

biotope
Agence
Amazonie
Caraïbes

Le statut d'*Allobates chalcopis*

Maël Dewynter, Kévin Pineau & Audrey Thonnel

Octobre 2011

Office National des Forêts

DEAL Martinique

Cette étude a été réalisée pour le compte de l'ONF, Direction Régionale de la Martinique, sur des fonds de l'ONF (DEDD) et grâce à un cofinancement de la DEAL Martinique.

Nous tenons à remercier vivement M. **Jean-Baptiste Schneider** (ONF - DR Martinique) et M. **Julien Mailles** (DEAL Martinique) pour l'intérêt porté à cette étude et la grande efficacité dont ils ont fait preuve dans son montage budgétaire. Ils nous ont également fait l'honneur de nous accompagner lors de prospections herpétologiques.
Antoine Fouquet (Université de São Paulo) a très efficacement mené les analyses génétiques qui ont permis de clarifier le statut taxonomique d'*Allobates chalcopis*.
Merci à Nicolas Drapier, Laurent Tillon, Cédric Baudran et Evelyne Acquenin de l'ONF pour leurs accord et réactivité dans l'octroi de fonds FEDD.
Enfin, nos remerciements à Clément Lermite (ONF Guadeloupe), Rodrigue Doré (ONF Martinique), Sébastien Batifoulier (ONF Martinique), Cyrille Barnérias (DEAL Martinique), Cyril Aubaud (Observatoire volcanologique), Béatrice Pons (SIG ONF Martinique), Manon de l'Association AnKanionLa-Madinina (données de Trigonocéphale) et Taran Grant (Université de São Paulo).

BIOTOPE Amazonie-Caraïbes
30 domaine de Montabo
Lotissement Ribal
97300 Cayenne
Tel: 0594 39 18 02
Fax: 0594 39 14 06
Site Internet : www.biotope.fr

Responsable du projet
Maël Dewynter
30 domaine de Montabo
Lotissement Ribal
97300 Cayenne

Tel : 05 94 39 18 02
Gsm : 06 94 95 28 08

mdewynter@biotope.fr
mael.dewynter@gmail.com

Prospections
Maël Dewynter, Kévin Pineau

Cartographie
Audrey Thonnel

Analyses génétiques
Antoine Fouquet (Univ. São Paulo)

Rédaction & mise en page
Maël Dewynter, Kévin Pineau

Photographies
Les clichés non crédités sont de M. Dewynter / Biotope.
La photographie de la caldéra en couverture est de K. Pineau / Biotope.

Fond cartographique
IGN (convention ONF-Biotope)

INTRODUCTION

Contexte régional

Notre climat change. Et l'essentiel de ces changements sont imputables aux rejets de dioxyde de carbone et d'autres gaz à effet de serre dans l'atmosphère. Les recherches en cours ont montré que les changements climatiques constituaient un phénomène actuel, concret, dont les effets sur les organismes vivants peuvent déjà se mesurer. Dans les zones tempérées de l'hémisphère nord, de nombreuses espèces végétales et animales étendent leur aire de répartition vers le nord. Les dates de ponte de certains oiseaux, l'émergence de papillons et les floraisons alpines sont de plus en plus précoces. Les amphibiens quittent leur site d'hibernation pour rejoindre les mares et se reproduire bien plus tôt qu'au début du XX^{ème} siècle.

Les changements climatiques ont non seulement modifié les rythmes annuels des amphibiens des zones tempérées mais sont fortement mis en cause dans la disparition d'espèces tropicales. Comme les pesticides et autres contaminants, les changements climatiques peuvent agir sur les amphibiens de plusieurs manières.
L'aire de répartition d'une espèce est déterminée non seulement par la présence d'habitats favorables, mais également par un ensemble spécifique de conditions environnementales, comme la température et la pluviométrie. Avec les changements climatiques, ces "enveloppes climatiques" se déplacent (vers le nord, le sud, ou en altitude...). Les animaux intimement liés à une enveloppe climatique doivent donc migrer avec elle pour éviter l'extinction.
Cela devient extrêmement préoccupant pour les espèces restreintes aux sommets de montagnes ou limitées à des zones protégées entourées d'habitats dégradés non favorables. Lorsque les températures augmentent, l'enveloppe climatique s'éloigne et les espèces se retrouvent piégées, dans l'impossibilité de migrer... Ce phénomène commence à être observé dans les zones tropicales et il va probablement se généraliser au cours de ce siècle. On considère d'ailleurs que l'impact des changements climatiques sur la biodiversité surpassera la destruction directe des habitats naturels d'ici la fin du siècle. La manifestation la plus évidente de ce processus est visible dans les forêts à nuages tropicales. Ces forêts montagnardes baignent constamment dans une brume créée par les nuages. Les études scientifiques ont montré que la déforestation et de petites modifications de la température de surface de l'océan peuvent provoquer l'élévation significative de la couverture nuageuse. Dans l'impossibilité de migrer, les espèces montagnardes sont condamnées à disparaître.
Mais les changements climatiques peuvent également avoir des effets plus directs sur les amphibiens. Une augmentation de la température ou une diminution des précipitations peuvent stresser les amphibiens (stress biologique) et les rendre plus vulnérables aux maladies. Les changements climatiques peuvent donc induire des changements biologiques locaux augmentant la mortalité.

Afin d'obtenir des informations fiables sur ces événements, nous avons besoin de sites dédiés tant aux suivis à long terme des données climatiques qu'aux suivis de populations d'amphibiens. Ces données sont rarement disponibles sur les mêmes sites. Sans données décrivant le déclin des populations et les tendances climatiques, il restera difficile de conclure formellement à une relation directe entre climat et déclin. Trois sites tropicaux, les hauteurs du Costa Rica, les Andes équatoriennes et les montagnes portoricaines, disposent des données conjointes de suivi de populations et du climat. Au Costa Rica, 20 espèces de grenouilles et de crapauds ont décliné et disparu brutalement en 1988 avec un coup de grâce aux survivants en 1994 et 1998. Ces déclins ont eu lieu à l'occasion de sécheresses sévères qui ont interdit la formation des brouillards montagnards. En Equateur, un crapaud spectaculaire a soudainement disparu d'une cinquantaine de sites dans les années 80, juste après deux années record de sécheresse. La sécheresse a également accompagné la disparition de 3 espèces et le déclin de 6 espèces de petites grenouilles endémiques de Porto Rico. Dans tous ces cas, le déclin est lié à une synergie entre le climat et des infections. Au Porto Rico, le déclin abrupte des populations en 1983 est corrélé avec le nombre de jour dont la pluviométrie est inférieure à 3 mm. Cette année-là, les précipitations moyennes n'étaient pas plus basses mais la longueur de la saison sèche a augmenté. Les dénominateurs communs dans le déclin des espèces

portoricaines sont les hautes altitudes et les spécialisations écologiques, comme la stricte dépendance à un torrent ou à la présence de Broméliacées.
Les taux actuels de changement de température, spécialement aux altitudes élevées, excèdent probablement la capacité des espèces à s'adapter.
Au Porto Rico, la majorité des espèces endémiques sont des *Eleutherodactylus*. Ces espèces, dites à développement direct, déposent des oeufs, dans le sol ou dans la végétation, qui donneront directement une petite grenouille. Même si ces espèces ne dépendent pas des habitats aquatiques pour se reproduire, elles nécessitent un environnement relativement frais et très humide afin d'éviter la dessiccation des pontes. Des changements climatiques subtiles qui entraînent un environnement plus chaud et plus sec induisent un stress biologique fort pour ces espèces. Lips *et al.* (2005) considèrent que les populations en déclin concernent des espèces d'altitude, des espèces liées aux ruisseaux et à développement direct (*Eleutherodactylus*). L'expérience collective des membres du réseau RANA (*Research and Analysis Network for neotropical Amphibians*) suggère que les communautés d'amphibiens des altitudes supérieures à 500 m vont rapidement disparaître de la région néotropicale.

Contexte local

La batrachofaune martiniquaise est très peu diversifiée. Elle se compose de deux espèces *a priori* indigènes, *Eleutherodactylus martinicensis* et *Allobates chalcopis* et de quatre espèces introduites, *Eleutherodactylus johnstonei, Rhinella marina, Scinax cf. ruber* et *Scinax cf. x-signatus* (Breuil *et al.*, 2009).
Seule *Allobates chalcopis* est considéré comme endémique (Kaiser *et al.*, 1994 ; Henderson & Powell, 2009). Breuil (1997, 2009) défend toutefois l'hypothèse d'une introduction récente depuis l'Amérique du Sud.

Enfin, une grande espèce terrestre, *Leptodactylus fallax*, est éteinte depuis le début du XIX^{ème} siècle. La dernière mention de l'espèce en **Martinique** date de 1820 (Breuil, 2009). *Leptodactylus fallax* dont l'aire de répartition se limite à présent à la Dominique et Montserrat a connu un déclin dramatique de ses populations de l'ordre de 80% depuis 1995 (Gibson & Buley 2004). Les populations de la **Dominique** ont été pratiquement éradiquées en 2002 dans un laps de temps de 15 mois par une épidémie de chytridiomycose (Fa *et al*. 2004). A **Montserrat**, en 2009, seules deux populations parvenaient à se maintenir sur une surface réduite à 17 km^2. L'espèce y fait face à la double menace des éruptions volcaniques et de l'introduction récente de chytrides.
Un programme de réintroduction, en **Martinique**, basé sur des populations captives au Zoo de Jersey, provenant de Montserrat, a été proposé par la *Durell Wildlife Conservation Trust* (J. Mailles, comm. pers.).

MÉTHODOLOGIE

La mission d'évaluation du statut d'*Allobates chalcopi*s a eu lieu du 03 au 15 octobre 2011.
Deux spécialistes de l'herpétofaune de la région Amazonie-Caraïbe ont prospecté le massif de la Montagne Pelée avec pour objectif principal de clarifier le statut - tant d'abondance que taxonomique - de cette petite espèce découverte tardivement. Au cours des prospections, il a été également mené un inventaire - de jour comme de nuit - des Amphibiens et Squamates de la Montagne Pelée.

Les premières prospections se sont naturellement portées sur **la localité type** d'*Allobates chalcopis* (Ravine de la rivière cloche) située vers 500 m d'altitude. Elles ont été par la suite élargies aux ravines proches le long de la route Morne Rouge - Ajoupa Bouillon.

La Montagne Pelée a été prospectée du 05 au 11 octobre 2011. Tous les accès pédestres ont été parcourus afin de définir les limites altitudinales de répartition des *Allobates*.
Les 09 et 12 octobre ont été consacrés aux recherches herpétologiques sur le sentier de l'Anse Couleuvre ; le 14 octobre, à une prospection du Piton Boucher visant à vérifier la présence d'*Allobates* dans le massif des Pitons du Carbet.
Une partie de la journée du 12 octobre a été dédiée à des discussions avec Cyrille Aubaud, géologue à l'observatoire volcanologique. Des informations sur l'histoire géologique de la Martinique ainsi que des données sur la présence du trigonocéphale ont été recueillis.

Les secteurs prospectés sont représentés sur la carte 1 ; le calendrier des prospections dans le tableau I.

Carte 1 : Prospections (Octobre 2011)

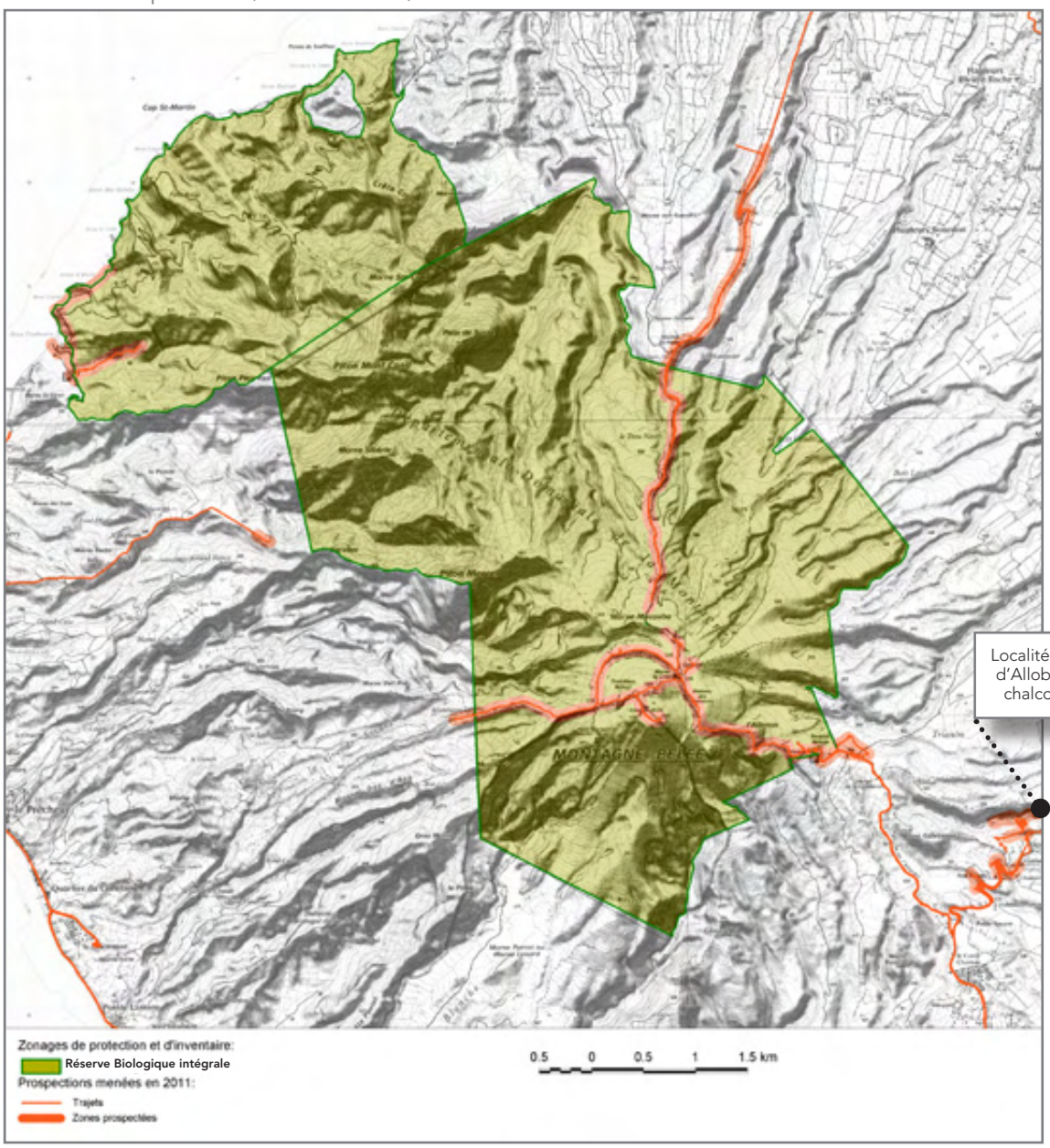


Tableau I : CALENDRIER de la mission - Octobre 2011

03 octobre : Arrivée en Martinique (21h30)
04 octobre : Ravine de la rivière cloche (localité type d'*Allobates chalcopis*)
05 octobre : Ravine encombrée le long du sentier d'Ajoupa Bouillon (au départ de l'Aileron) / Ravines de la route Morne-rouge/Ajoupa-Bouillon
06 octobre : Ravines de la route Morne-rouge/Ajoupa-Bouillon
07 octobre : Montagne Pelée par la Grande Savane
08 octobre : Montagne Pelée par le parking de l'Aileron
09 octobre : Rivière Couleuvre / Ravines de la route Morne-rouge/Ajoupa-Bouillon
10 octobre : Montagne Pelée par Macouba
11 octobre : Montagne Pelée par le parking de l'Aileron (cônes de 1902, 1929 & Le Chinois)
12 octobre : Observatoire volcanologique (rencontre avec Cyrille Aubaud)
13 octobre : Sentier de l'Anse Couleuvre jusqu'à Anse à la voile
14 octobre : Piton Boucher (Pitons du Carbet)
15 octobre : Départ de Martinique

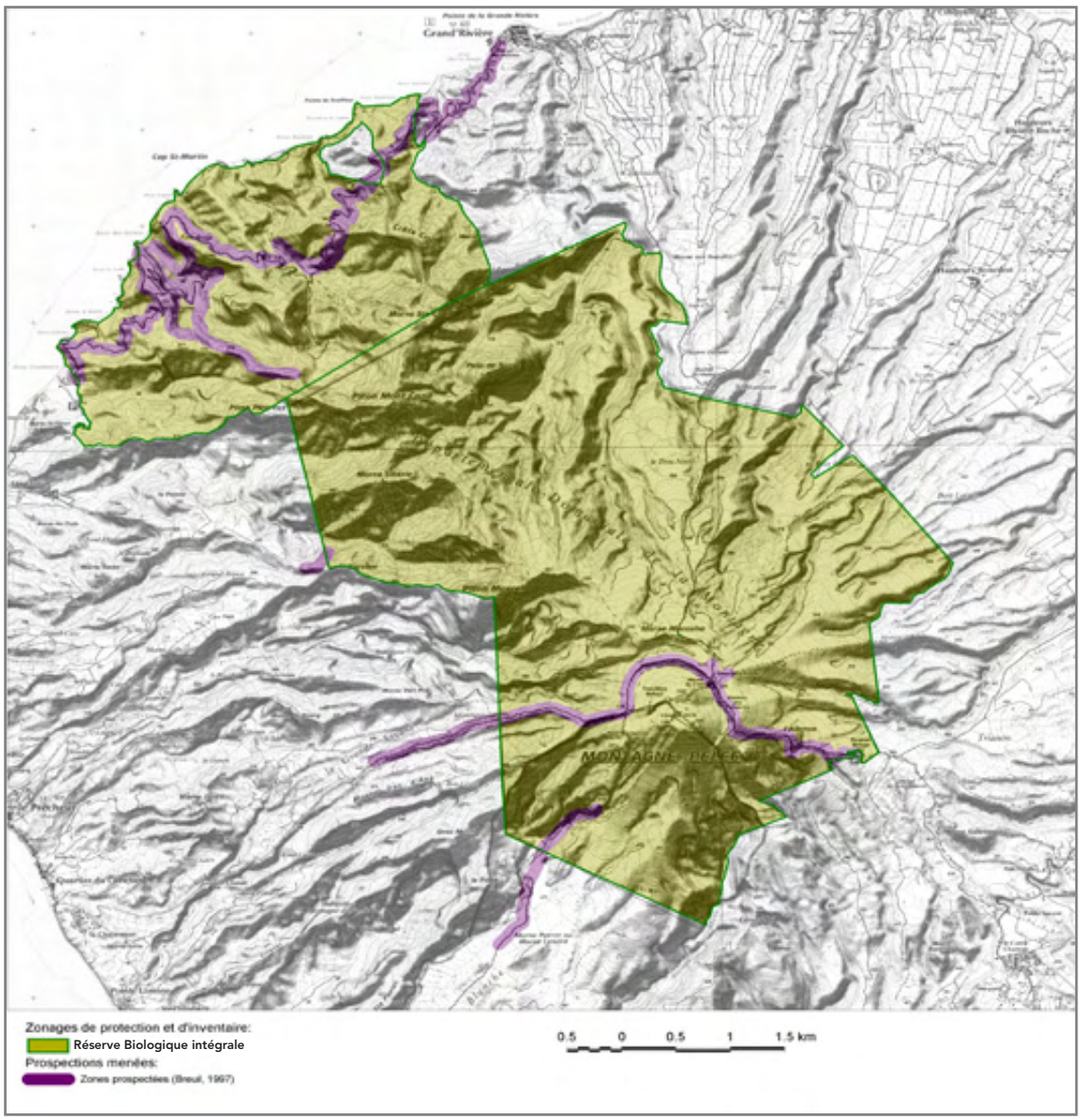
LA MONTAGNE PELÉE & son herpétofaune

L'empreinte humaine sur la Martinique est considérable et seuls les massifs montagneux sont épargnés par l'urbanisation et l'agriculture.

C'est dans ce contexte que la Réserve Biologique Intégrale de la Montagne Pelée a été crée en 2007. La Réserve biologique Intégrale Prêcheur-Grand'Rivière viendra s'adosser prochainement à celle de la Montagne Pelée pour former un espace protégé de plus de 3 000 hectares d'un seul tenant, et en continu de la mer jusqu'au point culminant de l'île.

Le premier réel inventaire herpétologique de la région de la Montagne Pelée et de Prêcheur Grand'Rivière a été réalisé par Breuil (1997). Ce travail pionnier a permis de dresser un inventaire des zones les plus accessibles de la région (Carte 2). Toutefois, selon Breuil (1997), au terme de cet état des lieux, de nombreuses questions, concernant notamment la répartition altitudinale de l'herpétofaune des séries hygrophile et de montagne (Piton Mont Conil, Morne Citron, Piton Marcel...) restaient sans réponses...

Carte 2 : Prospections de Breuil (Juillet 1997)



I.

Le statut d'*Allobates chalcopis*



Allobates chalcopis

(Kaiser, Coloma & Gray, 1994)

Répartition (Annexe 1 & Carte 3)



Données historiques

La première mention de présence d'*Allobates chalcopis* en Martinique, bien que non publiée, nous a été offerte par Morley Read. En 1984, à l'occasion d'un séjour en Martinique, il photographie et enregistre cette petite espèce alors inconnue (Morley Read, *com. pers.*).

En janvier 1990, Hinrich Kaiser enregistre le chant d'*Allobates chalcopis* sur les flancs de la Montagne Pelée. Six mois plus tard, une nouvelle mission permet la découverte fortuite de cette petite espèce *a priori* très localisée. Initialement assignée au genre *Colostethus* par Kaiser *et al.* (1994), elle a été intégrée au genre *Allobates* par Grant *et al.* (2006).
16 spécimens ont été collectés en août 1990 et août 1991 par Kaiser et ses collègues. Ils sont déposés dans les collections de six instituts de recherche : Le Canadian Museum of Nature (NMC), l'University of Kansas Museum of Natural History (KU), l'American Museum of Natural History (AMNH), le Museum of Comparative Zoology (MCZ),le United States National Museum of Natural History (USNM) et le Museo de Zoologia de la Pontifica Universidad Catolica del Ecuador (QCAZ).

Les spécimens ont tous été collectés vers 500 m d'altitude, au niveau des ravines des flancs sud-est du massif, mais quelques individus ont été entendus dans de petites ravines situées dans les pentes supérieures des flancs, au delà de la forêt hygrophile, dans la forêt à nuages (*Elfin forest*) (Kaiser *et al.*, 1994).

Dans les secteurs qu'il a prospecté en 1997 (Carte 2), Breuil (1997) n'a pas contacté *Allobates chalcopis*.
En décembre 2009, S. Blair Hedges a également recherché, en vain, *Allobates chalcopis* dans les localités connues. Il précise toutefois que les conditions météorologiques étaient peu favorables (saison sèche) et préconise des recherches supplémentaires (Hedges & Dias, 2011).

Depuis 1992, soit une vingtaine d'années, aucune mention nouvelle d'*Allobates chalcopis* n'apparait dans la littérature.

A ce stade, le statut d'*Allobates chalcopis* n'est toujours pas élucidé. Deux opinions s'affrontent quant à son origine : selon Kaiser *et al.* (1994), il s'agit d'une espèce endémique ; selon Breuil (1997, 2009), qui ne l'a jamais observé, d'une espèce introduite récemment.

