



Les caméléons

Des lézards fascinants et menacés

Ivan Ineich

Muséum national d'Histoire naturelle, Paris

Olivier Pauwels

Institut royal des sciences naturelles de Belgique

Photo ci-dessus : *Trioceros melleri* (ici au nord du Mozambique) est l'un des plus grands caméléons au monde. Quand il se sent menacé, il ouvre très grand la bouche, laissant entrevoir sa coloration buccale noire, et redresse ses deux lobes occipitaux pour se rendre plus menaçant.

Un corps fortement aplati latéralement, une queue et des pattes préhensiles, des yeux coniques et une langue exceptionnellement longue : leur morphologie particulière permet de les reconnaître au premier coup d'œil. Pas besoin d'être naturaliste : les caméléons, ce sont ces drôles de lézards qui changent de couleur. Et pourtant... cette particularité, qui leur permet de se fondre dans leur milieu, les rend plus difficiles à étudier dans la nature et ce n'est que récemment que l'on a commencé à s'intéresser à leur écologie. Parallèlement, leur aptitude à virer de coloration en a fait les objets d'un commerce menaçant cette importante famille de reptiles.

Les caméléons

Photo : Marius Burger



Ce superbe *Bradypodion thamnobates* de Howick, dans le KwaZulu-Natal en Afrique du Sud, illustre la diversité des appendices et des couleurs des caméléons. L'épithète *thamnobates* signifie « qui marche sur les arbustes ». Cette espèce est considérée comme quasi menacée par l'UICN.

Dites-le avec des couleurs

Les caméléons ont toujours fait l'objet d'admiration mais aussi de craintes liées à leur aspect et leur démarche étranges, comme en témoignent les écrits d'Aristote qui était déjà dans l'Antiquité étonné par leur capacité de changer soudainement de coloration. Ils se servent de cette faculté pour communiquer entre eux, se fondre dans leur environnement ou encore réguler leur température. La vision est primordiale chez ce groupe de lézards, ce qui explique l'importance de leur coloration pour leur vie sociale. Des cellules pigmentaires du derme appelées chromatophores sont directement sous contrôle du système nerveux autonome avec, semble-t-il, peu d'interactions hormonales à l'origine des changements de coloration. Ce sont les organes des sens et leurs informations véhiculées jusqu'au cerveau qui vont provoquer la modification de coloration.

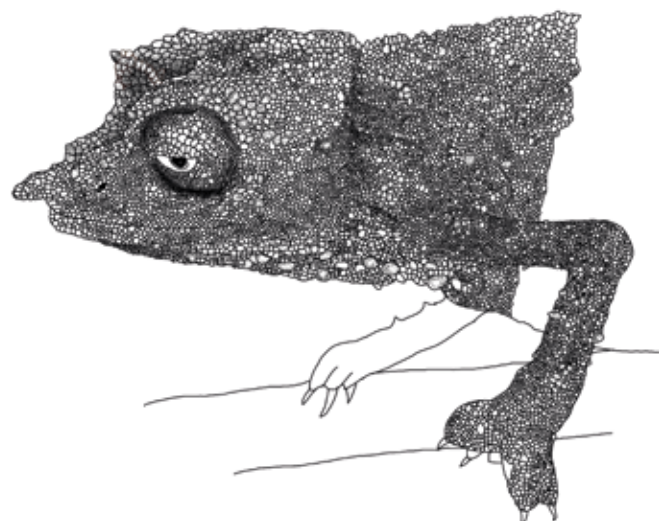
Quand ils dorment sur les branches la nuit, les caméléons deviennent très clairs, ce qui permet de les repérer à la lampe bien plus facilement que durant la journée – c'est à ce moment qu'ils sont souvent chassés. La lumière est à l'origine de l'assombrissement et souvent, la nuit, on peut voir un individu devenir sombre uniquement du côté éclairé par une lampe. Les caméléons pourraient donc être plus visibles la nuit par leurs prédateurs, mais peut-être dorment-ils à l'extrémité de branches très fines justement pour s'en protéger.

