# CARYOTYPES DES CAMÉLÉONS MALGACHES ET SYSTÉMATIQUE

## SYNTHÈSE DES DONNÉES ACQUISES

PAR

Robert M. BOURGAT (1)

Institut Pasteur de Madagascar (B. P. 1 274 — Tananarive) et Laboratoire de Zoologie, Faculté des Sciences

### RÉSUMÉ

Le genre Chamaeleo est actuellement représenté à Madagascar et aux Comores par 33 espèces et 5 sous-espèces. Les caryotypes de 12 d'entre elles seulement sont connus. Dans ce travail, ceux de C. lateralis, C. brevicornis, C. labordi, C. rhinoceratus, C. oustaleti et C. pardalis, ont été vérifiés.

La présente mise au point met en évidence les problèmes phylogénétiques auxquels on se heurte actuellement, à l'intérieur d'espèces fortement polymorphes et à vaste aire de répartition, et dans certains groupes morphologiques. La connaissance des caryotypes du plus grand nombre possible d'espèces devrait permettre de proposer des solutions satisfaisantes à ces difficultés.

#### SUMMARY

The genus Chamaeleo is represented in Madagascar and in Comores islands by 33 species and 5 sub-species. The karyotypes of only 12 species are known. In this work, we have verified the karyotypes of the following species: C. lateralis, C. brevicornis, C. labordi, C. rhinoceratus, C. oustaleti and C. pardalis.

The present article shows the phylogenetic problems which exist within the species strongly polymorphic and with a vast area of distribution, and whithin some morphologic groups.

The knowledge of karyotypes of most species will allow convenient solutions to these difficulties.

\*

Centre d'épanouissement ou îlot de survivance, Madagascar (plus les Comores) est la région du globe où la famille des Chamaeleonidae est la mieux représentée avec 33 espèces et 5 sous-espèces de Chamaeleo et 14 espèces de Brookesia, alors que selon la dernière révision (R. MERTENS, 1966) les espèces en dehors de ce domaine sont au nombre de 41 Chamaeleo et 7 Brookesia. Au cours des dernières décennies, les Caméléons malgaches, isolément ou associés aux africains, ont fait l'objet de plusieurs travaux taxonomiques et cytotaxonomiques, parmi lesquels ceux de: F. Angel, 1942 -D. HILLENIUS, 1959 - R. Mertens, 1966 - R. Mat-THEY, 1957 — R. MATTHEY et J. VAN BRINK, 1960 sont les plus importants. Depuis une dizaine d'années E.-R. Brycoo apporte une contribution de premier plan à la systématique des Chamaeleonidae malgaches fondée sur les abondantes et précieuses récoltes qu'il est à même de réunir. Mais des problèmes phylogénétiques subsistent ou apparaissent dont la solution ne peut-être attendue que de l'utilisation de critères systématiques de plus en plus fins. En ce sens, la caryologie fournit une aide précieuse et la poursuite des recherches déjà effectuées en ce domaine paraît particulièrement opportune. En l'entreprenant, il est utile de faire brièvement le point sur l'état actuel des connaissances, ainsi les principales difficultés recontrées seront mises en évidence. Tel est le but de la présente notendans

<sup>(1)</sup> Il nous est particulièrement agréable de pouvoir exprimer ici notre profonde gratitude au docteur E.-R. BRYGOO, Directeur de l'Institut Pasteur de Madagascar pour les conditions de travail particulièrement favorables qu'il nous assure dans ses laboratoires et les précieux conseils qu'il nous prodigue toujours.

Nous adressons aussi nos remerciements au docteur Y. Rumpler, Maître de Conférences à l'Ecole Nationale de Médecine de Tananarive, pour toute l'aide bienveillante qu'il veut bien nous accorder.

laquelle sont inclus certains de nos résultats qui corroborent les faits précédemment établis (1), (2).

L'examen de chaque espèce est abordé approximativement dans l'ordre proposé par D. HILLENIUS, 1959 qui permet de souligner au passage les principales questions d'ordre pluri-spécifique en évitant les redites.