Données originales

La mission d'expertise sur la statut d'*Allobates chalcopis* a été couronnée de succès. Presque 30 ans après sa découverte fortuite par Morley Read (1984) et 20 années après les dernières observations, nous avons retrouvé une population *a priori* bien portante sur le massif de la Montagne Pelée.
Les conditions d'observations diffèrent toutefois significativement de celles de Kaiser *et al.* (1994) et de Morley Read (*com. pers.*) et soulèvent de nombreuses hypothèses quant à la distribution d'*Allobates chalcopis*.

Distribution passée et présente

Les observations, tant de Kaiser & Gray (Kaiser *et al.* 1994) que de Read (*com. pers.*) décrivent une répartition centrée sur les ravines le long de la route Morne Rouge - Ajoupa Bouillon. Les localités que nous avons intensivement prospectées, se situent autour de 500 mètres d'altitude et se présentent sous la forme de ravines très encaissées sous couvert forestier. Quelques grands arbres poussent sur les flancs abruptes mais la végétation très dense est surtout dominée par de grandes Cyclanthacées, des massifs d'*Heliconia*, des Pipéracées arbustives, des fougères arborescentes mélées d'essences pionnières (*Cecropia*) et parfois de massifs de bambou. Les crêtes et plateaux séparant les ravines sont couvertes de cultures intensives. Les ravines constituent donc des corridors étroits de ripisylve séparés par des terrains mis à nus et "enrichis" en chlordécone (à des concentrations > 1 mg/kg).
Plusieurs journées de prospections dans ces ravines n'ont apporté aucune donnée - tant auditive que visuelle - de présence d'*Allobates*. Cet échec à retrouver *Allobates chalcopis* dans sa localité type fait écho à celui de Blair Hedges en décembre 2009 (Hedges & Dias, 2011).

Kaiser *et al.* (1994) ont également noté la présence de mâles chanteurs dans les forêts basses couvertes de mousse ("*Elfin forests"*) dans les petites ravines au-delà de la limite de la forêt pluviale ("*Rain forest*").
Nous avons prospecté une ravine située non loin du parking de l'Aileron, vers 750 m d'altitude, au sous-bois encombré de lianes et de massifs d'*Heliconia bihai* et constituée d'arbustes aux troncs moussus. Aucun chant n'a été entendu.
Les prospections de superbes forêts basses couvertes d'épiphytes et de mousses, entre 700 et 850 m d'altitude, le long de la trace qui relie Macouba au morne Macouba, n'a également pas fourni d'indices de présence...

Ce sont finalement les milieux ouverts, au dessus de 1000 m d'altitude, qui ont livré une population *a priori* "bien portante" d'*Allobates chalcopis*.

Les premiers chants ont été entendus vers 800 m d'altitude depuis l'antenne hertzienne située au-dessus du parking de l'Aileron. Ils provenaient d'une tête de ravine naissant dans la savane à Poacées et fougères (*Dicranopteris*), parsemée de quelques arbustes de la famille des Melastomatacées. Quelques mâles, dispersés, y chantent sous 1 m à 1,50 m de végétation dense, dans les entrelas de racines et de matière organique.
Les chants, sur les autres accès au massif de la Pelée, apparaissent vers 1000 m d'altitude (accès depuis Macouba et par la Grande Savane). Il s'agit également de savanes dominées par des poacées et les fougères *Dicranopteris pectinata*. Aux altitudes infèrieures (800 à 1000 m), les mâles semblent se cantonner aux ravines et à leurs abords immédiats. En s'élevant en altitude, la densité de mâles chanteurs augmente. Avec l'altitude et la modification de la végétation, les mâles se répartissent de façon plus homogène, notamment sur les "plateaux": plateau des Palmistes et intèrieur de la caldeira. Les densités les plus fortes ont été constatées vers 1200 m d'altitude, dans des savanes melant Poacées, Broméliacées (*Guzmania plumieri* & *Pitcairnia plicata)*, lycopodes et parsemées de tapis de sphaignes et de petits arbustes (*Charianthus nodosus*). La densité de mâles chanteurs est en revanche très faible dans les secteurs touchés par l'incendie de 2010.
Des mâles ont été entendus jusqu'au sommet de la Montagne Pelée (Le Chinois, cônes de 1902 et de 1929) à 1390 m.

Eco-éthologie

En octobre 2011, *Allobates chalcopis* apparait donc virtuellement absente de toutes les formations arborées ou arbustives du massif de la Pelée.
La répartition de l'espèce (du moins des mâles chanteurs) est d'après nos observations, exclusivement liée aux savanes d'altitude supérieure à 800 m. La densité (évaluée à l'activité vocale des mâles) augmente avec l'altitude et le maximum d'activité a été noté vers 1200-1300 m.
Les chants fusent toute la journée : entre 5 et 10 mâles peuvent être entendus d'un même point d'écoute. L'activité vocale s'étale toute la journée - de l'aube au crépuscule - et semble fluctuer selon l'ensoleillement. On note toutefois un pic d'activité entre 16H00 et 17H00, mais ces informations mériteront d'être vérifiée par une étude des rythmes d'activité.

Les mâles sont très réactif à la "repasse" de chants enregistrés. Les séquences sonores, en .wav, ont été diffusées à l'aide d'un enregistreur/lecteur audio (Zoom H4N) couplé à un haut-parleur (Radioshack).
Lors de nos recherches, la repasse de sons permettait rapidement de relancer l'activité vocale des mâles, malgré la perturbation de la végétation induite par les recherches. Certains mâles "muets", mais dont les territoires avaient été repérés précédemment, ont réagit rapidement aux sollicitations de nos enregistrements. Nous avons également noté une modification de la structure du chant, en réaction à la repasse, lorsque l'émetteur était placé à moins de 30 cm du mâle. Ces chants (non enregistrés) sont à rapprocher des "cris aggressifs" (*aggressive call*) décrits par Wollenberg & Harvey (2010) chez la grenouille malgache *Gephyromantis thelenae*.
Ces comportements - réaction à la repasse, modification de la structure des cris - caractérisent les espèces territoriales. Les territoires défendus peuvent notamment englober des sites d'oviposition favorables.

Bioacoustique (Figure 1).

Une séquence de chant d'*Allobates chalcopis*, enregistrée en 1984 dans la localité type (soit 6 ans avant la découverte de l'espèce par Kaiser dans le même site), nous a été fournie par Morley Read (http://www.pond5.com/video-sound-effects-music-after-effects-photos-illustrations/1/8689347.html). L'analyse du fichier sous le logiciel Batsound correspond à la description du chant

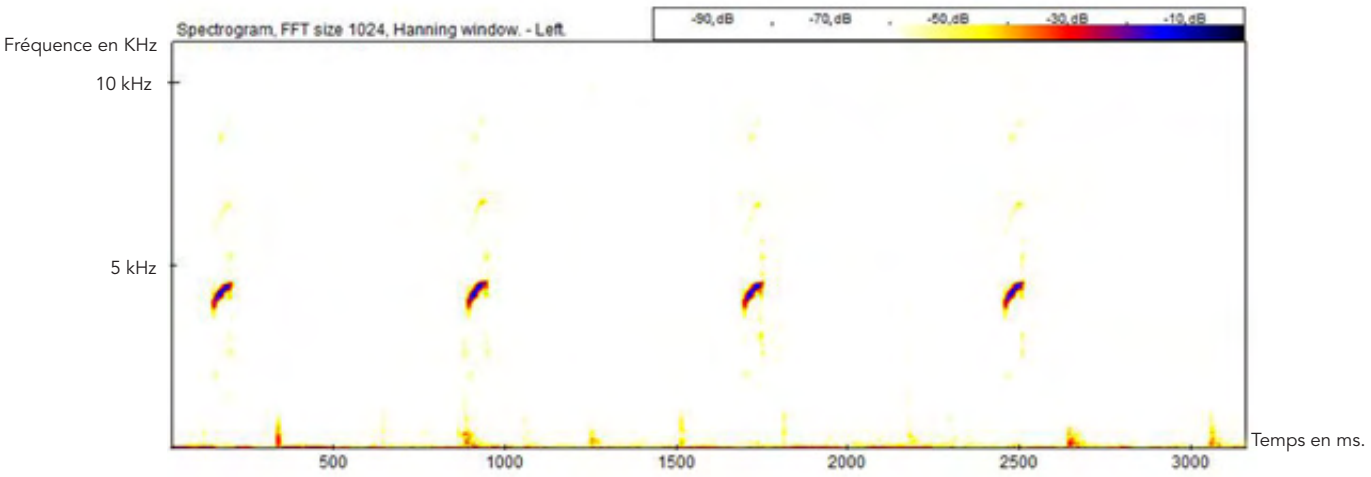


Figure 1 : Sonogramme d'*Allobates chalcopis*

par Kaiser *et al*. (1994 : 29). Nous avons initialement utilisé cette séquence de référence pour stimuler l'activité vocale des mâles. Dans un second temps, nous avons utiliser des enregistrements récoltés par nos soins.

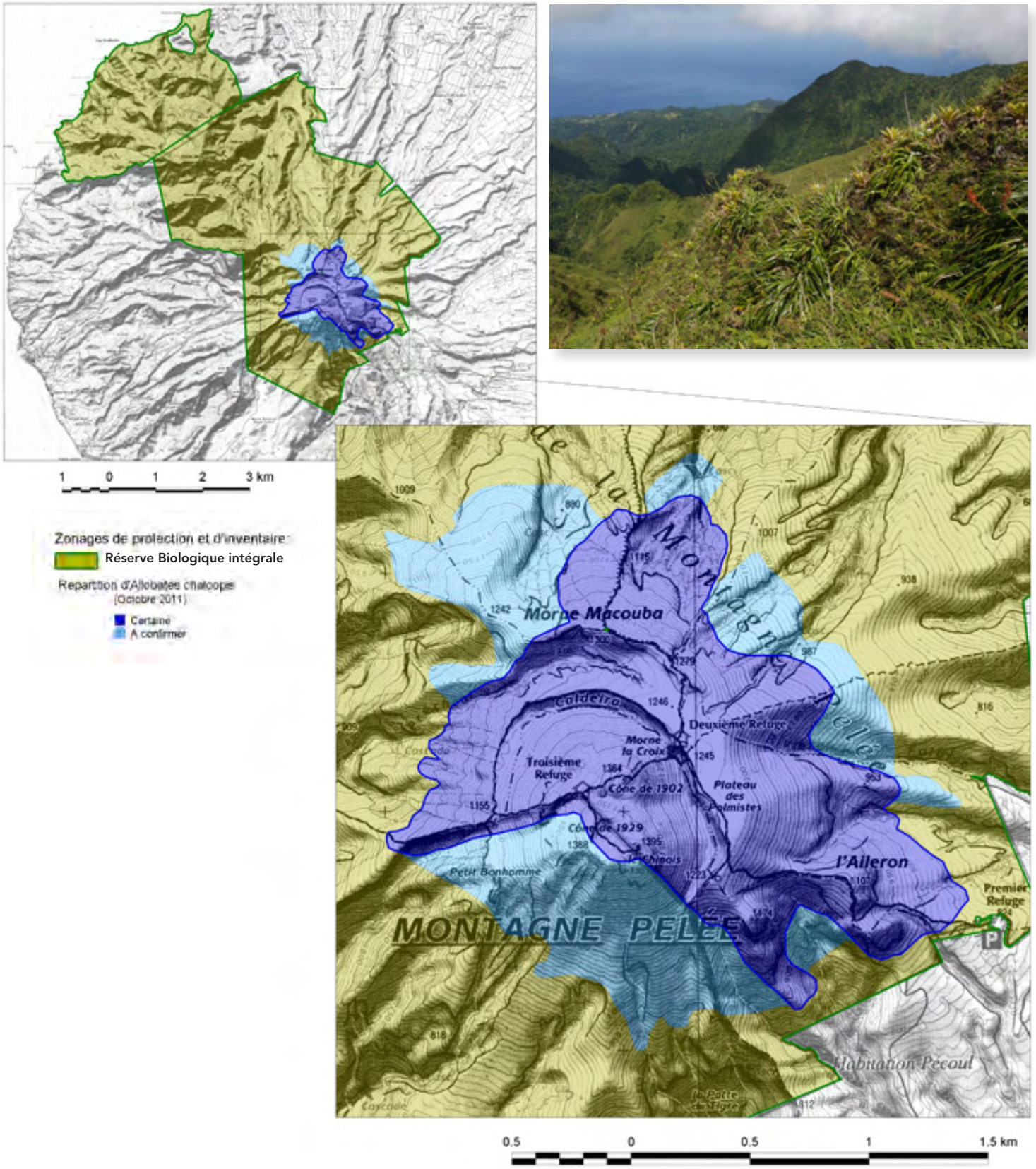
Le chant d'*Allobates chalcopis* est une suite relativement régulière de signaux brefs (de durée : 65 ms) à fréquence modulée.
La largeur de bande - 0,9 kHz en moyenne - couvre une gamme de fréquence allant de 3,7 kHz à 4,6 kHz, avec un maximum d'energie à 4,4 kHz (de 4,3 à 4,5 kHz).
La récurrence moyenne est de 748 ms (de 625 à 908 ms). Le nombre de cris variant de 37 à 55 signaux par minute (moyenne : 45).

Biotope

La végétation basse du sommet de la Montagne Pelée, extrémement dense, compose souvent des "tapis" de près d'un mètre d'épaisseur. S'y mèlent des fougères, de petits arbustes, des mousses, des sphaignes et des Broméliacées terrestres.
C'est dans les interstices de cette végétation inextricable que chante *Allobates*. Dans ce microhabitat sombre et hyperhumide, les mâles évoluent dans des réseaux - parfois souterrains - de cavités encombrées de matières végétales mortes, de racines et de tiges.
Dans ces conditions, l'observation d'un *Allobates* dans son habitat est une occasion rare.
En triangulant pour localiser approximativement un mâle chanteur (à l'aide des hauts parleurs pour maintenir "l'attention" du mâle), puis en dégageant doucement la végétation pour circonscrire la place de chant, nous avons réussi à observer 3 individus - après souvent plus d'une heure d'approche. Deux mâles ont été capturés à la main. Les trois mâles ont été observés à proximité immédiate de massifs d'Ananas Montagne jaune (*Guzmania plumieri*). L'un des mâles s'est d'ailleurs réfugié à l'aisselle d'une feuille basale (morte) de *Guzmania*. La base de ces feuilles contient de petites collections d'eau et nous soupçonnons un lien étroit entre les *Guzmannia* et *Allobates*, notamment en lien avec la reproduction.
Ces phytothelmes, *a priori* difficiles d'accès aux prédateurs (larves d'Odonates, etc.), réunissent des conditions favorables au développement des têtards. *Anomaloglossus beebei*, un autre *Aromobatidae* - endémique du Guyana - est notamment intimement liés aux grandes bromeliacées *Brocchinia micrantha* (Kok *et al.* 2006).

Toutefois, Kaiser & Altig (1994), suggèrent que les têtards d'*Allobates chalcopis* sont **endotrophes** et **nidicoles**. Cela signifie qu'ils achèvent leur développement (métamorphose) directement sur le site de ponte sans phase aquatique. Deux pontes ont été découvertes par Kaiser & Altig (1994) dans un amas de feuilles mortes, à 1,50 m d'une surface d'eau stagnante. Les pontes ont rapidement éclos (6 jours après la récolte), mais les larves sont mortes ou ont été sacrifiées au stade 32 à peine 48 heures après éclosion. Les têtards d'*Allobates chalcopis* présentent cependant un appareil buccal bien développé, tandis que ceux des têtards nidicoles de *Colostethus nidicola* et *Colostethus stepheni* sont vestigiaux (Caldwell & Lima, 2003).
Les mâles d'*Allobates chalcopis* sont donc susceptibles de véhiculer les têtards par phorésie vers les petites collections d'eau à la base des feuilles de *Guzmania* où ceux-ci peuvent achever leur développement en se nourissant. Cet aspect de l'écologie d'*Allobates chalcopis* méritera d'être étudié plus précisément.

Carte 3 : Répartition d'*Allobates chalcopis* (Octobre 2011)



Éléments du biotope d'*Allobates chalcopis*







Guzmania plumieri



Pitcairnia spicata

Statut taxonomique

Méthodologie

Une biopsie (prélèvement du foie) des deux spécimens, conservée dans l'alcool à 96°, a été transmise à Antoine Fouquet de l'Université de São Paulo afin de clarifier la position phylogénétique d'*Allobates chalcopis*.

L'extraction de l'ADN, l'amplification puis le séquençage d'un locus mitochondrial d'environ 2400 paires de bases (12S, 16S) ont été réalisées à l'Université de São Paulo.
Une cinquantaine de séquences provenant de GenBank et de données personnelles d' A. Fouquet ont été réunies pour établir une matrice représentative de la diversite au sein de la famille des *Aromobatidae* à laquelle *A. chalcopis* appartient sans ambiguite. A partir de cette matrice un arbre phylogénétique préliminaire, utilisant la méthode du Neighbor-Joining (NJ) et le modèle de Tamura-Nei (TN), a été réalisé par A. Fouquet.
La robustesse de chacun des noeud de l'arbre a été évalué à l'aide de 350 répliquas (Bootstrap).

Résultats (Figure 2)

Allobates chalcopis se positione bel et bien au sein du genre *Allobates* comme l'avaient suggéré Grant *et al*. (2006).
Allobates chalcopis présente cependant une divergence très importante avec n'importe quelle espèce incluse dans l'analyse (distance TN minimale en délétion partielle = 0.094). Les espèces séquencées les plus proches génétiquement sont les espèces amazoniennes d'*Allobates* des groupes *marchesianus, ornatus, trilineatus* et *gasconi* selon Santos *et al.* (2009) ce qui correspond au "Clade 73" (Fig. 73) de Grant *et al*. (2006). Bien que les analyses soient encore trop préliminaires pour l'affirmer, *A. chalcopis* semble partager des affinités fortes avec les espèces du groupe *trilineatus* comme *Allobates granti*, *Allobates sp*. (Saül) de Guyane, *A. spumaponens* et de nombreuses espèces non décrites du plateau des Guyanes et d'amazonie.

Allobates chalcopis trouve donc son origine dans la région "Amazonie-Plateau des Guyanes". Ses affinités phylogénétiques oblitèrent une origine mesoaméricaine.

Une espèce endémique de la Caraïbe ?

Le locus utilisé pour la construction de l'arbre phylogénétique évolue environ de 0.5% par millions d'années (soit environ 1% de divergence entre 2 terminaux). On peut donc considérer qu'*Allobates chalcopis* a divergé de ses congénères amazoniens il y a environ 10 millions d'années. Cette extrapolation, grossière, devra être affinée, mais elle permet déja d'obtenir une idée de l'échelle de temps dans laquelle la divergence d'*Allobates chacopis* est survenue.
Si cette époque de divergence est confirmée, elle permet d'envisager le scénario suivant : il y a quelques 10 millions d'années, au Miocène, le niveau des mers est l'un des plus bas des 40 derniers millions d'années (-100 m par rapport au niveau actuel). Les terres, exceptionnellement émergées jusqu'au plateau continental, réduisent la distance océanique à parcourir pour rejoindre les proto-îles de la Caraïbe.
Un scénario plus détaillé, tenant compte des courants marins (les deux Amériques ne sont pas encore reliés par l'Amérique centrale), de la position des terres émergées, etc., sera proposé dans une publication scientifique.

Cette divergence correspond donc aux informations géomorphologiques disponibles et confirme une origine *in situ* de l'espèce et un isolement ancien au sein des caraibes.
Allobates chalcopis diverge donc considérablement de ses plus proches congénères amazoniens ; son patron de coloration est singulier et son biotope est également atypique (les deux *Allobates* séquencés les plus proches sont des espèces de plaine).

Le faisceau de preuves réuni, tant par l'analyse moléculaire que par les données morphologiques et écologiques, confirme le caractère strictement endémique d'*Allobates chalcopis* à la Martinique.

Les deux spécimens seront déposés - avec l'accord de l'ONF et de la DEAL - au Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris sous les numéros MNHN 2011.0141 et MNHN 2011.0142 (Anne-Marie Ohler, conservatrice des collections, com. pers.)

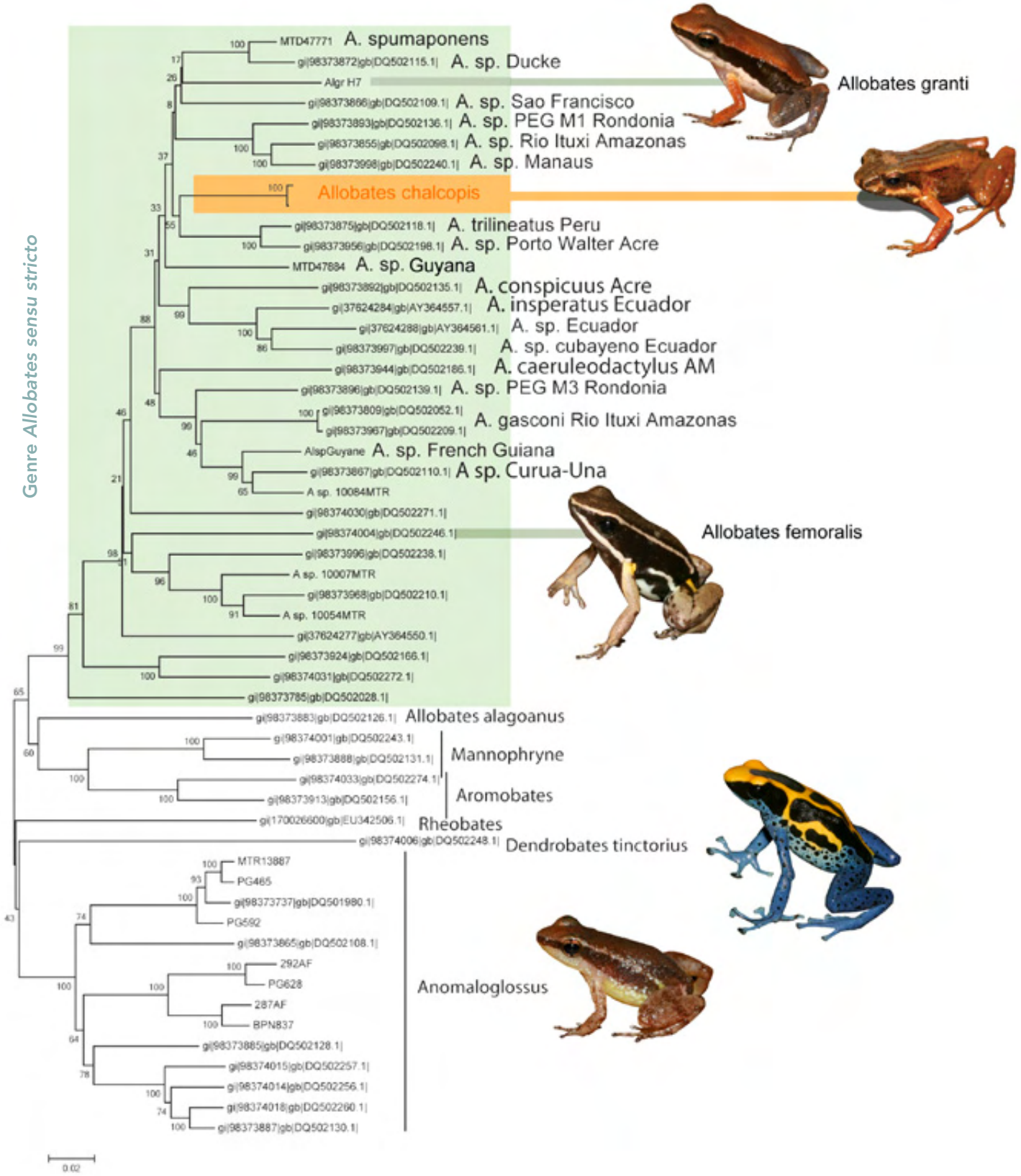


Figure 2 : Position phylogénétique d'Allobates chalcopis. (A. Fouquet / photos : M. Dewynter)



biotope
Agence
Amazonie
Caraïbes

La niche écologique d'*Allobates chalcopis*

Applications pour la conservation

Maël Dewynter, Kévin Pineau & Yves Bas
Septembre 2012



Office National des Forêts

DEAL Martinique

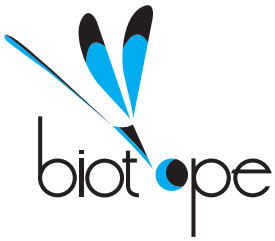
Cette étude a été réalisée pour le compte de la DEAL Martinique et de l'ONF (Direction Régionale de la Martinique). Elle complète une première étude réalisée en octobre 2011 sur le statut taxonomique et de conservation d'*Allobates chalcopis*.

