

---

Compte-rendu final d'exécution du projet :

**« Rédaction d'un plan de lutte concertée contre l'Agame des roches »**

DANS LE CADRE DE L'APPEL À PROJETS MOBBIODIV' RESTAURATION DE L'OFB

---



Photo : Agame des roches mâle adulte ©NOI

---

*Avec le soutien financier de France relance, de l'Office Français pour la Biodiversité et du Département de La Réunion*

---

Rédaction : Nature Océan Indien, octobre 2023

Contact : [natureoceanindien@gmail.com](mailto:natureoceanindien@gmail.com)



## Préambule

L'Agame des roches, *Agama picticauda*, a largement colonisé La Réunion depuis son arrivée par Le Port dans les années 1990 et est sur le point de s'installer dans le cœur du Parc National. Les signalements augmentent et les dernières communes côtières non envahies (Saint Pierre, Saint Joseph, Sainte Rose) accueillent désormais des populations viables au cœur de leur centre-ville. Le présent projet, décliné en trois actions, a pour but de mettre les différents acteurs locaux à une même table afin de rédiger un plan de lutte concertée contre cette espèce. En parallèle, une mise à jour de la distribution actuelle de l'espèce est effectuée ainsi que des analyses génétiques identifiant clairement la ou les espèces présentes sur l'île. En permettant de déterminer l'origine et les voies de transport de ces individus (génétique), les zones prioritaires pour la lutte (distribution) et d'établir un ensemble d'actions collégalement élaborées et planifiées (plan de lutte), peut être parviendrons nous à endiguer une invasion plus large et empêcher ses effets délétères pour la biodiversité réunionnaise.

Le présent rapport retrace le déroulement du projet mis en œuvre entre décembre 2021 et septembre 2023 et en présente le bilan technique et financier.

Les livrables du projet sont fournis en annexes, ainsi que les rapports d'activité et les comptes annuels de l'association pour les différents exercices concernés (2021, 2022, 2023). Pour l'exercice 2023, ceux-ci seront produits dans le courant d'année 2024 et fournis en compléments dès que possible.



Photo : Agame des roches femelle adulte ©NOI

# Bilan technique

## Action 1 : Rédaction du plan opérationnel de lutte

### Bilan général

L'action 1 représente la plus grande part du projet, dont l'objectif principal est la rédaction d'un plan de lutte et la mobilisation des différents acteurs du territoire pouvant s'impliquer dans la gestion de l'Agame des roches à La Réunion. Des difficultés ont été rencontrées dans l'exécution de cette action, liées notamment à la mobilisation des acteurs, mais également à la disponibilité du personnel interne à NOI. Cependant, malgré le retard pris lors de la première année d'exécution, la rédaction du plan de lutte a été menée à bien à l'issue des 24 mois d'exécution, notamment grâce à la prolongation du projet sur 2 mois supplémentaires par avenant.

Le plan de lutte, dont la durée a été fixée à 5 ans (2024 - 2028) est décliné en 16 fiches actions réparties parmi 4 objectifs opérationnels. La première partie du plan dresse un bilan des connaissances disponibles sur l'espèce et des enjeux pour le territoire réunionnais, incluant des retours d'expérience récents. Certains résultats d'études conduites en 2023 pourront venir enrichir cette section du plan. Aussi, avec l'accord des financeurs, NOI se réserve la possibilité d'apporter des compléments au plan de lutte avant sa diffusion finale, dès lors que ces résultats auront été obtenus. La diffusion du plan est prévue pour le début de l'année 2024.

Le plan opérationnel de lutte qui constitue le principal livrable du projet est joint au présent rapport dans le fichier intitulé "**POLAR 2024-2028**".

### Déroulement de l'action

Une première synthèse bibliographique a été rédigée par S. Dervin sur les différentes caractéristiques des invasions biologiques et plus particulièrement sur l'Agame des roches, permettant d'alimenter les réflexions pour l'élaboration du plan opérationnel de lutte.

Un premier comité de pilotage a été organisé le 24 juin 2022 afin de présenter le projet aux différentes structures du territoire, marquant le lancement officiel du projet. Le compte-rendu des échanges et le diaporama présenté en séance sont fournis en **annexe 1**. Étaient présents le Département, la DEAL, l'OFB, la mairie de St Joseph et EDF. Ce COPIL a été l'occasion de répondre aux interrogations mais également de prendre note des différentes remarques et recommandations de chaque partenaire afin de répondre au mieux aux besoins de chacun.

Le départ de S. Dervin en juin 2022, remplacé par M. Neymeyer, a entraîné un certain retard lié à l'appropriation du sujet par la nouvelle salariée chargée de cette action.

Le deuxième COPIL, décliné en comité technique, s'est tenu le 7 novembre 2022. Cette réunion a permis de travailler autour d'une proposition de structure et de trame des fiches actions et sur des premières propositions d'actions de lutte. Un retour d'expérience a également été présenté, incluant la réalisation de fiches méthodes de lutte financées par le CDL et le Grand Port Maritime. Le compte-rendu des échanges ainsi que le diaporama présenté en séance sont fournis en **annexe 2**.

