

Biodiversité insulaire :

la flore, la faune et l'homme
dans les Petites Antilles



À l'initiative de **Jean-Louis VERNIER** (DEAL Martinique)
sous la direction de **Maurice BURAC** (Professeur émérite)





Actes du Colloque international

Biodiversité insulaire la flore, la faune et l'homme dans les Petites Antilles

Schoelcher, 8 - 10 novembre 2010

À l'initiative de Jean-Louis VERNIER

Direction de l'Environnement, de l'Aménagement et du Logement de la Martinique

Sous la direction de Maurice BURAC

Professeur émérite, GÉODE-AIHP, Université des Antilles et de la Guyane

2013

DEAL Martinique

Pointe de Jaham
97274 SCHËLCHER Cedex
Tél. : 05 96 59 57 00
Fax : 05 96 59 58 00

www.martinique.developpement-durable.gouv.fr

UAG

Campus universitaire
97275 SCHËLCHER Cedex
Tél. : 05 96 72 73 00
Fax : 05 96 72 73 02
www.univ-ag.fr





Conception et soutien technique

Rose-Hélène GUSTAVE, Maquettiste PAO, Direction de l'Environnement, de l'Aménagement et du Logement de Martinique

Publié avec le soutien scientifique

du centre de recherche GEODE Caraïbe (EA 929) – Université des Antilles Guyane

Imprimé par

RAPIDO

Phonepermanence

Route de Palmiste

97232 Lamentin

Tél.: 0596 756 176

Fax: 0596 756 429

email: rapido.imprimerie@wanadoo.fr

Produit en France

Direction de l'Environnement, de l'Aménagement et du Logement de Martinique
Université des Antilles et de la Guyane

ISBN 978-2-9545484-0-1

EAN 9782954548401

Copyright © 2012 by the authors: all rights reserved.

Note. This volume contains original authors' abstracts reviewed and accepted by the Conference Scientific Committee



Sommaire

Comité d'organisation.....	7
Comité scientifique.....	8
Présentation des auteurs.....	9
Préface	11
Introduction.....	13



MIEUX CONNAÎTRE LA BIODIVERSITÉ..... 15

Représentations et perceptions de la biodiversité dans les îles.....	17
<i>La Biodiversité, du néologisme à l'idéologie (Jean-Raphaël Gros-Désormeaux).....</i>	<i>18</i>
<i>La Biodiversité, porteuse des prémises d'un contre-modèle de développement (Raphaël Vaugirard).....</i>	<i>34</i>
<i>Valoriser la biodiversité par le biais du ludisme et de l'écotourisme : exemple d'un guide sur les arbres remarquables à la Martinique (Corinne Plantin).....</i>	<i>41</i>
<i>Biodiversité et art contemporain en Martinique (Franck Doriac).....</i>	<i>49</i>
Une histoire naturelle de la biodiversité dans les Petites Antilles.....	54
<i>The impacts of climate change on biodiversity and biodiversity-dependent livelihoods in the Caribbean islands (Nicole Leotaud, Neila Bobb-Prescott).....</i>	<i>55</i>
<i>Biodiversity, biogeography, and conservation of bats in the Lesser Antilles (Scott C. Pedersen, Hugh H. Genoways, Gary G. Kwiecinski, Peter A. Larsen, and Roxanne J. Larsen).....</i>	<i>62</i>
<i>Introduced amphibians and reptiles in the Lesser Antilles (Robert Powell, Robert W. Henderson, Gad Perry, Michel Breuil, Christina M. Romagosa).....</i>	<i>74</i>
Reptiles et amphibiens.....	108
<i>Pristimantis euphronides, observations in the field and captivity: conservation implications (Craig S. Berg, Billie C. Harrison, Robert W. Henderson).....</i>	<i>109</i>
<i>Composition et endémisme de l'herpétofaune martiniquaise : histoire géologique et différenciation intra-insulaire du sphérodactyle (Michel Breuil).....</i>	<i>116</i>
<i>Contrasting dynamics in secondary contact zones of Anolis roquet in north-eastern Martinique (Helena Johansson, Roger S. Thorpe and Yann Surget-Groba).....</i>	<i>130</i>
Mammifères et oiseaux.....	140
<i>Biological invasion assessment: the case of House sparrow in West Indies (Philippe Clergeau, Anthony Levesque).....</i>	<i>141</i>
<i>Evidence that eradicating black rats has boosted the recovery of rare reptiles and seabirds on Antigua islands (Jennifer C Daltry, Karron J. James, Andrea Otto, Toby N. Ross).....</i>	<i>146</i>
<i>Etat de la connaissance naturaliste relative au Moqueur gorge blanche à la Martinique (Alexis Georges Tayalay).....</i>	<i>158</i>
<i>Cartographie par télédétection et SIG des écotopes potentiels du Moqueur gorge blanche (Antoine Cheula, Jean-Raphaël Gros-Désormeaux, Yuji Kato, Alexis Georges Tayalay, Sébastien Tollis).....</i>	<i>167</i>
<i>Première étude des chauves-souris dans les goyaveraies de Martinique (Rémi Picard, François Catzefflis)....</i>	<i>174</i>
TÉMOIGNAGE (Insectes).....	184
<i>Les insectes des Petites Antilles : approche biogéographique (Francis Deknuydt).....</i>	<i>185</i>





MIEUX GÉRER LA BIODIVERSITÉ..... 193

Enjeux de la conservation..... 195

Invasive Alien Species Management in St. Lucia and Caribbean Partner Countries (Ulrike Krauss)..... 196

Systèmes de culture innovants : vers une réintroduction de biodiversité dans les exploitations bananières des Antilles françaises (Murielle Mantran, Jérôme Tirolien, Jean-Louis Diman)..... 207

Réseaux de capteurs pour la surveillance des Moqueurs Gorge-Blanche à la Martinique (Harry Gros-Désormeaux, Philippe Hunel)..... 216

TÉMOIGNAGES

De nouvelles perspectives pour la valorisation..... 220

Un outil de protection : les réserves biologiques à la Martinique (Catherine Godefroid)..... 221

La réserve naturelle des îlets de Sainte-Anne : comment concilier protection et valorisation d'un site de reproduction d'oiseaux marins (Nadine Vénumière)..... 223

Le projet de réserve naturelle régionale en Baie de Génipa : un outil de protection innovant pour la Martinique (Bénédictte Chanteur)..... 229

Ecotourism at the Asa Wright Nature Centre: a tool for educating children about conservation and biodiversity in Trinidad (Rachael Williams)..... 233

Participatory forest management in the Caribbean: lessons on making it work, livelihood benefits and conservation benefits (Neila Bobb-Prescot, Nicole Leotaud)..... 238

Les enjeux, les outils et les méthodes de sensibilisation à la biodiversité dans les établissements scolaires : des spécificités dans les établissements ultramarins ? (Magalie Ferment)..... 250

Le Système d'information sur la nature et les paysages : un outil de mise en valeur des connaissances sur la nature et les paysages (Marion Patin, Gaëlle Siman, Alain Pibot)..... 254



QUELLE GOUVERNANCE ?..... 258

Gouvernance et biodiversité insulaire : le cas des Antilles françaises (Maurice Burac)..... 260

The importance of French overseas departments and overseas countries and territories of the European Union for the protection of biodiversity: progress so far (Bernard Deceuninck, Alison Duncan, James Millet, Julie Riegel). 270