Nous tenons à remercier vivement M. **Jean-Baptiste Schneider** (ONF - DR Martinique), M. **Rodrigue Doré** (ONF - DR Martinique), M. **Julien Mailles** (DEAL Martinique) et **M. Cyrille Barnérias** (DEAL Martinique) pour l'intérêt porté à cette étude et la grande efficacité dont ils ont fait preuve dans son montage budgétaire. Ils nous ont également fait l'honneur de nous accompagner lors de prospections herpétologiques.

Merci à Nicolas Drapier, Laurent Tillon, Cédric Baudran et Evelyne Acquenin de l'ONF pour leurs accord et réactivité dans l'octroi de fonds FEDD.







BIOTOPE Amazonie-Caraïbes
30 domaine de Montabo
Lotissement Ribal
97300 Cayenne
Tel: 0594 39 18 02
Fax: 0594 39 14 06
Site Internet : www.biotope.fr

Responsable du projet
Maël Dewynter
30 domaine de Montabo
Lotissement Ribal
97300 Cayenne

Tel : 05 94 39 18 02
Gsm : 06 94 95 28 08

mdewynter@biotope.fr
mael.dewynter@gmail.com

Prospections
Maël Dewynter, Kévin Pineau

Analyses des sons
Yves Bas

Cartographie
Audrey Thonnel

Rédaction & mise en page
Maël Dewynter, Kévin Pineau

Photographies
Les clichés non crédités sont de M. Dewynter / Biotope.

Fond cartographique
IGN (convention ONF-Biotope)

INTRODUCTION

En octobre 2011, une mission exploratoire financée par l'ONF de la Martinique et la DEAL a permis de retrouver une population d'*Allobates chalcopis* cantonnée aux savanes d'altitude de la Montagne Pelée au-dessus de 800 m asl.
La capture de deux individus nous a permis d'explorer les relations phylogénétiques d'*Allobates chalcopis* aux taxons connus d'Amérique du Sud. Ces travaux, menés par Antoine Fouquet (initialement dans le cadre de l'Université de Sau Paulo, puis dans le cadre d'un poste au CNRS de Guyane) ont révélé le statut d'endémique stricte d'*A. chalcopis* à la Martinique. La forte divergence génétique avec les espèces sud-américaines indique un isolement très ancien accompli entre 8,8 et 14 millions d'année.
Parallèlement, les données de distribution acquises pendant la première mission ont mis en exergue une probable contraction de l'aire de répartition vers le sommet de la Montagne Pelée. Ce constat évoque une réaction aux changements climatiques et souligne l'urgence de mener un suivi rigoureux de l'espèce dont le statut UICN devrait évoluer de "*Vulnérable*" à "*En danger critique d'extinction*".
Les résultats de cette étude ont été présentés dans une publication scientifique soumise à la revue *Systematics and Biodiversity* :

Fouquet A., Pineau K., Rodrigues M. T., Mailles J., Schneider J.-B., Ernst R., and Dewynter M. soumis.
Endemic or exotic: The phylogenetic position of the Martinique Volcano Frog Allobates chalcopis (Anura: Dendrobatidae) sheds light on its origin and challenges current conservation strategies. *Systematics and Biodiversity.*

Cette première phase achevée, Biotope a proposé à la DEAL et l'ONF de réfléchir à la mise en oeuvre d'un **plan régional d'actions** visant à étudier l'évolution de la population de cette espèce à forte valeur patrimoniale.
Nous avons proposé à cet effet un protocole de suivi basé sur une évaluation de l'abondance des mâles chanteurs à travers des enregistrements et une analyse largement automatisés.

Avant d'initier un programme pluriannuel, il a été convenu de compléter l'étude de 2011 par des prospections complémentaires en 2012 visant à :

1 - prospecter de nouveau les stations historiques (vers 500 m d'altitude) pour confirmer l'absence de populations relictuelles dans les zones basses ;

2 - prospecter des accès à la Montagne Pelée non évalués lors de la première mission ;

3 - prospecter les sommets élevés des Pitons du carbet (notamment le Piton Bouchet, le Piton de l'Alma, le Piton du Mauzé et le Piton Lacroix) car il y a une forte présomption de présence d'une population isolée dans ce secteur ;

4 - mener une étude du rythme d'activité circadien d'*Allobates* sur le plateau des palmistes et sur la station répertoriée la plus basse – à l'aide d'enregistreurs automatiques, associés à une prise de données continue de variables : température, hygrométrie et luminosité.

Ce rapport présente les résultats obtenus en septembre 2012.
Tout d'abord, une nouvelle population isolée, découverte sur le Piton Bouchet, apporte de nouveaux arguments pour la mise en place d'une réserve biologique sur les Pitons du Carbet.

Les enregistrements programmés sur la montagne Pelée ont par ailleurs fournis des données essentielles, permettant de définir un protocole de suivi permanent automatisé.
Enfin, les données de répartition, de biotope et de rythme d'activité permettent d'énoncer certains éléments de la **niche écologique** d'*Allobates chalcopis*. La notion de niche écologique résume, par une approche multidimensionnelle, les traits d'histoire de vie d'une espèce. La connaissance des éléments de cette niche est un préalable essentiel à la mise en place de mesures conservatoires efficaces.

MÉTHODOLOGIE

Cette deuxième mission d'évaluation du statut d'*Allobates chalcopis* a eu lieu du 03 au 12 septembre 2012.
Les objectifs fixés étaient (1) - d'acquérir des données complémentaires sur la distribution en prospectant de nouveaux secteurs et (2) - de collecter des éléments d'éco-éthologie afin de mettre en place un suivi à long terme de la population de la Montagne pelée.

Modélisation de niche & aire de distribution

Avant d'orienter les prospections vers de nouveaux secteurs, nous avons utilisé les données de localités obtenues en 2011 pour **modéliser la répartition** de l'espèce (Figure 1).
Pour y parvenir, un jeu de données de variables environnementales issues du projet **WorldClim** (*http://www.worldclim.org/*) et les localités de présence de l'espèce ont été confrontées à l'aide du logiciel de modélisation de niche **MaxEnt** (***Maximum Entropy Modeling*** : *http://homepages.inf.ed.ac.uk/lzhang10/maxent.html*).
WorldClim regroupe un ensemble de données climatiques, à une **résolution spatiale d'un kilomètre carré**. Ces données ont été visualisées sur **QGIS** (Quantum Gis Project : http://www.qgis.org/) et utilisées comme variables pour la modélisation de la niche écologique d'*Allobates chalcopis* sous MaxEnt.
Sur la figure 1, les secteurs les plus favorables à la présence d'*Allobates* apparaissent en couleurs chaudes. Des sites favorables situés hors du massif montagneux de la Pelée, le Morne Jacob et les Pitons du Carbet, ont donc été spécifiquement prospectés.

L'utilisation de nouvelles variables (végétation, taux d'urbanisation, etc.) à une résolution de 100 m (pixel d'1 ha) et d'une nouvelle localité, nous permet à présent de proposer un modèle actualisé - bien plus précis - de la distribution d'*A. chalcopis.* La méthodologie appliquée et les résultats sont développés plus loin.

Eléments d'éco-éthologie

Le deuxième objectif de la mission a été de collecter des éléments d'éco-éthologie permettant de définir **un protocole de suivi à long terme** de la population de la Montagne Pelée.

L'extrême difficulté de capture d'*Allobates chalcopis* - seuls deux mâles ont été capturés au cours de la première mission - oblitère toute évaluation de taille de population et tout suivi par des techniques classiques de capture-marquage-recapture.
Nous proposons donc de considérer l'**indice d'activité vocale des mâles comme un estimateur de l'état de santé de la population**.
Une baisse régulière de l'activité vocale des mâles d'une localité pouvant être ainsi considérée comme un indice fiable du déclin de la population.
L'activité vocale des mâles suit toutefois un rythme circadien et probablement un rythme annuel dépendant de variables environnementales comme la température, la pluviométrie, l'hygrométrie, etc.
Un préalable à la mise en place d'un suivi à long terme est donc d'établir d'une part le **rythme circadien** (pics d'activités de chant) et d'autre part le **rythme annuel** (saisons favorables et variables explicatives).

Ces conditions remplies, nous pourrons calibrer un protocole de suivi permanent en programmant l'enregistrement des plages horaires les plus pertinentes. L'objectif étant de réduire au maximum l'échantillonnage pour limiter d'une part les déplacements sur site et d'autre part le temps d'analyse - donc les coûts du programme de suivi.

L'étude du rythme d'activité circadien d'Allobates sur la Montagne Pelée a fait appel à des enregistreurs automatiques (SM2), associés à une prise de données continue des variables suivantes : température, hygrométrie et luminosité.
Deux SM2 ont été disposés sur deux stations du plateau des palmistes (Montagne Pelée) pendant 72 heures (3 jours) puis déplacés sur deux stations plus basses le long de l'accès à l'aileron pour une durée de 72 heures également. 4 stations ont donc été suivis sur une période de 6 jours.
Chaque station était composée d'un enregistreur SM2 avec micro acoustique, d'un datalogger de température et d'hygrométrie (HOBO U23 Pro V2 Temp/Rh) et d'un datalogger de température et de luminosité (HOBO PENDANT). Les SM2 ont été programmés pour mémoriser un enregistrement de 20 secondes toutes les 5 minutes soit 288 enregistrements par jour et 864 fichiers sons par station. Au total, le dispositif des 4 stations a fourni 3456 "fichiers son" de 20 secondes. Les dataloggers ont été synchronisés (à la seconde) avec les SM2 et ont également fournis une prise de donnée instantannée toutes les 5 minutes.

L'analyse des sons s'est appuyée sur le pro-

gramme **Sonochiro** développé par le **département Recherche & Innovation de Biotope**. Ce programme, conçu initialement pour l'étude des chauves-souris permet un traitement automatique et rapide d'importants volumes d'enregistrements. Il a spécifiquement été adapté à l'étude des amphibiens pour les besoins de cette étude.
Les résultats de Sonochiro sont présentés sous la forme d'un tableur *Excel* fournissant le nombre de cris d'*Allobates* par fichier son, mais également le nombre de cris d'*Eleutherodactylus johnstonei* et *E. martinicensis.* Un "risque d'erreur" est associé à chaque ligne afin de permettre de vérifier manuellement les fichiers douteux (sons très atténués par la distance).

Deux types d'analyses ont été appliqués à ce jeu de données. D'une part, une représentation graphique de l'activité vocale a permis de visualiser les rythmes circadiens et d'explorer les relations entre variables ; d'autre part nous avons analysé les relations entre variables environnementales et rythme d'activité à l'aide de modèles linéaires généralisés (GLM) et de modèles additifs généralisés (GAM) qui sont une extension non paramétrique des GLM.

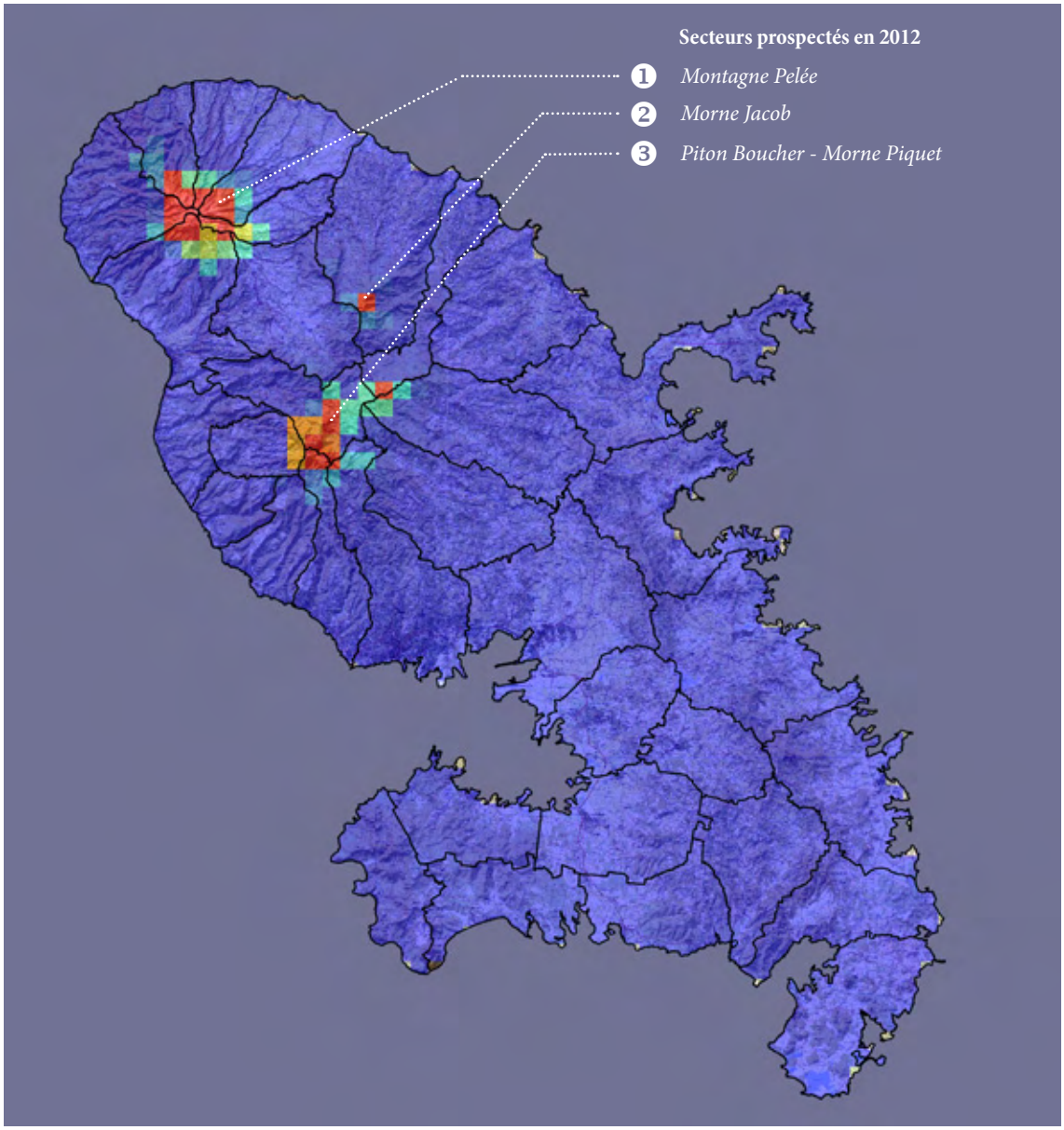


Figure 1 : Modèle de distribution d'*Allobates chalcopis* à une définition de 1 km. Les données qui ont contribué à élaborer ce modèle sont les localités d'*Allobates* collectées en 2011 (uniquement sur la Montagne Pelée) et les 19 variables environnementales (BioClim) du projet WorldClim. Nb. *Pour la réalisation de cette carte - à vocation exploratoire - nous n'avons pas vérifier les corrélations entre variables climatiques.*

Le Song Meter 2

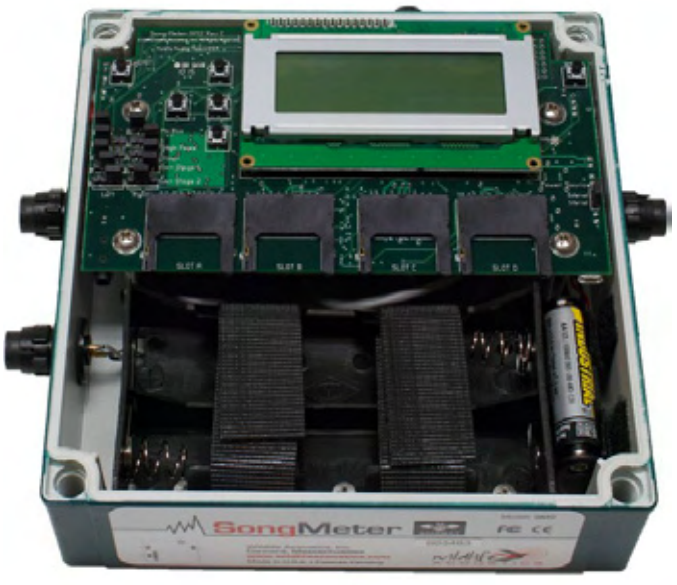
Le boitier SM2 est un boîtier destiné à enregistrer tout son de l'audible à l'ultrason. Il fonctionne avec une carte son principale (appelée SM2) et une carte secondaire, branchée en dessous, appelée SM2BAT. Cette dernière permet d'échantillonner et de traiter les ultrasons, captés grâce au microphone fourni (le SMX-US), avec une bonne qualité de restitution.

Ce matériel, à l'épreuve des intempéries, est capable de surveiller et d'enregistrer en continu sur de longues périodes de temps les cris d'écholocation des chauves-souris et **des émissions sonores** d'oiseaux, d'insectes et **de batraciens**.

Le SM2 contient :

• Une sonde thermique interne.
• Deux entrées microphone dont un microphone acoustique pour enregistrer les oiseaux, les batraciens, les orthoptères et d'autres sons audibles.
• Une entrée pour un câble d'adapteur de batterie 12 V.

Pour l'utilisation de cet outil, des logiciels GRATUITS sont téléchargeables sur le site internet de Wildlife acoustics : un logiciel de paramétrage du boitier SM2BAT et un convertisseur .WAC au format lisible .WAV avec BatSound, Raven ou tout autre logiciel de visualisation de sons.



Sonochiro : le principe

Le programme Sonochiro inclut :

• Un algorithme de détection et de délimitation des signaux détectés.

• Une mesure automatique, sur chaque cri, de paramètres discriminants (répartition temps/ fréquence/amplitude, caractérisation du rythme et ratios signal/ bruit).

• Une classification des cris basée sur les mesures d'un panel de sons de référence. Cette banque de sons a été rassemblée par notre équipe en Martinique. La classification s'appuie sur la méthode des forêts d'arbres décisionnels ("random forest") qui semble plus performante pour la classification des signaux que les autres méthodes de classification (réseaux de neurones, analyses discriminantes, etc.) : elle tolère bien la multiplicité des types de cris par espèce. De plus, elle permet d'obtenir, pour chaque cri, une probabilité d'appartenance à chaque espèce potentielle.

• Une identification à la séquence de cris, incluant l'espèce la plus probable et un indice de confiance de cette identification.



◀ Enregistreur HOBO PENDANT de température et de luminosité, résistants aux intempéries et étanches.

Enregistreur de température/ hygrométrie en interne et/ou externe avec interface USB optique HOBO datalogger U23 Pro V2 Temp/Rh



Modélisation de niche & aire de distribution

Figure 2 : Modèles de niche écologique d'*Allobates chalcopis*.

Figure 2a - Modèle de niche à une résolution de 1 km. (Données de 2011)
Figure 2b - Modèle de niche à une résolution de 100 m. (Données de 2011 & 2012)
Figure 2c - Modèle de niche à une résolution de 100 m, zoom sur les secteurs favorables.

Les données qui ont contribué à élaborer le modèle de 2012 sont les localités d'*Allobates* collectées en 2011 et 2012 (Montagne Pelée et Piton Boucher) et les variables environnementales suivantes : 15 types de végétation, taux d'urbanisation & linéaire de cours d'eau.
Les localités sont représentées par des points blancs, la probabilité de présence par la couleur des pixels.

Afin de modéliser la niche écologique d'*Allobates chalcopis* et donc d'obtenir une estimation de sa répartition, nous avons d'abord utiliser un jeu de données bioclimatiques issues du programme WorldClim (19 variables liées à la température et à la pluviométrie). Nous avons testé plusieurs modèles en retirant des variables *a priori* corrélées, mais aucun test formel de corrélation des variables n'a été fait à ce stade.

Ce premier résultat (Figure 2a), exploratoire, a mis en évidence trois secteurs favorables : le sommet de la montagne Pelée, où l'espèce a été trouvée en 2011, le sommet du Morne Jacob et les Pitons du Carbet. En 2012, nous avons spécifiquement prospecté le Morne Jacob et la crête reliant le Piton Boucher au Morne Piquet. La présence d'*Allobates* au sommet du Morne Jacob n'a pas été détectée. **En revanche, une nouvelle population a effectivement été trouvée sur le Piton Boucher**, **validant ainsi la pertinence du modèle.**

Le modèle fourni par MaxEnt indique que les variables expliquant le mieux la répartition des populations d'*Allobates* sont l'**amplitude thermique moyenne** (BIO2 : moyennes mensuelles = Temp max - Temp min.) et la **quantité de précipitations du mois le plus sec** (BIO14).
Au-delà d'une amplitude thermique de 7,1°C, la probabilité de présence des *Allobates* augmente brutalement ; au-delà de 200 mm de précipitation pendant le mois le plus sec, la probabilité de présence augmente également significativement. Ces deux variables sont liées à l'altitude et à la capacité des massifs montagneux à piéger les nuages - particulièrement en saison sèche. **Températures nocturnes fraiches et apport d'humidité pendant la saison sèche agissent en synergie pour maintenir les populations d'*Allobates* sur les sommets de la Martinique**.