D. HILLENIUS, 1959 rassemble *C. polleni* Peters, 1873 originaire de Mayotte, une des îles de l'archipel des Comores (3), et *C. Cephalolepis* Gunther, 1880 de la Grande-Comore dans le premier groupe des Caméléons malgaches, bien que ces espèces vivent en dehors de Madagascar. La garniture chromosomique de *C. cephalolepis* (R. Matthey, 1957) (4) composée de 7 paires de métacentriques,

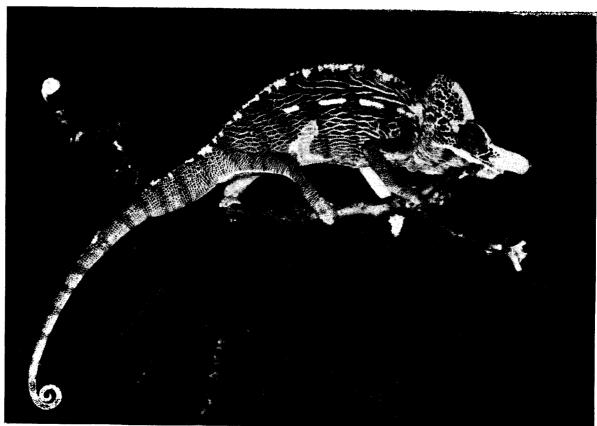
une paire d'acrocentriques et 5 paires de petits éléments dont seuls les deux derniers méritent le nom de microchromosomes serait, compte tenu du déclin graduel de la taille, une des plus primitives, et en tout cas parfaitement représentative du type insulaire auquel appartient en particulier le génome de *C. pardalis*. Peut-être faut-il faire un rapprochement avec le raisonnement de R. BOURGAT, 1970 qui, relevant des analogies purement morphologiques entre *C. cephalolepis* et certaines formes de *C. pardalis* décèle dans le genre *Chamaeleo* une tendance micro-insulaire (1).

C. rhinoceratus Gray, 1845: autour de cette espèce une confusion particulière a régné. En résumé, D. Hillenius, 1959 après avoir justement établi l'identité de C. barbouri Hechenbleikner, 1942 et de la femelle de C. labordi Grandider, 1872 ne reconnaît qu'une seule bonne espèce de Caméléon à rostre impair et rigide de l'Ouest malgache: C. rhinoceratus, avec laquelle il met en synonymie C. labordi et C. voeltzkowi Boettger, 1893 statut qui était déjà celui de C. antimena Grandider, 1872. Le cas de C. monoceras Boettger, 1913 restant

<sup>(1)</sup> L'expression « micro-insulaire » est utilisée pour éviter de nommer « île » à la fois Madagascar (500 000 km²) et des terres comme la Réunion (2 500 km²), les Comores, Nosy-Be, etc.



Photo A. Fournel



<sup>(1)</sup> Travail effectué avec la collaboration technique de Mlle Jeannette Raharimalala.

<sup>(2)</sup> Les plaques métaphasiques ont été obtenues à partir de fragments testiculaires, traités à l'eau distillée, écrasés, et colorés au Feulgen.

<sup>(3)</sup> L'archipel des Comores est situé dans le Canal du Mozambique au nord-ouest de Madagascar.

<sup>(4)</sup> Selon cet auteur, les caryotypes des Chamaeleonidae sont de deux formes qu'il qualifie d'insulaire (déclin graduel de la taille des chromosomes) et de continentale (démarcation nette entre macro et microchromosomes).