Les orientations de la gestion de la faune halieutique à la Martinique face à la complexité insulaire (Guillaume Lalubie, Maurice Montézume, Francis Dauba, Thierry Lesales)..... 279

TÉMOIGNAGES..... 287

Le plan national d'actions de l'iguane des Petites Antilles 2010-2015 (Caroline Legouez)..... 288

Les enjeux de préservation de la biodiversité littorale d'outre-mer : les rivages d'Amérique et de l'Océan (Magali Cerles)..... 298

Conservation de la biodiversité dans l'outre-mer français : le rôle de l'UICN France (Aurélie Bocquet)..... 307

SYNTHÈSES DES PARTIES..... 310

Première partie : Mieux connaître la biodiversité (Max Louis)..... 311

Deuxième partie : Mieux gérer la biodiversité (Franck Dolique)..... 312

Troisième partie : Quelle gouvernance ? (Patrick Queneherve)..... 314

RÉSUMÉS-ABSTRACTS..... 318



Comité d'organisation

Jean-Louis VERNIER, Directeur adjoint de l'Environnement, de l'Aménagement et du Logement de Martinique

Maurice BURAC, Professeur émérite, EA 929 (GÉODE Caraïbe), Université des Antilles et de la Guyane,

Jean-Raphaël GROS-DESORMEAUX, Post doctorat géographie biodiversité/SIG, EA 929 (GÉODE Caraïbe), Université des Antilles et de la Guyane

Cyrille BARNERIAS, Chargé de mission biodiversité, espaces protégés et tortues marines, Direction de l'Environnement, de l'Aménagement et du Logement de Martinique

Nathalie NÉRÉE, Chargée de communication, Direction de l'Environnement, de l'Aménagement et du Logement de Martinique

Colette MEDOUZE, Responsable administrative EA 929 (AIHP-GÉODE Caraïbe), Université des Antilles et de la Guyane





Comité scientifique

Dr. Claude BOUCHON, Maître de conférences Habilité à Diriger des Recherches (HDR), Laboratoire Dynamique des Ecosystèmes Caraïbes et Biologie des Espèces Inféodées (DYNECAR), Université des Antilles et de la Guyane (UAG), Campus de Fouillole, Guadeloupe.

Dr. Maurice BURAC, Professeur des Universités, Centre de recherche Géographie Développement Environnement de la Caraïbe (GEODE Caraïbe), UAG, Campus de Schoelcher, Martinique.

Dr. Philippe CLERGEAU, Professeur au Muséum National d'Histoire Naturelle (MNHN), Département Ecologie et Gestion de la Biodiversité, UMR 5173, Paris.

Dr. Franck DOLIQUE, Professeur des Universités, UMR Espace pour le Développement (ESPACE-DEV), UAG, Campus de Schoelcher, Martinique.

Dr. Blair HEDGES, Professor of Biology, Department of Biology, The Pennsylvania State University, Member, NASA Astrobiology Institute Research Associate National Museum of Natural History, Washington Redlist Authority, The International Union for the Conservation of Nature (IUCN), Coordinator for the Caribbean, The International Union for the Conservation of Nature (IUCN), Red List of Threatened Species of amphibians and Global Amphibian Assessment.

Dr. Frédéric JIGUET, Professeur Associé au Muséum National d'Histoire Naturelle (MNHN), Département Ecologie et Gestion de la Biodiversité, UMR 7204 MNHN-CNRS-UPMC, Conservation des espèces, restauration et suivi des populations, Centre de Recherches sur la Biologie des Populations d'Oiseaux (CRBPO), Paris.

Dr. Philippe JOSEPH, Professeur des Universités, UMR Espace pour le Développement (ESPACE-DEV), UAG, Campus de Schoelcher, Martinique.

Dr. Max LOUIS, Professeur émérite, Laboratoire Dynamique des Ecosystèmes Caraïbes et Biologie des Espèces Inféodées (DYNECAR), UAG, Campus de Fouillole, Guadeloupe.

Dr. Yves MONNIER, Professeur d'ethnobiologie-biogéographie, Muséum National d'Histoire Naturelle (MNHN), Paris.

Dr. Jacques PORTECOP, Professeur des Universités, biologie végétale, UAG Guadeloupe.

Dr. Patrick QUENEHERVE, Directeur de Recherche, Institut de Recherche pour le Développement (IRD), Pôle de Recherche Agro-environnementale de la Martinique (PRAM), UMR IRD-CIRAD-UM2 Résistance des plantes aux bioagresseurs, Martinique.

Dr. Gilbert VARGAS ULATE, Professor de Biogeografía, Climatología, Escuela de Geografía, Facultad de Ciencias Sociales, Universidad de Costa Rica.

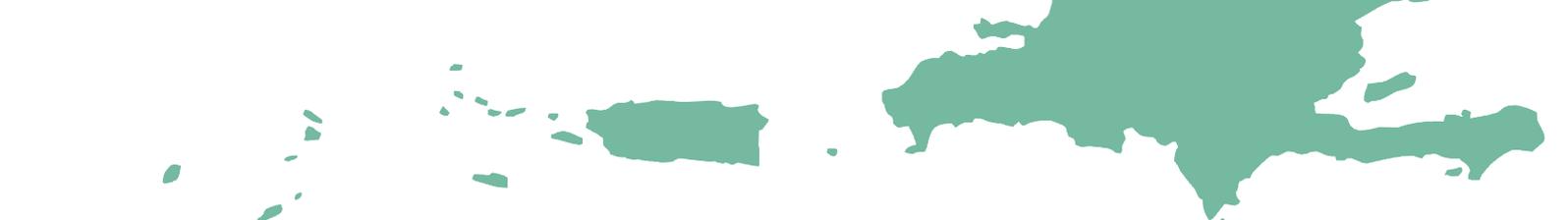
Dr. Thierry WOIGNIER, Directeur de Recherche Centre National de la Recherche Scientifique (CNRS), Laboratoire de Pédologie, Pôle de Recherche Agro-environnementale de la Martinique (PRAM).



