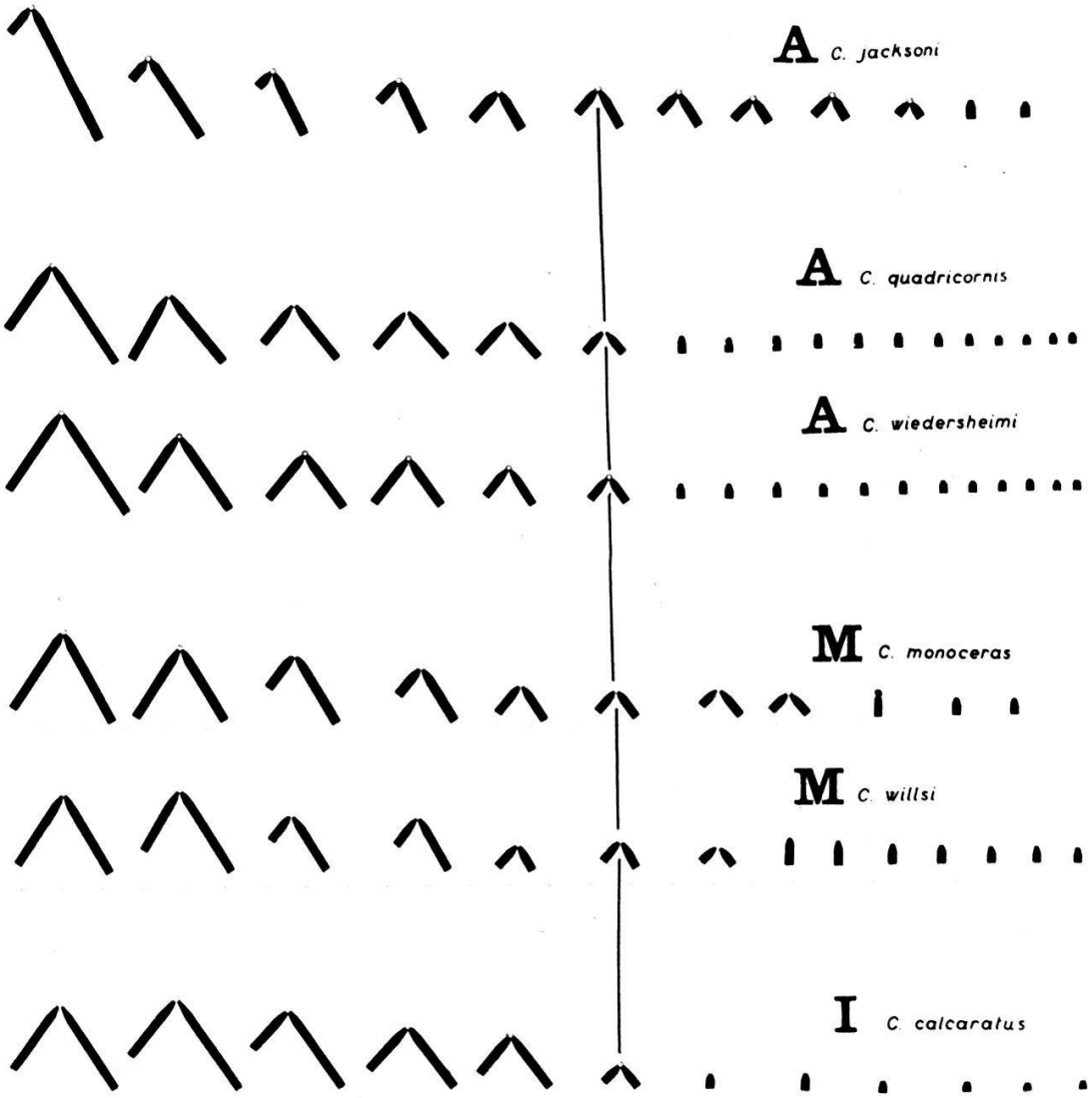

FIG. 15. — Les génomes de six espèces de Caméléons.
A = Afrique. *I* = Indes. *M* = Madagascar.