Des recherches bibliographiques ont ensuite permis de faire un point sur différents plans de lutte élaborés dans divers territoires, afin d'enrichir et d'homogénéiser la structure du POLAR.



Le troisième COPIL, qui s'est tenu le 13 mars 2023 à Saint Denis, a été mutualisé avec la réunion de lancement d'un autre projet porté par NOI, intitulé "Lutte contre les reptiles exotiques pour la préservation des geckos indigènes", s'agissant de thématiques communes, et pour éviter de multiplier les réunions. De nombreux partenaires ont pris part à cette réunion, témoignant d'une volonté croissante de se mobiliser sur la problématique de l'Agame des roches. Ce COPIL a été l'occasion de présenter le projet de stage de S. Calesse sur la modélisation de la distribution de l'Agame (cf. Action 2), ainsi que les résultats de l'étude génétique visant à identifier l'espèce (cf. Action 3). Suite à ces présentations, des ateliers de groupe ont été organisés pour travailler en de façon collaborative sur la composition des différentes fiches actions du POLAR. Ces ateliers ont permis de dégager de nombreuses propositions et améliorations sur les fiches, et ont révélé une forte motivation de la part de plusieurs acteurs. Le compte-rendu des échanges et le diaporama présenté en séance sont fournis en **annexe 3**.

De mars à septembre 2023, le plan de lutte et les fiches actions ont été rédigées, en parallèle de l'étude sur la distribution menée par S. Calesse au cours de son stage de Master 2 au sein de NOI, qui s'est déroulé de février à juillet 2023 (cf. Action 2).

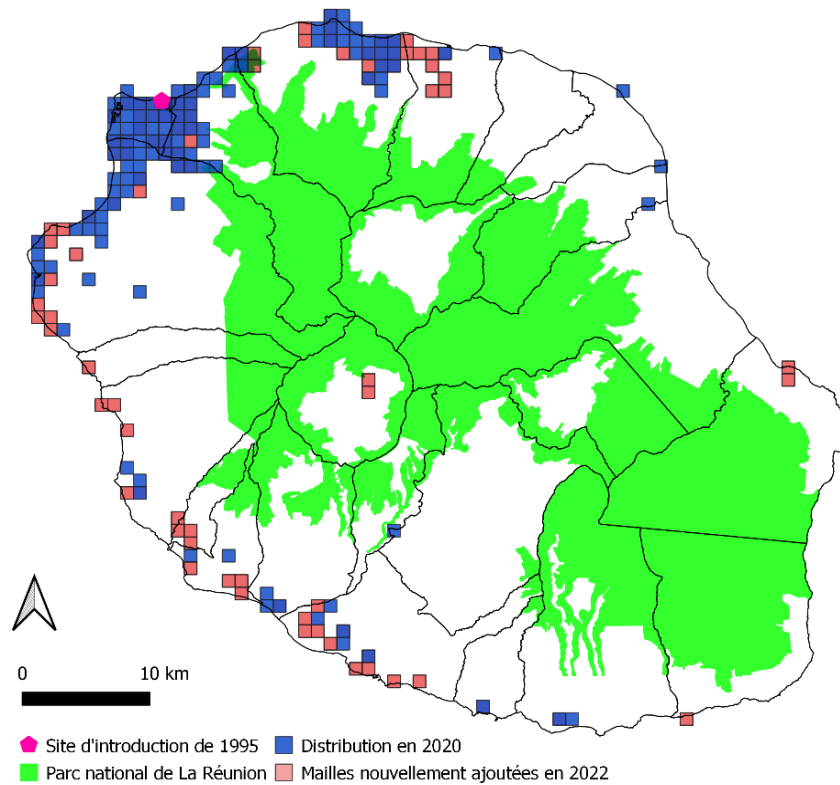
Le quatrième et dernier COPIL, tenu le 3 octobre 2023 à St Denis, a également été mutualisé avec la réunion de clôture du projet de "Lutte contre les reptiles exotiques" cité ci-dessus. L'organisation finale du plan a été présentée à l'assemblée, puis les fiches actions ont été passées en revue individuellement afin de les valider ou de recueillir les dernières suggestions de modifications avant la version définitive. Le compte-rendu des échanges et le diaporama présenté en séance sont fournis en **annexe 4**.

La version définitive du POLAR et de ses 16 fiches actions est finalement livrée en date du 30 octobre 2023. Néanmoins, des modifications et/ou amendements restent possibles jusqu'au moment de sa diffusion, prévue pour le début d'année 2024.