Suite aux prospections de 2012, nous avons intégré les nouvelles localités dans le SIG (20 localités au total) et créé de nouvelles variables à une échelle plus fine. Le nouveau maillage présente des pixels d'1 ha. Il est donc 100 fois plus précis que le précédent. Chaque pixel contient les informations suivantes : linéaire de cours d'eau, pourcentage bâti, surface et type de végétation (parmi 15 types définis par l'IFN). Les tests de corrélations entre variables ont montré qu'elles étaient indépendantes : elles ont donc été intégrés dans un nouveau modèle de distribution (Figures 2b & 2c).
On constate d'emblée que les deux modèles (2a & 2b) présentent des patrons très similaires malgré l'utilisation de variables différentes. Par ailleurs, nous avons testé 100 modèles de distributions de 20 localités distribuées aléatoirement. Notre modèle figure parmi les 5 modèles les plus performants : en surpassant 95 % des modèles "nuls", il est statistiquement valable.
Les deux variables qui contribuent le plus à ce nouveau modèle sont - sans surprise - la **superficie des végétations d'altitude** ("Formation Altimontaine tropicale") des types PE et dans une moindre mesure AL de l'*Inventaire Forestier National (IFN)*. Cette végétation est liée aux conditions bioclimatiques d'altitude ce qui explique la forte convergence des deux modèles.
La meilleure résolution des données de végétation (par rapport aux données bioclimatiques) nous encourage à privilégier le deuxième modèle pour présenter une carte de la probabilité de présence d'*Allobates*. En revanche, les données bioclimatiques seront privilégiées pour modéliser la distribution future d'*Allobates* face aux changements climatiques. Sur la figure 2c, on peut considérer que les secteurs orange foncé et rouges sont très favorables à *Allobates chalcopis*. Les secteurs orange clair et jaunes présentent une probabilité moindre et sont, dans l'état actuel

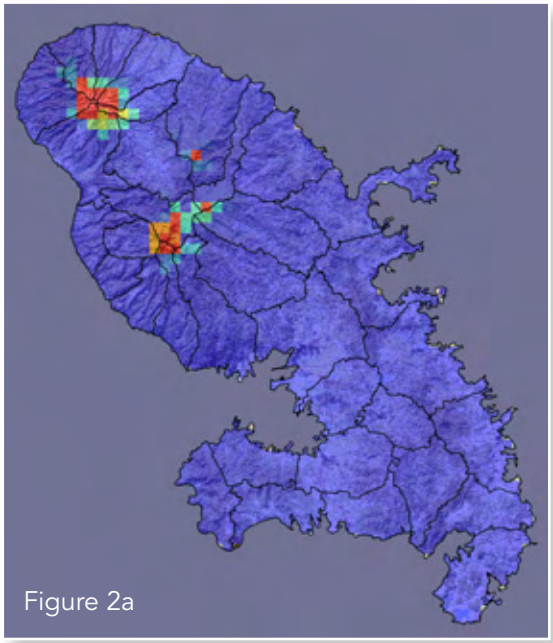


Figure 2a

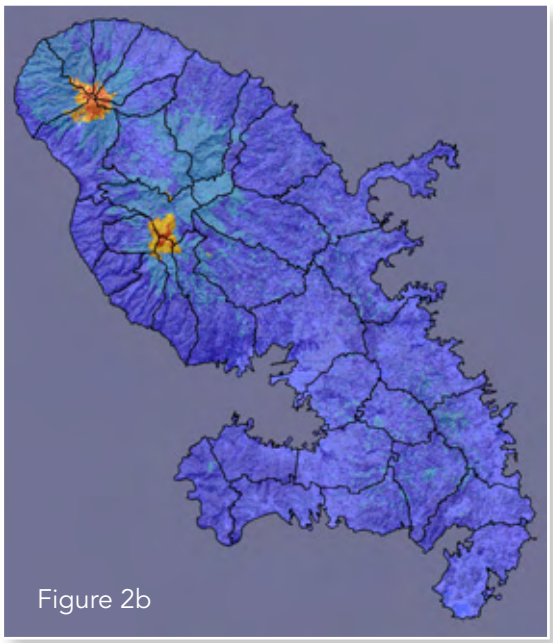


Figure 2b

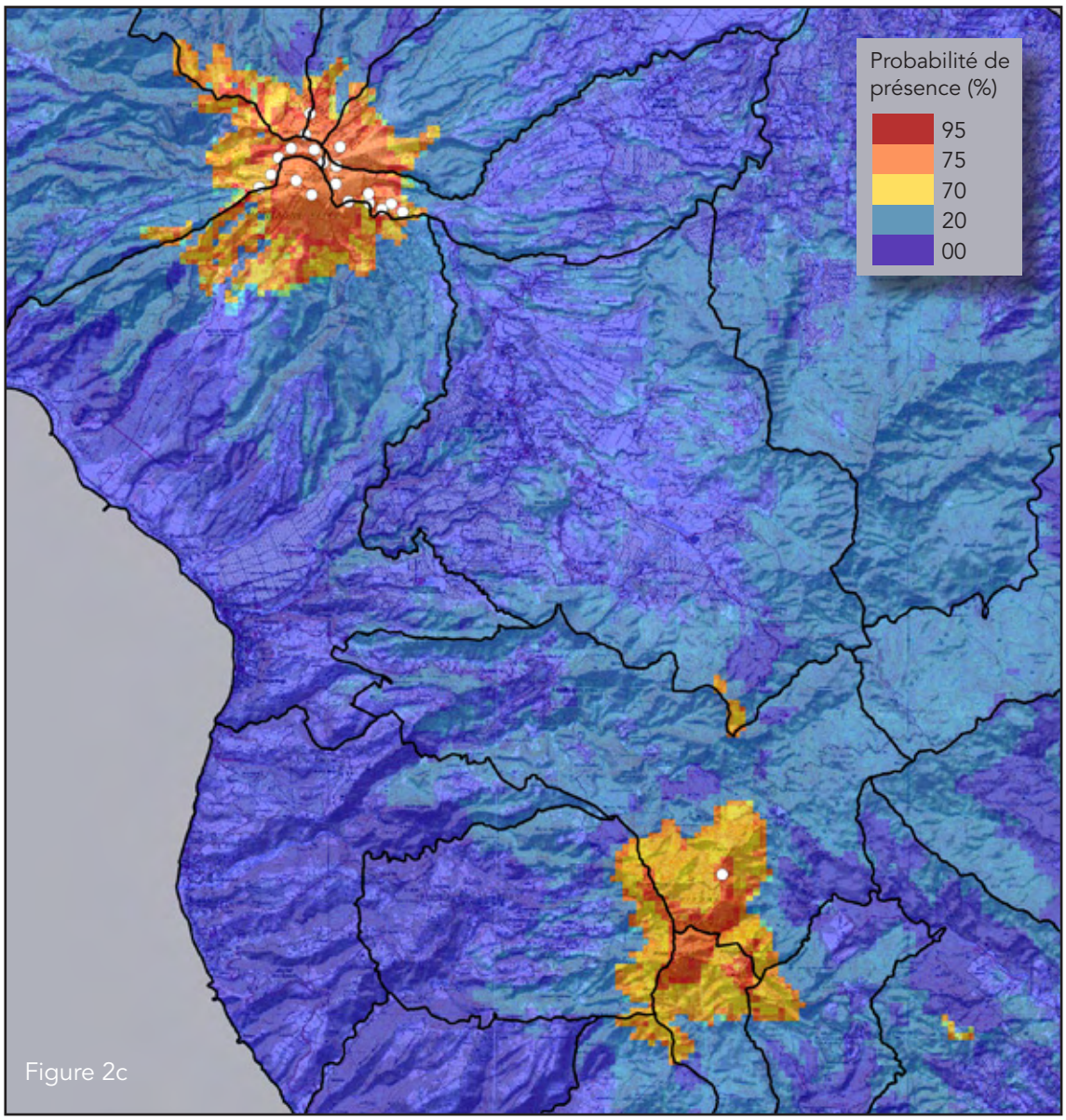


Figure 2c

des connaissances, dépourvus d'*Allobates*. Ils ont pu être plus favorables dans un passé très proche (années 90), mais cela ne semble plus être le cas. Les secteurs bleus sont défavorables.

En considérant les zones de probabilité de présence supérieure à 75%, l'aire de répartition totale couvre donc environ 700 ha (7 km²). Elle se divise en **deux noyaux isolés**, la Montagne Pelée (environ 500 ha) et les pitons du Carbet (environ 200 ha), eux même probablement fractionnés en plusieurs petites populations disjointes.

Avec la découverte de la population des pitons du Carbet, cette estimation de l'aire de répartition est sensiblement supérieure à celle évoquée dans notre publication (Fouquet *et al*. soumis) qui était de 370 ha. Le statut de conservation proposé - en danger critique d'extinction - demeure valide selon les critères UICN.

Liste des variables utilisées :

En rouge, les variables dont la contribution est la plus forte.

source : WorldClim

BIO1 : Annual Mean Temperature
BIO2 : Mean Diurnal Range (Mean of monthly (max temp - min temp))
BIO3 : Isothermality (BIO2/BIO7) (* 100)
BIO4 : Temperature Seasonality (standard deviation *100)
BIO5 : Max Temperature of Warmest Month
BIO6 : Min Temperature of Coldest Month
BIO7 : Temperature Annual Range (BIO5-BIO6)
BIO8 : Mean Temperature of Wettest Quarter
BIO9 : Mean Temperature of Driest Quarter
BIO10 : Mean Temperature of Warmest Quarter
BIO11 : Mean Temperature of Coldest Quarter
BIO12 : Annual Precipitation
BIO13 : Precipitation of Wettest Month
BIO14 : Precipitation of Driest Month
BIO15 : Precipitation Seasonality (Coefficient of Variation)
BIO16 : Precipitation of Wettest Quarter
BIO17 : Precipitation of Driest Quarter
BIO18 : Precipitation of Warmest Quarter
BIO19 : Precipitation of Coldest Quarter

source : IFN (Inventaire forestier national)

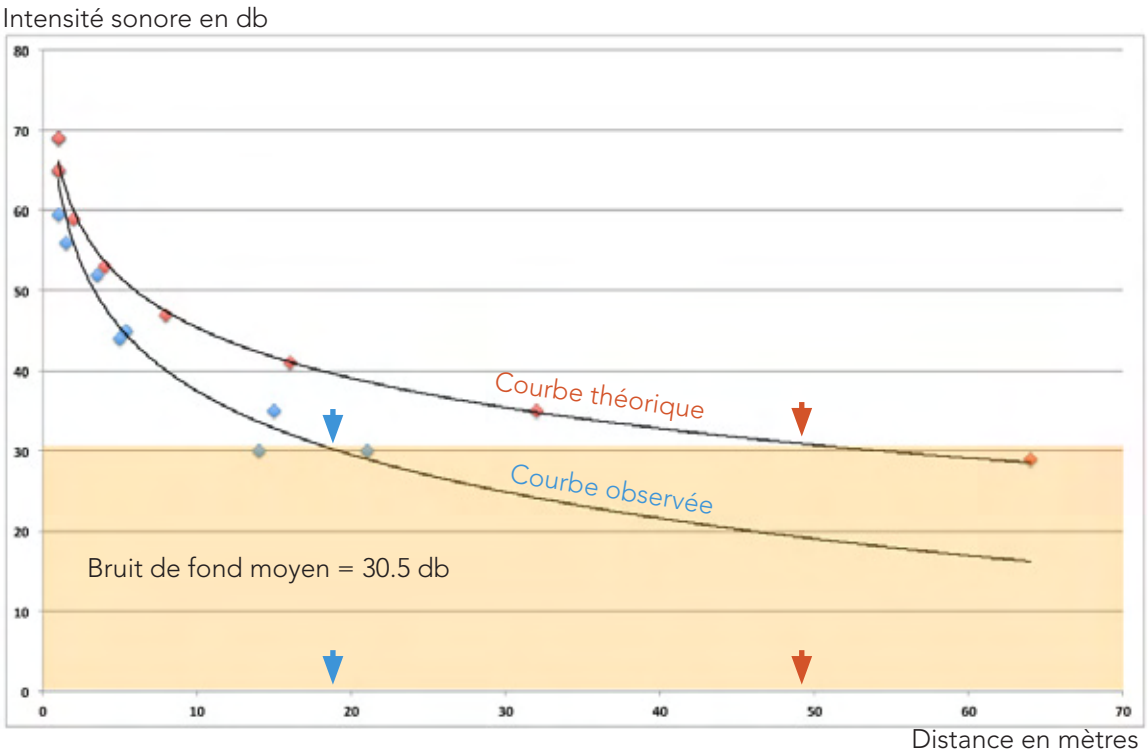
BA : Bambous
FP : Forêt de plage
HU : Forêt moyennement humide et humide
XA / XB : Forêts sèches
AL / PE : Formations altimontaines tropicales
MA : Mangrove
MY : Peuplement de Mahogany

Autres données

Réseau hydrographique
Bâtiments

Atténuation sonore & estimation des densités

Figure 3 : Atténuation sonore du chant d'*Allobates chalcopis*.



Allobates chalcopis est une espèce très difficile à capturer. Toute tentative d'estimation de la taille de la population par les techniques traditionnelles de "capture-marquage-recapture" (CMR) est donc vaine.

Afin d'estimer l'abondance - voire la densité - de l'espèce dans les stations inventoriées, une technique envisagée a été de calculer "l'aire de détection" des mâles par leur chant à l'aide de la relation liant l'intensité sonore et la distance.
Nous avons mesuré l'intensité sonore des chants à l'aide d'un sonomètre (application Ipad).
Le bruit de fond (bruissement du vent) a également été mesuré : en moyenne, ce bruit de fond est de 30,5 db au niveau du sol, dans la végétation. Au-dessus de la végétation, le vent maintien souvent un bruit de fond d'intensité supérieur. **Tout son dont l'intensité est inférieure ou égale à 30,5 db n'est donc pas discernable** sur la Montagne Pelée (ni "à l'oreille", ni sur l'analyse des enregistrements).

L'intensité sonore des cris d'*Allobates* a été mesurée à 1 m des mâles chanteurs. Celle-ci varie de 60 à 70 db selon les individus et probablement selon l'orientation du mâle ou sa position dans la végétation.
En théorie, un son qui se propage dans l'air s'atténue de 6 db à chaque doublement de la distance.
Sur la figure 3, on constate que dans la théorie (Courbe théorique), c'est-à-dire sans le filtre de la végétation, le chant d'un mâle porte jusqu'à une distance de 50 m.
Dans la pratique, nos mesures suggèrent une atténuation importante par la végétation. En moyenne, un mâle peut s'entendre jusqu'à une distance de 20 m.
Cependant, dans les fortes pentes, le son moins atténué par la végétation, porte à des distances comprises entre 20 et 50 m.

Dans ces conditions, nous pouvons donner des premières estimations des densités - à l'aide d'enregistreurs positionnés sur les terrains plats (plateau des palmistes). Les densités dans les pentes sont plus difficiles à estimer et la fourchette des valeurs plus large.

En appliquant la formule $A = \pi.r^2$, la "sphère" de détection d'*Allobates chalcopis* en terrain plat couvre une surface de 1256 m^2.
Sur un terrain en pente, cette surface peut atteindre environ le double car les sons provenant du bas portent plus loin.

Sur la station 1, l'activité vocale maximale a été enregistrée le 04 septembre 2012 à 05h35.
Un mâle *Allobates* lance en moyenne 75 cris par minute en période d'activité maximale. Le SM2 a enregistré en moyenne 225 cris par minute dans cette tranche horaire, ce qui donne **une approximation de 3 mâles audibles simultanément par point d'écoute lors du maximum d'activité.** Cela fourni une estimation de **24 mâles par ha** au niveau de la station 1.

Sur la station 2, l'activité vocale maximale a été enregistrée le 04 septembre 2012 à 06h00. Nous obtenons une approximation de 1,6 mâles audibles simultanément lors du maximum d'activité et une estimation de 13 mâles par ha sur la station 2.

A titre indicatif, sur la station 3, l'activité vocale maximale a été enregistrée les 08, 09 et 10 septembre 2012 entre 05h25 et 06h00. Nous obtenons une approximation de 3,6 mâles audibles simultanément lors du maximum d'activité. L'estimation haute est de 28 mâles par ha. Sur la station 4, l'activité vocale maximale a été enregistrée le 08 septembre 2012 à 08h05. Avec une approximation de 3,4 mâles audibles simultanément lors du maximum d'activité, l'estimation est de 26 mâles par ha. Ces valeurs sont probablement surestimées car ces deux stations sont situées en terrain de pente et une fourchette allant de 13 à 28 mâles parait plus plausible.

Ces estimations - entâchées de plusieurs biais - permettent d'estimer une densité de l'ordre de 13 à 28 mâles chanteurs par hectare sur les secteurs favorables de la Montagne Pelée ; soit une estimation très simpliste et préliminaire de 7 000 à 14 000 mâles reproducteurs sur le massif de la Pelée.

Ces valeurs, citées à titre indicatif, ne doivent pas servir de référence dans le cadre d'un suivi à long terme. Nous préconisons d'utiliser l'indice d'activité des mâles (nombre de cris par unité de temps) - et sous réserve d'utiliser des microphones ayant les mêmes spécificités techniques pour limiter les biais de détection - comme estimateur de l'abondance pour un suivi à long terme.

Rythme circadien d'activité vocale des mâles

Figure 4 : Rythme circadien d'activité vocale des mâles *Allobates chalcopis*.
Moyenne du nombre de cris (sur 3 jours = 72 heures) par tranche demi-horaire.
Stations 1 à 4.

Les enregistrements automatiques réalisés pendant 72 heures dans chacune des quatre stations de la Montagne Pelée (Figure 5) fournissent les actogrammes (des diagrammes de l'activité vocale des mâles en fonction de l'heure de la journée) représentés dans les figures 4a à 4d et la figure 6.

Le rythme d'activité montre deux pics. Le premier de 04h00 à 09h00 avec un maximum entre 05h30 et 06h30 ; le second de 16h30 à 18h00 avec un maximum autour de 17h00.
La période de plus forte activité est la tranche horaire de 5h30 à 6h30.

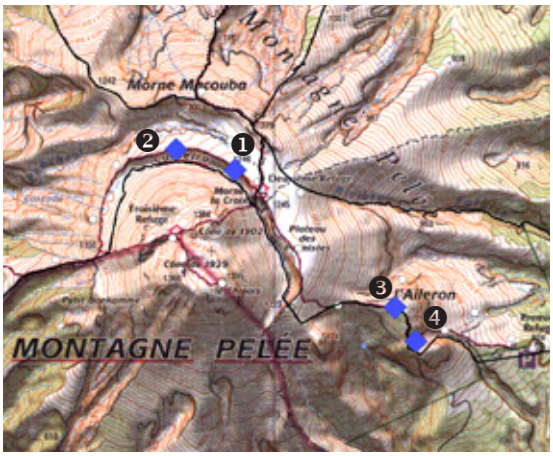


Figure 5 : Localisation des 4 stations d'enregistrement.

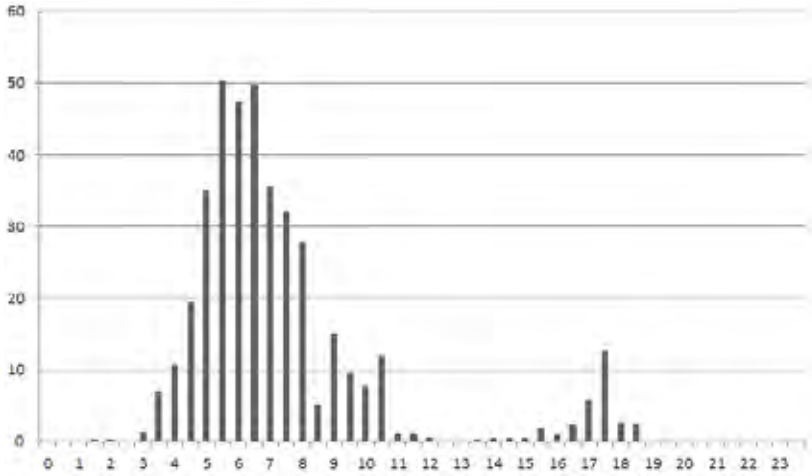


Figure 4a
Station 1 : Nombre de cris d'*Allobates chalcopis* en fonction de l'heure.
(moyenne par tranche demi-horaire).

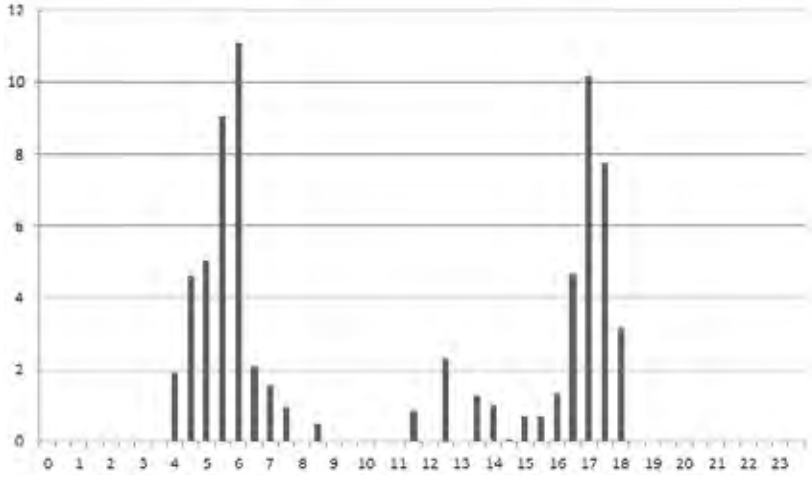


Figure 4b
Station 2 : Nombre de cris d'*Allobates chalcopis* en fonction de l'heure.
(moyenne par tranche demi-horaire).

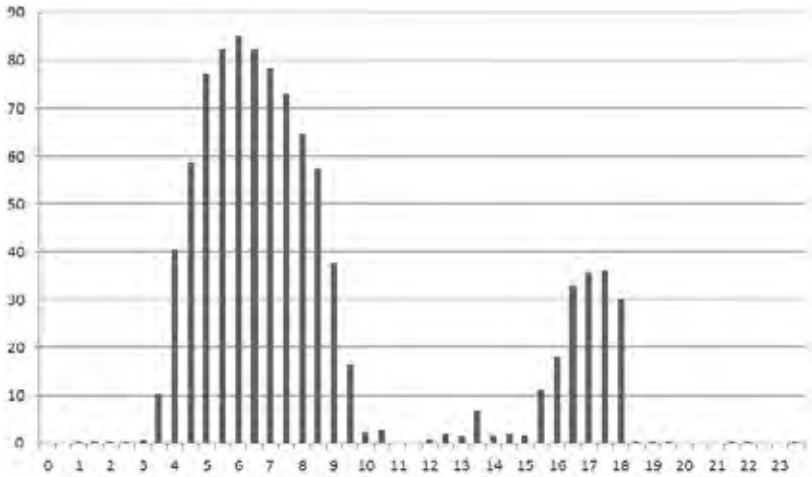


Figure 4c
Station 3 : Nombre de cris d'*Allobates chalcopis* en fonction de l'heure.
(moyenne par tranche demi-horaire).