femelle de la sous-espèce *C. jacksoni vanerescecae* TORN. alors que la femelle de la forme typique est dotée d'un armement beaucoup plus faible. Il serait donc tentant de rapprocher *C. jacksoni* d'autres formes tricornues telles que *C. owenii* et *C. johnstoni,* hypothèse à quoi la cytologie comparée s'oppose. En effet, ces deux dernières espèces ont une formule continentale 12 *M* plus 24 *m* (MATTHEY, 1957) alors que celle de *C. jacksoni* se rattache plutôt au type insu-

laire — déclin graduel de la taille, quatre *m* seulement — mais manifeste un caractère très original, la tendance à l'acrocentrie de plusieurs *M*, singulièrement de ceux constituant la première paire. Or, dès 1956, nous avons attiré l'attention sur le cas de *C. bitaeniatus* qui nous était apparu comme très isolé au point de vue chromosomique mais dont la formule est identique à celle de *C. jacksoni*, aucune différence ne pouvant être mise en évidence au niveau de l'observation microscopique (comparer la fig. 28 du travail de 1957 avec la fig. 15 de la présente publication). Or, *C. bitaeniatus* est inerme dans les deux sexes. Cependant, le Dr R. LAURENT, spécialiste des Reptiles et des Batraciens d'Afrique, auquel j'avais fait part de cette constatation, m'écrivait, parlant des deux espèces en question, « je leur avais toujours trouvé un petit air de famille... », remarque qui illustre à mon avis ce qu'on appelle le « flair » du systématicien !

Si l'acquisition de cornes céphaliques est donc apparue indépendamment dans plusieurs lignées de Caméléons, *C. jacksoni* et *C. bitaeniatus*, outre l'identité de leur formule chromosomique, si spéciale, ont en commun deux caractères biologiques, l'habitat montagnard (jusqu'à 3000 mètres) et la viviparité, le second de ces caractères devant être considéré comme une conséquence du premier (*Salamandra atra, Lacerta vivipara*). Il est vrai que la viviparie apparaît également chez les Caméléons du groupe de *pumilus*, petites espèces de l'extrême sud africain que leur formule continentale, 12 *M* plus 22 *m*, sépare des deux formes montagnardes objets de cette discussion. La viviparité doit être considérée comme polyphylétique et comme un facteur de haute valeur adaptative pour l'extension d'un groupe primitivement tropical à des conditions d'existence moins favorables. Dans le cas précis de *C. bitaeniatus* et *C. jacksoni*, il est bien difficile d'admettre qu'une formule chromosomique si aberrante ait été acquise indépendamment par ces deux espèces que je considère donc comme étroitement alliées.

C) *Taxonomie et évolution chromosomique.*

La figure 15 illustre les génomes des six espèces étudiées dans ce travail, cette figure ayant été établie selon la technique définie par MATTHEY (1957) dans le travail duquel sont représentés les génomes des vingt espèces précédemment analysées. En se reportant aux figures 27 et 28 de la publication en question et en les comparant avec la figure 15 de celle-ci, le lecteur verra que les données nouvelles n'apportent aucun bouleversement dans le système de 1957. En particulier, le sixième chromosome conserve dans tous les cas les mêmes dimensions et la même morphologie, à gauche duquel nous trouvons un équipement macrochromosomique étonnamment sembla-

ble pour les 26 espèces (*C. bitaeniatus* et *C. jacksoni* étant seuls à manifester une tendance à l'acrocentrie de certains *M*), alors qu'à droite, le nombre et la forme des éléments sont très divers. Il est alors possible de dresser un tableau de ce que serait la classification des Caméléons fondée sur les critères tirés de l'analyse chromosomique.

	Afrique	Madagascar
1) Séparation nette entre 12 *M* méta- ou submétacentriques et une série de 12 à 24 *m*		
A) 12 *M* + 24 *m*	*C. fischeri* *C. cristatus* *C. owenii* *C. johnstoni* *C. quadricornis* * *C. wiedersheimi* *	*B. stumpffi* *C. parsonii*
B) 12 *M* + 22 *m*	*C. pumilus*	
C) 12 *M* + 12 *m*	*C. chamaeleon* *C. dilepis* *C. senegalensis* *C. calcaratus* * (Indes)	
D) 12 *M* + 14 *m*		*C. campani*
2) Séparation moins nette entre les *M* méta- ou submétacentriques, en nombre supérieur à 12, et les *m* en nombre supérieur à 12		
E) 14 *M* + 14 *m*		*C. willsi* *
F) 16 *M* + 18 *m*		*C. nasutus*
G) 18 *M* + 14 *m*		*C. brevicornis*
3) Pas de séparation nette entre *M* et *m*, ces derniers absents ou au nombre de 2 à 4		
H) 20 chromosomes, dont 2 *m*	*R. spectrum*	
22 — pas de *m*		*C. lateralis*
22 — dont 2 *m*		*C. pardalis*
22 — dont 4 *m*		*C. monoceras* *
22 — dont 4 *m*		*C. oustaleti*
24 — dont 2 *m*		*C. voeltzkowi*
28 — dont 4 *m*		*C. cephalolepis* (Grande Comore)
4) Pas de séparation nette entre les *M* tendant à l'acrocentrie et les *m*, au nombre de 4		
I) 24 chromosomes, dont 4 *m*	*C. bitaeniatus* *C. jacksoni* *	

(Un astérisque* désigne les espèces étudiées dans le présent travail.)