Une diversité remarquable

La plus petite espèce de caméléon ne dépasse pas 2 cm (*Brookesia micra*) alors que la plus grande (*Furcifer oustaleti*) atteint 30 cm,

toutes les deux étant malgaches. Selon les espèces, la masse corporelle peut varier d'un facteur de 1 à 2 000. Les mâles peuvent être morphologiquement identiques aux femelles ou alors présenter sur leur tête un casque ou des crêtes, des lobes sur la nuque, des appendices musculeux ou cornés sur le nez, des ornements sur la gorge (lobes, fanons et épines), ou encore des écailles agrandies en plaques sur leur dos et leurs flancs. Le genre africain *Trioceros* est le seul à présenter des cornes osseuses annelées, souvent chez les deux sexes, pouvant aller jusqu'à six cornes chez les *Trioceros quadricornis* du Cameroun. D'une espèce à l'autre, les mâles peuvent être plus grands ou plus petits que les femelles.

Dessin : Gérard Jakubowicz

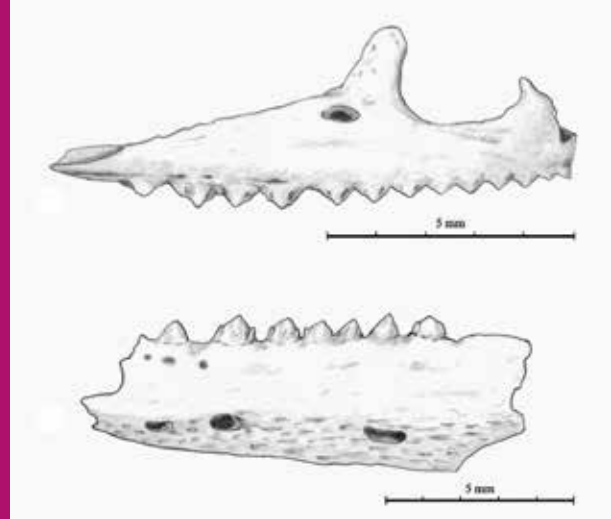


Ce portrait minutieux d'une femelle de *Rhampholeon spectrum* de Dibongo, au Cameroun, illustre la complexité de l'écaillage et la délicatesse de l'ornementation des caméléons.

Faire parler les os fossiles

Les informations apportées par les fossiles demeurent rares et les seuls vestiges pouvant être attribués aux caméléons avec certitude proviennent du Miocène d'Europe (il y a environ 20 millions d'années). En 2016, un lézard fossile datant du Crétacé et préservé dans de l'ambre de Birmanie a été reconnu comme la forme la plus basale du groupe, ce qui modifie considérablement les hypothèses biogéographiques précédentes sur l'origine des caméléons. Une origine des caméléons datant du Crétacé est également confortée par les données moléculaires. Ce fossile de Birmanie pourrait appartenir à la lignée primitive qui aurait colonisé l'Eurasie à partir de l'Inde qui s'y est rattachée en provoquant l'apparition de l'Himalaya. Auparavant, on admettait une origine malgache du groupe ou encore un scénario alternatif envisageant l'existence d'un **clade** « caméléon ancestral africain » qui aurait divergé des lézards agames autour du Crétacé tardif pour ensuite coloniser Madagascar et se diversifier en Afrique. Une première division datant d'environ 65 millions d'années sépare ensuite deux groupes fortement divergents, la majorité des caméléons étant séparée des petits

Dessin : Salvador Bailon



Ces restes fossiles attribués au caméléon commun (*C. chamaeleon*) sont relativement récents (Holocène, 10 000 ans au maximum). Ils proviennent de la région d'Oujda au nord-est du Maroc et ce sont les plus anciens restes fossiles de l'espèce connus du pays.

caméléons malgaches phylliformes (en forme de feuille) des genres *Brookesia* et *Palleon*, ne présentant que peu de facultés pour changer de couleur et une queue courte non préhensile.