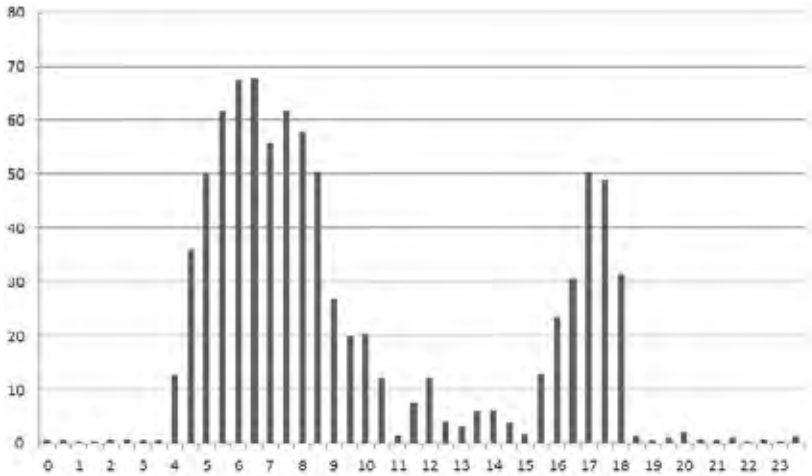
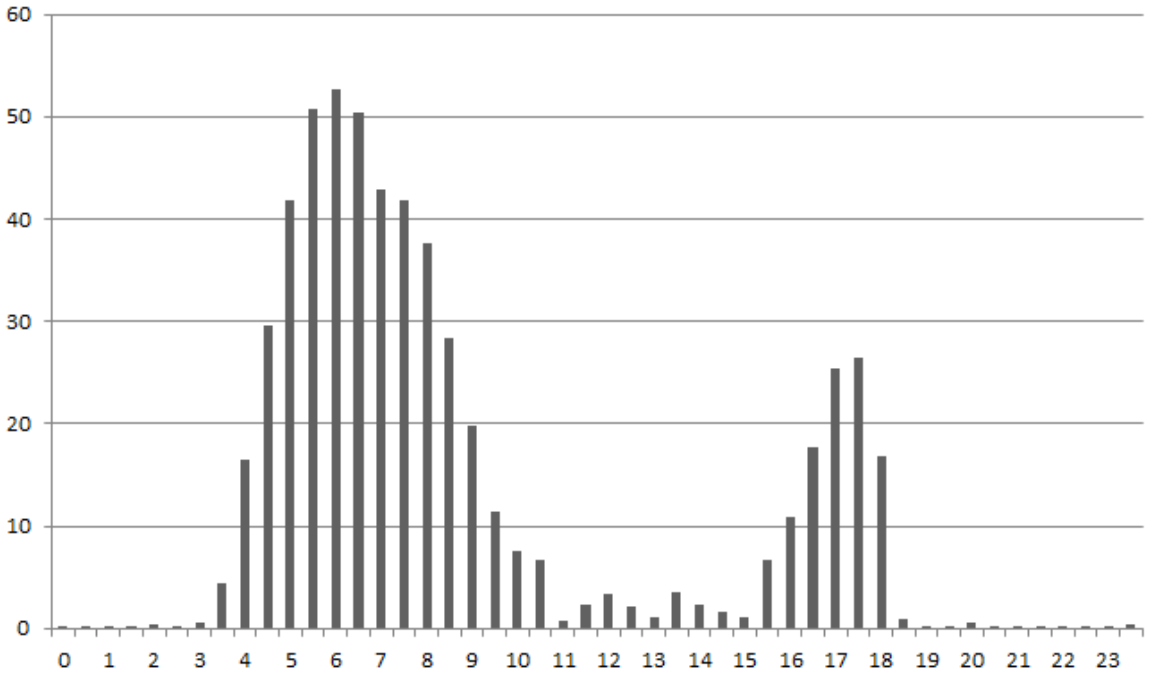


Figure 4d
Station 4 : Nombre de cris d'*Allobates chalcopis* en fonction de l'heure.
(moyenne par tranche demi-horaire).

Figure 6 : Rythme circadien d'activité vocale des mâles *Allobates chalcopis*.
Moyenne du nombre de cris par tranche demi-horaire toutes stations confondues.



Déterminisme de l'activité vocale

L'activité vocale des mâles a été analysée en relation avec les variables suivantes : luminosité, température & humidité relative.

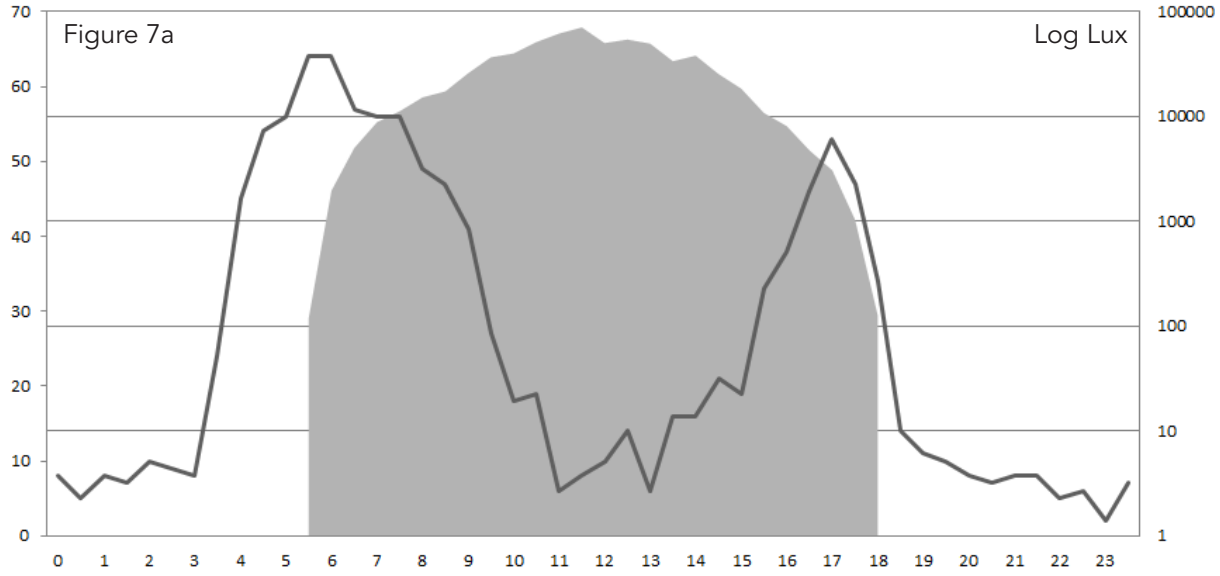
Le stimulus qui déclenche l'activité des mâles en fin de nuit n'est pas liée à ces trois variables. Ainsi, les premiers chants et le pic d'activité matinal ont lieu dans l'obscurité totale de 120 à 90 minutes avant le lever du soleil. Le déterminisme semble être endogène et fait probablement appel à une "horloge biologique".

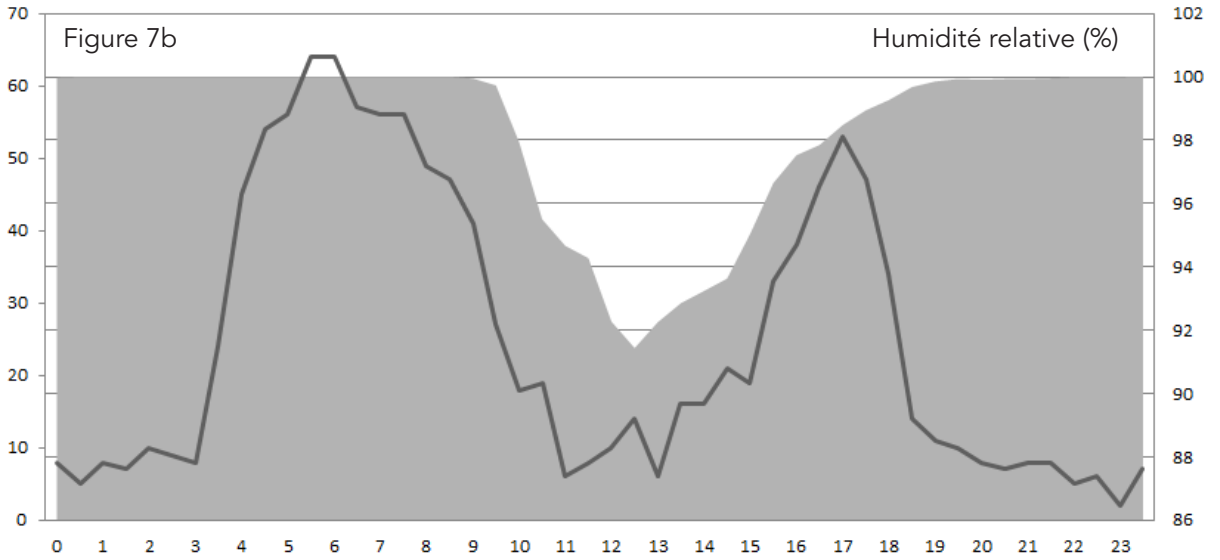
En revanche, le lever du soleil s'accompagne d'une augmentation progressive de la température de l'air. Vers 9h00, la température a augmenté en moyenne de 5°C (de 18 à 23°C) et l'humidité de l'air (alors à saturation) commence à chuter. En milieu de journée, la température moyenne de l'air est de 29°C et l'humidité relative descend à 91%.
L'aube signe la baisse progressive des chants. Une activité vocale minimale se maintient toutefois toute la journée avec des périodes d'excitation entrecoupées de longues pauses. Vers 15h00, la baisse de la température, de la luminosité et l'augmentation de l'humidité relative sont accompagnées d'un regain d'activité. Le deuxième pic a lieu une heure avant la tombée de la nuit. l'activité vocale redescend alors rapidement à un niveau très faible. Quelques chants isolés sont notés tout au long de la nuit.

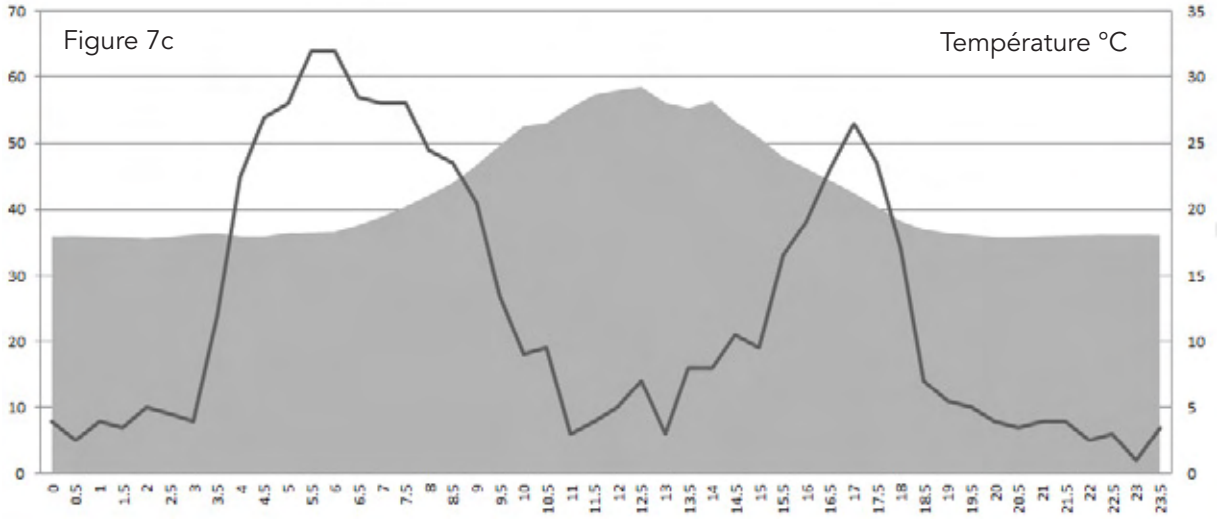
Le déterminisme de l'activité de chant n'est donc pas clairement corrélé à l'une ou l'autre des variables mesurées.
Le regain d'activité vers 3h00 du matin et la montée en puissance jusqu'au lever du jour ne trouvent pas d'explication dans des variations subtiles des trois variables mesurées. En revanche l'arrivée du jour et les variations rapides des paramètres mesurées signent le déclin de l'activité vocale.

La probabilité de détection est maximale entre 5h30 et 6h30 - aux toutes premières lueurs de jour.
Nous suggérons donc un suivi annuel de l'activité par la programmation des enregistreurs dans cette plage horaire.

Figure 7 : Rythme circadien d'activité vocale des mâles *Allobates chalcopis* (nombre de fichiers positifs par tranche demi-horaire, toutes stations) en fonction des variables : 7a - Luminosité ; 7b - Hygrométrie ; 7c - Température







La niche acoustique : compétition pour un espace sonore

Les diagrammes de l'activité vocale des trois espèces syntopiques d'Anoures de la Montagne Pelée - *A. chalcopis, E. johnstonei* & *E. martinicensis* (figures 9, 10, 11 et 12) ont été comparés.
Les deux hylodes présentent un rythme d'activité essentiellement nocturne, mais quelques chants sont lancés sporadiquement dans la journée ; l'Hylode de la Martinique présentant cependant une activité vocale plus soutenue que l'Hylode de Johnston.
Notons l'absence de chants de l'Hylode de Johnston sur les stations 1 & 2, suggérant que l'espèce est absente du sommet de la Montagne Pelée. Sa répartition semble donc s'arrêter entre 1100 et 1200 m d'altitude (le long de l'accès par l'Aileron).
Nb : Dans notre rapport de 2011, nous citions la présence d'*E. johnstonei* sur le plateau des palmistes. Les enregistrements de 2012 contredisent cette information. Nous considérons qu'il y a eu erreur d'identification auditive de notre part en 2011. La colonisation du sommet de la Montagne Pelée par l'Hylode de Johnston est un sujet d'étude qui mérite d'être couplé au suivi des *Allobates*. Cette colonisation peut s'avérer être un bon indicateur des changements climatiques.

La comparaison des actogrammes montre un décallage dans les pics d'activité d'*Allobates* et des hylodes induisant un certain "partage de l'espace sonore".

Au pic d'activité vocale, l'oreille humaine peine à discriminer les chants des différentes espèces. Les sonogrammes des figures 12 à 15 montrent cependant qu'il n'y a pas chevauchement des fréquences dominantes de ces trois espèces. La lecture des sonogrammes permet une identification fiable des trois espèces en syntopie (figure 15).

Précisons que les anoures ont une sensibilité auditive accrue dans les fréquences dominantes émises par les mâles. Dans le brouhaha d'un concert de plusieurs espèces, les individus parviennent à discriminer facilement leurs conspécifiques.

Nous venons d'aborder un des éléments de la niche écologique d'*Allobates chalcopis* : la **niche acoustique**. Les trois espèces syntopiques se partagent l'espace sonore en présentant des rythmes d'activité différents (notamment par un décallage des horaires des pics d'activité) mais également un décallage de la fréquence dominante de leurs cris .

Figure 8 : Rythme circadien d'activité vocale d'*Allobates chalcopis*, *Eleutherodactylus johnstonei* et *E. martinicensis*.

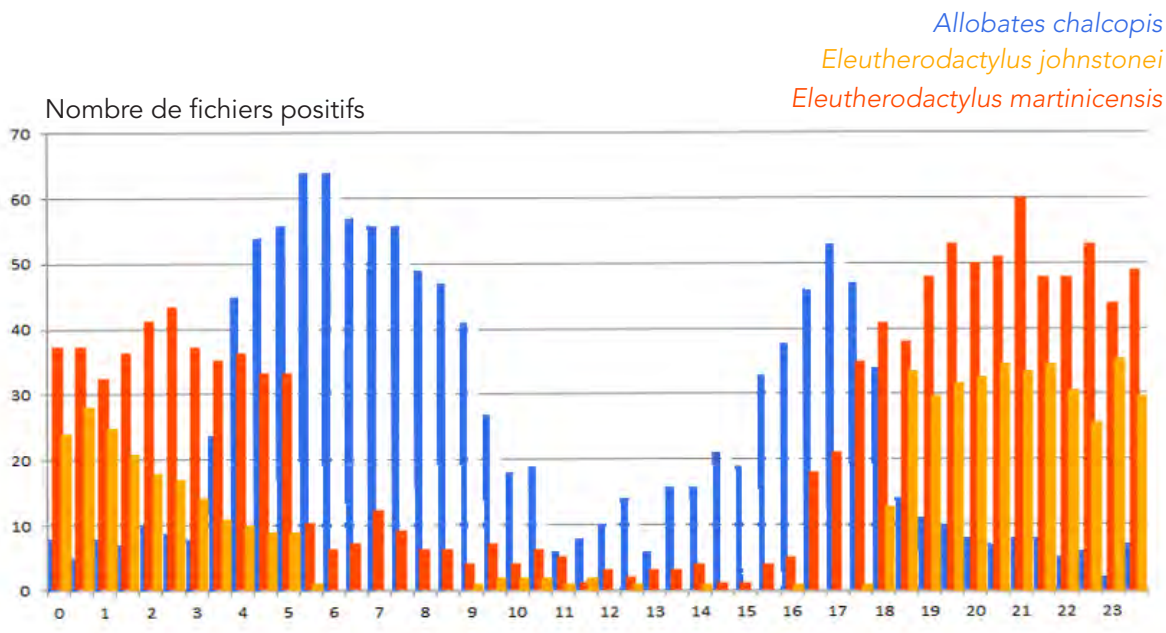


Figure 9 : Rythme circadien d'activité vocale d'*Eleutherodactylus martinicensis*.

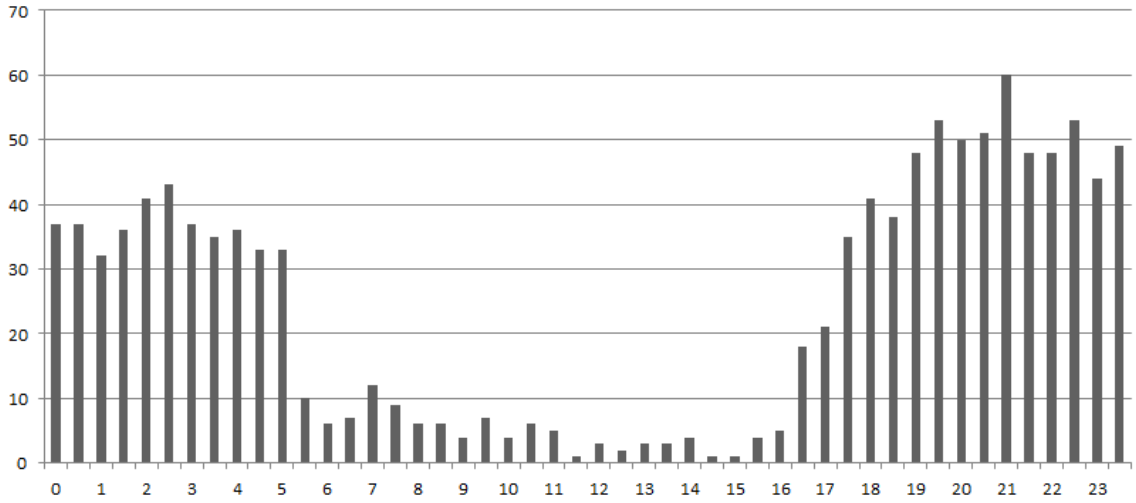


Figure 10 : Rythme circadien d'activité vocale d'*Eleutherodactylus johnstonei*.

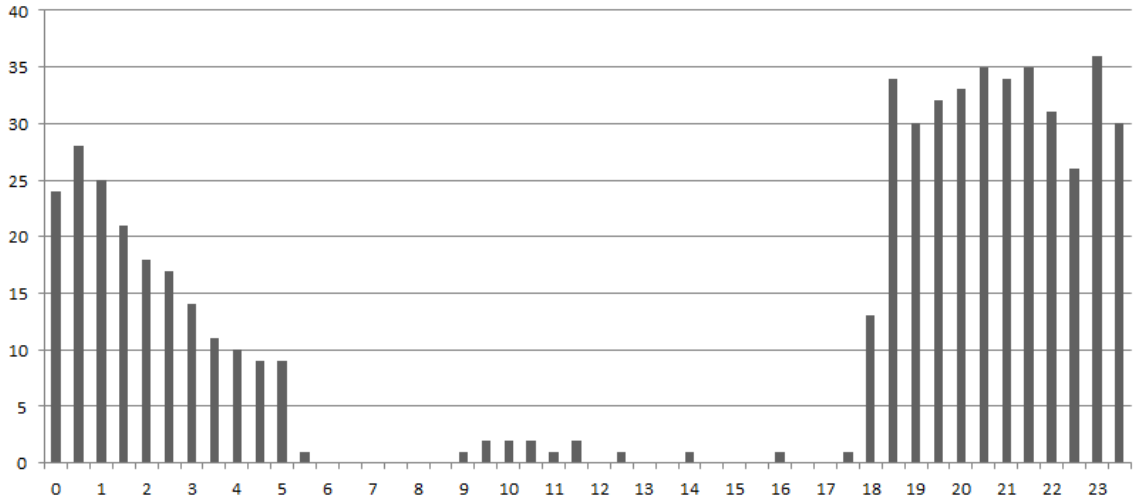
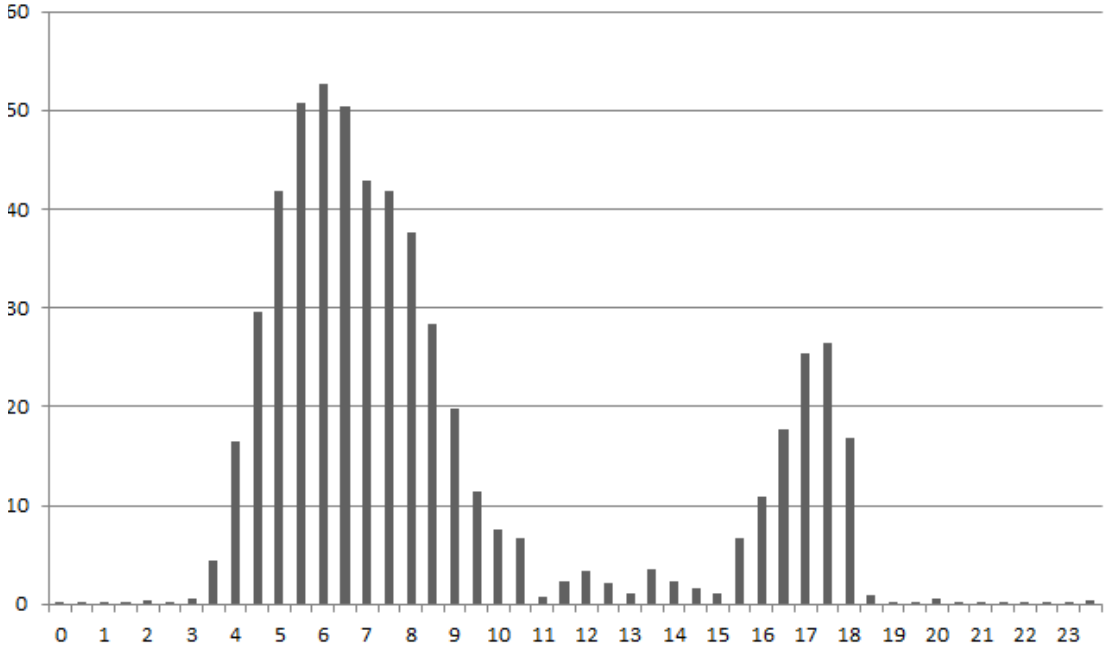