Ce système consacre-t-il une ordonnance naturelle ? Laissant de côté les genres *Brookesia* et *Rhampholeon,* examinons la répartition des *Chamaeleon s. s.* à quoi il conduit.

Le groupe I (formule continentale) compte 13 espèces dont 11 sont africaines et 2 malgaches. Six de ces espèces ont la formule 12*M*/24*m* dont l'occurrence est si générale chez les Lacertiliens (voir Introduction) que son existence ne peut, à elle seule, légitimer l'hypothèse d'une proche parenté. MATTHEY (1957) a donné les raisons pourquoi cette formule est vraisemblablement le terme d'une évolution chromosomique parallèle dans plusieurs familles et non la persistance d'un état primitif. Il y a cependant, dans cette conception, un point qui est en désaccord avec les données généralement admises : la formule 12*M*/24*m* correspond au nombre le plus élevé de chromosomes que nous connaissions chez les Caméléons, soit 36; considérée comme « terminale », elle implique par conséquent un gain de centromères au cours de l'évolution, alors qu'une perte est plus probable. Rappelons à ce propos que, chez les Mammifères euthériens, MATTHEY (1958) a montré que gains et pertes étaient des processus de fréquence à peu près égale. Mais rappelons aussi que chez les Amphibiens, et à un moindre degré chez les Reptiles, l'évolution chromosomique est caractérisée par une diminution du nombre des chromosomes en allant des familles les moins spécialisées aux plus spécialisées (MATTHEY, 1949). De la confrontation des observations faites sur les Sauriens, les Mammifères, les Amphibiens avec les données de l'expérience ressort clairement l'insuffisance explicative de cette dernière et, faute d'avoir compris les mécanismes *directeurs* de l'évolution chromosomique, l'impossibilité où nous sommes de suggérer une conception générale.

Une seconde particularité de la formule continentale est l'absence de variation robertsonienne au niveau des *M*-chromosomes : en effet, seule la combinaison terminale 12 *M* se rencontre et la sub-acrocentrie de certains *M* chez *C. bitaeniatus* et *C. jacksoni* n'a rien à voir avec des ruptures de métacentriques mais découle certainement d'inversions péricentriques. Ces deux espèces mises à part, la fraction macrochromosomique est remarquablement stable.

En raison de ces considérations, la fraction *A*) du groupe I peut contenir des espèces étroitement ou non étroitement apparentées. La fraction B), avec deux *m* en moins, s'y rattache assez directement. La fraction *C*) semble homogène, soit cytologiquement (12*M*/12*m*), soit morphologiquement, soit géographiquement.

Le deuxième groupe n'est représenté que par trois espèces, toutes trois malgaches, et qu'il n'est pas possible de relier entre elles : l'augmentation du nombre de *M*, en passant de l'une à l'autre,

(14, 16, 18), ne s'accompagne pas d'une diminution de l'effectif des *m* (14, 18, 14) à quoi on se serait attendu.

Le troisième groupe, de formule insulaire, est formé de 6 espèces malgaches, chromosomiquement très proches. Enfin, le groupe IV réunit deux espèces africaines à formule aberrante dont nous avons vu qu'elles étaient à considérer comme étroitement apparentées : je rappelle qu'elles joignent à une formule insulaire une tendance marquée à l'acrocentrie.

D) *Formule chromosomique et distribution géographique.*

La formule continentale caractérise 11 *Chamaeleontidae* d'Afrique et 3 de Madagascar; la formule insulaire se rencontre chez 3 espèces africaines et chez 9 malgaches. La corrélation entre la localisation géographique et le type de formule chromosomique est-elle admissible, et, dans l'affirmative, comment expliquer les exceptions ? Mon collègue, le professeur C. Blanc, a bien voulu examiner la question, ce pourquoi je le remercie : il lui semble que le test du χ^2, auquel, dans ce cas, on pourrait objecter des différences théoriques trop faibles, s'appliquait néanmoins, en raison de la netteté du résultat obtenu : $\chi^2 = 7{,}48$. Ce chiffre correspond à une probabilité inférieure à 1 % contre l'hypothèse reliant type chromosomique et habitat, celle-ci ayant donc plus de 99 chances sur 100 d'être conforme à la réalité.