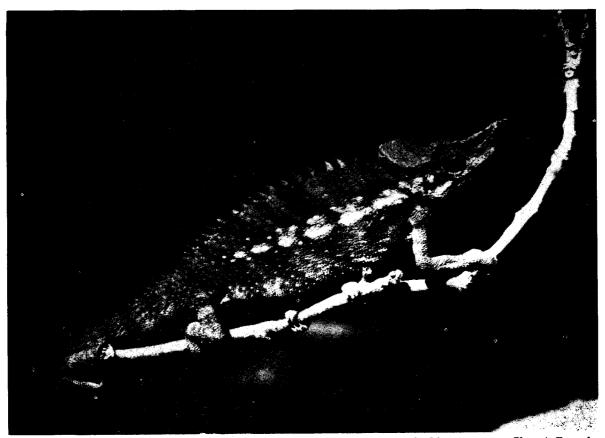
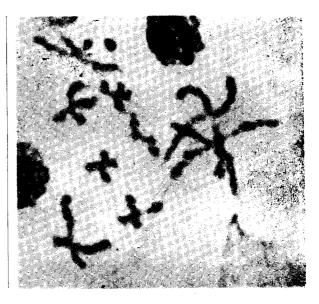
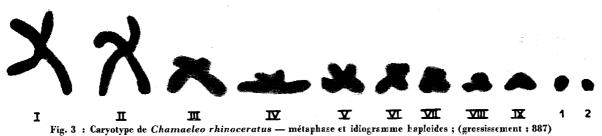


Fig. 2 : Chamaeleo antimena GRANDIDIER, 1872 (mâle) Photo A. Fournel La structure de la crête dorsale et de l'écaillure permet de différencier nettement cette espèce du C. labordi (fig. 1).

à trancher. E.-R. Brygoo et Ch.-A. Domergue, 1968 revalidant C. labordi (fig. 1) et C. antimena (fig. 2) donnent à C. rhinoceratus les limites qui lui sont actuellement reconnues. Ces auteurs établissent : que le spécimen identifié comme C. monoceras et dont R. Matthey et J. Van Brink, 1960 décrivent le caryotype est en fait un C. rhinoceratus, d'autre part, que le spécimen étudié sous le nom de C. voeltzkowi par R. Matthey et J. Van Brink, 1956 est en fait un C. labordi.

R. Matthey et J. Van Brink, 1960 trouvent chez C. rhinoceratus: «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... une paire de petits acrocentriques et deux paires de m». Nos observations (fig. 3) confirment ces données, en précisant que les éléments des couples I, II et V sont médiocentriques.





Quant au génome de *C. labordi* selon R. MATTHEY et J. VAN BRINK, 1956 il se compose de «9 paires de sub-métacentriques, la sixième tendant à l'acrocentrie, formant une série passant insensiblement aux trois couples les plus petits...». C'est ce que nous obtenons aussi (fig. 4) avec toutefois une réserve sur la «tendance à l'acrocentrie» de la sixième paire et la précision que seuls les éléments de la douzième, punctiformes, peuvent être considérés comme des microchromosomes.

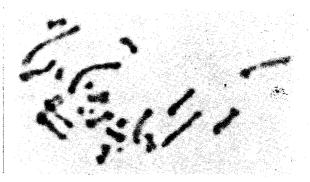




Fig. 4: Caryotype de C. labordi; 2 n = 24:22 M + 2 m (grossissement: 800).

L'opposition relevée par D. HILLENIUS, 1963 entre les résultats qu'il avait obtenus et ceux de la caryologie se trouve ainsi expliquée. Il est tout à fait remarquable que les conclusions des cytologistes soient venues précéder celles de taxonomistes amenés à partir de l'examen d'un grand nombre de spécimens, à séparer de bonnes espèces antérieure-rement considérées comme synonymes.

Les trois espèces Chamaeleo angeli Brygoo et Domergue, 1968 C. belalandaensis Brygoo et Domergue, 1970 — C. tuzeti Brygoo, Bourgat et Domergue, sous-presse (fig. 5), dont les caryotypes sont à décrire, ne sont connues que par le type ou par un petit nombre d'individus (C. angeli).