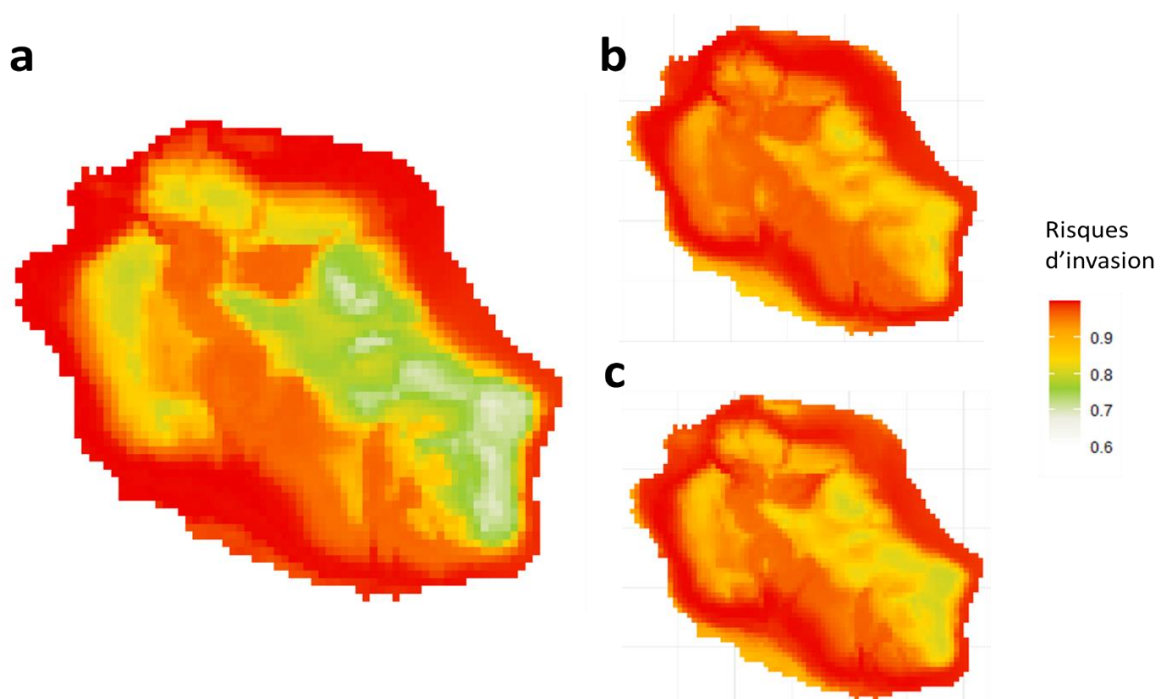
## Action 2 : Distribution

### Bilan général

La mise à jour de la distribution de l'espèce a été menée bien à l'issue du projet. Les prospections menées principalement par M. Roesch ont permis de collecter un grand nombre de données et d'ajouter 52 mailles (1 km<sup>2</sup>) à l'aire de distribution connue de l'Agame des roches (**Figure 1**). Le stage de M2 de S. Calesse a permis de modéliser la distribution actuelle et future de l'espèce et d'identifier les zones à plus fort risque d'invasion (**Figure 2**), permettant ainsi de préciser les zones à enjeux prioritaires pour le plan de lutte. Le rapport de ce stage, qui détaille le protocole mis en place et les résultats obtenus, est fourni en **annexe 5**, ainsi que l'ensemble des éléments relatifs à ce stage (convention et éléments financiers).



**Figure 1** : Distribution de l'Agame des roches à La Réunion sur la base des données de 2020 (bleu) et les mailles nouvellement ajoutées de 2022 (rouge), qui ne se chevauchent pas avec la distribution précédemment connue.



**Figure 2** : Résultats des prédictions des risques d'invasion d'*Agama picticauda* à La Réunion. **a)** Prédictions pour la période actuelle issues des 50 modèles retenus **b)** moyenne des prédictions pour la période de 2021 à 2040 issues des 6 GCM utilisés **c)** moyenne des prédictions pour la période de 2041 à 2060 issues des 6 GCM utilisés. Le blanc représente le risque d'invasion le plus faible, le rouge représente le risque d'invasion le plus élevé.

## Déroulement de l'action

La mise à jour de la distribution est basée sur deux éléments. Premièrement, les observations du grand public sont collectées et deuxièmement, des prospections sont effectuées pour 1) vérifier les observations transmises et 2) prospector les zones qui risquent d'être colonisées prochainement. Nous avons commencé à collecter des données sur la distribution début 2022 en diffusant une fiche de signalement afin que des personnes nous signalent leur observation (affiche présentée en **annexe 6**). Cela a donné lieu à 32 signalements qui ont été directement envoyés à NOI. Tous les signalements ainsi obtenus ont pu être vérifiés soit par des photos, soit par la prospection de la zone par NOI. Ces données ajoutées aux premières prospections effectuées par NOI dans les zones à risque de colonisation, ont permis d'ajouter un total de 52 mailles de 1 km carré à la carte générée fin 2020 (cf. Figure 1). Pour certaines mailles nouvellement colonisées, nous pouvons considérer la dispersion comme naturelle, par exemple lorsque des mailles adjacentes ont été ajoutées. Cependant, nous avons également observé de nombreuses dispersions probablement causées par l'Homme vers des zones éloignées, telles que Cilaos, Basse Vallée et Sainte Rose. Alors que la population de Basse Vallée semble être petite, Cilaos et Sainte Rose ont de larges populations déjà bien établies et reproductives.