Présentation des auteurs

- **Craig S. BERG**, Curator of Reptiles and Aquarium Milwaukee County Zoological Gardens - Craig.berg@milwctny.org
- **Neila BOBB-PRESCOTT**, Senior Programme Officer, Caribbean Natural Resources Institute (CANARI) - neila@canari.org
- **Aurélie BOCQUET**, Chargée de programme outre-mer, Comité français de l'UICN - aurelie.bocquet@uicn.fr
- **Michel BREUIL**, Muséum national d'histoire naturelle, Département de Systématique et d'Évolution, Amphibiens-Reptiles UMR 7205 CNRS «Origine, structure et évolution de la biodiversité», 57, rue Cuvier, CP n° 30, 75231 Paris cedex 05, France - breuil.michel@gmail.com
- **Maurice BURAC**, Professeur émérite, GEODE Caraïbe, Université des Antilles et de la Guyane, B.P. 7207, 97275 Schoelcher Cedex – Martinique
- **François CATZEFLIS**, Directeur de recherche à l'Institut des Sciences de l'Évolution (UMR 5554 CNRS), Université de Montpellier II – 34095 Montpellier - francois.catzefflis@univ-montp2.fr
- **Magali CERLES**, Déléguée adjointe de la Délégation Outre Mer du Conservatoire du littoral
- **Bénédicte CHANTEUR**, Chargé de mission scientifique, Parc Naturel Régional de la Martinique - sig-pnrm@wanadoo.fr
- **Antoine CHEULA**, Ingénieur d'étude, Centre IRD Martinique-Caraïbe, Projet CARIBSAT, B.P. 8006, 97259 Fort-de-France Cedex – Martinique
- **Philippe CLERGEAU**, Professeur, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris
- **Jennifer C. DALTRY**, Fauna & Flora International, Jupiter House, Station Road, Cambridge CB1 2JD, UK
- **Francis DAUBA**, Chercheur, ENSAT, Av. de l'Agrobiopole, 31 326 Castanet tolosan - dauba@ensat.fr
- **Bernard DECEUNINCK**, Responsable de programmes, service étude et patrimoine naturel, Ligue pour la Protection des Oiseaux/BirdLife France - bernard.deceuninck@lpo.fr
- **Francis DEKNUYDT**, CSRPN, responsable pour la faune - francis.deknuydt@wanadoo.fr
- **Jean-Louis DIMAN**, ingénieur agroéconomiste - jean-louis.diman@antilles.inra.fr
- **Franck DOLIQUE**, Professeur des Universités, UMR 228 ESPACE-DEV (IRD-UM2-UAG-UR), Université des Antilles et de la Guyane, Campus de Martinique, BP 7207 – 97275 Schoelcher Cedex, Martinique - FWI
- **Franck DORJAC**, Maître de conférences en Arts plastiques à l'université de Provence (Aix-Marseille 1) et chercheur au Laboratoire d'Etudes en Sciences des Arts (LESA, EA 3274), Docteur en Arts plastiques et Docteur en Sciences de l'Art - franck.dorjac@univ-provence.fr
- **Alison DUNCAN**, Chef de la mission internationale, Ligue pour la Protection des Oiseaux/BirdLife France - alison.duncan@lpo.fr
- **Magalie FERMENT**, Association Civisme et Démocratie – CIDEM, Chargée de Mission Départements d'Outre-Mer - ferment@cidem.org
- **Hugh H. GENOWAYS**, University of Nebraska State Museum, W436 Nebraska Hall, University of Nebraska-Lincoln, Lincoln, NE 68588 - hgenoways1@unl.edu
- **Catherine GODEFROID**, Chargée de mission recherche et gestion des milieux naturels, Office National des Forêts (ONF) - Martinique
- **Harry GROS-DÉSORMEAUX**, Chercheur-enseignant, LAMIA, Université des Antilles et de la Guyane, B.P. 7207, 97275 Schoelcher Cedex – Martinique
- **Jean-Raphaël GROS-DÉSORMEAUX**, Chargé de recherche CNRS, Centre de recherche sur les pouvoirs locaux dans la Caraïbe (CRPLC), UMR-CNRS 8053, Faculté de droit et d'économie de la Martinique, Université des Antilles et de la Guyane, BP 7209, 97275 Schoelcher Cedex (Martinique) - jrmgrosdesormeaux@yahoo.fr
- **Billie C. HARRISON**, Primary Ectotherm Specialist Racine Zoological Gardens - Bharrison@racinezoo.org
- **Robert W. HENDERSON**, Curator of Herpetology, Section of Vertebrate Zoology, Milwaukee Public Museum, Milwaukee, WI 53233, USA - Henderson@mpm.edu
- **Philippe HUNEL**, Maître de Conférences, LAMIA, Université des Antilles et de la Guyane, B.P. 7207, 97275 Schoelcher Cedex – Martinique
- **Karron J. JAMES**, Environmental Awareness Group, P.O. Box 2103, Long Street, St. John's, Antigua
- **Helena JOHANSSON**, Institutionen för Ekologi, Miljö och Geovetenskap, Fysiologhuset, Umeå Universitet, SE-901 87 Umeå, Sweden
- **Yuji KATO**, Ingénieur d'étude, Centre IRD Martinique/Caraïbe, Projet CARIBSAT, B.P. 8006, 97259 Fort-de-France Cedex – Martinique
- **Ulrike KRAUSS**, Invasive Species Coordinator, Department of Forestry, Ministry of Agriculture, Lands, Fisheries and Forestry (MALFF), Union Saint Lucia, Tel.: (+1-758) 468 5646; Fax: (+1-758) 450 2287; Skype: ulrike_krauss - ulrike.krauss@gmail.com