La famille des Chaméléonidés comprend plus de 200 espèces réparties dans 12 genres : *Archaius* (Seychelles), *Bradypodion* (Afrique du Sud), *Brookesia* (Madagascar), *Calumma* (Madagascar), *Chamaeleo* (Afrique et sud-ouest asiatique), *Furcifer* (Madagascar), *Kinyongia* (Afrique), *Nadzikambia* (Afrique), *Palleon* (Madagascar), *Rhampholeon* (Afrique), *Rieppeleon* (Afrique) et *Trioceros* (Afrique). Avec 40 espèces, ce dernier genre, présent dans toute l'Afrique tropicale, est le plus riche au sein des caméléons. Les zones géographiques où les espèces se sont le plus diversifiées présentent une grande proportion d'espèces **endémiques**. Elles se situent à Madagascar, en Afrique australe et orientale, et dans les montagnes du Cameroun. De nombreuses espèces furent encore découvertes ces dernières années, et beaucoup restent à décrire. Une espèce malgache (*Furcifer pardalis*) a été anciennement introduite sur l'île de La Réunion où elle est officiellement protégée.

Lexique

Clade : groupe d'espèces ou de sous-espèces proches les unes des autres en termes de parenté et descendant toutes du même ancêtre. Un clade regroupe donc cet ancêtre commun et l'ensemble de ses descendants du point de vue évolutif.

Endémique : se dit d'une espèce présente seulement dans une certaine zone géographique.

Malgré leur aspect d'animal préhistorique, l'origine du groupe est relativement récente, datant du Cénozoïque (il y a moins de 65 millions d'années), alors que la majorité des autres familles de lézards sont plus anciennes. Sur la base des informations moléculaires récentes, on sait qu'une lignée primitive de caméléons a migré il y a 13 millions d'années d'Asie en Afrique et en Arabie, où elle s'est diversifiée il y a moins de 8 millions d'années. La famille comprend surtout des formes arboricoles à présent rencontrées en Afrique, à Madagascar, dans le sud-ouest asiatique et dans les régions méditerranéennes d'Europe (Espagne, Grèce et plusieurs îles). La diversité est légèrement supérieure en Afrique par rapport à Madagascar et ces deux régions regroupent près de 99 % des espèces actuelles. Seules trois espèces, apparentées aux formes d'Europe et d'Afrique du Nord, se rencontrent en Asie et en Arabie : *Chamaeleo arabicus* au Yémen et à Oman, *C. calypttratus* au Yémen, et *C. zeylanicus* en Inde, au Pakistan et au Sri Lanka. Aucun caméléon ne se rencontre plus à l'est, ni en Australie ni encore en Amérique.

Considérant la richesse spécifique de la famille par rapport à son âge, son succès évolutif est évident et reflète une diversification rapide à l'échelle des temps géologiques, ce qui est le cas d'autres groupes de reptiles (geckos ou scinques par exemple) au sein des lézards et des serpents (couleuvres et vipères). La diversification des caméléons découle sans doute de leur occupation des strates arborées débutée il y a 45 millions d'années.

Photo : Marius Burger



Bradypodion transvaalense est une espèce sud-africaine forestière, mais elle s'aventure aussi dans les jardins pour autant qu'ils soient densément boisés. Mariepskop, Afrique du Sud.

Des zones désertiques aux canopées tropicales

Les caméléons se rencontrent dans une importante fourchette de conditions climatiques, allant des zones chaudes et sèches désertiques aux forêts tropicales humides, en passant par les régions méditerranéennes et les forêts tropicales d'altitude. Les habitats occupés par les différentes espèces de caméléons sont de deux types : les canopées ouvertes où l'on rencontre surtout le genre *Chamaeleo*, et les canopées fermées (forêts). Les espèces de canopée fermée, les plus abondantes, sont également les plus spécialisées et présentent souvent des répartitions plus restreintes.

Comme les autres lézards, les caméléons peuvent atteindre leur température optimale (autour de 30 à 32 °C) par une thermorégulation comportementale, c'est-à-dire qu'ils régulent eux-mêmes leur température corporelle en s'exposant au soleil quand ils ont froid ou en se mettant à l'ombre quand ils ont trop chaud. Certaines espèces sont capables de survivre dans des environnements hostiles en surmontant les périodes de sécheresse par une estivation, véritable vie au ralenti. Les caméléons peuvent également contrôler leur coloration pour réguler l'absorption des radiations solaires par leur peau. Cette thermorégulation performante leur évite des expositions prolongées en zone

ouverte ensoleillée, les préservant ainsi mieux de leurs nombreux prédateurs. Ils possèdent aussi des exigences thermiques plus faibles que les autres lézards diurnes, ce qui leur a permis de coloniser des zones afro-montagnardes rarement occupées. La latitude extrême dans le groupe est atteinte par le caméléon commun (*Chamaeleo chamaeleon*) qui est capable d'entrer en phase de torpeur durant les périodes les plus froides.