Nous devons en conclure que l'évolution des Caméléons à partir de leurs formes ancestrales a suivi des chemins différents en Afrique et à Madagascar. Si nous admettons le caractère « terminal » de la formule 12*M*/24*m* ceci veut dire que l'évolution chromosomique a été plus rapide sur le Continent noir que sur la Grande Ile, conception soutenue par Matthey (1957). En faveur de cette idée, nous pourrions invoquer le témoignage qu'apporte l'ensemble des études faunistiques malgaches, tel que Lavauden (1933) le formule : « Cette faune est faite de reliques. Elle nous montre encore, à l'état vivant, des animaux qui ne sont que les témoins d'âges aujourd'hui révolus : l'étude de la faune de Madagascar nous ramène aux temps Eocènes ». Mais, contre cette hypothèse, il faut mentionner le fait que, du point de vue morphologique, les Caméléons malgaches ne semblent pas plus primitifs que leurs congénères africains : une fois de plus se révèle l'indépendance de l'évolution chromosomique et de l'évolution morphologique.

Quant aux cas exceptionnels (3/14es des Africains ont une formule insulaire, 3/12es des malgaches une formule continentale), elles peuvent s'expliquer, soit par des migrations intervenues à l'Oligocène (un large pont reliait alors la Grande Ile au Continent noir), soit par le fait que certains rameaux auraient eu, en Afrique, une

évolution ralentie, à Madacascar une évolution accélérée. La première explication s'appliquerait parfaitement aux deux *Chamaeleon* exceptionnels d'Afrique, *C. bitaeniatus* et *C. jacksoni* localisés à l'est de l'Afrique. Rappelons que d'entre les formes malgaches, seul *C. parsonii* a la formule continentale typique (12*M*/24*m*) dont *C. campani* s'écarte légèrement (12M/14*m*).

Enfin, en dehors du genre *Chamaeleon*, nous avons vu que *Brookesia stumpffi*, originaire de Madagascar, a la formule continentale typique alors que *Rhampholeon spectrum*, africain, possède le type chromosomique insulaire.

Conclusions.

1) Ce travail présente les formules chromosomiques de six espèces de Caméléons, ce qui porte à 26 le nombre de *Chamaeleontidae* cytologiquement analysés.

2) *C. calcaratus*, indien, a la même formule (12*M*/12*m*) que les espèces du groupe *C. chamaeleon*. Son origine africaine est donc probable.

3) *C. jacksoni*, africain, a la même formule que *C. bitaeniatus* précédemment étudié. Cette formule est si aberrante que son occurrence chez ces deux espèces implique une étroite parenté, confirmée par la viviparité et l'habitat montagnard.

4) Le développement des caractères sexuels secondaires (protubérances cornues, appendices nasaux, éperons tarsaux) a dû se produire indépendamment dans diverses lignées et ne fournit pas un critère de proche parenté (cf. 2 et 3).

5) Un groupement systématique des Caméléons étudiés est proposé sur une base cytologique.

6) Il est confirmé statistiquement que les deux types de formules chromosomiques, continentale et insulaire, sont liés à la distribution géographique, africaine ou malgache.

7) Les exceptions à cette corrélation trouvent leur explication la plus vraisemblable dans des échanges survenus à l'Oligocène entre la Grande Ile et le Continent noir.

Auteurs cités.

Lavauden L. — Le Aye-aye. *La terre et la vie 3*, 142-152, 1933.

Matthey R. — Chromosomes de Reptiles, Sauriens, Ophidiens, Chéloniens : l'évolution de la formule chromosomiale chez les Sauriens. *R. suisse Zool. 38*, 117-186, 1931.

— Nouvelle contribution à l'étude des chromosomes chez les Sauriens. *Ibid. 40*, 281-316, 1933.

— Les chromosomes des Vertébrés. Ed. Rouge, Lausanne, 1949.

— Cytologie comparée et taxonomie des Chamaeleontidae (Reptilia — Lacertilia). *R. suisse Zool. 64*, 709-732, 1957.

MATTHEY R. — Les chromosomes des Mammifères euthériens. Liste critique et essai sur l'évolution chromosomique. *Arch. J. Klaus Stift. 33*, 253-297, 1958.

MATTHEY R. et VAN BRINK J. — Note préliminaire sur la cytologie chromosomique comparée des Caméléons. *R. suisse Zool. 63*, 241-246, 1956.