- 
- **Gary G. KWIECINSKI**, Department of Biology, University of Scranton, Scranton, PA 18510 - ggk301@UofS.edu
 - **Guillaume LALUBIE**, Docteur en géographie, AIHP-Géode caraïbe, EA 929, B.P. 7207, Université des Antilles et de la Guyane, 97 275 Schoelcher - g.lalubie@hotmail.fr
 - **Peter A. LARSEN**, Department of Biological Sciences and Museum, Texas Tech University, Lubbock, TX 79409 - peter.larsen@ttu.edu
 - **Roxanne J. LARSEN**, Department of Biological Sciences and Museum, Texas Tech University, Lubbock, TX 79409 - roxy.larsen@ttu.edu
 - **Thierry LESALES**, Docteur en géographie, AIHP-GÉODE caraïbe, EA 929, B.P. 7207, Université des Antilles et de la Guyane, CIHENCE - 112 Av. de Paris, 94 300 Vincennes - mail@cihence.com
 - **Caroline LEGOUEZ**, Chargée de mission iguanes, Cellule Technique ONCFS Martinique - Caroline.LEGOUEZ@developpement-durable.gouv.fr, caroline.legouez@oncfs.gouv.fr
 - **Nicole LEOTAUD**, Executive Director, Caribbean Natural Resources Institute (CANARI) - nicole@canari.org
 - **Anthony LEVESQUE**, Naturaliste, AMAZONA Guadeloupe
 - **Max LOUIS**, Professeur émérite, Laboratoire Dynamique des Ecosystèmes Caraïbes et Biologie des Espèces Inféodées (DYNECAR), Université des Antilles et de la Guyane, Campus de Fouillole, BP 592, 97159 Pointe-à-Pitre cedex
 - **Murielle MANTRAN**, ingénieure géographe géomaticienne - murielle.mantran@antilles.inra.fr
 - **James MILLET**, Royal Society for the Protection of Birds/BirdLife Partner UK, International Officer james - millett@rspb.org.uk
 - **Maurice MONTÉZUME**, Président de la FDAAPPMA, n° 283 Route de Balata, 97 234 Fort-de-France - Fedepeche@hotmail.fr
 - **Andrea OTTO**, Environmental Awareness Group, P.O. Box 2103, Long Street, St. John's, Antigua
 - **Marion PATIN**, Chargée de mission SINP Mer Outremer, Muséum National d'Histoire Naturelle, CRESCO Dinard - patin@mnhn.fr
 - **Scott C. PEDERSEN**, Department of Biology and Microbiology, South Dakota State University, Brookings, SD 57007 - Scott_Pedersen@sdstate.edu
 - **Gad PERRY**, Department of Natural Resource Management, Texas Tech University, Lubbock, TX 79409, USA
 - **Alain PIBOT**, Coordinateur SINP Mer, Agence des Aires Marines Protégées, Brest - alain.pibot@airesmarines.fr
 - **Rémi PICARD**, Chargé d'études de la Fédération Régionale de Défense des Organismes Nuisibles de la Martinique, Croix Rivail – 97224 Ducos - r.picard@fredon972.fr
 - **Corinne PLANTIN**, Docteur en Géographie qualifiée à la fonction de maître de conférences – Géode Caraïbe - Chargée d'études et Responsable de la cellule Environnement du Conseil d'Architecture, d'Urbanisme et de l'Environnement de la Martinique - plantin.corinne@wanadoo.fr
 - **Robert POWELL**, Department of Biology, Avila University, Kansas City, MO 64145, USA - robert.powell@avila.edu
 - **Patrick QUENEHERVE**, Directeur de centre et Représentant de l'Institut de Recherche pour le Développement (IRD), Président du Pôle de Recherche Agro-environnementale de la Martinique (PRAM), Directeur de Recherche, UMR IRD-CIRAD-UM2 Résistance des plantes aux bioagresseurs, Martinique, 3 rue de la Rose des vents, BP 8006, 97259 – Fort de France Cedex
 - **Julie RIEGEL**, Ligue pour la Protection des Oiseaux/BirdLife France, Responsable de programmes de la mission internationale - julie.riegel@lpo.fr
 - **Christina M. ROMAGOSA**, Department of Biological Sciences, Auburn University, Auburn, AL 36849, USA
 - **Toby N. ROSS**, Environmental Awareness Group, P.O. Box 2103, Long Street, St. John's, Antigua
 - **Gaëlle SIMIAN**, Chargée de mission SINP Mer Méditerranée, Université de La Rochelle - gaelle.simian@univ-lr.fr
 - **Yann SURGET-GROBA**, Université de Genève, Science III, 4ème étage, 30 Quai Ernest Ansermet, 1211 Genève 4, Switzerland - yann@surget-groba.ch
 - **Alexis Georges TAYALAY**, Naturaliste, Association Ornithologique de la Martinique, (AOMA), Pointe Fort, 97231 Le Robert
 - **Roger S. THORPE**, School of Biological Sciences, College of Natural Sciences, Bangor University, Deiniol Road, Bangor, Gwynedd, LL57 2UW, UK
 - **Jérôme TIROLIEN**, ingénieur agronome - jerome.tirolien@antilles.inra.fr
 - **Sébastien TOLLIS**, Ingénieur d'étude, Centre IRD Martinique/Caraïbe, Projet CARIBSAT, B.P. 8006, 97259 Fort-de-France Cedex – Martinique
 - **Raphaël VAUGIRARD**, Economiste, GEODE Caraïbe, Université des Antilles et de la Guyane, B.P. 7207, 97275 Schoelcher Cedex – Martinique
 - **Nadine VÉNUMIÈRE**, Chargée de mission espaces protégés, Parc Naturel Régional de la Martinique
 - **Rachael WILLIAMS**, Ph.D., The University of Trinidad and Tobago, Trinidad, West Indies - rachaew@yahoo.com

Préface

Jean-Louis VERNIER, DEAL

La Martinique fait partie du point chaud de la biodiversité des îles caraïbéennes qui se distingue par un important endémisme et de fortes menaces. Sa richesse exceptionnelle est entre autres due à son climat tropical et sa construction géologique différenciée, à l'origine d'un ensemble d'îles possédant un lien ténu avec les espaces continentaux voisins. Cette biodiversité a rendu et rend encore bon nombre de services dont certains sont mal connus et largement sous-estimés, y compris en ce qui concerne leur impact économique indirect : attrait touristique, qualité des eaux, lutte anti-érosive, etc.

La protection de la biodiversité passe par trois axes principaux : connaissance, protection et valorisation. Ces trois axes ont sous-tendu l'organisation de ce colloque international sur la Biodiversité des Petites Antilles, dont ces actes rendent compte. Cette manifestation scientifique organisée par la Direction de l'Environnement (DIREN, intégrée depuis dans la DEAL) et l'Université des Antilles et de la Guyane avait pour objectif de partager les connaissances sur la biodiversité des Petites Antilles, sur les pratiques des gestionnaires et sur les actions associatives. Elle a réuni des scientifiques, des gestionnaires et permis à de nombreux participants de découvrir ou de mieux connaître les travaux effectués dans les îles voisines.

Ce colloque international a été l'occasion de présenter également les actions des associations oeuvrant pour l'environnement dans le cadre du village de la Biodiversité qui jouxtait la salle de conférence. Ont ainsi participé à la vie de ce village : le Carouge, SEVE-APNE, le CAUE, Eco-civisme, le Comité de la Randonnée Pédestre de Martinique, la Fédération des Associations de pêche et de protection du milieu aquatique, Madinainair et Educoa. Les prix du concours photo organisé par la DIREN ont été remis à l'occasion de ce colloque.

La réalisation de cette manifestation internationale de très haut niveau n'aurait pas été possible sans la forte implication des scientifiques, venus de très loin parfois, des gestionnaires, des associations, mais aussi des chevilles ouvrières que furent Jean-Raphaël Gros-Désormeaux, Cyrille Barnérias, Nathalie Nérée, Colette Médouze et Rose-Hélène Gustave. On peut ici saluer les prouesses d'organisation de l'entreprise TAG Sarl et de sa gérante Mme Joëlle De Laval. Gageons que ces actes permettront d'apprécier la qualité des échanges qui ont eu lieu et pourront servir à améliorer la connaissance de nos îles si riches et fragiles des Petites Antilles.



CAUE



Association Le Carouge





Photographies des
lauréats du concours
photos DIREN



Fédération
Française de la
Randonnée Pédestre



Madinair



Association Eco-Civisme



Association SÈVE



Introduction

Maurice BURAC, UAG

La Caraïbe constitue l'un des 34 points chauds (*hot spot*) ou zones critiques de conservation de la diversité biologique (Figure 1). Dans cet espace éclaté, la flore et la faune, caractérisées par leur richesse et leur fragilité sont confrontées à une pression anthropique qui conduit à accélérer l'érosion de la diversité biologique mondiale. En réponse à l'appel lancé par l'Organisation des Nations Unies, demandant aux pays membres de participer activement, en 2010, à l'Année internationale de la diversité biologique, la Direction de l'environnement de la Martinique (DIREN) et l'Université des Antilles et de la Guyane (UAG - Laboratoire GÉODE-AIHP) ont réussi à réunir un très grand nombre de participants au colloque de novembre 2010, consacré à la biodiversité des Petites Antilles. Cette rencontre a été l'occasion de permettre à des scientifiques de renom de partager les résultats de leur recherche menée sur la biodiversité terrestre, zones humides comprises. Les échanges avec les gestionnaires travaillant sur le terrain, les ingénieurs agronomes, les représentants d'administrations, d'associations ornithologiques, ou de chasseurs, de pêcheurs, de randonnées pédestres, ou avec le grand public, tous concernés par la conservation de la nature, avaient été des plus fructueux.