Un mode de vie unique

Les caméléons sont de redoutables prédateurs spécialisés pour un mode de vie arboricole, adoptant des mouvements très lents pour passer inaperçus. Pourvus d'une faible masse musculaire, ils sont pourtant capables de se déplacer agilement sur des branches très fines, aidés en cela par deux particularités. D'une part, leurs doigts séparés en deux groupes opposables partiellement fusionnés leur permettent, telle une pince, de s'agripper fermement aux branches. D'autre part, leur queue peut s'accrocher aux brindilles comme une main supplémentaire, tandis qu'au repos elle est enroulée en une spirale caractéristique. Leur vision est primordiale pour s'alimenter mais aussi pour leur vie sociale et leurs comportements anti-prédateurs. Leurs yeux sont capables de bouger indépendamment l'un de l'autre et leur permettent une estimation très précise de la distance à laquelle se trouve une proie.

Véritable piège adhésif, leur langue, soutenue par une musculature puissante, est capable de capturer des proies pesant jusqu'à un tiers de leur propre poids. Lorsqu'elle est projetée, son accélération peut atteindre 1 500 m/s². Elle peut alors s'étendre sur une longueur égale à celle de leur corps, et permettre à une importante surface gluante d'entrer en contact avec la proie visée. L'extrémité de la langue sécrète un mucus dont la viscosité est 400 fois supérieure à celle de la salive humaine.

En contrepartie, leurs systèmes auditif et olfactif, moins utiles, sont peu développés par rapport à ceux des autres lézards. Malgré leur spécialisation vers un mode de vie arboricole, plusieurs espèces et genres de caméléons ont également conquis les milieux terrestres, souvent en compagnie d'autres formes arboricoles, occupant de la sorte la totalité de l'espace du sol à la canopée. La queue des espèces terrestres est généralement plus courte que celle des espèces arboricoles. On ne compte qu'un seul caméléon totalement terrestre : *Chamaeleo namaquensis*, que l'on peut observer dans les déserts d'Afrique australe.

Sans doute parce qu'ils sont mimétiques et difficiles à observer, l'écologie des caméléons n'a été appréhendée que récemment, surtout à Madagascar. On trouve des caméléons arboricoles et terrestres, mais aucun fouisseur, ni aquatique.

Photo : Ivan Ineich



En plus d'utiliser leurs doigts en pince et leur queue préhensile, la majorité des caméléons, comme ce *Trioceros melleri*, peuvent raidir leur corps et se dresser pour passer d'une branche à l'autre dans la canopée. Mozambique.

Photo : F. Girard



Bradypodion transvaalense est un caméléon sud-africain vivipare. Ici, une femelle en captivité donnant naissance à des petits, déposés sur une branche. Ils sont entourés de leur membrane foetale dont ils se débarrasseront rapidement.

« La reproduction des caméléons est très variable. Il y a des formes ovipares, mais également des lignées entièrement vivipares. »

Photo : Olivier Pauwels



Cette femelle de *Chamaeleo dilepis* doit se dépêcher de creuser son nid et d'y pondre ses œufs avant d'être repérée par un prédateur. Descendre au sol est toujours un événement risqué pour un caméléon arboricole. Gamba, Gabon.

La reproduction des caméléons est très variable. Il y a des formes ovipares, mais également des lignées entièrement vivipares qui se rencontrent principalement aux altitudes et latitudes extrêmes, notamment dans les genres *Bradypodion* en Afrique du Sud et *Trioceros* dans les montagnes d'Afrique centrale, jusqu'à près de 4 000 m d'altitude. Les formes montagnardes ne sont pas toutes vivipares : on trouve à Madagascar des espèces ovipares, comme *Calumma hillenius* et *Furcifer campani*, dont la durée d'incubation est très longue (jusqu'à 265 jours), les températures basses causant un développement plus lent.