Figure 11 : Rythme circadien d'activité vocale d'*Allobates chalcopis*



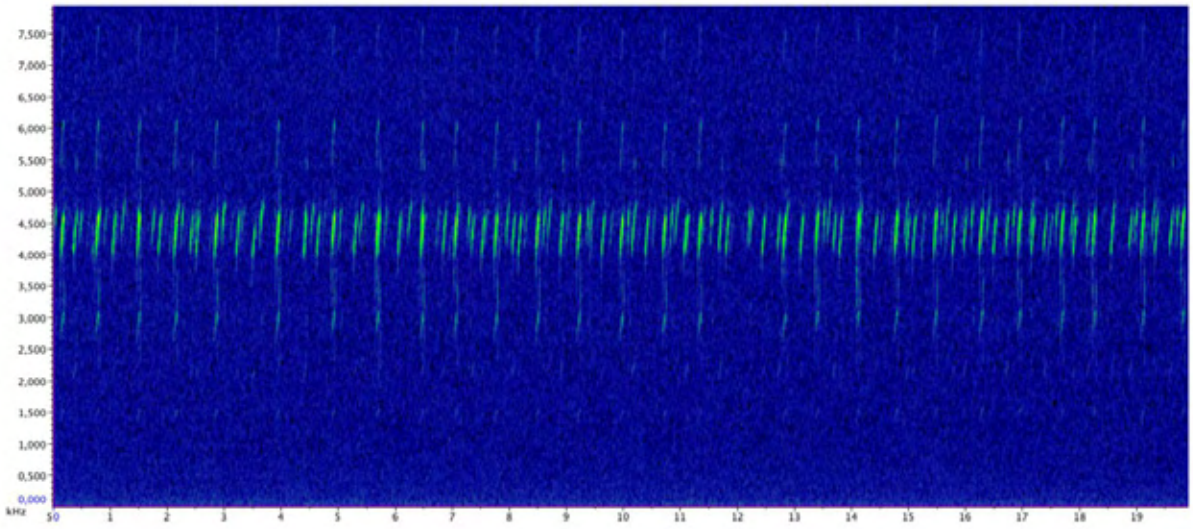


Figure 12 : Séquence de cris d'*Allobates chalcopis*. La gamme de fréquence est centrée sur 4,300 KHz. (Logiciel Raven)

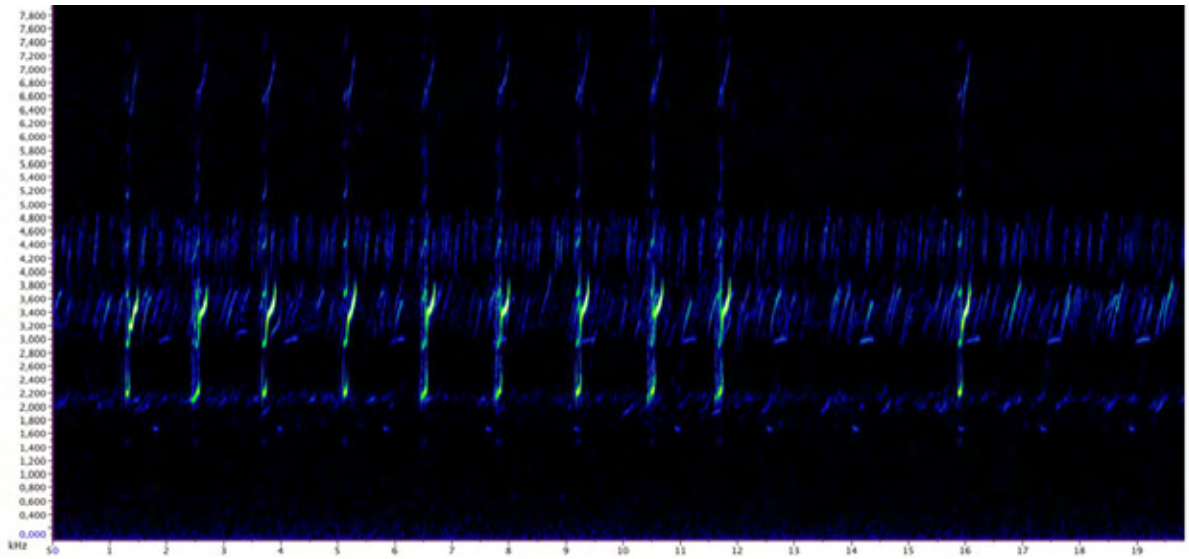


Figure 13 : Séquence de cris d'*Eleutherodactylus martinicensis*. La gamme de fréquence de la deuxième note est centrée sur 3,400 KHz. (Logiciel Raven)

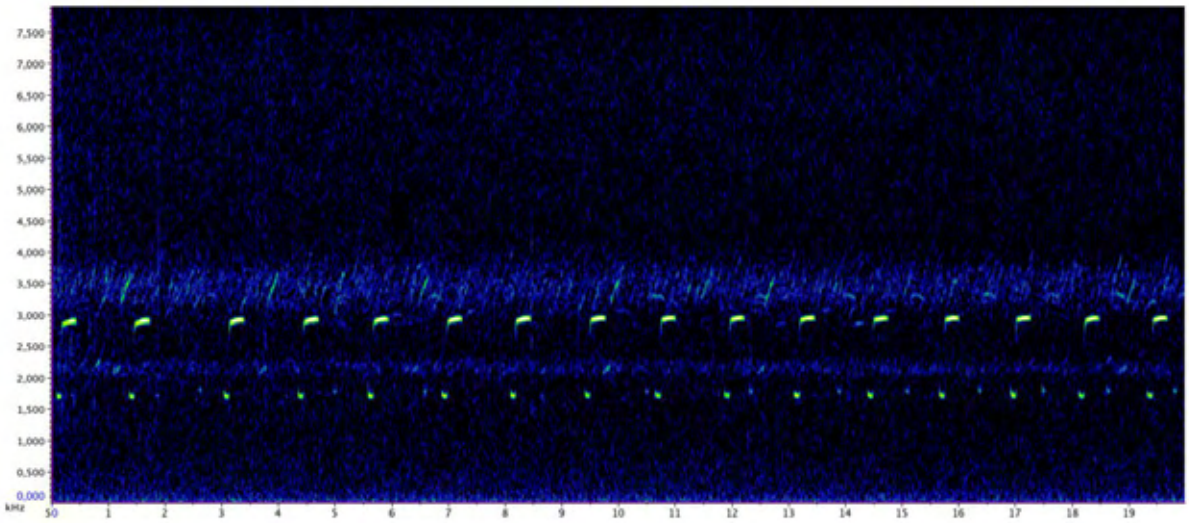


Figure 14 : Séquence de cris d'*Eleutherodactylus johnstonei*. La fréquence de la deuxième note est centrée sur 2,900 KHz. (Logiciel Raven)

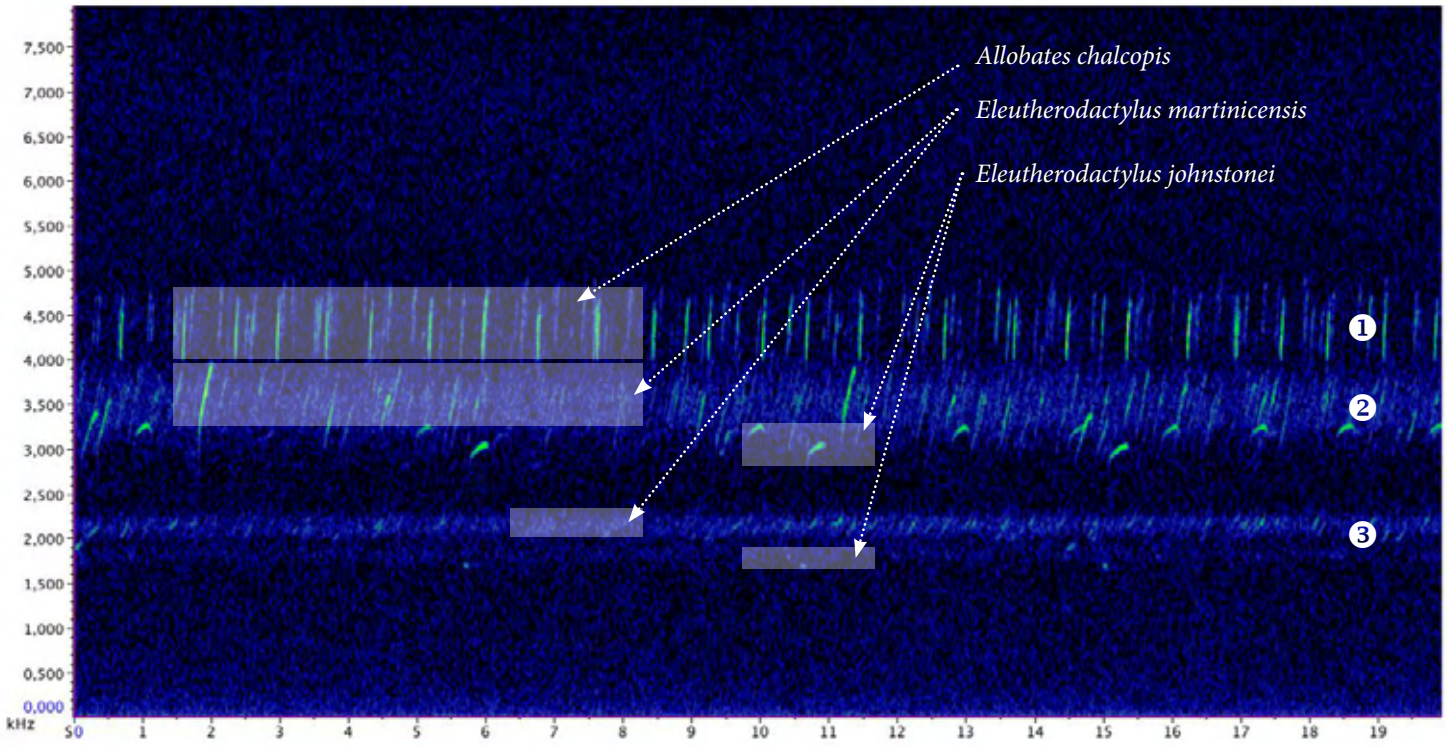


Figure 15 : Enregistrement d'une station présentant les trois espèces de la Montagne Pelée en syntopie.
Dans cette configuration, les trois espèces vocalisent simultanément. On distingue nettement trois "bandes claires" correspondant au bruit de fond produit par la somme des individus de chaque espèce.
La bande supérieure ❶ correspond à *Allobates chalcopis* ;
la bande intermédiaire ❷ à la deuxième note du cri des deux hylodes - on peut d'ailleurs identifier aisément les deux espèces à la forme du sonogramme ;
la bande inférieure ❸ correspond à la première note du chant des hylodes. Elle se présente sous la forme de deux bandes superposées : en haut, *E. martinicensis*, en bas *E. johnstonei.*
Ce schéma illustre la ségregation des trois espèces dans l'espace sonore. Cette ségregation est mise à profit par le logiciel Sonochiro® dans le traitement automatisé des fichiers sons.

Conclusions

La mission de septembre 2012 a permis de dégager les éléments essentiels de la **niche écologique** d'*Allobates chalcopis*.

Les variables qui semblent contribuer le plus à expliquer la répartition d'Allobates chalcopis sont une **amplitude thermique moyenne supérieure à 7,1° C** et une **quantité de précipitations du mois le plus sec supérieure à 200 mm.**
Les données de l'Aileron - station la plus basse connue - pour la période 2000-2010 montent un pluviométrie de 208 mm en février (Source Météo France). A contrario, les données d'Ajoupa-Bouillon (338 m d'altitude) donnent une moyenne de 171 mm (février) et 181 mm (mars) (moy. 1985-2010) de pluviométrie pour les mois les plus secs.

Ces deux variables sont liées à l'altitude et à la capacité des massifs montagneux à piéger les nuages - particulièrement en saison sèche. L'hygrométrie élevée de l'air constitue sans aucun doute une autre variable explicative, mais les données font défaut. *Allobates chalcopis* est donc intimement liée à la végétation altimontaine qui se développe au-dessus de 800 m d'altitude sous les conditions bioclimatiques évoquées plus haut.
Ces exigences écologiques la maintiennent dans des territoires restreints sur le sommet de la **Montagne Pelée** et les **crêtes et sommets des Pitons du Carbet** (Pitons Lacroix, Piton Dumauzé, Morne Piquet, Piton Bouchet).
Bien que sa répartition mérite d'être finement étudiée, les premiers éléments permettent d'établir une aire de répartition globale très restreinte de l'ordre de 7 km^2, scindée en deux noyaux isolés de 5 et 2 km^2.

Par ailleurs, nous avons établi le rythme d'activité circadien pour la période allant du 4 septembre au 10 septembre 2012.
Le rythme d'activité montre deux pics. Le premier de 04h00 à 09h00 avec un maximum entre 05h30 et 06h30 ; le second de 16h30 à 18h00 avec un maximum autour de 17h00.
La période de plus forte activité est la tranche horaire de 5h30 à 6h30. La probabilité de détection est donc maximale aux toutes premières lueurs de jour.

Préconisations pour un plan d'actions régional

Même si de nombreux pans de l'écologie d'*Allobates chalcopis* demeurent inconnus, nous disposons maintenant des éléments de base pour établir un plan d'actions régional consacré au suivi dans le temps de l'évolution de ses populations.

Allobates chalcopis est une espèce endémique stricte à deux zones montagneuses de la Martinique. Ses deux populations, isolées et très restreintes, sont largement menacées par les changements climatiques. Nos données suggèrent une contraction drastique de l'aire de répartition en une vingtaine d'années. Nous prévoyons, sur la base des prévisions du GIEC - mais cet aspect va faire l'objet de modélisations formelles - un déclin continu des populations. Le risque d'extinction étant, selon nous, extrêmement élevé dans les prochaines décennies. L'enjeu de conservation mérite la mise en oeuvre d'un plan régional d'actions associant le gestionnaire des terrains où subsiste l'espèce (ONF) et des prestataires techniques et scientifiques, le tout coordonné par la DEAL Martinique.

Dans un premier temps, nous préconisons la mise en place d'un réseau d'enregistreurs automatiques visant à délimiter précisément la répartition de l'espèce dans les deux massifs. Ces enregistreurs pourront être disposés sur une période d'une semaine (saison des pluies) dans les deux massifs, sur les stations basses et hautes et sur la localité type à 500 m d'altitude.
Dans un second temps, ils seront redéployés sur des stations permanentes pour un suivi à long terme.

En filigrane de ce suivi d'une espèce emblématique, se dessine la mise en place d'un observatoire des changements climatiques. *Allobates* en est l'un des indicateurs, mais la dynamique des populations des autres espèces sera également très informative (hylodes, orthoptères).
Il est donc recommandé d'adosser à ces stations des capteurs de température et d'hygrométrie - voire de pluviométrie - afin de disposer de variables bioclimatiques informatives.
Enfin, dans l'hypothèse d'un déclin conduisant à l'extinction dans la nature, il peut être judicieux de mener des études spécifiques sur la biologie de l'espèce (sites de ponte, soins aux jeunes, nombre d'oeufs, régime alimentaire, etc.).
La difficulté d'observer des spécimens - et de les capturer - a été largement évoquée. Il s'agit donc d'études longues qui pourraient être assurées pro parte par un ou des étudiants (dans le cadre d'un master 2, par exemple), mais qui nécessiteront un encadrement technique sur le terrain.
En situation extrême, ces données pourront être mises à profit pour un programme de conservation *ex situ*, comme cela a été le cas pour *Leptodactylus falax*.

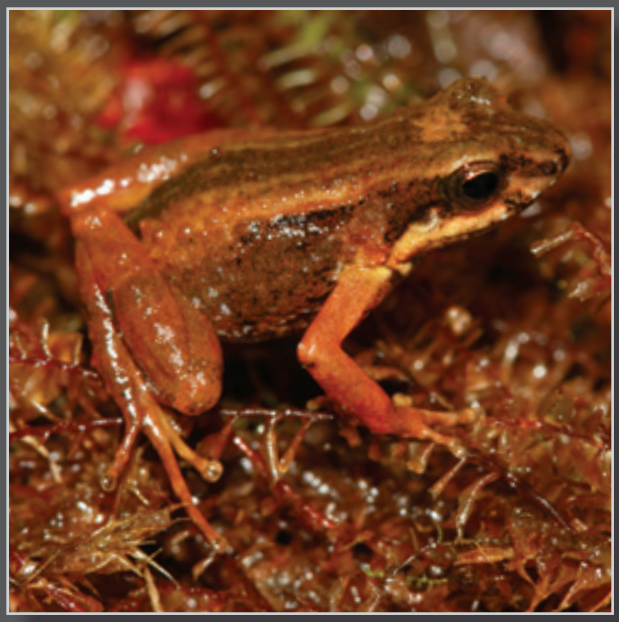


Localisation d'un mâle en octobre 2011.
J. Mailles / DEAL



Petite espèce mais grand enjeu.
M. Dewynter / Biotope

II.
Les espèces observées











Eleutherodactylus martinicensis

(Tschudi, 1838)

Répartition (Annexe 4)



La faune des Amphibiens des Petites Antilles a été décrite pas plusieurs auteurs (Barbour, 1914 ; Cochran, 1938 ; Cope, 1870 ; Schwartz & Henderson, 1991 ; Kaiser, 1993). Les **Hylodes**, du genre *Eleutherodactylus*, sont les espèces les plus diverses, les plus plus largement réparties et les plus difficiles d'identification des Antilles. Parmi les 54 espèces d'*Eleutherodactylus* endémiques des Antilles, regroupées dans le sous-genre *Eleutherodactylus par* Hedges *et al.* (2008), **cinq espèces** se retrouvent dans les Petites Antilles (Kaiser, 1993). Par "Petites Antilles", nous entendons au sens de Schwartz & Henderson (1991), l'ensemble des îles formant un arc volcanique à l'extrême est du bassin caraïbéen, s'étendant d'Anguilla au nord jusqu'à Grenade et la Barbade au sud et englobant les Antilles françaises.

Eleutherodactylus martinicensis et *Eleutherodactylus johnstonei*, les espèces les plus largement réparties dans les Petites Antilles, se retrouvent en Martinique. Ces deux espèces généralistes ont colonisé la majorité des habitats naturels et anthropiques de la Martinique. Breuil précise toutefois que *E. martinicensis* est essentiellement présente au nord d'une ligne reliant Fort-de-France au Robert, et invoque un déclin dans la partie sud liée à la compétition avec *E. johnstonei.*

Alors que l'aire de répartition d'*Eleutherodactylus johnstonei* couvre pratiquement l'ensemble des Antilles et ne cesse de s'étendre notamment en Amérique du sud (Frost, 2011), la répartition connue d'*Eleutherodactylus martinicensis* demeure limitée à la Martinique, la Dominique, la Guadeloupe et ses dépendances, Saint-Barthélémy et Saint-Martin (Frost, 2011).

Répartition sur le massif de la Pelée

Schwartz & Henderson (1991) la signalent du nord de la Martinique (sud de la Pelée) et Kaiser *et al*. (1994) l'ont noté au niveau du restaurant de la Montagne pelée (vers 600 m d'altitude).

Breuil (1997) a trouvé cette espèce au premier refuge de l'Aileron et sur toute la montée de la Pelée (jusqu'à 1200 m). **Il la considère comme rare dans ce secteur** : "*De même, une visite nocturne à l'Aileron confirme les observations diurnes sur la rareté de cette espèce sur la Pelée*". Il l'a également contacté sur le flanc sud-ouest de la Pelée aux Sources Chaudes (500 m), dans la ravine Rivière Claire (490 m) et au-dessus de la Grande Savane jusqu'à plus de 1100 m d'altitude.

En octobre 2011, nous avons contacté cette espèce dans les profondes ravines de la rivière Blanche, de la rivière Cloche vers 500 m d'altitude le long de la route Morne-Rouge / L'Ajoupa-Bouillon.

Elle est également présente en grandes densités au Premier refuge de l'Aileron. Quelques individus ont par ailleurs été entendus de jour sur le Plateau des Palmistes et autour du Deuxième Refuge. Notre appréciation de l'abondance d'*Eleutherodactylus martinicensis* dans le secteur de l'Aileron diffère donc significativement de celle de Breuil. Cette différence peut être imputable à la phénologie de la reproduction (nous n'avons pas prospecté à la même saison que Breuil, et des différences dans les variables météorologiques peuvent influencer l'activité vocale des mâles). Une autre hypothèse est une réelle augmentation de l'abondance de cette espèce entre 1997 et 2011. L'absence de données quantitatives ne permet pas de trancher pour l'une ou l'autre des hypothèses, mais elle met bien en valeur la nécessité de mettre en oeuvre rapidement un suivi temporel quantitatif ou semi-quantitatif. Nous y reviendrons dans les perspectives.

Eleutherodactylus johnstonei

Barbour, 1914

Répartition (Annexe 3)



L'origine et la distribution d'*Eleutherodactylus johnstonei* dans les Petites Antilles demeurent énigmatiques. Selon les auteurs, elle serait originaire de Sainte-Lucie (Censky & Kaiser, 1999) ou du banc d'Antigua-Barbuda (Lescure, 2000). Quoiqu'il en soit, la plupart des auteurs s'accordent sur le fait qu'***Eleutherodactylus johnstonei* est une espèce non native de la Martinique.**

En 1991, Schwartz & Henderson présentent une carte de répartition où *E. johnstonei* apparaît largement répartie en Martinique. Breuil (2009) confirme qu'elle est omniprésente du nord au sud (avec quelques 660 stations répertoriées).

Répartition sur le massif de la Pelée

Schwartz (1967) la signale jusqu'à 671 m d'altitude sur le flanc sud de la Pelée.

Selon Breuil (1997), elle est présente en très grande densité à Anse Couleuvre, mais aussi le long du chemin allant à Grand'Rivière et sur la crête ouest allant au Mont Conil. Il l'a observé du niveau de la mer (Rivière à Galets) jusqu'à 500 m d'altitude.

En revanche, **constat d'une grande importance**, Breuil (1997) ne l'a pas contacté lors de ses sorties sur l'Aileron, ni aux altitudes supérieures à 500 m le long des autres accès à la Montagne Pelée (Grande savane, rivière Blanche).

Lors de nos prospections en octobre 2011, *Eleutherodactylus johnstonei* s'est avérée **très abondante** dans le secteur de l'Aileron et a été entendu sur le plateau des palmistes. **Cette donnée est cruciale** car autant l'appréciation de l'abondance d'une espèce comme *Eleutherodactylus martinicensis* peut être largement influencée par les conditions météorologiques, autant la détection d'une espèce aussi bruyante et démonstrative qu'*Eleutherodactylus johnstonei* nous semble indépendante de l'observateur et des conditions météorologiques. Entre les sorties nocturnes de Breuil en 1997 et nos prospections de 2011, le statut d'*E. johnstonei* sur le massif de la Pelée passe donc d'absent à très abondant. Faut-il y voir une colonisation récente des altitudes élevées ou simplement l'expression d'aléas climatiques et d'une différence de détectabilité ? La question reste ouverte, mais une fois de plus, seul un suivi temporel quantitatif permettra de répondre à ces questions.

Par ailleurs, notons qu'*Eleutherodactylus johnstonei* est très abondante dans les ravines encaissées franchies par la route Morne-Rouge / L'Ajoupa-Bouillon, et notamment celles de la rivière Cloche et de la Rivière Blanche.

Distinction des deux espèces

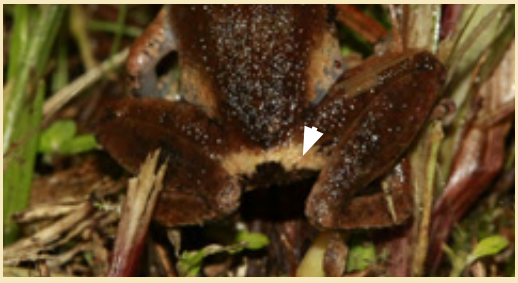
La distinction des deux Hylodes sympatriques en Martinique, *Eleutherodactylus martinicensis* et *Eleutherodactylus johnstonei, a priori* très proches morphologiquement, semble régulièrement poser des problèmes aux naturalistes et herpétologues.
Selon Lorvelec *et al*. (2007), les deux espèces ne peuvent être distinguées que par des spécialistes. Breuil (2002), dans son ouvrage sur l'herpétofaune de la Guadeloupe peine à trouver des critères distinctifs fiables et n'offre pas de diagnose ferme.
Sur la base des individus observés, photographiés et enregistrés (confirmation de l'identification par l'étude des sonogrammes) sur le massif de la Montagne Pelée, nous proposons ici quelques éléments de diagnoses que nous avons tester avec succès.