Fig. 5 : Chamaeleo tuzeti BRYGOO, BOURGAT et DOMERGUE (sous-presse) Ce Caméléon se sépare de C. labordi par la conformation de son appendice rostral Photo A. Fournel



C. monoceras: aucune récolte de cette espèce n'a été signalée depuis l'originale. Le spécimen étudié sous ce nom par R. MATTHEY et J. VAN BRINK, 1960 était en réalité un C. rhinoceratus. Le statut de C. monoceras est donc problématique en l'état actuel de nos connaissances.

Les espèces de l'Ouest de Madagascar, à rost e impair et rigide présentent entre elles de sérieuses analogies morphologiques et leurs domaines géographiques sont communs ou voisins. L'étude de leurs génomes doit être menée avec la plus grande attention.

Chamaeleo lateralis Gray, 1831 est sub-ubiquiste à Madagascar. Sa formule chromosomique, voisine de celle de C. labordi (C. voeltzkou i sensu R. Matthey et J. Van Brink) se compose de 24 éléments dont la taille décroît graduellement (I). La onzième paire est encore reconnaissable comme métacentrique (R. Matthey et J. Van Brink, 1956). Nous avons aussi observé cette garniture (fig. 6). Les paires VI VII, et IX sont formées d'éléments médiocentriques, les I, II, III, IV, V, VIII, X et XI de sub-médiocentriques. Il est à noter que dans la région de Tanandava C. lateralis présente des dimensions nettement supérieures à ce qui est normal pour l'espèce dans le reste de l'Île.

mosomes ». Nous avons bien décompté 22 chromosomes (fig. 7) répartis en médiocentriques (paires II, VI, VII et VIII), sub-médiocentriques (I, III, IV, IX, X), sub-médiocentriques à centromères distaux (V). Seule la onzième paire est punctiforme.

Chamaeleo verrucosus Cuvier, 1829 : bien que sa terra tipica soit l'île Bourbon (île de la Réunion) cette espèce est strictement malgache. Si sa forme typique n'offre aucune difficulté de détermination, il existe des spécimens intermédiaires C. oustaleti C. verrucosus délicats à identifier; l'étude de

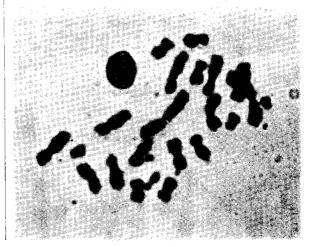




Fig. 6 : Caryotype de C. lateralis. (Grossissement : 550)

Chamaeleo campani Grandidier, 1872 morphologiquement voisin du précédent dont il se rapproche par une double rangée de cônes dorsaux, caractère exceptionnel chez les Caméléons malgaches, en diffère nettement par son caryotype (R. Matthey, 1957) composé de 12 macrochromosomes et de 14 microchromosomes. Pour tenir compte des données de la cytologie D. Hillenius, 1963 sépare ces deux espèces préalablement rassemblées (D. Hillenius, 1959) dans le troisième groupe des Caméléons malgaches. Il est intéressant que la structure de leurs hémipénis (Ch.-A. Domergue, 1963) tende aussi à les différencier, donc à rejoindre les données de la cytologie.

Chamaeleo oustaleti Mocquard, 1894 très répandu à Madagascar, est le plus grand des Caméléons actuels. Sa garniture chromosomique (R. Matthey et J. Van Brink, 1956 — Matthey, 1957) se compose de 22 chromosomes formant « une série progressivement décroissante; seuls 4 éléments peuvent être considérés comme des microchro-

Chamaeleo verrucosus semicristatus BOETTGER, 1894: en l'état actuel de nos connaissances, et faute de récolte récente, nous suivons R. MERTENS, 1966 qui situe ce Caméléon au rang de sous-espèce de C. verrucosus.