De façon tout à fait singulière au sein des tétrapodes, une espèce du sud-ouest aride malgache, *Furcifer labordi*, présente un cycle de vie annuel remarquable. La quasi-totalité de la population n'existe que sous la forme d'œufs durant huit à neuf mois de l'année. Ce type de reproduction est adapté aux conditions climatiques de la région, qui présente des températures et une pluviométrie basses d'avril à octobre, puis plus élevées de novembre à mars. Les œufs pondus vont ralentir leur développement durant la période fraîche et sèche pour permettre une éclosion presque synchrone chez tous les individus dans des

conditions climatiques optimales, une fois que les adultes auront presque totalement disparu. Après éclosion, la croissance des jeunes est très rapide, de façon à permettre la survie de l'espèce qui doit se reproduire avant l'arrivée des conditions climatiques défavorables de l'année suivante. Une seconde espèce vivant au même endroit, *Furcifer verrucosus*, adopte une autre stratégie pour surmonter chaque année la saison froide et sèche : elle estive et attend les jours meilleurs.

Les espèces ovipares déposent leurs œufs au sol, enterrés ou simplement dans un creux recouvert de feuilles mortes. Durant la ponte, les femelles sont particulièrement vulnérables face aux prédateurs ou sur les routes car elles sont gênées par leurs œufs qu'elles doivent impérativement déposer au sol. Le mâle reste parfois plusieurs mois près de sa femelle et la protège, mais cela n'est pas toujours la règle. Les combats entre mâles pour l'accès aux femelles sont fréquents et engendrent souvent des blessures. Chez le caméléon commun, le mâle s'accouple et protège plusieurs femelles durant la saison de reproduction. Il passera de l'une à l'autre dès que la coloration et le comportement de rejet d'une femelle indiqueront sa gravidité (gestation).

Leur régime alimentaire fait l'objet de nombreuses études. Ils se nourrissent surtout d'insectes. On utilise principalement l'analyse de leurs fèces pour identifier leurs repas. Ces lézards chassent de façon originale, en se déplaçant très lentement tout en faisant des pauses pour se mettre à l'affût. Comme chez d'autres lézards, plusieurs espèces peuvent ingérer des végétaux ou des fruits, surtout dans les régions les plus arides. La majorité des caméléons étudiés présentent un régime alimentaire généraliste opportuniste avec des proies dont la taille varie en fonction de la leur, incluant chez les adultes des vertébrés comme des oiseaux, des amphibiens, des lézards et parfois des serpents. Le cannibalisme n'est pas rare.

Du fait de leur mode de vie surtout arboricole, les caméléons sont consommés par les mammifères qui grimpent, les oiseaux et les serpents, plus rarement par les amphibiens. Certains invertébrés sont également prédateurs des œufs de caméléons ou des juvéniles, surtout les fourmis et les araignées. La défense des caméléons est basée sur le camouflage qui utilise la couleur, les dessins mais aussi les mouvements imitant une feuille secouée par le vent, ce qui n'a toutefois jamais été démontré expérimentalement. Certains individus peuvent rester longtemps

sans bouger, feignant d'être morts. Les caméléons sont également capables de raidir leur corps pour ressembler à une brindille ou encore de se laisser tomber au sol depuis de très hautes branches sans en souffrir. Un caméléon est souvent prévenu de l'approche d'un prédateur lorsque la fine branche sur laquelle il se trouve se met à bouger.

Un futur incertain

Les évaluations les plus récentes de l'Union internationale pour la conservation de la nature (UICN) montrent que près des deux tiers des espèces actuelles de caméléons sont menacées ou quasi menacées. Ceci provient sans doute du fait de l'habitat purement forestier de nombreuses espèces, les forêts étant elles-mêmes fortement menacées par l'agriculture, la déforestation, l'industrie minière, etc. Certains animaux introduits (chats, fourmis, etc.) représentent un danger pour les espèces endémiques à répartition limitée. Plusieurs espèces de caméléons ne sont présentes que dans un unique massif montagnard forestier (par exemple *Kinyongia magomberae*, décrit en 2009, des Montagnes

Photo : Ivan Ineich



Ce caméléon (*Furcifer angeli*) appartient à un genre très diversifié à Madagascar. Il se déplace avec beaucoup d'aisance sur les troncs et les branches à l'aide de ses doigts en pince et de sa queue préhensile.