Concrètement, **les grands individus, de taille supérieure à 40 mm sont invariablement des femelles adultes d'*E. martinicensis***. Le problème de l'identification se pose donc pour les individus de taille inférieure. Nous verrons que pour l'identification des mâles adultes, à défaut d'éduquer son ouïe aux différences subtiles des chants - bien spécifiques - la représentation graphique des appels (sonogramme) est un outil fiable de détermination.

Eleutherodactylus martinicensis







La **bande supracloaquale** (ligne ou bande horizontale claire disposée au dessus de l'anus) est **large**, de couleur jaune orangé à crème.

Eleutherodactylus johnstonei







La **bande supracloaquale** (ligne ou bande horizontale claire disposée au dessus de l'anus) est **fine** (un simple trait), de couleur crème, ou **inexistante**.

Eleutherodactylus martinicensis





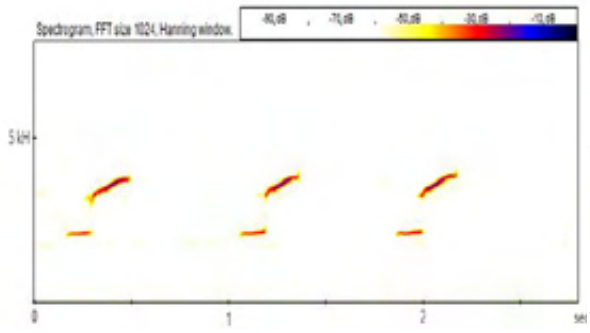
La **partie supérieure de l'iris** présente une **teinte à dominante grise**. Une bande bordeau horizontale traverse l'oeil. La limite entre ces deux teintes est franche.

Eleutherodactylus johnstonei

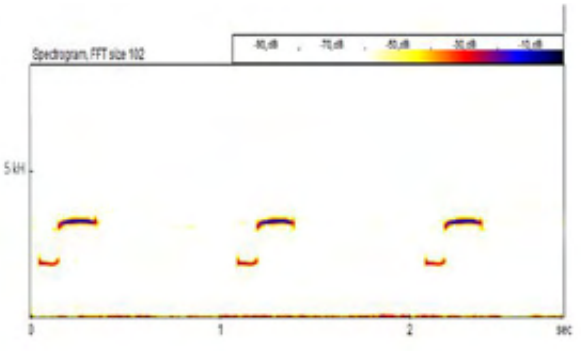




La **partie supérieure de l'iris** présente une **teinte à dominante dorée** à jaune orangé. Une bande bordeau horizontale traverse l'oeil. La limite entre ces deux teintes est floue.



La deuxième note du chant d'*E. martinicensis* présente une modulation de fréquence très nette (visible sous la forme d'une pente sur le sonogramme). *Mâle enregistré à l'Aileron.*



La deuxième note du chant d'*E. johnstonei* suit une fréquence constante (sur le sonogramme, le segment est horizontal). *Mâle enregistré à l'Aileron.*

Anolis roquet - clade NorthWest

(Lacépède, 1788)

Répartition (Annexe 2)



Avec près de 400 espèces répertoriées, les *Anolis* composent le genre de vertébrés le plus riche en espèces. La Caraïbe héberge quelques 150 espèces.

Anolis roquet, l'espèce endémique de la Martinique, a fait l'objet d'études génétiques très pointues qui ont permis de tester des hypothèses sur les modalités de spéciation. Les travaux de l'équipe de Roger Thorpe de l'Université Bangor (Royaume-Unis), qui ont été repris en 2010 dans des revues scientifiques prestigieuses tel que Nature ou Science, ont permis de reconstituer l'étonnante histoire des *Anolis* martiniquais (Thorpe & Stenson, 2003 ; Thorpe *et al.*, 2010).

Du point de vue strict de la taxonomie, ces travaux nous apprennent qu'*Anolis roquet* est une espèce paraphylétique : l'espèce endémique de la Barbade, *Anolis extremus,* fait intégralement partie de "l'espèce" *roquet*.
Au sein de ce groupe que l'on nomme un clade, on note 5 grandes lignées, très divergentes que Thorpe et ses collègues nomment **NorthWest**, **SouthWest**, **South**, **Central** et ***extremus*** (le taxon de la barbade). Certaines de ces lignées ont divergé il y a 8 millions d'années à l'époque où la "Martinique" n'était qu'un archipel d'îles volcaniques.
Ces lignées, isolées pendant un temps considérables (de 6 à 8 millions d'années), ont été mises en contact il y a environ 1 million d'années lorsque l'archipel de la Martinique a fusionné en une île unique. L'étude de d'ADN mitochondrial (transmis par les femelles uniquement) et de la d'ADN nucléaire (transmis par les deux parents à leurs descendants) nous informe qu'il n'y a aucun échange d'ADN mitochondrial entre les lignées, mais que l'ADN nucléaire se transmet entre les lignées dont la répartition est adjacente. Il y a donc hybridation... Le débat, quant au statut taxonomique de ces clades (espèce ?), reste ouvert.

Les populations du massif de la Pelée

Les *Anolis* du massif de la Montagne Pelée appartiennent au clade **NorthWest** de Thorpe *et al*. (2010). Ils se sont différenciés du clade SouthWest (région de Ducos), il y a environ 5 millions d'années.
Les travaux de Thorpe *et al*. (2010) ont également montré l'absence de flux de gènes entre les populations des forêts xériques côtières et des forêts humides d'altitude le long d'un gradient climatique dans la région du Carbet. Dans ce secteur, il semble bien que les populations des milieux xériques et des habitats humides soient parvenues à un stade avancé de spéciation : il s'agit d'un cas remarquable de "spéciation écologique" où la différentiation est mûe par l'adaptation à des habitats bien distincts plutôt que par l'isolement géographique.

L'étude des traits quantitatifs (teinte spectrométrique du fanon, coloration générale et patrons de coloration, dimensions corporelles et écaillure) démontre clairement que le type d'habitat, et particulièrement l'altitude, influencent plus l'aspect des individus (coloration, etc.) que leurs relations phylogénétiques. Ainsi les populations des forêts humides ont une coloration verte brillante tandis que les espèces de milieux sec ont une coloration beige à marron. Les caractéristiques morphologiques des populations d'altitudes, parfois géographiquement et génétiquement très éloignées, convergent selon un patron commun : coloration de base vert brillant, ponctué et réticulé de marques noires et présence de grandes tâches blanches dépourvues d'ultraviolet.
Ces considérations rendent caduques la distinction des sous-espèces proposées par Lazell (1972).

Répartition sur le massif de la Pelée

Schwartz & Henderson (1991), citent la présence d'*Anolis roquet* sur les pente supèrieures de la Montagne Pelée. Breuil (1997) a également observé des *Anolis* sur le sommet de la Montagne Pelée jusqu'à 1150 m d'altitude (secteur de la Grande savane).

Nos prospections d'octobre 2011 ont confirmé que l'espèce était abondante sur les arbustes le long de la trace de l'Aileron et se retrouvait jusque sur la caldeira (plateau des Palmistes). Autant les observations diurnes peuvent s'avérer aléatoires et dépendantes des conditions climatiques, autant il est aisé d'évaluer la présence et l'abondance d'*Anolis roquet* lors de prospections nocturnes. Les *Anolis* dorment sur des feuilles exposées : leur livrée verte brillante les rend particulièrement visibles à la lueur des torches. Nous avons ainsi constaté que pratiquement chaque arbuste ou palmier, dans les savanes d'altitude, était colonisé par un ou plusieurs *Anolis*. Les ravines des rivières Blanches et Cloche, le long de la route de Morne-Rouge à Ajoupa-Bouillon, ainsi que les sentiers de l'Anse Couleuvre présentent des densités impressionnantes d'*Anolis*. Le long du sentier de la rivière Anse Couleuvre, pratiquement chaque arbre constitue un territoire d'*Anolis* !





↑ Patrons de coloration du massif de la Pelée

← Position nocturne sur le sentier de l'Aileron

Sphaerodactylus vincenti

Boulenger, 1891

Répartition (Annexe 7)



Le petit gecko *Sphaerodactylus vincenti* est, selon la taxonomie actuelle, endémique de la Martinique, Sainte-Lucie, La Dominique et Saint-Vincent.

Comme chez *Anolis roquet*, les différences de patrons de coloration ont conduit certains auteurs a proposé la distinction de plusieurs sous-espèces (Schwartz, 1964). La cartographie de la distribution des six sous-espèces de la Martinique, présentée par Schwartz & Henderson (1991), fait apparaître une discontinuité dans la répartition, les sous-espèces étant largement isolées géographiquement les unes des autres.
Breuil (2009), sur la base de quelques 250 localités où il a observé l'espèce, évoque plutôt deux clades qui trouveraient leur origine respective sur la presqu'île de la Caravelle et la péninsule de Sainte-Anne.
Ces considérations ne s'opposent pas et une nouvelle réflexion mériterait d'être menée à la lumière des travaux récents sur la phylogéographie d' *Anolis roquet* de Thorpe *et al*. (2010) en Martinique ou de *Sphaerodactylus fantasticus* dans l'archipel guadeloupéen (Thorpe *et al.*, 2008) ayant conduit à la reconnaissance d'un statut spécifique pour la sous-espèce des Saintes (*Sphaerodactylus phyzacinus*).
Nul doute qu'une étude aussi poussée que celle de l'équipe de Thorpe apportera une vision moderne sur la phylogéographie de ce taxon et des modifications de la taxonomie.

Répartition sur le massif de la Pelée

Selon Schwartz (1964), *Sphaerodactylus vincenti* parait absent des pentes ouest du massif de la Pelée. La carte de distribution présentée par Schwartz et Henderson (1991) n'apporte pas de données de présence dans les secteurs nord-ouest, ouest et sud du massif de la Pelée.

Breuil (1997), l'a trouvé sur le plateau des Palmistes à 1200 m d'altitude, mais a également découvert une population, "*d'un type tout particulier*" dans le triangle défini par le Point de vue de l'Anse des Galets, le Mont Conil et Fond Moulin à l'ouest de Grand Rivière.

Nos prospections nous ont également permis de rencontrer *Sphaerodactylus vincenti* sur la caldeira de la Montagne Pelée (vers 1200 m d'altitude), notamment un adulte réfugié à l'aisselle d'une Bromeliacée dans la savane d'altitude.
L'espèce est également abondante dans les ravines de la Rivière cloche et de la Rivière Blanche sur les flancs est vers 500 m d'altitude. Des individus ont été observés tant sous des pierres dans le lit des torrents que de nuit sur les feuilles d'un arbuste.







Les espèces non observées



Îlet Chancel (V. Rufray / Biotope)



Ravine Trou Navet (Association AnKanionLa-madinina)



Guyane (M. Dewynter / Biotope)

Lors de nos prospections, deux espèces précédemment citées par Breuil (1997) n'ont pas été observées : *Iguana delicatissima* & *Thecadactylus rapicauda*.

Breuil (1997) cite la présence de l'**Iguane des petites Antilles** au Morne à Liane. C'est un secteur que nous n'avons pas prospecté en 2011. La photographie représente un individu de l'îlet Chancel.
Répartition : Annexe 5

Le **Thécadactyle à queue épineuse** a été observé par Breuil (1997) en forêt mésophile à 150 m d'altitude sur le versant sud-ouest de la Ravine des Galets et en forêt mésohygrophile sur le versant ouest du Mont Conil à une altitude d'environ 450 m.
Les travaux de Bergmann & Russell (2007) ont confirmé que les populations de la Martinique appartenaient à la même espèce que les populations du nord de l'Amazone et du plateau des Guyanes. Ci-contre, nous avons fait figurer un individu de Guyane française.
Répartition : Annexe 8

Le **Trigonocéphale** (*Bothrops lanceolatus*) n'a pas été observé au cours des prospections de Breuil (1997) et de Biotope (2011). Nous avons toutefois récolté des témoignages d'observations récentes à Anse Couleuvre (Septembre 2011, par des riverains), dans la Ravine Trou Navet et la rivière Céron (Association Ankanionla-Madinina) et dans la rivière du Précheur (Avril 2010, Cyril Aubaud, com. pers.).

Des données surprenantes de **Couresse** (*Liophis cursor*) nous ont été communiquées par J.B. Schneider (ONF) d'après des observations de riverains du secteur de l'Anse Couleuvre. La description assez précise et la distinction faîte avec le trigonocéphale méritent de tenir compte de ces indications pour de futures prospections. Une enquête précise auprès des riverains permettrait de cibler des secteurs favorables à des propsections ou à la pause de pièges.

Enfin, notons l'observation d'un **Crapaud buffle** (*Rhinella marina*) dans le bourg de Morne Rouge. Pour l'instant aucune donnée ne précise sa présence dans la réserve biologique.
Répartition : Annexe 6

Perspectives

L'expertise menée sur le statut taxonomique et la répartition d'*Allobates chalcopis* a représenté une évaluation préalable à la mise en place d'un projet de Recherche & Conservation dédié au **suivi à long terme** des populations d'amphibiens montagnards endémiques de la région Amazonie-Caraïbes.

Le statut taxonomique d'*Allobates chalcopis* est à présent clarifié : il s'agit bien d'un endémique strict du massif de la Montagne Pelée. **Cette petite dendrobate représente donc un enjeu majeur de conservation pour la Martinique.**

Le projet **MONTAGNES** (*MONitoring the Trends of Amphibians from Guianan and Lesser antillan Native and Endemic Species*) s'intéressera aux 4 espèces guyanaises (*Pristimantis sp.2, Anomaloglossus degranvillei, Anomaloglossus sp., Allobates sp.*), aux deux espèces guadeloupéennes (*Eleutherodactylus barlagnei, Eleutherodactylus pinchoni*) et à l'espèce martiniquaise (*Allobates chalcopis*), endémiques de l'Outre-mer français. **Il a pour objectif d'organiser un suivi à long terme des populations de ces espèces à forte valeur patrimoniale, notamment en réponse aux changements climatiques.**

La méthodologie appliquée au projet MONTAGNES, basée sur le principe du site occupancy (MacKenzie *et al*, 2002), va permettre un suivi dans le temps de l'abondance de ces espèces. Cette méthode permet, outre la détermination de probabilités d'utilisation de telle ou telle partie du territoire par des espèces d'intérêt, de mesurer l'effet de certaines variables explicatives pouvant affecter la probabilité d'occupation (ou d'utilisation) de sites ou la probabilité de détection des individus. Un ensemble de covariables, relevées sur les sites d'échantillonnages, ou d'après des données SIG, permettra de proposer des modèles d'occupation de l'espace et ainsi de projeter l'évolution des populations. Les variables prises en compte seront notamment : température, pluviométrie, hygrométrie, altitude, pente, exposition du versant, distance à un cours d'eau, végétation, abondance des espèces potentiellement compétitives (introduites), présence du pathogène *Batrachochytrium dendrobatidis*, distance aux secteurs pollués par les organochlorés.

L'aire de répartition d'*Allobates chalcopis* semble avoir considérablement évolué depuis les dernières observations de 1991. La répartition observée en octobre 2011 suggère un déplacement altitudinal inquiétant des populations de l'ordre de 400 m, sans que l'on sache si l'espèce était présente au-delà de 700 m d'altitude en 1991. La relative abondance des mâles chanteurs dans les savanes d'altitude suggère cependant une parfaite adaptation à cet habitat frais et hyperhumide ainsi qu'un succès de la reproduction malgré l'absence de cours d'eau ou de mares.

Nous préconisons d'initier dès que possible un suivi à long terme des populations d'*Allobates chalcopis* afin de disposer de données robustes en cas d'effondrement des populations.
Ce suivi doit aboutir à une carte très précise de l'aire de distribution de l'espèce et à la modélisation de la niche écologique et de l'enveloppe climatique d'*Allobates*.

Pour ce faire, nous proposons la mise en place d'un suivi automatisé de l'activité vocale des mâles en plusieurs points de la Montagne Pelée et des prospections complémentaires dans des secteurs favorables des autres massifs montagneux.
Les coordonnées GPS et les données SIG disponibles sur la Montagne Pelée (données obtenues par convention avec l'ONF Martinique, Météo France, l'observatoire volcanologique) seront confrontées à l'aide de modèles faisant appel au maximum d'entropie afin de modéliser la niche écologique d'*Allobates chalcopis* (et des autres espèces d'amphibiens et de reptiles).

Un plan de communication devrait également être défini conjointement afin de sensibiliser la population Martiniquaise à la conservation de cette petite espèce à très forte valeur patrimoniale.

Bibliographie

Bergmann P. J. & Russell A. P., 2007
Systematics and biogeography of the widespread Neotropical gekkonid genus Thecadactylus (Squamata), with the description of a new cryptic species. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **149**(3) : 339-370.

Breuil M., 1997
L'herpétofaune de la réserve biologique domaniale de la Montagne Pelée (Martinique)
Rapport non publié. Office national des forêts de Martinique – Association des amis du Laboratoire des reptiles et amphibiens du Muséum national d'Histoire naturelle. 29 p.

Breuil M., 2009
The herpetofauna of Martinique : Past, Present, Future. Appl. Herpetol., 6 : 123-149.

Fa J., Hedges B., Ibéné B., Breuil M., Powell R., & Magin C. 2004
Leptodactylus fallax. *In*: IUCN 2008. 2008 IUCN Red List of Threatened Species. www.iucnredlist.org.

Frost D. R., 2011
Amphibian Species of the World: an Online Reference. Version 5.5 (31 January, 2011). Electronic Database accessible at http://research.amnh.org/vz/herpetology/amphibia/
American Museum of Natural History, New York, USA.

Gibson R.C. & Buley K.R., 2004
Maternal care and obligatory oophagy in *Leptodactylus fallax*: A new reproductive mode in frogs. *Copeia*, **1** : 128-135.

Grant T., Frost D. R., Caldwell J. P., Gagliardo R. ,Haddad C. F. B., Kok P. J. R., Means B. D., Noonan B. P., Schargel W. & Wheeler W. C., 2006
Phylogenetic systematics of dart-poison frogs and their relatives (Anura: Athesphatanura: Dendrobatidae). Bulletin of the American Museum of Natural History 299 : 1-262

Hedges B., Ibéné B., Breuil M. & Powell R., 2008
Allobates chalcopis. In: IUCN 2011. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2011.1

Hedges B. & Dias L. M. *in* Hailey A., Wilson B. S. & Horrocks J. A. (ed.), 2011
Conservation of Caribbean Island Herpetofaunas. Volume 1: Conservation Biology and the Wider Caribbean. ISBN: 9789004183957

Henderson R.W. & Powell R., 2009
Natural History of West Indian reptiles and Amphibians. University Press of Florida, Gainesville.

Kaiser H. & Altig R., 1994
The atypical tadpole of the Dendrobatid frog, Colostethus chalcopis, from Martinique, French Antilles. *Journal of Herpetology,* **28** (3) : 374-378.

Kaiser H., Coloma L. A., & Gray H. M., 1994
A new species of Colostethus (Anura: Dendrobatidae) from Martinique, French Antilles. Herpetologica 50: 23-32.

Lips K. R., Burrowes P. A., Mendelson J. R. & Parra-Olea G., 2005
Amphibian Population Declines in Latin America: A Synthesis. Biotropica, 37: 222–226.

MacKenzie D.I., Nichols J.D., Lachman G.B., Droege S., Royle J.A. & Langtimm C.A., 2002
Estimating site occupancy rates when detection probabilities are less than one. Ecology 83 : 2248–2255

Thorpe R.S. & Stenson A.G., 2003
Phylogeny, paraphyly and ecological adaptation of the colour and pattern in the Anolis roquet complex on Martinique. *Molecular Ecology* **12**: 117-132.

Thorpe R.S, Surget-Groba Y. & Johansson H., 2010
Genetic Tests for Ecological and Allopatric Speciation in Anoles on an Island Archipelago. PLoS Genet 6(4) : e1000929. doi:10.1371/journal.pgen.1000929

Wollenberg K. C. & Harvey J., 2010
First assessment of the male territorial vocal behaviour of a Malagasy leaf litter frog (*Gephyromantis thelenae*). *Herpetology notes*, **3**: 141-150.