WERNER F. — Chamaeleontidae. (Tierreich). Berlin, 1911.

APPENDICE

La rédaction de ce mémoire était achevée au moment où a paru cette analyse morphologique et systématique moderne qui manquait et dont l'absence condamnait l'enquête cytologique à piétiner, faute de pouvoir confronter les faits mis en évidence et les inductions qui en découlaient avec les résultats d'un travail taxonomique récent. Ce travail, œuvre du Dr D. HILLENIUS (Musée d'Amsterdam) est consacré tout entier au genre *Chamaeleon* [1].

Nous pouvions alors procéder de deux manières différentes : soit remanier le texte établi pour tenir compte des précisions apportées par HILLENIUS, soit rédiger un appendice. C'est cette dernière solution qui nous a paru préférable, car HILLENIUS ne connaissait pas le travail de MATTHEY (1957) sur la cytologie comparée du groupe. Il s'ensuit que le zoologiste hollandais et nous-même avons travaillé d'une manière absolument indépendante, ce qui donne à la concordance de beaucoup de nos points de vue un caractère bien démonstratif. Nous allons donc présenter ici un résumé du travail en question en nous attachant particulièrement à souligner les points de contact entre investigations cytologiques et données morphologiques.

HILLENIUS reconnaît comme valides 69 espèces de *Chamaeleon*, 28 étant propres à l'aire malgache (y compris les Comores et les Seychelles) et 41 à l'aire africaine, incluses les formes qui se rencontrent de l'Arabie jusqu'à Ceylan.

Les espèces de Madagascar sont distribuées en 9 groupes qui les renferment toutes. Des Caméléons africains, 19 ont été incorporés dans 6 groupes et 7 considérés provisoirement comme *incertae sedis*, les 15 autres n'ayant pu, faute de matériel, être pris en considération. HILLENIUS décrit une espèce nouvelle (*C. guibei*) mais ravale au rang de sous-espèces plusieurs formes considérées jusqu'ici comme espèces valables.

1) *Espèces malgaches.* — Les diverses espèces contenues dans la section 3/*H* du présent travail, soit *C. lateralis*, *C. pardalis*, *C. monoceras*, *C. oustaleti*, *C. voeltzkowi* (= *C. rhinoceratus*), *C. cephalolepis* sont rattachés par HILLENIUS à 4 groupes distincts comptant au total

[1] D. HILLENIUS. — The differentiation within the genus *Chamaeleo Laurenti*, 1768. Acad. Proefschr., Wageningen, 1959.

11 espèces. La cytologie comparée admettra difficilement le classement de *C. campani* dans ce complexe, sa formule étant profondément différente (section 1/*D* du présent travail) de celle de *C. lateralis* auprès duquel HILLENIUS le place.

C. nasutus (2/*F*), *C. brevicornis* (2/*G*), *C. parsonii* (1/*A*) et *C. willsi* (2 *E*) sont placés par HILLENIUS, comme par nous, dans quatre groupes distincts comptant respectivement 6, 3, 3 et 3 espèces. Comme une seule espèce de chaque groupe a été cytologiquement étudiée, il est évidemment impossible de se prononcer sur la valeur de ce classement qui consacre cependant, comme le nôtre, l'appartenance à des groupes différents de ces quatre Caméléons.

Les cas de *C. willsi* et de *C. parsonii* sont intéressants à considérer : ces deux espèces ont une formule franchement continentale pour la seconde (12*M*/24*m*), continentale par sa distribution nette en *M* et *m* pour la première (14*M*/14*m*). Or, HILLENIUS estime que *C. willsi* se rattache étroitement au *C. fischeri* africain (12*M*/24*m*) et que *C. parsonii* doit être attribué à un groupe spécial, mais voisin.

2) *Espèces africaines.* — Le groupe *Chamaeleon* de HILLENIUS renferme toutes les espèces de notre section 1/*C* (12*M*/12*m*), soit *C. chamaeleon, C. dilepis, C. senegalensis, C. calcaratus* (= *zeylanicus*). Le *C. calcaratus* indien est considéré comme une sous-espèce de *C. chamaeleon,* ce qui confirme le point de vue développé dans notre travail selon lequel des caractères sexuels secondaires spécialisés, ici l'éperon tarsal du mâle, peuvent être présents ou absents dans un même groupe et n'ont donc pas de valeur phylétique.

Toutes les petites formes vivipares de l'Afrique australe deviennent des sous-espèces de *C. pumilus* (12*M*/22*m*) et sont réunies dans un groupe correspondant à notre section 1/*B*.