Un approfondissement de la distribution de l'Agame des roches sera élaboré grâce à notre stagiaire de Master 2 qui a commencé son stage au début de l'année 2023. Steven Calesse a modélisé la distribution actuelle et future de l'Agame des roches à La Réunion en se basant sur toutes les observations disponibles pour la Réunion en combinaison avec des données globales (y compris nos propres données, celles de GEIR/SINP, les données GARD et celles de iNaturalist). Il a utilisé les 19 variables bioclimatiques fournies par Worldclim. Son stage a été co-encadré par Nicolas Dubos, spécialiste de la modélisation de la distribution des espèces, avec qui NOI a collaboré sur d'autres projets (voir Dubos et al., 2022 ; 2023). Les résultats nous ont permis d'identifier les zones à haut risque d'invasion et nous ont donné une idée du potentiel de dispersion futur de cette espèce. Les cartes issues de ce chantier seront ajoutées au "Plan opérationnel de lutte contre l'Agame des roches à la Réunion".

## Résumé du stage

- Matériel et méthodes

Pour estimer la distribution d'une espèce dans son milieu d'origine ou dans les régions envahies, il est nécessaire d'identifier et de comprendre la réponse de celle-ci aux facteurs biotiques ou abiotiques. L'utilisation de modèles de distribution d'espèces constitue un outil de recherche et de conservation important, notamment lorsqu'une invasion biologique est en cours. Ces modèles sont utilisés afin de prédire la distribution actuelle et/ou future d'une espèce - via le calcul de risques d'invasion - en se basant sur les points d'occurrences connues et sur les variables climatiques ou anthropiques associées à ces points. La nature du modèle ne permet pas de quantifier les efforts de lutte nécessaires, mais bien de prioriser les zones sensibles.

Le modèle de distribution de l'Agame des roches se base sur les 19 variables bioclimatiques WorldClim 2.0 (Fick et Hijmans, 2017) à l'échelle mondiale et à une résolution de 30 secondes d'arc ( $\approx 850\text{m}^2$ ). Des prédictions sont réalisées pour la période actuelle et pour deux périodes futures (de 2021 à 2040 et de 2041 à 2060). Des données de distances aux ports maritimes, fortement associées à l'introduction des espèces exotiques envahissantes (Guillermet et al., 1998 ; Enge et al., 2004 ; Bellard et al., 2016) sont utilisées comme facteur de prédiction. Les points d'occurrences nécessaires au modèle sont extraits de bases de données régionales ou de la littérature scientifique (GARD, Roll et al., 2017 ; Leaché et al., 2017 pour l'Afrique ; SINP 974 ; EDDmaps pour la Floride ; données Nature Océan Indien). Au

total, l'échantillon comprend 3326 points d'occurrences, dont 3234 points dans l'aire de répartition non-native et 92 points dans l'aire de répartition native. Une seule occurrence par pixel à la résolution des variables environnementales est retenue résultant à 935 points.

Un ensemble de corrections des biais intrinsèques à l'utilisation de données spatiales est prise en compte afin d'ajuster les modèles et d'améliorer les prédictions (Phillips et al., 2009 ; Acevedo et al., 2012 ; Valavi et al., 2019 ; Vollering et al., 2019 ; Sillero & Barbosa, 2021). La sélection des variables à inclure dans le modèle sont discriminées de manière statistique (Leroy et al., 2015) et logique selon la biologie de l'espèce. Ainsi, 50 réplicats de modèle sont générés et évalués suivant ces méthodes parmi les plus performantes de la littérature afin de construire le modèle final.

- Résultats et discussion

Le modèle généré permet d'identifier l'importance des variables associées à la présence de l'espèce selon l'ordre suivant :

- Distance aux ports ;
- Précipitations lors des trois mois les plus sec ;
- Précipitations lors des trois mois les plus chauds ;
- Précipitations annuelles ;
- Ecart moyen des températures journalières (Moyenne mensuelle x (Température maximale - Température minimale)) ;
- Température maximale lors du mois le plus chaud.

Les prédictions issues du modèle montrent des hauts risques d'invasion sur l'ensemble de l'île, peu importe la période (cf. [Figure 2](#)).

A l'échelle de l'île, le risque actuel d'invasion moyen est de 0,9105 (de 0,688 à 0,999). Les risques les plus élevés sont localisés sur une large bande littorale autour des grandes villes. Les territoires des cirques sont également sous un risque élevé d'invasion. Les risques les moins élevés sont localisés en altitude autour des cirques et sur le territoire du volcan à l'Est de l'île.

Pour la période de 2021 à 2040, le risque d'invasion moyen est de 0,9442 (de 0,763 à 0,999), soit une progression de 3,37 % par rapport aux prédictions actuelles.

Pour la période de 2041 à 2060, le risque d'invasion moyen est de 0,9272 (de 0,749 à 0,999), soit une progression de 1,67 % par rapport aux prédictions actuelles.