Chamaeleo pardalis Cuvier, 1829 du littoral oriental et nord-occidental de Madagascar et de la Réunion, présente des variations morphologiques liées à la distribution géographique, qui, à leur paroxysme, marquent une similitude importante avec C. cephalolepis, ce qui suggère la possibilité d'une tendance micro-insulaire (R. Bourgat, 1969). C. pardalis possède 22 chromosomes dont la taille décroît graduellement (R. Matthey et J. Van Brink, 1956): 10 paires de chromosomes métacentriques, et une paire de microchromosomes. Nous avons

l'ornementation des hémipénis peut apporter une aide précieuse en ce domaine (R. Bourgat et E.-R. Brygoo, 1968). Mais, la description du caryotype de *C. verrucosus* typique associée à des recherches cytologiques portant sur des individus « intermédiaires » originaires de divers points de l'île s'avère à l'heure actuelle indispensable à une mise au point de la systématique de cet ensemble.

<sup>(1)</sup> C'est par erreur que R. Matthey, 1957, pp. 719 et 721 indique pour C. lateralis 2 n = 22.

observé une telle série (fig. 8), les centromères se trouvant en position submédiane proximale (I, II, III, VII, VIII, IX) ou sub-médiane distale (IV, V VI).

L'étude caryotypique comparative des *C. pardalis réunionnais*, séparés de la souche malgache et isolés depuis près de deux siècles, fournira une contribution intéressante à la connaissance de l'évolution des populations insulaires.

Chamaeleo nasutus Dumeril et Bibron, 1836 est le plus répandu des Caméléons de petite taille à Madagascar. Son génome comprend 34 chromosomes répartis en 16 macrochromosomes métacentriques et 18 microchromosomes. Il constitue un intermédiaire entre le type insulaire auquel il se rattache par ses septième et huitième paires à peine plus petites que la sixième, et continental dont il se rapproche par la nette séparation qui existe entre macrochromosomes et microchromosomes. Les hémipénis de C. nasutus seraient nettement individualisés parmi les autres groupes » (Ch.-A. Domergue, 1963).

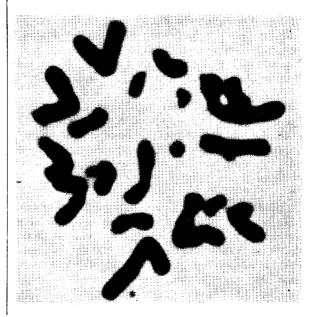
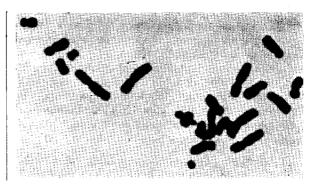






Fig. 7: Caryotype de C. oustaleti. (Grossissement 1225)

Chamaeleo gallus Gunther, 1877 est morphologiquement très proche du précédent, pourtant sa formule chromosomique typiquement continentale l'en éloigne nettement (R. Matthey, 1961). En effet, C. gallus comme C. nasutus possède 34 chromosomes, mais différemment répartis en groupes bien différenciés : 12 macrochromosomes en V métacentriques et 22 microchromosomes. Une parenté entre ces deux espèces est difficile à envisager puisqu'il faudrait admettre que plusieurs « mutations chromosomiques ne se sont accompagnées que d'une unique mutation génique ».



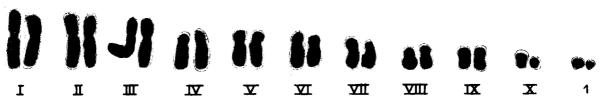


Fig. 8: Caryotype de C. pardalis. (Grossissement 1000)

Chamaeleo fallax Mocquard, 1900 — Chamaeleo boettgeri Boulenger, 1888 — Chamaeleo linotus Muller, 1924 — Chamaeleo guibei Hillenius, 1959 sont des espèces morphologiquement voisines dont la taille est réduite et qui présentent comme C. nasutus et C. gallus un appendice rostral mou. C. boettgeri — C. linotus et C. guibei sont pourvus de lobes occipitaux. Le caryotype de ces 4 espèces reste à décrire.