C. oweni et *C. johnstoni* à mâles cornus appartiennent probablement, pour le zoologiste hollandais, à un même groupe, comme ils figurent ensemble dans notre section 1/*A*.

A ce groupe *oweni-johnstoni,* HILLENIUS (*in litteris*) m'apprend qu'il serait enclin à ajouter — et je ne cite ici que les espèces que nous avons étudiées cytologiquement, *C. quadricornis, C. cristatus* et peut-être *C. wiedersheimi* : or, toutes ces espèces appartiennent à notre section 1/*A* (12*M*/24*m*). En revanche, *C. fischeri,* de même formule, aurait des affinités avec *C. parsonii,* également de même formule, mais aussi avec *C. willsi,* ce dernier rapprochement n'étant pas en accord avec nos observations.

Enfin, *C. bitaeniatus* et *C. jacksoni* que nous avons réunis dans notre section 4/*I* en raison d'une formule chromosomique commune et en même temps très aberrante, sont déclarés « closely related » par HILLENIUS, qui, comme nous, insiste sur leurs caractères communs (viviparie représentant une adaptation à l'habitat montagnard) et

sur le fait que la possession de cornes céphaliques chez *C. jacksoni* n'a pas de signification phylétique. Ainsi se trouve dissipé, pour le cytologiste, le spectre d'une évolution chromosomique parallèle qui serait pour lui incompréhensible.

* * *

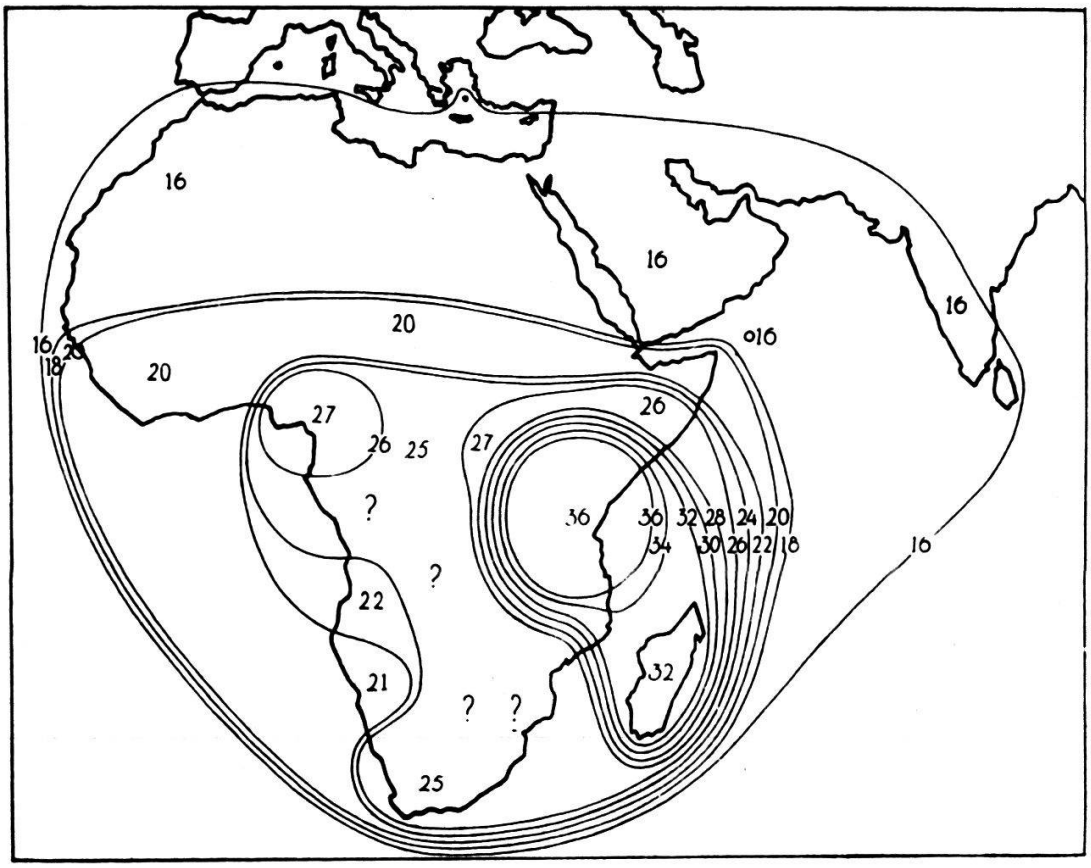

FIG. 16. — Les « isopseferes », soit les lignes qui, à partir du centre de dispersion, montrent une décroissance dans le nombre de caractères. Figure empruntée à HILLENIUS.