Les caméléons

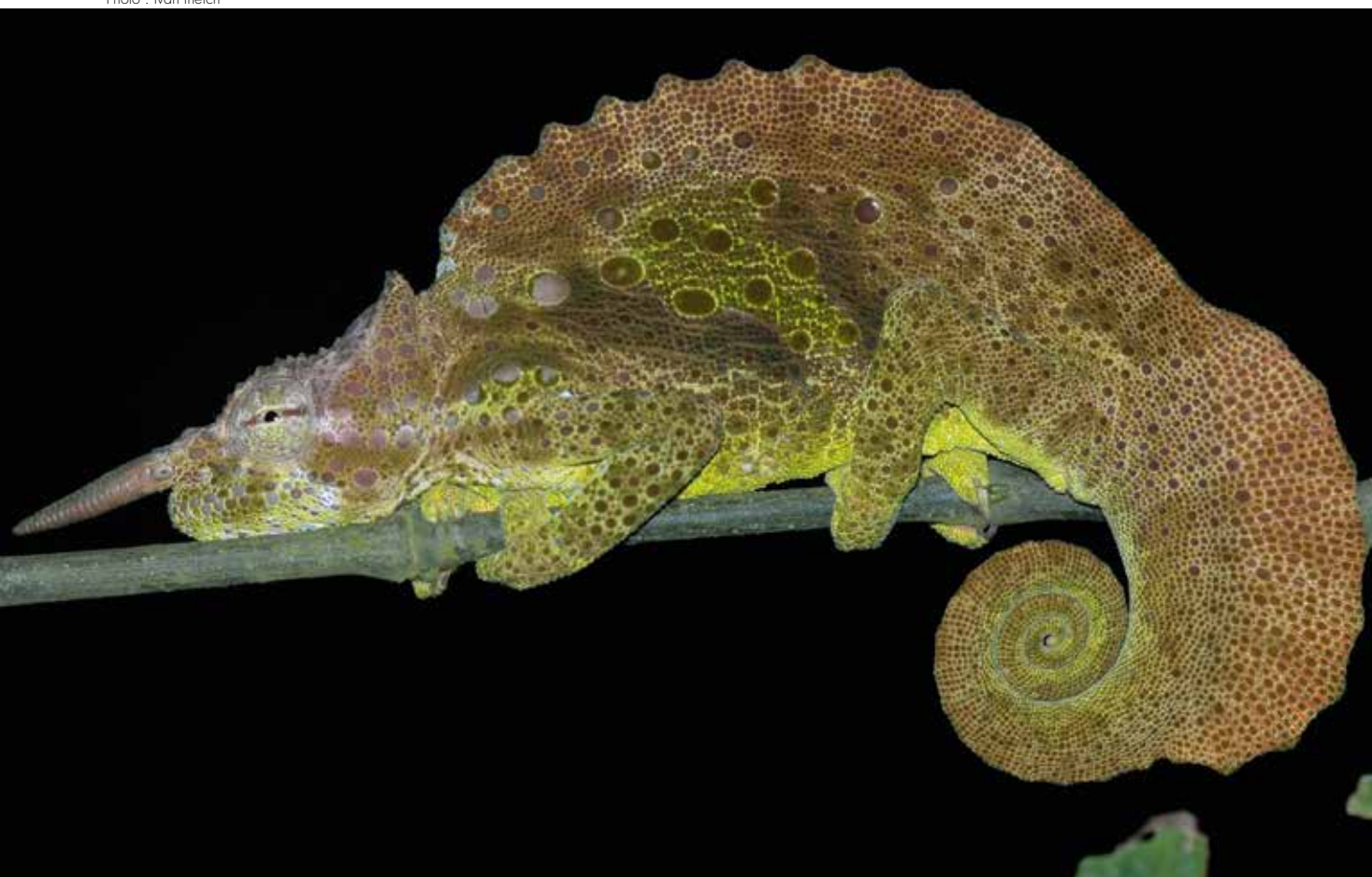
Udzungwa en Tanzanie ou encore *Nadzikambia baylissi*, décrit en 2010, du Mont Mabu au Mozambique).