Chamaeleo brevicornis Gunther, 1879 est le plus répandu des Caméléons à lobes de la forêt de l'Est de Madagascar. Son caryotype composé de 18 grands éléments méta ou sub-métacentriques et de 14 microchromosomes est à rapprocher de celui de C. nasutus auquel on peut passer par schéma robertsonien en homologuant la neuvième paire de macrochromosomes de C. brevicornis à deux paires de microchromosomes de C. nasutus (R. MATTHEY, 1961).

Nous avons aussi noté 2 n = 32 (18 M + 14 m) chez C. brevicornis (fig. 9).

Chamaeleo brevicornis tsarafidyi Brygoo et Domergue, 1970 — Chamaeleo malthe Gunther, Chamaeleo balteatus Dumeril et Bibron in C. et A. Dumeril, 1851.

Les caryotypes de ces Caméléons restent à décrire. Leur connaissance présentera d'autant plus d'intérêt que la position cytologique du *C. parsonii*, à caractère confinental, est tout à fait particulière à Madagascar.

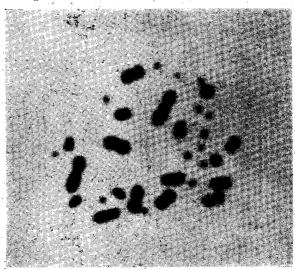




Fig. 9 : Caryotype de Chamaeleo brevicornis. (Grossissement 836) (2 n  $\equiv$  32 ; 18 M + 14 m)

1879 — Chamaeleo cucullatus Gray, 1831 — Chamaeleo tsaratananensis Brygoo et Domergue, 1967 constituent avec C. brevicornis un groupe morphologiquement homogène dont les principaux liens sont la taille et la présence de lobes occipitaux. Leur génome (sauf celui de C. brevicornis) n'est pas connu.

Chamaeleo parsonii Cuvier, 1824 (fig. 10): sa grande taille, sa couleur et son double appendice rostral osseux foliacé, en font une des espèces malgaches les plus remarquables. La formule chromosomique fait apparaître une distinction nette entre les 12 macrochromosomes métacentriques et les 24 microchromosomes.

Le problème de la systématique du groupe C. parsonii est abordé par E.-R. Brygoo et Ch.-A. Domergue, 1969 qui apportent d'utiles éclaircissements. Ces auteurs reconnaissent :

Chamaeleo parsonii cristifer Methuen ei Hewitt, 1912.

Chamaeleo globifer Gunther, 1879.

Chamaeleo oshaughnessyi Gunther, 1881.

Chamaeleo willsii Gunther, 1895 possède 28 chromosomes répartis en 14 macrochromosomes et 14 microchromosomes (R. Matthey et J. Van Brink, 1960). La formule est continentale par sa distribution nette en M et m toutefois « la distinction entre M et m est moins tranchée que dans une formule continentale typique ». La situation de C. willsii est donc intéressante par son caractère intermédiaire, et ses rapports avec C. parsonii, à formule continentale typique selon le critère de Matthey et Van Brink, méritent d'être précisés. Pour cela la connaissance des caryotypes des autres espèces des groupes C. parsonii et C. willsii paraît nécessaire.

Les espèces et sous-espèces voisines de C. willsii actuellement reconnues sont :

Chamaeleo willsii petteri Brygoo et Domercue, 1966.

Chamaeleo minor Gunther, 1879.

Le statut de *Chamaeleo bifidus* Brogniart, 1800 est imprécis, son rattachement au groupe *C. willsii* n'étant pas évident compte tenu, en particulier de sa taille nettement supérieure et de la



Fig. 10: Chamaeleo parsonii CUVIER, 1824 (mâle)

Photo A. Fournel

structure de ses hémipénis qui tend à les différencier (Ch.-A. Domergue, 1963).