L'hypothèse selon laquelle le peuplement de Madagascar aurait pu s'effectuer par l'intermédiaire du pont lémurien et à partir de Ceylan (MATTHEY, 1957) étant écartée, tant en raison des arguments cytologiques qu'en raison des conclusions du taxonomiste, il est clair que les Caméléons indiens sont venus de l'ouest et n'ont pu pénétrer en Hindoustan qu'après la disparition des mers subsidentes qui, au Crétacé supérieur, isolaient l'Afrique de l'Asie.

Dès lors, le problème se restreint aux rapports des faunes de Madagascar et de l'Afrique. S'il n'y a pas d'espèces communes aux deux habitats, HILLENIUS estime cependant qu'il y a quelques cas de parenté très proche : *C. rhinoceratus* malgache serait très voisin de *C. xenorhinus* et de *C. carpenteri* africains; *C. nasutus* (Mad.)

de *C. tenuis* (Afr.); *C. bifidus* (Mad.) de *C. fischeri* et de *C. tavetensis* (Afr.).

S'inspirant alors des conceptions de REINIG et de VAVILOV, HILLENIUS cherche à situer le centre géographique de dispersion du genre *Chamaeleon*. A cette fin, il note, par rapport à une espèce relativement indifférenciée et qu'il considère même comme primitive, (*C. chamaeleon*) le nombre de caractères spécialisés ayant enrichi le patrimoine héréditaire du genre (lobes occipitaux, crêtes dorsale, gulaire, ventrale, caudale, squammation hétérogène, fossettes axillaires, casque, éperons tarsaux, protubérances nasales, cornes annelées,

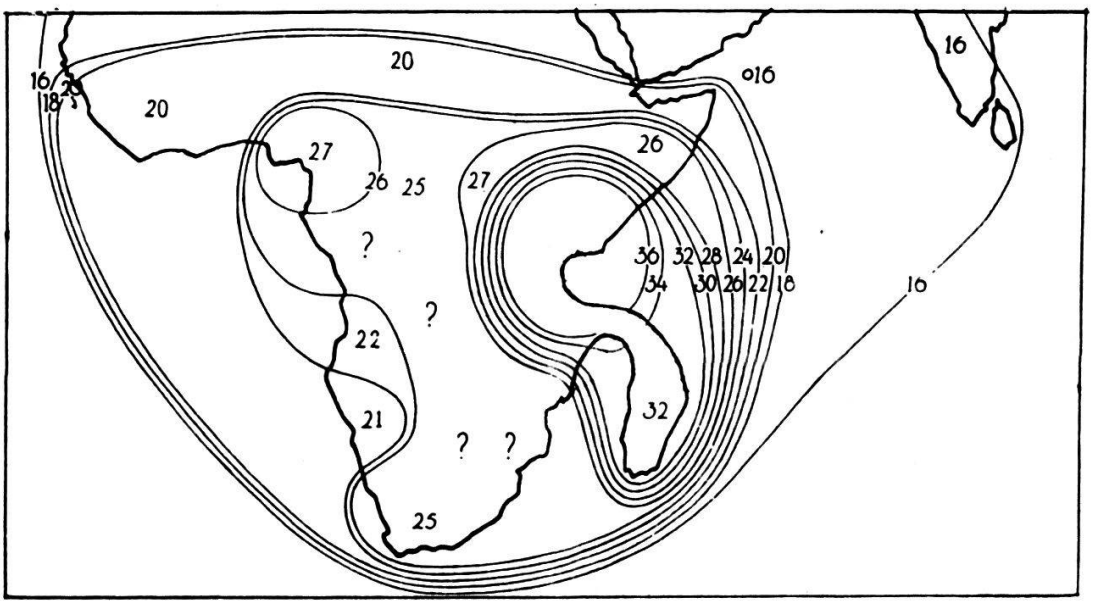

Fig. 17. — La même carte montrant la réunion oligocène de Madagascar et de l'Afrique.

etc...) et il examine la distribution géographique, non des espèces, mais de ces caractères. Il obtient ainsi une concentration maximum dans la région du Kenya et du Tanganika (36 caractères), celle de Madagascar étant un peu plus faible (32 caractères). En reliant par des courbes fermées les zones offrant le même nombre de caractères (isopseferes), HILLENIUS obtient la figure que je reproduis ici (fig. 16). d'où il conclut que le berceau du genre *Chamaeleon* est situé dans l'est de l'Afrique, au Tanganika et au Kenya.