En plus de la dégradation de leur milieu naturel, l'originalité morphologique des caméléons, liée à leur biologie extrêmement spécialisée, leur vaut d'être intensivement traqués dans les forêts pour être vendus comme animaux de compagnie. La forte demande de nouveaux animaux de compagnie (NAC) depuis les années 1980 est à l'origine d'un vaste commerce de caméléons issus majoritairement de populations sauvages. Les États-Unis sont largement à la tête de ce commerce, mais la France n'est pas épargnée. Ces lézards restent cependant des animaux dont l'élevage est délicat et la durée de vie captive courte, bien souvent inférieure à une année.

Presque tous les caméléons figurent sur l'Annexe II de la Convention de Washington, relative aux espèces de faune et de flore sauvages menacées d'extinction par le commerce international. Leur commerce international est par conséquent soumis à des quotas annuels. *Brookesia perarmata*, une petite espèce malgache très recherchée, est en revanche inscrite à l'Annexe I (tout commerce en est interdit), et quelques autres espèces de ce genre figurent à l'Annexe II. Une synthèse

des données sur le commerce des caméléons de 1977 à 2010 indique que plus de 1,37 million d'individus ont été exportés depuis leurs pays d'origine, dont près d'un million après 1994, soit 59 000 à 80 000 individus par an selon les années. *Chamaeleo senegalensis* est l'espèce la plus largement commercialisée, surtout en provenance du Ghana, du Bénin et du Togo. La Tanzanie était à la tête des pays exportateurs de caméléons durant cette période. De 1977 à 2010, les États-Unis ont dominé les pays importateurs avec plus de 884 000 caméléons importés (64 % des exportations contre 26 % pour l'Europe). Durant ces mêmes années, la France a importé légalement 37 588 caméléons (2,7 % du total). Malgré quelques vaines tentatives pour contrôler les sources (femelles gravides capturées puis libérées après leur ponte ou élevages à partir d'un stock sauvage initial clairement défini et contrôlé), la majorité des caméléons sont toujours prélevés directement dans la nature. Certaines espèces qui semblent abondantes ont longtemps été vendues à des prix si bas que cela a entraîné une très forte mortalité à tous les niveaux de la chaîne commerciale, car l'impact financier des pertes était insignifiant. Peu de soins étaient prodigués aux animaux et la mortalité à leur arrivée et en captivité

Photo : Ivan Ineich



Trioceros montium est un magnifique caméléon montagnard endémique du Cameroun dont le mâle présente deux longues cornes presque parallèles. Cette espèce, protégée, est très recherchée pour la terrariophilie.

« Près des deux tiers des espèces actuelles de caméléons sont menacées ou quasi menacées. »

Photo : Ivan Ineich



De nombreux caméléons restent à décrire, comme cette espèce du genre *Brookesia* observée en novembre 2016 à Madagascar, dont la longueur totale ne dépasse pas 5 cm.

était spectaculaire, sans que le commerce ne perde en rentabilité. De 2003 à 2012, les prélèvements d'animaux sauvages restaient encore élevés : 84 800 individus de Madagascar, plus de 100 000 d'Éthiopie et de la République démocratique du Congo, et 178 000 de Tanzanie. Voués à une mort certaine, souvent très rapide dans des conditions de captivité inadaptées à leurs besoins essentiels, ces caméléons n'ont été arrachés à leur forêt natale que pour le désir de l'acheteur d'assouvir un besoin de possession et d'exotisme. L'éducation et la sensibilisation pourraient être des outils efficaces pour enfin totalement interdire ce massacre légalisé. ■

I. I. et O. P.

Pour en savoir plus

- Tilbury C. 2010. *Chameleons of Africa - An atlas. Including the Chameleons of Europe, the Middle East, and Asia*. Chimaira, Frankfurt am Main. Frankfurter Contributions to Natural History vol. 37. 831 pages.
- Tolley K. & Herrel A. (éd.). 2014. *The Biology of Chameleons*. University of California Press, Berkeley & Los Angeles, California, USA. i-xii + 275 pages.