Pour les deux périodes, les résultats montrent une dynamique différente entre le littoral et le centre de l'île. En effet, l'accroissement des risques d'invasion se concentre davantage en altitude, la zone du volcan à l'Est présente l'évolution des risques la plus pessimiste (jusqu'à 16 %). La diminution la plus importante des risques d'invasion est prédite principalement sur le littoral de l'île. Les villes de Saint-André, Saint-Denis, le Port, Saint-Paul, Saint-Louis, Saint-Pierre et Saint-Joseph situées sur l'ensemble du littoral Nord, Ouest et Sud montrent une diminution des risques d'invasion jusqu'à 17 %. Le risque d'invasion diminue faiblement dans le territoire des cirques (Cilaos, Salazie et Mafate). D'autre part, l'évolution des risques d'invasion reste faible ou nulle notamment en périphérie des villes, vers l'intérieur des terres ou encore sur l'ensemble du littoral Est.

Les résultats indiquent l'accentuation de la présence d'*A. picticauda* dans le Parc national de La Réunion dans le futur. Néanmoins, les prédictions montrent qu'*A. picticauda* serait distribué dans les forêts et les milieux d'altitude bien que cette espèce préfère des habitats urbains, semi-arides et ouverts (Yeboah 1982 ; Akani et al., 2013), le type d'habitat est donc à considérer.

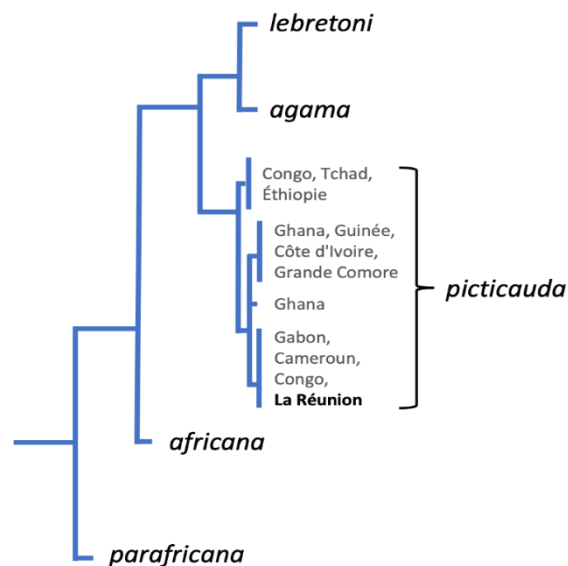
- Conclusion

Afin de tenter de contenir cette espèce et de limiter les menaces associées, nous recommandons de concentrer les efforts de surveillance, de prévention et de lutte dans les zones d'intérêts écologiques. Cet effort est à prioriser notamment aux localisations où elle est peu ou pas encore présente comme dans les cirques, le littoral Nord-Est ou Sud-Est.

## Action 3 : Génétique

### Bilan général

L'étude génétique a été menée dans le but d'identifier plus précisément l'espèce d'agame présente à La Réunion, jusqu'alors identifiée comme *Agama agama* ou Agame des colons. Les échantillons biologiques collectés dans 22 localités de l'île puis analysés par un laboratoire spécialisé ont permis de mettre à jour la taxonomie de l'espèce à La Réunion, finalement identifiée comme *Agama picticauda* ou Agame des roches (**Figure 3**). Dès lors, cette mise à jour taxonomique a été intégrée à l'ensemble des productions relatives à l'espèce (notamment le plan de lutte). Les résultats de ces travaux n'ont pas encore été publiés, mais ils le seront prochainement (P. Wagner com. pers.). L'espèce *A. picticauda* est originaire d'Afrique Centrale et de l'Ouest, et a colonisé plusieurs territoires comme la Floride, Madagascar, les Comores, les îles du Cap-Vert ou encore La Réunion, démontrant son fort potentiel envahissant (Enge et al., 2004 ; Wagner, et al., 2009 ; Vasconcelos et al., 2009 ; Blackburn et al., 2011 ; Krysko et al., 2011 ; Connor et al., 2013 ; Leaché et al., 2014 ; Vasconcelos et al., 2014 ; Leaché et al., 2017 ; NOI, données non publiées ; K. Webster, comm. pers. ; P. Wagner, comm. pers.). La connaissance plus précise de l'espèce et de ses voies de colonisation permet de mieux appréhender sa gestion au sein du territoire réunionnais mais aussi à l'échelle mondiale.