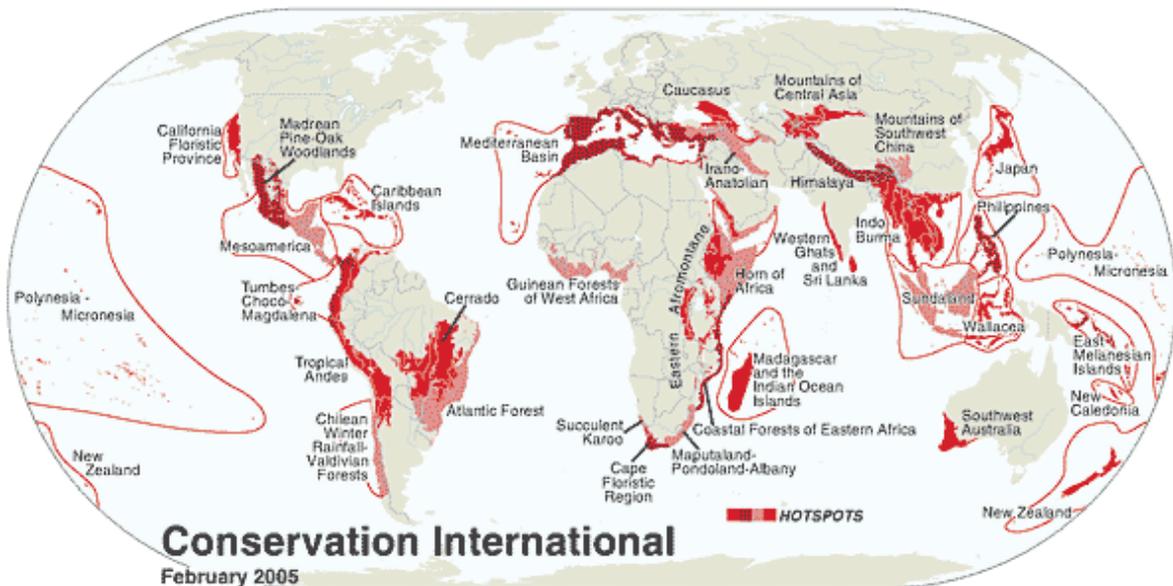


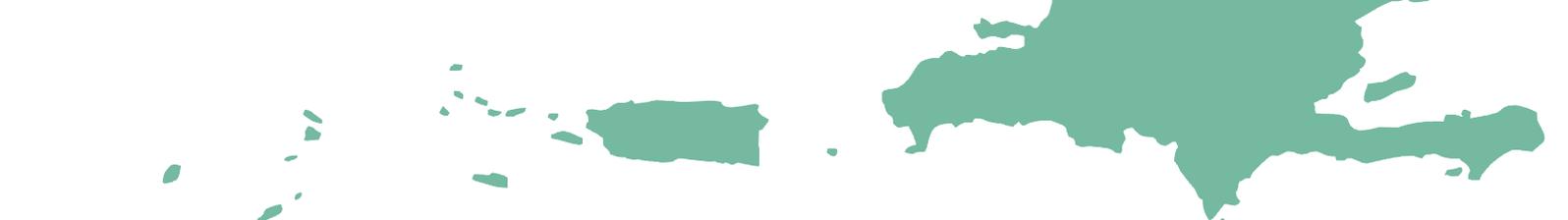
Figure 1. Les "hauts lieux" de la biodiversité mondiale (Conservation internationale)

Les actes de ce colloque intitulé : « Biodiversité insulaire : la flore, la faune et l'homme dans les Petites Antilles » sont constitués des contributions de chercheurs, de naturalistes et autres spécialistes. Des témoignages très riches, émanant de professionnels tels que de gestionnaires de la flore, de la faune et des habitats, ou de représentants d'associations complètent ces présentations. Les contributeurs sont parfois rattachés aux départements de biologie et de microbiologie d'universités, aux Instituts de ressources naturelles, aux Muséum d'histoire naturelle, à des Unités mixtes de recherche, à des laboratoires de recherche ou à des institutions diverses. Ils sont basés pour la plupart aux Etats-Unis, dans la Caraïbe, en Europe, Grande-Bretagne et France notamment.

Le dossier final est un ouvrage structuré en trois parties, avec un agencement de chapitres différent parfois de celui du colloque, du fait notamment du regroupement de certaines communications sous la forme de témoignages. La première, intitulée : « Mieux connaître la biodiversité » concerne, pour commencer, les représentations et perceptions de la biodiversité dans les îles. À partir de la réflexion sur le néologisme *biodiversité* (Jean-Raphaël Gros-Désormeaux), le lecteur est en mesure d'apprécier l'ouverture des différentes disciplines sur les nouveaux rapports entre l'homme et la nature ou le passage d'une perception anthropocentriste de la biodiversité à une perception biocentriste, nécessitant de nouveaux modèles de développement. La biodiversité est d'ailleurs porteuse des prémisses d'un contre-modèle de développement (Raphaël Vaugirard). Sa valorisation par le biais du ludisme et de l'écotourisme (Corinne Plantin), ou à travers l'art contemporain (Franck Doriac) s'avère pertinente.

Dans cette première partie, sont aussi traités quelques aspects de l'histoire naturelle de la biodiversité. L'impact des changements climatiques sur la flore et la faune des îles de la Caraïbe (Nicole Leotaud), avec ses conséquences sur les ressources naturelles ou sur les activités liées au tourisme, à l'agriculture, à la pêche ou à la foresterie mobilise de plus en plus les spécialistes ou les organisations non gouvernementales.





Les scientifiques se préoccupent beaucoup de la faune chiroptère qui compte près de 26 espèces de chauve-souris dans les Petites Antilles, dont onze espèces endémiques, pour lesquelles il est nécessaire de maintenir la conservation (Scott C. Pedersen *et al.*). Les informations relatives à 163 cas d'introduction de 61 espèces d'amphibiens et de reptiles (Robert Powell *et al.*), avec les motivations de ces introductions ou leurs effets connus sur les espèces indigènes sont essentiels à comprendre.

La situation extrême de la grenouille de Grenade (*Pristimantis euphronides*), espèce endémique en danger figurant sur la liste rouge de l'UICN, qui perd de plus en plus de terrain, face à l'espèce invasive l'Hylode Johnstone (*Eleutherodactylus johnstonei*) est d'ailleurs bien confirmée (Craig S. Berg *et al.*). L'étude de la composition et l'endémisme de l'herpétofaune martiniquaise, à travers l'histoire géologique et la différenciation intra-insulaire du sphérodactyle (*Sphaerodactylus vincenti*, Sphaerodactylidae) apporte de nouveaux éléments sur la divergence d'une espèce en fonction de ses caractéristiques biologiques (Michel Breuil). L'étude des zones de contact secondaires, dans le cas de l'*Anolis roquet* de la Martinique (Helena Johansson *et al.*) peut renseigner sur les processus à l'origine de la divergence et de la spéciation.

De nouvelles connaissances sont livrées au lecteur concernant les mammifères (Jennifer C. Daltry *et al.* ; Rémi Picard et François Catzeflis), les oiseaux (Philippe Clergeau ; Alexis Georges Tayalay ; Antoine Cheula) ou les insectes (Francis Deknuydt). Elles portent non seulement sur les espèces endémiques en danger ou menacées, comme le Moqueur gorge blanche (*Ramphocinclus brachyurus*), mais aussi sur l'impact des espèces invasives sur la biodiversité, ou sur les productions agricoles et la pêche, avec l'exemple du moineau domestique (*Passer domesticus*) ou du rat noir (*Rattus rattus*).