D. HILLENIUS, 1959 rassemble: Chamaeleo gastrotaenia Boulenger, 1888 et Chamaeleo furcifer Vaillant et Grandidier, 1880 dans l'ultime groupe des Caméléons malgaches. La description de Chamaeleo gastrotaenia marojezensis BRYGOO, BLANC et DOMERGUE, 1970, confirme cette association puisque la nouvelle sous-espèce possède des « éléments morphologiques qui tendent à atténuer les deux caractères différentiels les plus nets » entre C. gastrotaenia et C. furcifer. Un aspect important de l'intérêt offert par ce groupe est que C. gastrotaenia marojezensis « soit apparenté par l'ornementation de ses hémipénis » à Chamaeleo tigris Kuhl, 1820 des Séchelles, espèce « dont l'aire d'habitation est franchement insulaire mais qui présente des caractères morphologiques propres aux Caméléons africains » (R. Bourgat et Ch.-A. Domergue, 1971). Là, encore, la cytologie apportera des éléments, certainement utiles, à la connaissance de la phylogénie du genre, et peut-être surprenants.

#### CONCLUSION

On dénombre actuellement à Madagascar et aux Comores dans le genre Chamaeleo 33 espèces et

5 sous-espèces. Le caryotype de 12 d'entre elles seulement est connu. Les données cytologiques et morphologiques montrent des discordances étonnantes comme les différences fondamentales existant entre les génomes de C. campani et de C. lateralis, ou ceux de C. gallus et de C. nasutus lequel se rapproche de celui de C. brevicornis. Il est aujourd'hui difficile de négliger l'un ou l'autre de ces facteurs, aussi une suite aux travaux de J. Van Brink et R. Matthey « effectuée par des chercheurs géographiquement mieux placés» permettrait l'établissement d'une carte plus complète sinon exhaustive des caryotypes des différentes espèces du genre et même de la famille. On peut espérer qu'une telle contribution permettrait de proposer des solutions satisfaisantes aux problèmes taxonomiques et phylogénétiques auxquels on se heurte actuellement:

- A l'intérieur d'espèces fortement polymorphes et à vaste aire de répartition comme *C. pardalis* ou *C. lateralis*.
- Dans certains groupes morphologiques, par exemple :
  - C. oustaleti, C. verrucosus;
- C. brevicornis, C. brevicornis tsarafidyi, C. malthe, C. cucullatus, C. tsaratananensis;
- C. nasutus, C. gallus, C. boettgeri, C. fallax, C. linotus, C. guibei;

C. rhinoceratus, C. labordi, C. antimena, C. monoceras, C. tuzeti, C. belalandaensis.

Sur un plan plus général les relations entre Caméléons malgaches et africains apparaîtront alors plus clairement ainsi que les connexions intergénériques associant les *Chamaeleo* aux *Brookesia*.

Manuscrit reçu, le 23 avril 1971.

#### **BIBLIOGRAPHIE**

- Angel (F.). Les Lézards de Madagascar. Mém. Acad. malgache, XXXVI, 193 p. (1942).
- BOURGAT (R.-M.). Recherches écologiques et biologiques sur le Chamaeleo pardalis CUVIER, 1829 de l'île de la Réunion et de Madagascar. Bull. Soc. Zool. France, 95, 2, 59-269 (1970).
- Bourgat (R.-M.) et Brygoo (E.-R.). Apport de l'étude des hémipénis à la systématique du complexe Chamaeleo verrucosus Cuvier Chamaeleo oustaleti Mocquard. Ann. Univ. Madagascar (Sciences), 6, 517-424 (1968).
- BOURGAT (R.-M.) et DOMERGUE (Ch.-A.). Notes sur Chamaeleo tigris Kuhl, 1820 des Seychelles. Ann. Univ. Madagascar (Sciences), 8, 235-244. (1971).
- Brycoo (E.-R.). Chamaeleo guentheri Boulenger, 1888, synonyme de C. pardalis Cuvier, 1829. Bull. Mus. nat. Hist. nat. Paris, 2° série, 41, 1, 117-121 (1969).
- Brygoo (E.R.), Blanc (Ch-P.) et Domergue (Ch.-A.). Notes sur les Chamaeleo de Madagascar, 6, C. gastrotaenia marojezensis n. subsp. d'un massif montagneux du Nord-Est. Ann. Univ. Madagascar (Sciences) 7, 273-278 (1970).
- Brygoo (E.-R.), Bourgat (R.-M.) et Domergue (Ch.-A.). Notes sur les *Chamaeleo* de Madagascar **9**, *C. tuzeti* n. sp., nouvelle espèce du Sud-Ouest. *Bull. Mus. nat. Hist. nat.* Paris. Sous presse.
- Brygoo (E.-R.) et Domergue (Ch.-A.). Notes sur Chamaeleo willsi Gunther, 1890 et description d'une sous-espèce nouvelle: C. willsi petteri n. ssp. Bull. Mus. nat. Hist. nat. Paris, 2e série, 38, 4, 353-361 (1966).