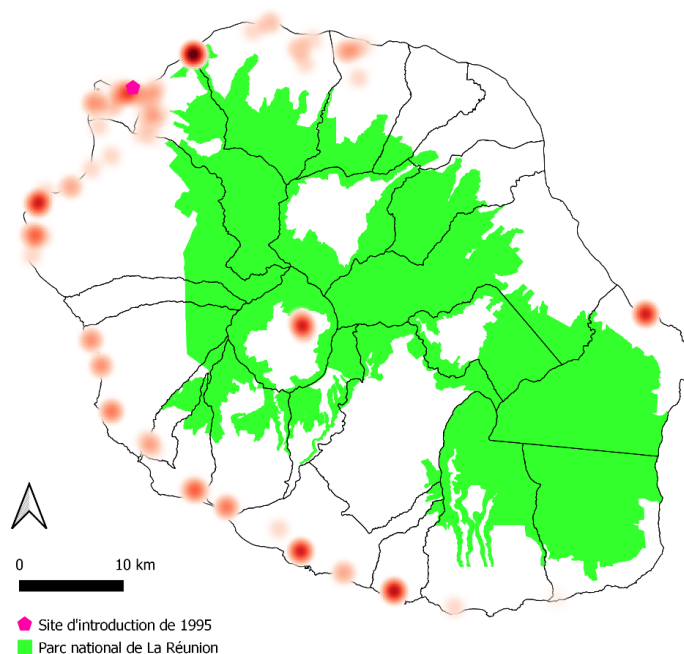
**Figure 3** : Représentation de l'*Agama picticauda* de La Réunion dans l'arbre phylogénétique du complexe *Agama agama sensu lato*, utilisant les données de Leaché et al. (2017). Simplifié pour une meilleure compréhension. NOI, en préparation.

### Déroulement de l'action

Les prospections pour la mise à jour de la distribution de l'Agame des roches ont donné lieu à la visite de nombreuses populations qui ont été échantillonnées pour l'étude génétique (**Figure 4**). Au total, 22 populations ont été échantillonnées et 1 à 13 échantillons ont été collectés pour chaque population, pour un total de 187 échantillons (soit 27 de plus que prévu). Les captures ont été réalisées à l'aide de



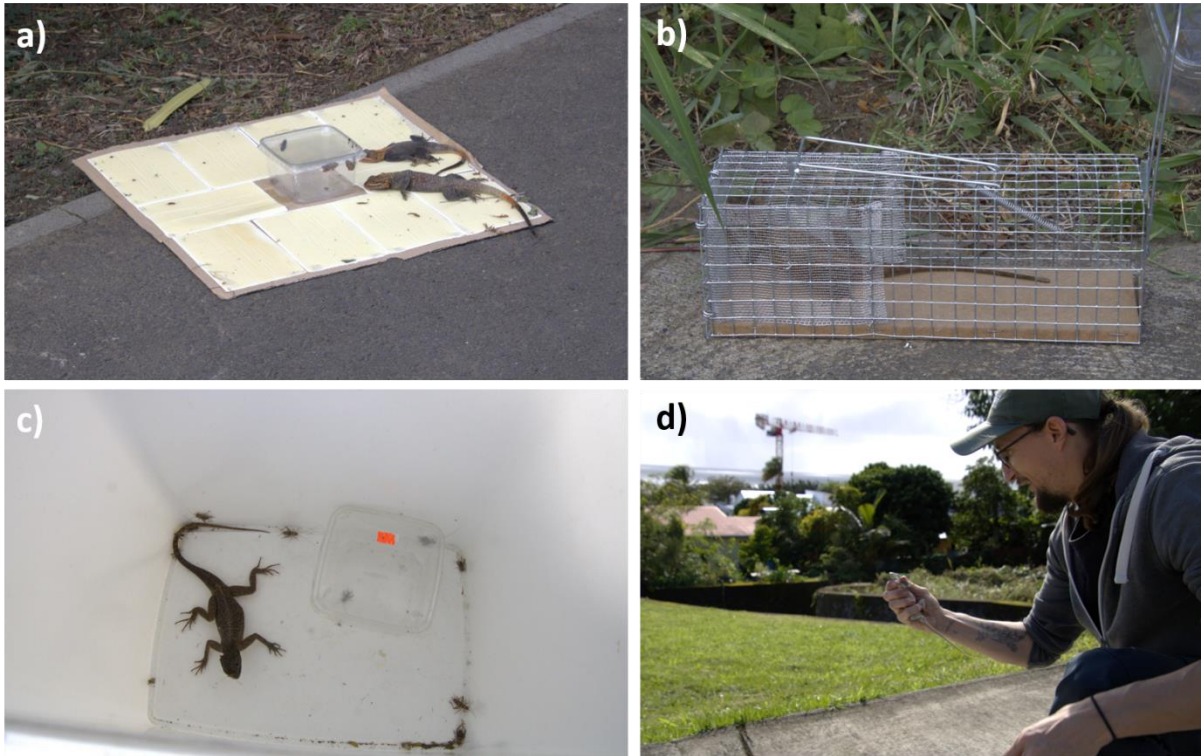
pièges collants, de cages trappes, de pitfall traps ou simplement à la main (Figure 5). Les agames capturés ont été euthanasiés à l'aide de la crème EMLA, une crème à base de Lidocaïne/Prilocaine, qui nécessite une prescription médicale. La crème a permis d'euthanasier les animaux rapidement et apparemment sans stress, conformément aux normes internationales (Underwood & Anthony, 2020). Les échantillons ont été extraits et conservés dans de l'éthanol à 90° (Figure 6). Nous avons collecté quatre types de tissus : des tissus musculaires de la langue et de la queue, le contenu de l'estomac et des fèces. Le tissu de la langue a été utilisé pour l'identification de l'espèce (en collaboration avec Andreas Schmitz et Philipp Wagner), tandis que le tissu de la queue sera utilisé pour étudier la niche isotopique de l'Agama des roches (en collaboration avec Kathleen Webster de l'Université du Nouveau Mexique). Le contenu de l'estomac sera utilisé pour l'analyse du régime alimentaire et les fèces sont utilisées pour étudier les parasites. Ces deux dernières analyses sont effectuées en collaboration avec le CIBIO de l'Université de Porto, au Portugal. Dans l'ensemble, le vaste échantillonnage de ce projet permet d'étudier divers aspects de la biologie de cette espèce exotique envahissante.