La deuxième partie de l'ouvrage : « Mieux gérer la biodiversité » débute avec des contributions relatives aux enjeux de la conservation. La lutte contre les espèces invasives végétales ou animales nécessite une organisation rigoureuse afin de garantir la conservation de la nature et des ressources naturelles. L'exemple de Sainte-Lucie et de pays partenaires de la Caraïbe (Ulrike Krauss) traduit le niveau de conscience atteint. En culture bananière, une réalité chasse l'autre aux Antilles françaises. Ainsi, faisant suite à des systèmes de cultures essentiellement productivistes, synonymes de recherche de rendements maxima et d'utilisation massive de pesticides, d'herbicides et de nématicides, à l'origine de dommages environnementaux, la tendance est à la diminution de la pression phytosanitaire et à une réintroduction de la biodiversité sur les plantations (Murielle Mantran *et al.*). De nouvelles méthodologies accompagnées d'outils d'investigation innovants sont aussi mises au point en matière de gestion de l'avifaune (Harry Gros-Désormeaux).

Diverses contributions sous forme de témoignages sont consacrées aux nouvelles perspectives pour la valorisation de la biodiversité. Les réserves biologiques forestières constituent un vrai outil de protection (Catherine Godefroid). En Martinique, la transformation des îlets de Sainte-Anne en réserves naturelles, afin de concilier protection et valorisation des sites de reproduction d'oiseaux marins (Nadine Vénumière), ou le projet de transformation de la Baie de Génipa en réserve naturelle régionale d'intérêt mondial (Bénédicte Chanteur) visent une meilleure conservation de la biodiversité. La volonté de promouvoir ou de diversifier les produits écotouristiques (Rachael Williams) ; de consolider et de tirer parti de la ressource forestière (Neila Bobb-Prescot) dans le cadre des actions de l'Institut caraïbéen des ressources naturelles ; de donner toute sa place à l'enseignement de la biodiversité dans les établissements scolaires de l'outre-mer (Magalie Ferment) ; et le recours à de nouveaux dispositifs d'intervention, dont les systèmes d'information sur la nature et les paysages (Marion Patin) sont d'autres atouts susceptibles de contribuer à l'émergence de nouvelles pratiques visant à freiner l'érosion de la biodiversité dans le *hot spot* caraïbéen.

Dans la troisième partie de l'ouvrage, intitulée : « Quelle gouvernance ? », l'accent est mis sur le bilan des orientations, des politiques publiques menées en matière de conservation de la nature, de protection des espèces en danger ou menacées, ceci à l'échelle régionale ou locale, avec l'aide de donateurs bilatéraux ou multilatéraux, ou dans le cadre de préoccupations d'organismes intergouvernementaux. Les particularités des Antilles françaises sont soulignées (Maurice Burac), de même que les progrès réalisés dans la prise en compte par l'Union européenne de la biodiversité de l'outre-mer (Bernard Deceuninck), ou les orientations de la gestion de la faune halieutique en Martinique (Guillaume Lalubie). Des cas concrets sont analysés sous forme de témoignages : plan national d'action relatif à l'iguane des Petites Antilles (*Iguana delicatissima*) 2010-2015 (Caroline Legouez) ; enjeux de préservation de la biodiversité littorale d'outre-mer - Rivages d'Amérique et de l'Océan Indien (Magali Cérles) ; conservation de la biodiversité dans l'outre-mer français : le rôle de l'UICN France. Ils montrent, qu'en dépit d'avancées incontestables réalisées durant les dernières années, des contraintes diverses - physiques, techniques, politiques ou sociales - continuent à favoriser la diminution de la diversité biologique dans cette partie du monde.

L'ouvrage se termine par la synthèse des communications présentées lors du colloque de novembre 2010 (Max Louis ; Franck Dolique ; Patrick Quehenerve).



*Colibri falle vert - Yohan BONTÉ
(Concours photo DIREN Biodiversité)*

1^{ère} partie

Mieux connaître la Biodiversité



Intervenants



Jennifer C DALTRY





Lambi - Fabien VEDIE

Représentations et perceptions de la Biodiversité dans les îles



La Biodiversité, du néologisme à l'idéologie

Jean-Raphaël GROS-DESORMEAUX

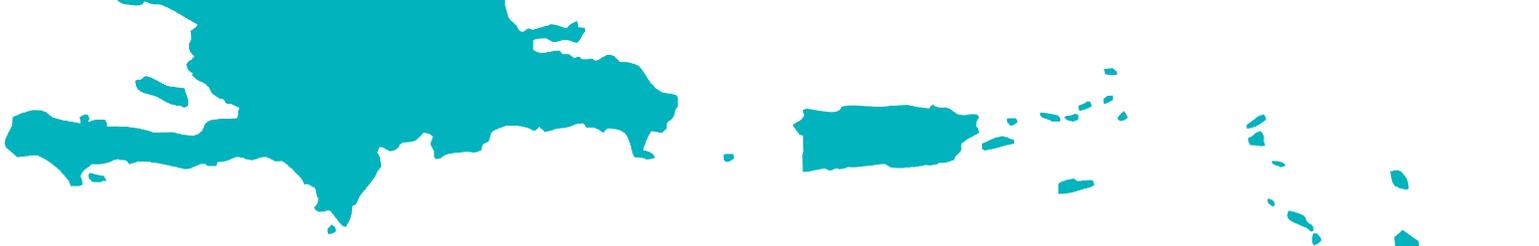
L'inventaire des différentes formes de vie qui peuplent la biosphère est une activité particulièrement ancienne. Parmi les œuvres majeures citées par le Professeur Paul Arnould en 2005, il est fait référence aux écrits de Théophraste sur les plantes entre 314 et 313 avant Jésus-Christ ; aux 37 volumes de Pline l'Ancien rédigés entre 79 et 23 avant Jésus-Christ sur l'histoire naturelle du monde méditerranéen et de ses annexes septentrionales ; aux travaux de savants d'origine arabe tels l'Anvicenne et El Biruni ; aux inventaires de David Douglas dans les forêts de l'Ouest américain ; ainsi qu'aux collections de Linné et de Jussieu. Bien que ces travaux relevassent de la connaissance du vivant, il n'était nullement fait mention du concept de diversité biologique et encore moins du néologisme biodiversité. Ce ne sera qu'à partir de la fin du XX^e siècle que des discours alarmistes sur l'érosion de la diversité biologique mondiale (Leakey *et al.*, 1998 ; Teyssède, 2005), tenus aussi bien par des écologistes que par des écologues, favoriseront l'émergence et la popularisation de ces notions.