Zonages de protection et d'inventaire

Réserve Biologique intégrale

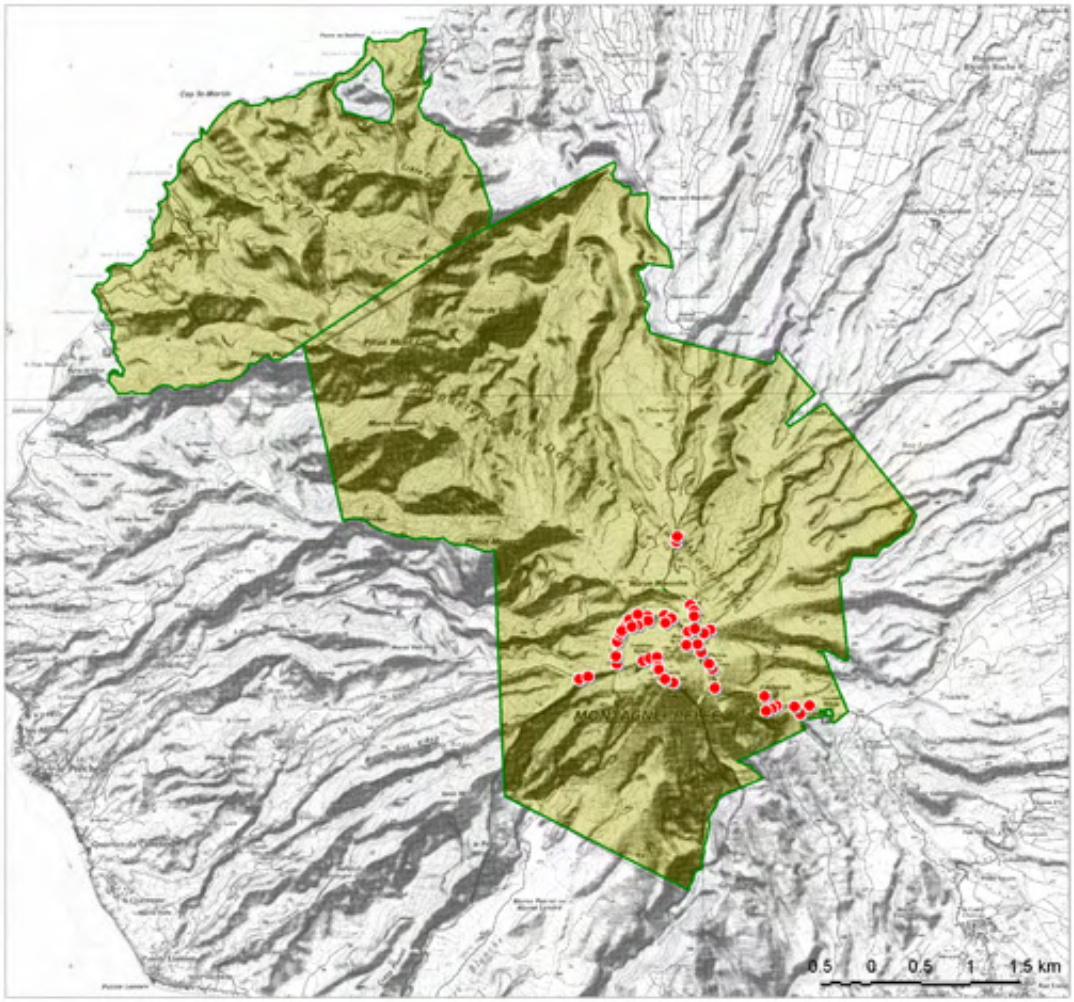
Répartition des espèces recensées
Allobates chalcopis

Breuil (MNHN, 1997)

Dewynter/Pineau (Biotope, 2011)

Annexe 1
Allobates chalcopis





Zonages de protection et d'inventaire

Réserve Biologique intégrale

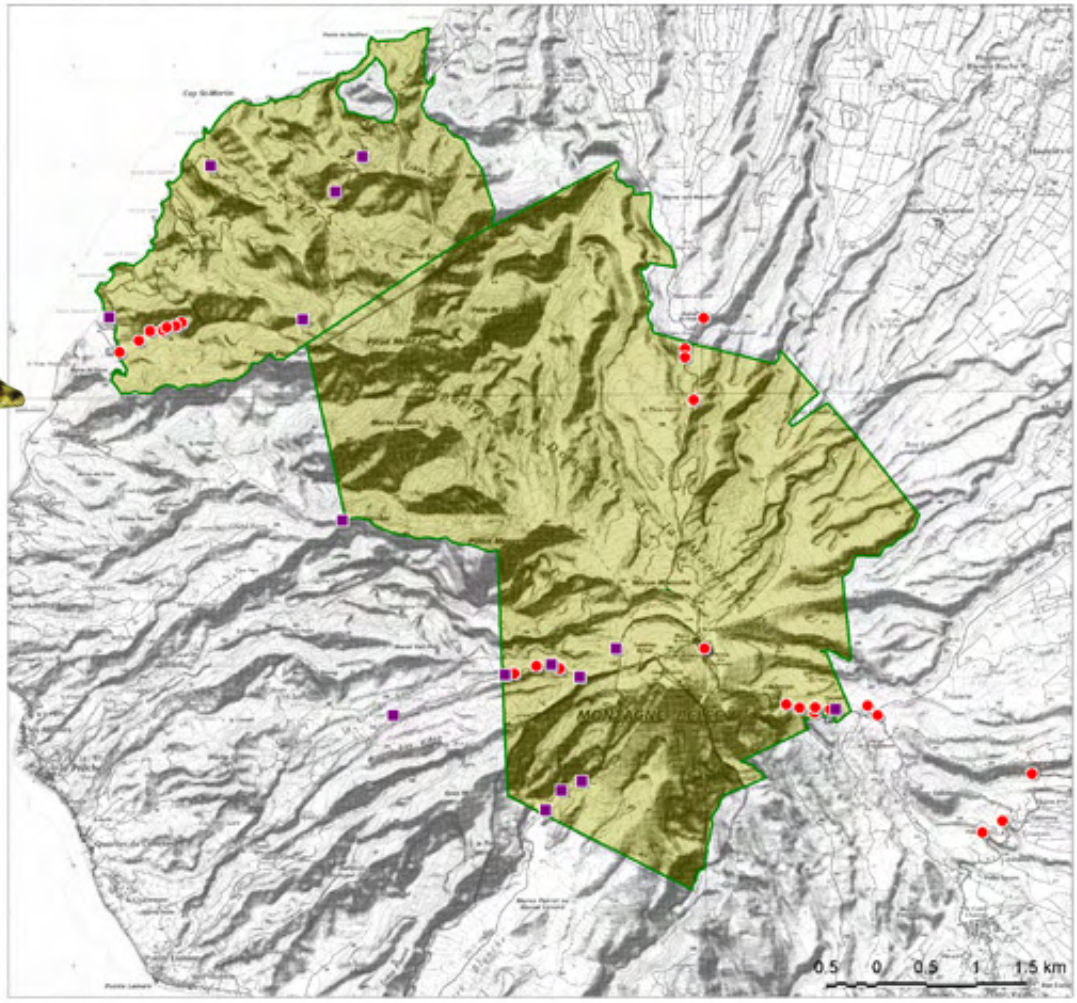
Répartition des espèces recensées
Anolis roquet

Breuil (MNHN, 1997)

Dewynter/Pineau (Biotope, 2011)

Annexe 2
Anolis roquet





Zonages de protection et d'inventaire

Réserve Biologique intégrale

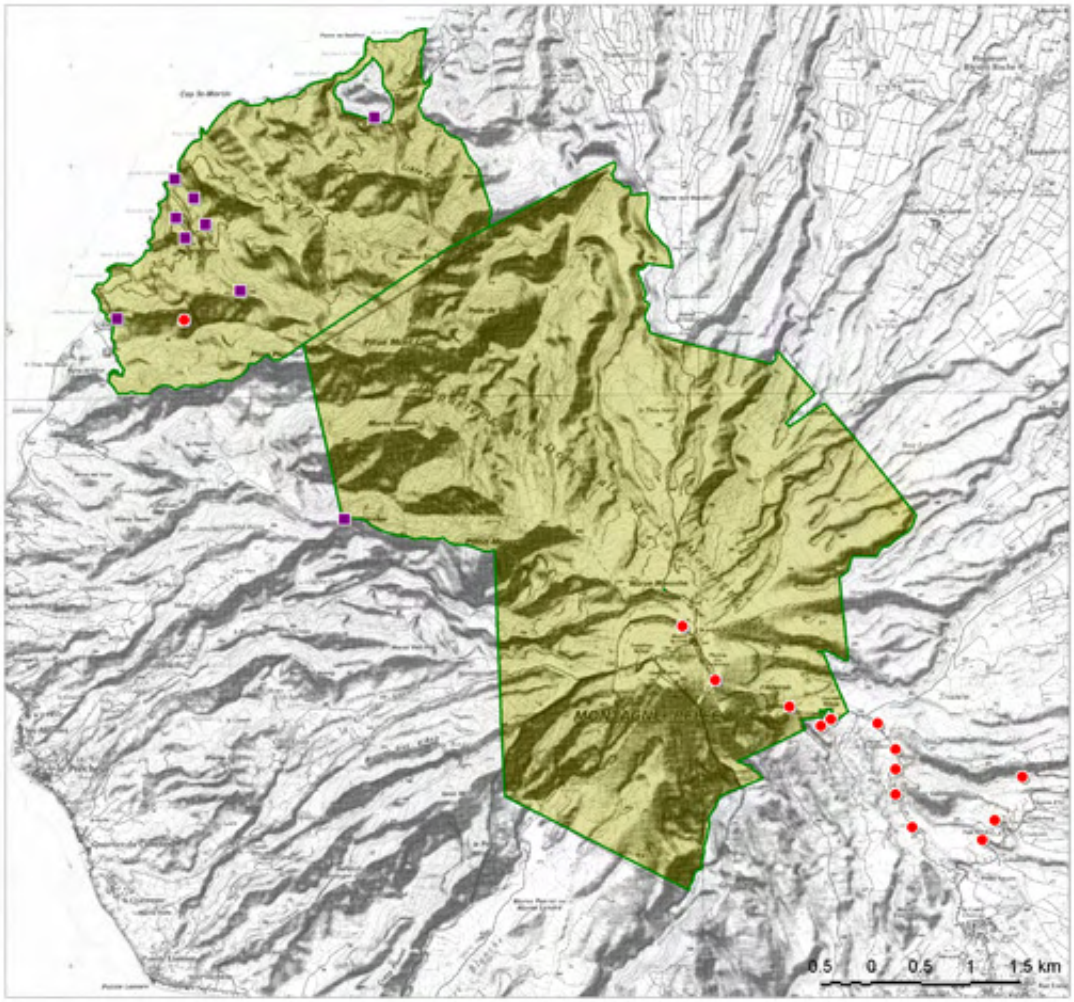
Répartition des espèces recensées
Eleutherodactylus johnstonei

Breuil (MNHN, 1997)

Dewynter/Pineau (Biotope, 2011)

Annexe 3
Eleutherodactylus johnstonei





Zonages de protection et d'inventaire

Réserve Biologique intégrale

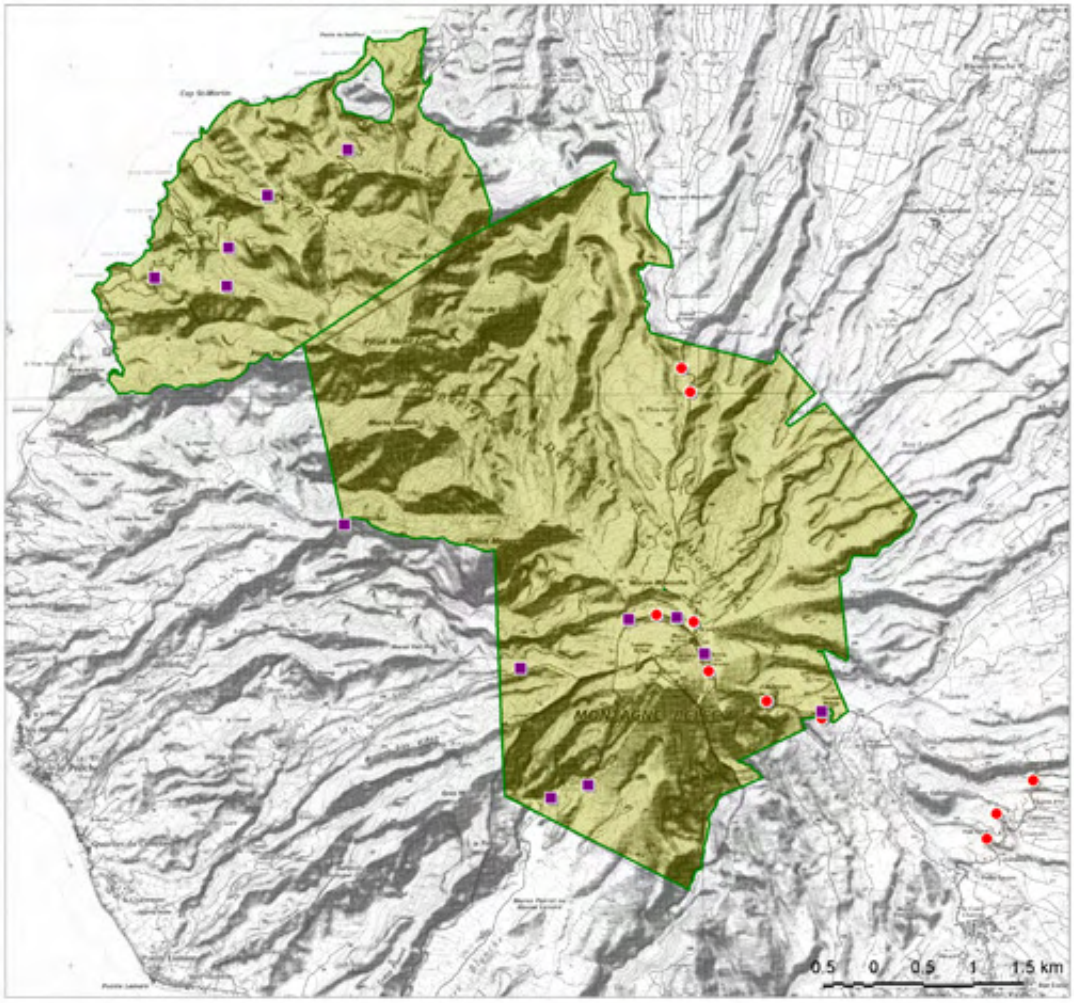
Répartition des espèces recensées
Eleutherodactylus martinicensis

Breuil (MNHN, 1997)

Dewynter/Pineau (Biotope, 2011)

Annexe 4
Eleutherodactylus martinicensis





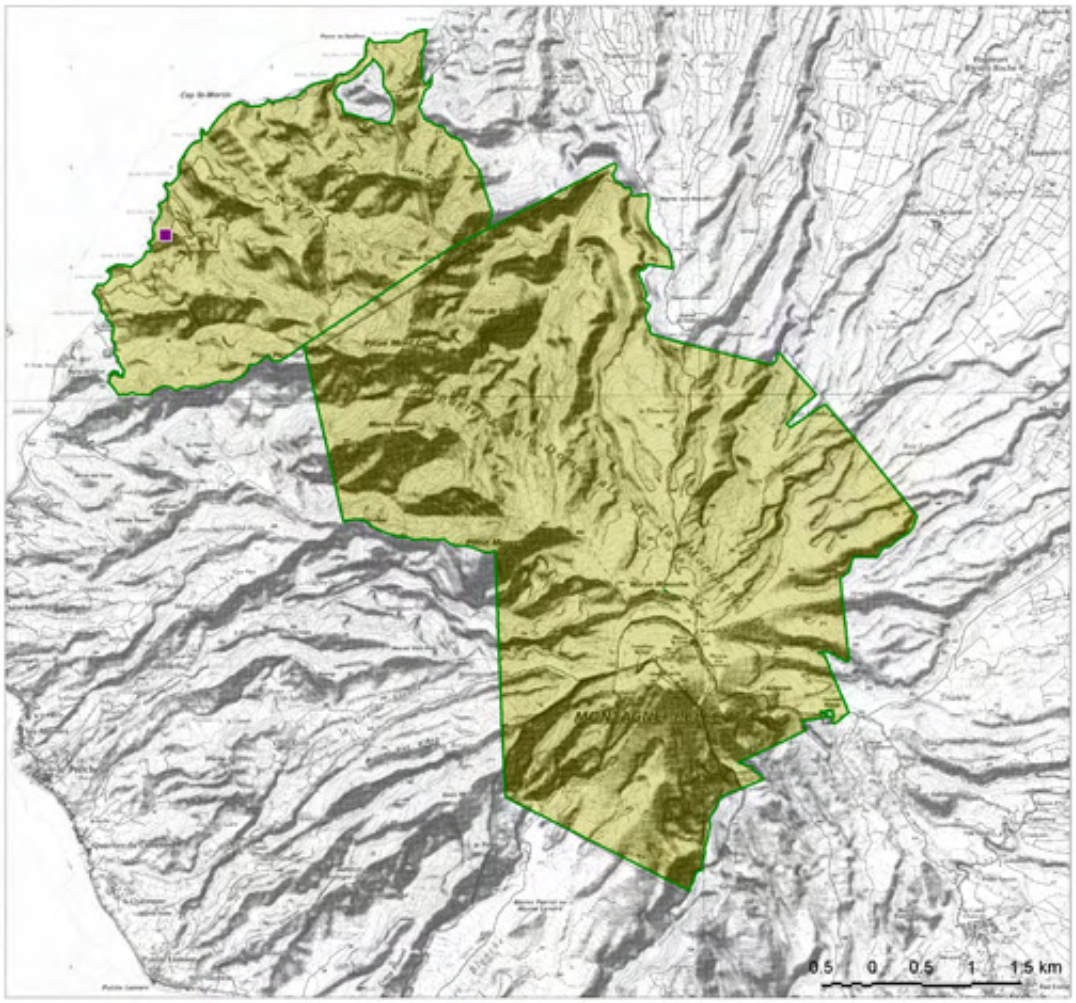
Zonages de protection et d'inventaire

Réserve Biologique intégrale

Répartition des espèces recensées
Iguana delicatissima

Breuil (MNHN, 1997)

Dewynter/Pineau (Biotope, 2011)



Annexe 5
Iguana delicatissima



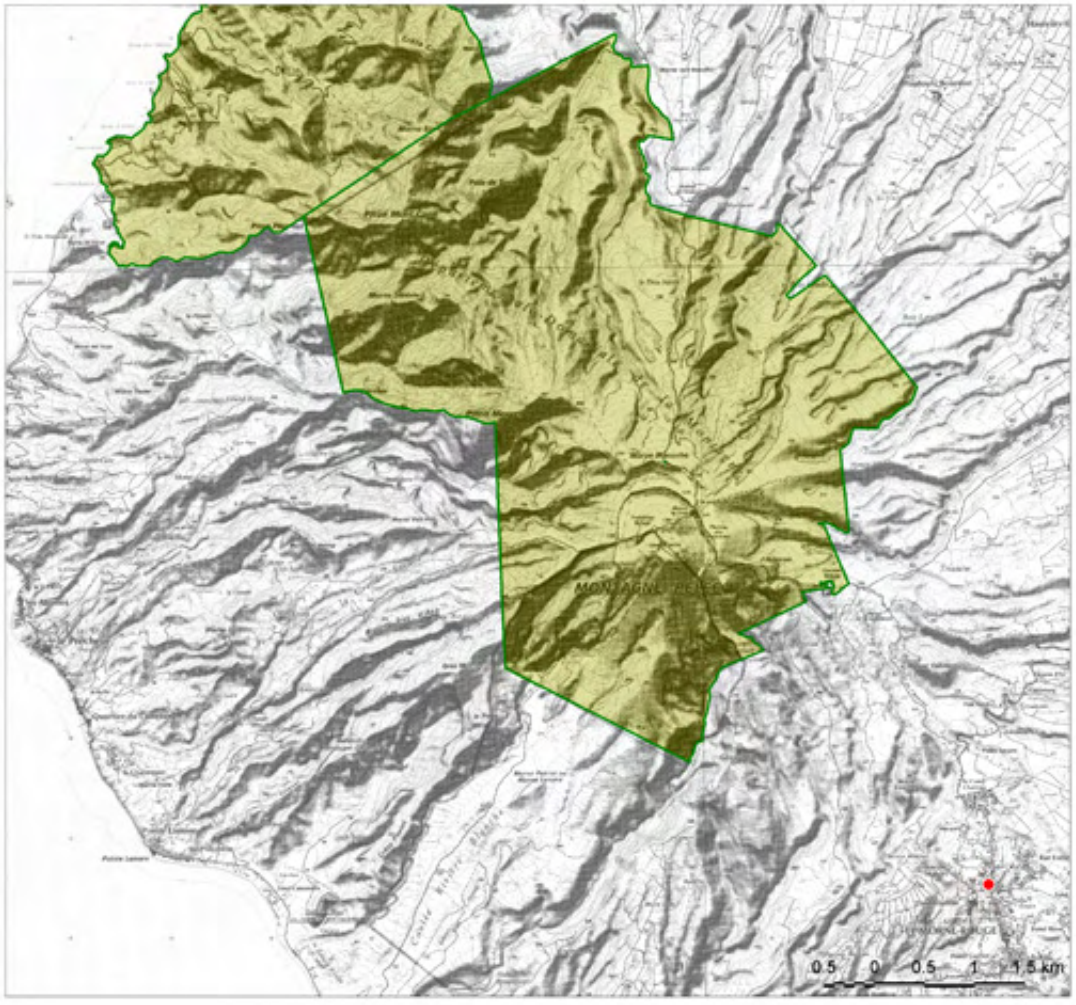
Zonages de protection et d'inventaire

Réserve Biologique intégrale

Répartition des espèces recensées
Rhinella marina

Breuil (MNHN, 1997)

Dewynter/Pineau (Biotope, 2011)



Annexe 6
Rhinella marina



Origine : Guyane

Zonages de protection et d'inventaire

Réserve Biologique intégrale

Répartition des espèces recensées

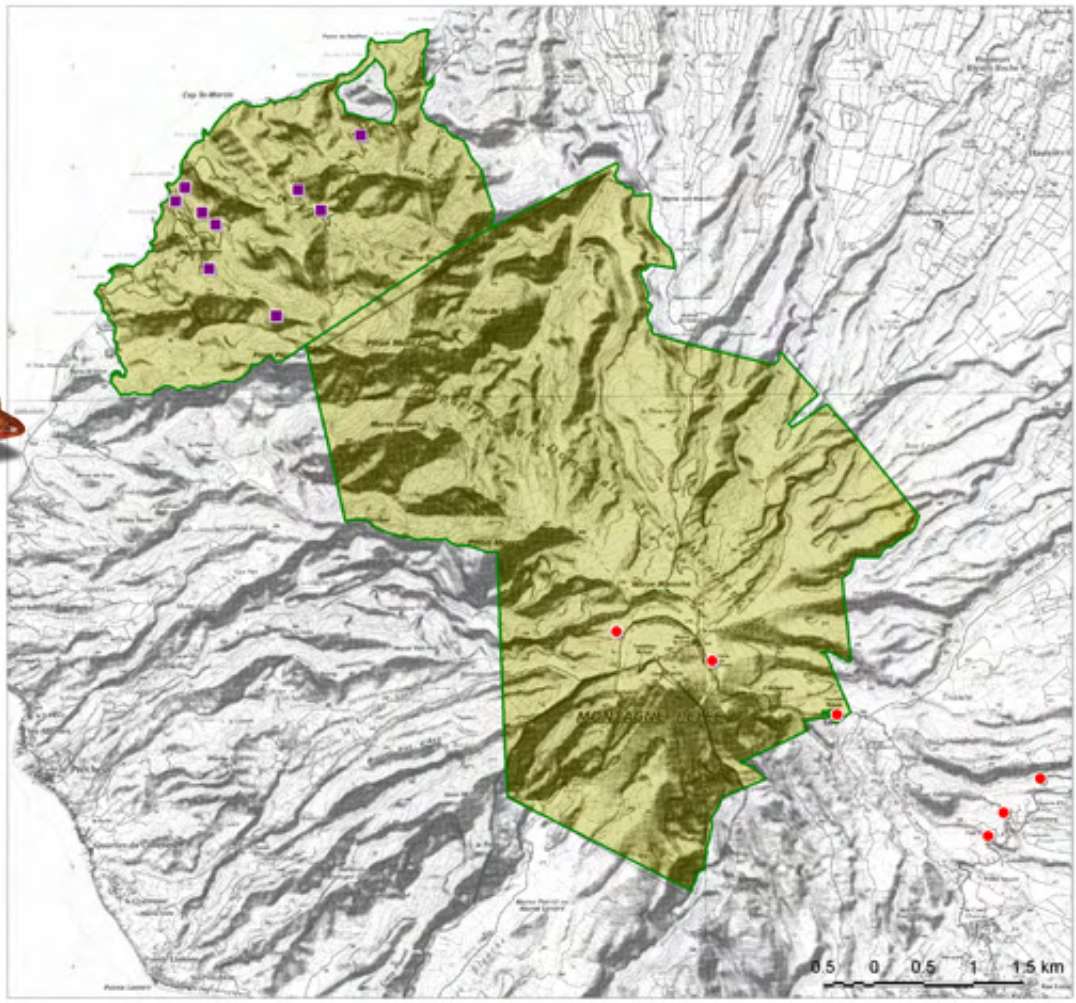
Sphaerodactylus vincenti

Breuil (MNHN, 1997)

Dewynter/Pineau (Biotope, 2011)

Annexe 7
Sphaerodactylus vincenti





Zonages de protection et d'inventaire

Réserve Biologique intégrale

Répartition des espèces recensées

Thecadactylus rapicauda

Breuil (MNHN, 1997)

Dewynter/Pineau (Biotope, 2011)

Annexe 8
Thecadactylus rapicauda



Origine : Guyane