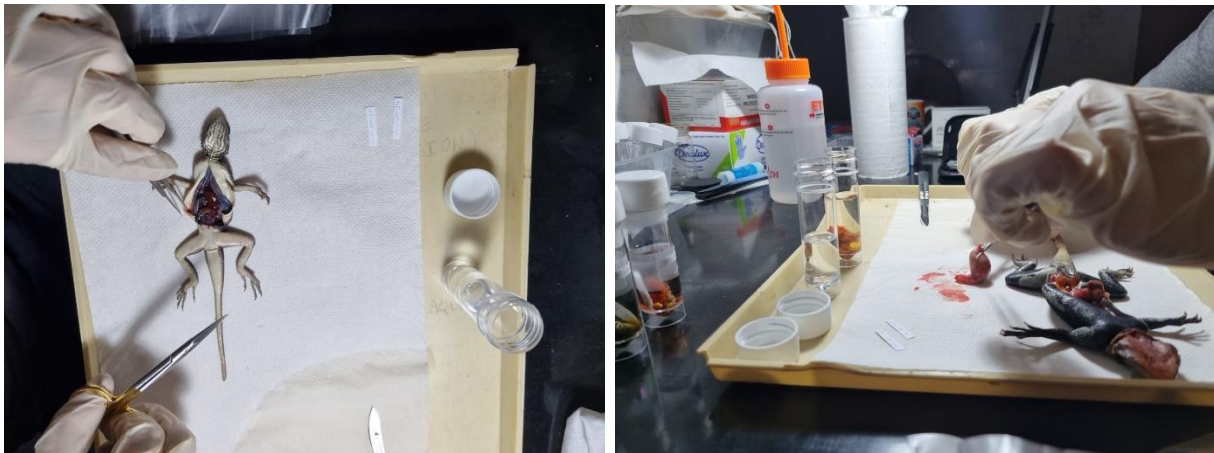
**Figure 4 :** Carte de chaleur des sites d'échantillonnage montrant le nombre d'échantillons collectés. La variation du rouge clair au rouge foncé indique la densité d'échantillons prélevés (de 1 à 13).

Les échantillons de langue ont été envoyés à Andreas Schmitz au Musée d'histoire naturelle de Genève, en Suisse, partenaire de longue date de Philipp Wagner, qui ont publié ensemble plusieurs articles sur différentes espèces d'*Agama*. Dans son laboratoire, l'ADN génomique total a été extrait des échantillons et une partie du génome mitochondrial (gène 16S rRNA) a été amplifiée par PCR et séquencée, selon les méthodes décrites dans Schmitz et al. (2005). Toutes les séquences ont été rendues publiques en ligne dans GenBank.

Les analyses moléculaires confirment que tous les *Agama agama sensu lato* de La Réunion sont regroupés avec *Agama picticauda* dans l'ensemble de données de Leaché et al. 2017. Ainsi, l'espèce présente à La Réunion a été clairement identifiée comme étant *Agama picticauda* (cf. Figure 3). De plus, nos échantillons sont regroupés avec des animaux trouvés au Gabon, au Cameroun et au Congo, ce qui indique leur origine dans cette région. Il est probable qu'il y ait eu une seule introduction ou plusieurs introductions de la même origine, car il y avait très peu de diversité génétique dans les échantillons de La Réunion. Ces résultats font l'objet d'une rédaction en vue d'une publication scientifique.



**Figure 5 :** Méthodes de captures employées pour l'échantillonnage : a) piège collant, b) cage trappe, c) pitfall trap, d) capture manuelle.



**Figure 6 :** Travaux de laboratoire pour la collecte de quatre types d'échantillons de tissus au bureau de NOI.

Grâce aux études menées ans le cadre de ce projet, nous avons réussi à identifier l'Agame trouvé à La Réunion comme étant l'*Agama picticauda*. De plus, nous avons pu collecter une variété d'échantillons qui permettront par la suite d'étudier de nombreux aspects de la biologie de cette espèce envahissante, conduisant à une augmentation significative des connaissances. Ces apports devraient permettre de mieux combattre cette espèce à La Réunion et dans d'autres zones où elle est envahissante (ex. la Grande Comore).