L'érosion de la diversité biologique et plus généralement de la biodiversité fait en effet partie des problèmes centraux du début du XXI^e siècle. Héritée de l'accélération du développement, elle représente un axe de réflexion prioritaire. La diversité biologique de la biosphère s'est en effet maintenue pendant longtemps dans un équilibre où les processus d'extinction et de spéciation se produisirent à l'échelle des ères géologiques tout au long de l'évolution de la vie sur terre. Le taux d'extinction des espèces serait 1 000 à 10 000 fois supérieur à ce qu'il devrait être naturellement à l'échelle des ères géologiques (Le Danff, 2002). Le taux naturel d'extinction des espèces de mammifères et d'oiseaux a été estimé à une espèce tous les 500 à 1 000 ans (PNUE, 2002). Le taux d'extinction naturel est actuellement évalué à deux pour mille espèces par an (Le Danff, 2002). Or, la constitution d'une nouvelle espèce nécessiterait entre cinq et dix millions d'années (Leakey *et al.*, 1998). Le rapport sur l'avenir de l'environnement mondial du Programme des Nations Unies pour l'environnement (PNUE, 2002) fait état d'un bilan alarmant pour ce qui relève du déclin et de la disparition des espèces : depuis 1970, cinquante-huit espèces de poissons, une espèce de mammifère et neuf espèces d'oiseaux se seraient éteintes. Les estimations actuellement proposées par l'Union internationale pour la

conservation de la nature (UICN, 2006) mettent en évidence une accélération du rythme d'érosion de la biodiversité : entre 1996 et 2006, le nombre total de vertébrés menacés est passé de 3 314 à 5 624 espèces. Un mammifère sur quatre, un oiseau sur huit, un tiers de tous les amphibiens et 70% de toutes les plantes évaluées sont en péril. Parmi les changements enregistrés en 2007, on relève notamment : le déclin continu des grands singes, la détérioration de la situation des différentes espèces de vautours, l'apparition des coraux dans la liste rouge dont deux espèces des îles Galápagos sont considérées « en danger critique d'extinction » (Van Kote, 2007). Plus encore, des études prospectives proposent qu'un réchauffement global de 0,8° C à 2,2° C en 2050 devrait se solder à terme par l'extinction de 15% à 37% des espèces de papillons, vertébrés et plantes terrestres peuplant les diverses grandes régions considérées (Teyssède, 2005). Néanmoins, l'anthropisation est le facteur explicatif le plus fréquemment mis en cause. L'action directe ou indirecte de l'homme est citée dans toutes les causes d'érosion : dégradation et disparition des habitats, changements climatiques et réchauffement de la planète, accroissement des dépôts azotés, impact des marées noires, consommation et commerce international d'espèces, invasions d'organismes exotiques (PNUE, 2002).

Dans ce contexte apparent de crise écologique mondiale, les termes de *biodiversité* et de diversité biologique sont généralement utilisés indifféremment pour parler du même phénomène. Pour reprendre les propos de Jacques Blondel, ces mots s'apparenteraient à *une coquille vide où chacun met ce qu'il veut* (Blondel, 1995). L'utilisation indifférenciée des mots *biodiversité* et *diversité biologique* témoigne des difficultés de conceptualisation que suscite actuellement ce phénomène. En effet, formé il y a une vingtaine d'années, le mot biodiversité, né du néologisme de l'expression diversité biologique, s'est rapidement vulgarisé. Il est désormais utilisé dans de nombreux débats concernant la qualité de la vie, l'urbanisme, l'aménagement rural, le développement durable et dépasse largement le champ de l'écologie auquel il fait référence. Cela s'explique par l'ambiguïté qui règne autour de ces termes : ils s'utilisent à la fois pour inventorier des objets et pour parler des interactions complexes qu'ils entretiennent entre eux et avec leur environnement. Ces acceptions différentes d'une même expression posent précisément un problème de conceptualisation. En effet, la popularité du terme biodiversité peut





susciter des confusions à cause de son utilisation dans des sens différents qui ne se réfèrent souvent à aucun phénomène nettement défini. Le mot s'applique de surcroît à une vaste gamme de domaines touchant à l'écologie, l'économie, la biologie de la conservation, les sciences sociales, l'éthique de l'environnement, le droit, etc. Conscientes du problème que pose ce manque de légitimité scientifique, la géographie, l'économie, l'écologie et la sociologie ont tenté d'apporter quelques éléments de réponse en faisant appel à l'expérience et au savoir de représentants de diverses spécialités (Marty *et al.*, 2005). En effet, au *croisement* de nombre de disciplines scientifiques, la biodiversité est approchée de manière pluridisciplinaire. Ainsi, des géographes, des sociologues, des écologues, des juristes, des ethnologues, des anthropologues et des économistes ont cherché à établir les fondements de sa conceptualisation à travers son interdisciplinarité. Ils l'abordent sous différents aspects et dans un cadre disciplinaire différencié axé sur leurs propres problématiques. Pourtant, ils reconnaissent tous que les questions soulevées par la biodiversité sont celles des interactions entre les hommes et la nature. Le terme biodiversité s'utilise actuellement pour parler des problématiques relatives aux interactions entre les hommes et les êtres vivants qui constituent l'actuelle biosphère.

Dans un contexte international où le mot biodiversité est devenu l'une des notions clés des débats environnementaux des deux dernières décennies, l'objectif de cette analyse est de démontrer que la caractérisation du néologisme biodiversité est entachée d'un flou étonnant qui permet de l'interpréter comme une véritable idéologie. En effet, son appropriation et son utilisation par nombres d'acteurs sociaux et plus récemment par les sciences de l'homme et de la société, lui confèrent une signification qui va bien au-delà de la définition d'origine du concept de diversité biologique. Pour ce faire, nous avons choisi d'illustrer nos représentations de la *diversité biologique* puis de la *biodiversité* à partir d'exemples tirés dans la zone des Petites Antilles, et plus particulièrement dans les Antilles françaises. Il est nécessaire de préciser que le point de vue ici proposé n'a nullement la prétention de s'imposer comme étant la définition de ce que serait la *biodiversité*. Néanmoins, il présente l'avantage de proposer une vision originale de ce que sous-tend cette abstraite notion.

Le concept de diversité biologique, un inventaire du vivant

En 1987, le bureau d'évaluation technologique du congrès américain, *Office of technology assessment* (OTA), postula que la diversité biologique se rapporte à la variabilité et à la *variété parmi les diverses formes de vie et dans les complexes écologiques dans lesquels elles se rencontrent*. McNeely (1990) étaye cette définition en citant les groupes d'êtres vivants et les complexes écologiques, soit *l'ensemble*

*des espèces de plantes, d'animaux et de micro-organismes ainsi que les écosystèmes et les processus écologiques. Dès lors, la diversité biologique représentera le degré de variété naturelle incluant à la fois le nombre et la fréquence des écosystèmes, des espèces et des gènes dans un ensemble donné*¹. En effet, les systèmes biologiques sont des ensembles complexes, hétérogènes et hiérarchiquement emboîtés. Les atomes s'agencent en cristaux ou en molécules qui s'organisent en cellules capables de se reproduire. L'agrégation et la coopération entre les cellules constituent des organismes multicellulaires. L'individu, unicellulaire ou pluricellulaire ainsi constitué, est considéré comme l'unité élémentaire du monde vivant. Il est porteur d'un patrimoine génétique propre qui constitue son génotype et dont l'expression sera le phénotype. Les individus susceptibles d'échanges génétiques fertiles et féconds sont regroupés en espèces. Les individus d'une même espèce habitant un même milieu s'organisent en population. Les ensembles plurispécifiques délimités généralement à partir des bases de la taxinomie forment des peuplements ou des communautés. L'ensemble des populations d'espèces animales et végétales qui évoluent au sein d'un milieu donné constitue une biocénose.