Il va sans dire, et l'auteur hollandais le reconnaît, que cette méthode comporte un certain arbitraire (choix des caractères) et une imprécision due au fait que certaines régions ont été zoologiquement mieux explorées que d'autres, cette dernière remarque expliquant peut-être la forte concentration relevée au Caméroun.

Comme nous l'avons fait dans ce travail, HILLENIUS relève le rôle joué par la sélection naturelle, plus active sur le Continent noir que sur la Grande Ile à laquelle manquent plusieurs groupes de prédateurs. Ici encore, nos conclusions sont très voisines.

* * *

HILLENIUS reconnaît dans le centre de dispersion présumé, la présence de 21 espèces et de 38 caractères; à Madagascar, il compte 27 espèces et 32 caractères. Il me semble donc qu'il serait logique d'admettre un berceau africano-malgache, plutôt qu'un peuplement de la Grande Ile postérieur à une différenciation déjà avancée du groupe. En effet, selon l'hypothèse de HILLENIUS, l'invasion de Madagascar n'a pu avoir lieu avant l'Oligocène puisque le Canal de Mozambique a existé sans interruption du Lias jusqu'à l'époque oligocène (TERMIER, 1952) où une large connexion s'est établie. Or, si CAMP (1923) et ROMER (1947) ont raison en admettant que la séparation du rameau rhiptoglosse du tronc agamien s'est effectuée vers la fin du Crétacé et que l'épanouissement du groupe date du début du Tertiaire, les Caméléons avaient déjà un passé de 20 à 30 millions d'années lorsque l'établissement du pont oligocène leur ouvrit la route de Madagascar. C'est dire que l'aire africaine devait déjà être étendue et qu'il est difficile de concevoir pourquoi la faune de la Grande Ile n'a pas un aspect « périphérique », avec la perte d'allèles que cet aspect implique, et pourquoi, dans un milieu où la sélection naturelle est moins âpre que sur le Continent la spécialisation a été poussée aussi loin et a donné naissance à une diversité si étonnante. Je serais plutôt tenté d'admettre que l'épanouissement du groupe est plus tardif qu'il ne l'est généralement supposé et a coïncidé avec le comblement du Canal de Mozambique. En superposant (fig. 17) à la carte des isopseferes d'HILLENIUS, la carte du monde oligocène de TERMIER, l'idée d'un centre africano-malgache prend une singulière vraisemblance.

Manuscrit reçu le 15 mars 1960.

Travail subventionné par le Fonds national suisse de la Recherche scientifique.

ERATĂ

Pag.	Rîndul	În loc de:	Se va citi:	Din vina:
Soumaire pag. 3	18	dimenthylique	dimèthylique	Autorului
„	23	chamote	chamotte	„
„	33	sistèm	système	„
65	9 de jos	potenţional	potenţial	„
89	11 de jos	au ajutorul	cu ajutorul	„
94	22 de jos	exprmiare	exprimare	„
97	9 de sus	amic	mic	„
110	5 de sus	σ_{10-30} kgf/mm	σ_{10-30} kgf/mm²	„
110	4 de jos	σ_{5-10}	σ_{5-30}	„
111	1 de sus (Tab. 4)	kgf/mm²	σ_{5-30} kgf/mm²	„
112	2 de sus (Tab. 5)	kgf/mm²	σ kgf/mm²	„
137	9	caractéristique	caractéristiques	„
169	9 de jos	continuu	continu	„
197	2 de jos	$s_\delta =$	$S_\delta =$	„
199	12 de jos	синтезирования	симметризации	„
233	2 de jos	сомоставления	сопоставления	„
248	13	fleèche	flèche	„
341	14 de sus	acetaldehică	acetaldehidă	„
368	9	ajontant	ajoutant	„
392	19 de sus	A. Scleicher	A. Schleicher	„
394	9	à èlectrodes	aux électrodes	„
394	8	de électrogravimétrie	d'électrogravimétrie	„
394	7 de jos	Gelosco	Geloso	Tipografiei
399	2	sistème	système	Autorului
„	6	sistème	système	„
„	7	des bons	de bons	„
„	7	rezultats	résultats	„
„	9	compozition	composition	„

În Tom 4 (18) 1959, articolul tov. prof. O. E. Gheorghiu: Asupra unor sisteme de ecuaţii funcţionale matriciale, p. 13 rîndul 11 de sus în loc de „un singur argument" se va citi „un singur argument real şi pozitiv".