## Références

---

- Acevedo, P., Jiménez-Valverde, A., Lobo, J.M. et al. (2012). Delimiting the geographical background in species distribution modelling. *Journal of biogeography*, 39(8), 1383-1390.
- Akani, G.C., Petrozzi, F., Rugiero, L., et al. (2013). Effects of rainfall and geography on the comparative diets of eight Rainbow Lizard populations across Togo, Benin, Nigeria (West Africa). *Amphibia-Reptilia* 34:185–192.
- Blackburn, T.M., Pyšek, P., Bacher, S., et al. (2011). A proposed unified framework for biological invasions. *Trends in ecology & evolution*, 26(7), 333-339.
- Bellard, C., Leroy, B., Thuiller, W., et al. (2016). Major Drivers of Invasion Risks throughout the World. *Ecosphere* 7(3), e01241.
- Connor, L.L., Krysko, K.L., Bourdreau, T., et al. (2013). New county records for the northern curlytail lizard, *Leiocephalus carinatus* Gray 1827 (Leiocephalidae), and African rainbow lizard, *Agama agama* Complex (Agamidae), in Florida. *Reptiles & Amphibians*, 20(3), 149-151.
- Dubos, N., Augros, S., Deso, G., et al. (2022). Here be dragons: important spatial uncertainty driven by climate data in forecasted distribution of an endangered insular reptile. *Animal Conservation*, 25(5), 704-717.
- Dubos, N., Fieldsend, T.W., Roesch, M.A., et al. (2023). Choice of climate data influences predictions for current and future global invasion risks for two Phelsuma geckos. *Biological Invasions*, 1-20.
- Enge, K.M., Krysko, K.L., & Talley, B.L. (2004). Distribution and ecology of the introduced African rainbow lizard, *Agama agama africana* (Sauria: Agamidae), in Florida. *Florida Scientist*, 303-310.
- Fick, S.E., & Hijmans, R.J. (2017). WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International journal of climatology*, 37(12), 4302-4315.
- Guillermet, C., Samuel, C., & Probst J.-M. (1998). Une nouvelle espèce de reptile naturalisée à La Réunion, l'Agame des colons *Agama agama* (Linnaeus). *Revue d'Écologie*, 67–69.
- Krysko, K.L., Burgess, J.P., Rochford, M.R., et al. (2011). Verified non-indigenous amphibians and reptiles in Florida from 1863 through 2010: Outlining the invasion process and identifying invasion pathways and stages. *Zootaxa*, 3028(1), 1-64.
- Leaché, A.D., Wagner, P., Linkem, C.W., et al. (2014). A hybrid phylogenetic–phylogenomic approach for species tree estimation in African *Agama* lizards with applications to biogeography, character evolution, and diversification. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 79, 215-230.
- Leaché, A.D., Grummer, J.A., Miller, M., et al. (2017). Bayesian inference of species diffusion in the West African *Agama agama* species group (Reptilia, Agamidae). *Systematics and Biodiversity*, 15(3), 192-203.
- Leroy, B., Meynard, C.N., Bellard, C., et al. (2015). virtualspecies, an R package to generate virtual species distributions. *Ecography*, 39(6), 599-607.
- Phillips, S.J., Dudík, M., Elith, J., et al. (2009). Sample selection bias and presence-only distribution models:
- Roll, U., Feldman, A., Novosolov, M., et al. (2017). The global distribution of tetrapods reveals a need for targeted reptile conservation. *Nature ecology & evolution*, 1(11), 1677-1682.
- Schmitz, A., Brandley, M.C., Mausfeld, P., et al. (2005). Opening the black box: phylogenetics and morphological evolution of the Malagasy fossorial lizards of the subfamily “Scincinae”. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 34(1), 118-133.

- Sillero, N., & Barbosa, A.M. (2021). Common mistakes in ecological niche models. *International Journal of Geographical Information Science*, 35(2), 213-226.
- Underwood, W., & Anthony, R. (2020). AVMA guidelines for the euthanasia of animals: 2020 edition. Retrieved on March, 2013(30), 2020-1.
- Valavi, R., Elith, J., Lahoz-Monfort, J.J., et al. (2018). blockCV: An R package for generating spatially or environmentally separated folds for k-fold cross-validation of species distribution models. *Biorxiv*, 357798.
- Vasconcelos, R., Rocha, S., Brito, J.C., et al. (2009). First report of introduced African rainbow lizard *Agama agama* (Linnaeus, 1758) in the Cape Verde Islands. *Herpetozoa*, 21(3/4), 183-186.
- Vasconcelos, R., Martins, B.H., & Lopes, E. (2014). *Agama agama*: a charter tourist in the Cape Verde Islands?. *African Journal of Herpetology*, 63(1), 34-46.
- Vollering, J., Halvorsen, R., Auestad, I., et al. (2019). Bunching up the background betters bias in species distribution models. *Ecography*, 42(10), 1717-1727.
- Wagner, P., Wilms, T.M., Bauer, A., et al. (2009). Studies on African Agama V. On the origin of *Lacerta agama* Linnaeus, 1758 (Squamata: Agamidae). *Bonner zoologische Beiträge*, 56(4), 215-223.
- Yeboah, S. (1982). Observations on Territory of the Rainbow Lizard, *Agama Agama*. *African Journal of Ecology* 20(3), 187-192.