- Brygoo (E.-R.) et Domergue (Ch.-A.). Les Caméléons à rostre impair et rigide de l'Ouest de Madagascar. Mém. Mus. nat. Hist. nat. Paris, nouv. ser. A, 52,2,71-110 (1968).
- Brycoo (E.-R.) et Domergue (Ch.-A.). Description d'un Caméléon nouveau de Madagascar : Chamaeleo tsaratananensis n. sp. Bull. Mus. nat. Hist. nat. Paris, 2<sup>e</sup> série 39, 5, 829-832). (1968).
- BRYGOO (E.-R.) et DOMERGUE (Ch.-A.). Chamaeleo balteatus DUMERIL et BIBRON (in C. et A. DUMERIL, 1851) n'est pas synonyme de C. bifidus BROGNIART, 1800. Description du mâle. Diagnostic des espèces du groupe parsonii. Bull. Mus. nat. Hist. nat. Paris, 2° série, 41, 1, 104-116 (1969).
- BRYGOO (E.-R.) et DOMERGUE (Ch.-A.). Notes sur les Chamaeleo de Madagascar 8, C. belalandaensis n. sp. Caméléon du Sud-Ouest. Bull. Mus. nat. Hist. nat. Paris, 42, 2, 305-310 (1970).
- BRYGOO (E.-R.) et DOMERGUE (Ch.-A.). Notes sur les Chamaeleo de Madagascar 7, sur un spécimen atypique de C. brevicornis. Les hémipénis du groupe. Bull. Mus. nat. Hist. nat. Paris, 52, 2, 311-320 (1970).
- DOMERGUE (Ch.-A.). Observations sur les hémipénis des Ophidiens et des Sauriens de Madagascar. Bull. Acad. malgache, 41, 21-23 (1963).
- HILLENIUS (D.). The differentiation within the genus Chamaeleo LAURENTI, 1768. Beaufortia, 89, 8, 1-92 (1959).
- HILLENIUS (D.). Notes on Chameleons, I. Comparative cytology: aid and new complications in Chamaleontaxonomy, Beaufortia, 9, 201-218. (1963).
- MATTHEY (R.). Cytologie comparée et taxonomie des Chamaeleontidae (Reptilia-Lacertilia). Rev. suisse Zool. 64, 40, 709-732 (1957).
- MATTHEY (R.). La formule chromosomique et la position systématique de Chamaeleo gallus Gunther (Lacertilia). Zool. Anz. 166. 5/6, 153-159.
- MATTHEY (R.). Les chromosomes des Reptiles. In. P.-P. GRASSE: Traité de Zoologie, Masson, Paris, 14, 3, 829-858 (1970).
- MATTHEY (R.) et VAN BRINK (J.-M.) Note préliminaire sur la cytologie chromosomique comparée des Caméléons. Rev. suisse. Zool. 63, 10, 241-246 (1956).
- MATTHEY (R.) et VAN BRINK (J.-M.). Nouvelle contribution à la cytologie comparée des Chamaeleontidae (Reptilia-Lacertilia). Bull. Soc. vaud. Sci. nat., 67,302,333-348 (1960).
- Mertens (R.). Liste der rezenten Amphibien und Reptilien. Chamaeleonidae. Das Tierreich, Lief. 83, I-X, 1-37 (1966).