En définissant la diversité biologique par la variété de ses composantes à différentes échelles d'analyse, les précédents auteurs semblent minimiser son aspect fonctionnel. Sandlund (1993) comblera cette lacune en attribuant à la diversité biologique la *variété fonctionnelle des diverses formes de vie qui peuplent la biosphère aux niveaux d'organisation et de complexité croissante : génétique, population, espèce, communauté, écosystèmes*. Jacques Blondel (1995) aborda son aspect pratique en la caractérisant par la *quantité et la structure de l'information contenue dans des systèmes vivants hiérarchiquement emboîtés*. De manière théorique, l'expression diversité biologique désigne donc un *ensemble d'entités d'importance et de complexité variables et croissantes* (Ramade, 2002). Nous retiendrons que la diversité biologique peut être définie comme la *quantité et la structure de l'information contenue dans des systèmes vivants hiérarchiquement emboîtés* (Blondel, 1995). Elle s'appréhende donc selon différents niveaux interdépendants et hiérarchiquement emboîtés. On parlera de diversité génétique intra et inter-populations, de diversité spécifique, de diversité des assemblages d'espèces, de diversité des écosystèmes au sein des paysages et de diversité dans le temps, de systèmes biologiques changeants qui évoluent.

¹ Traduction de « biological diversity encompasses all species of plants, animals, and microorganisms and the ecosystems and ecological processes of which they are parts » dans McNEELY, J. A. et coll. (1990). *Conserving the world's biological diversity*. Gland, Switzerland and Washington D.C. : The International Union for Conservation of Nature and Natural Resources, World Resources Institute, Conservation International, World Wildlife Fund-US and World Bank, 193 p., p. 17.



Les propositions précédemment exposées laissent prétendre que ce concept de diversité biologique est utilisé pour déterminer le degré de variabilité dans la complexité de systèmes biologiques structurés dans lesquels chaque élément est aussi caractérisé par des fonctions. Ces systèmes sont hiérarchiquement emboîtés selon des niveaux d'organisation. Ceux relatifs aux échelles biosystémiques intracellulaire, cellulaire et organique proposés par Alain Lacoste et Robert Salanon (2001) sont les suivants : la macromolécule, l'organite intracellulaire, la cellule, le tissu, l'organe, le module, l'individu, la population, la communauté, le complexe de communauté et la biocénose. Cela signifie que l'étude de la diversité biologique peut être approchée à différentes échelles de complexité et ce en fonction des critères élémentaires, structuraux et fonctionnels. L'approche biologique aborde donc la diversité biologique selon trois niveaux de perception : la diversité génétique, la diversité taxinomique et la diversité écosystémique, qualifiées respectivement de diversité génétique, organistique et écologique (Blondel, 2005 ; Simon, 2007). Bien que l'approche génétique ait une importance fondamentale dans la connaissance des unités élémentaires de la diversité biologique, la notion s'identifie plus fréquemment aux espèces. À l'échelle taxinomique, la diversité biologique se réfère aux activités concernant l'inventaire et la connaissance du monde vivant. Enfin, la diversité des écosystèmes, qualifiée d'écodiversité (Blondel, 2005) ou de biocomplexité (Lévêque *et al.*, 2001), constitue les interactions fonctionnelles entre les entités biologiques.

Il serait illusoire de penser que le concept de diversité biologique, tel que défini précédemment, ait vu le jour à la fin du XXe siècle dans les Petites Antilles. L'inventaire de la diversité biologique terrestre dans cette région est présente dans les écrits des premiers chroniqueurs et naturalistes, mais plus anciennement dans les connaissances laissées par les amérindiens. Le manuscrit laissé par l'Anonyme de Carpentras (Moreau, 1987) contient de précieuses descriptions de taxa, apprises des Caraïbes. Elles concernent la faune et la flore de cinq îles dont la Dominique, la Martinique, Sainte-Lucie et Marie-Galante. La cinquième île n'est pas mentionnée. Citons à titre d'exemple ce passage dans lequel il a consigné un recensement de taxa aviens, réalisé à partir de renseignements fournis par les Caraïbes : *« Les oiseaux sont perroquets de deux ou trois sortes très bons à manger, poules, pigeons, tourterelles, ramiers et une infinité d'autres fort dissemblables des nôtres, et entre autres oiseaux, il y en a un qui n'est pas du tout si gros qu'une noix, fort semblable à un pic vert de ce pays, et est aussi tout vert, qui en volant fait un bruit comme fait une grosse mouche... Il y a diversité d'oiseaux et qui sont bons à manger. Il y a quatre sortes de perroquets à savoir*

le « caharou », qui est gros comme une poule et bleu et rouge. L'« alarou » est des moyens, et a la tête blanche et le corps rouge. Le « cheur » est tout vert et assez gros. L'« enri » est petit comme le poing, et tout vert. Lorsqu'on a blessé ou tiré un perroquet sur quelque branche, ne se pouvant plus soutenir, il s'accroche si fort à la branche qu'il y demeure pendu encore même étant mort, et bien souvent l'arbre se trouve si haut qu'il le faut laisser là. Nos Indiens les tuent fort dextrement à coups de flèches, et s'ils demeurent accrochés ils montent sur les arbres comme des écureuils. Les poules y sont toutes privées et domestiques, elles sont plus petites que les nôtres et quasi frisées. Nos indiens en mangent fort rarement, et moins encore de leurs œufs, qu'ils ont en telle horreur que même ils n'en sauraient voir manger auprès d'eux sans prendre mal au cœur. Ils les nomment « cayou ». « Acoucoua » : sont des pigeons ramiers, qui sont très difficiles d'avoir, parce qu'ils se tiennent ordinairement aux hautes montagnes et au plus haut des arbres. Il y a des camarades, derniers venus, qui nous ont assuré y avoir vu des canards que les sauvages nomment « eriuu ». Il y a de deux sortes de poules d'eau, dont l'une est presque semblable aux nôtres, petites et se tiennent le long de la mer en tortillant toujours. L'autre est toute noire et grosse comme une poule ordinaire, qui a les pieds du canard, et se tient dans les rivières et est fort bonne à manger. Néanmoins ces Indiens n'en mangent jamais, mais plutôt les injurient. Elles ont une crête fort rouge. Les aigrettes sont de fort beaux oiseaux et bons à manger, dont les unes sont toutes blanches et les autres comme de gris violet. Elles sont un peu plus grosses qu'un pigeon, elles ont le col fort long, et les pieds comme ceux d'un canard, et portent l'aigrette sur le dos et se nomment « chibri ». Mais ce qui est de joli à voir parmi tous les oiseaux, c'en est un petit, tout vert, qui est de la grosseur d'une grosse olive et de la même forme qu'un pic vert (dont nous avons parlé ci-dessus). Quand il vole, son vol est comme celui d'un papillon, remuant ainsi ses ailes qui font un son comme le son d'une grosse mouche, et fait son nid dans du coton tout pur sans y entremêler aucune chose, ses œufs sont de la grosseur d'un bouton et d'un fort beau vert comme onde. Il y a d'une autre sorte d'oiseaux qui porte une plume qui est longue d'un pied ou d'un pied et demi, fort étroite. Nos Indiens en mettent cinq ou six ensemble, ou seulement deux, et puis les font tenir au bout de leurs cheveux qui sont tressés par derrière, lorsqu'ils vont boire en quelque part, et nomment « ouacra ». « Yalippou » est un autre oiseau, qu'on nomme ordinairement grand gosier, parce que le dessous de son gosier se dilate fort est toujours rempli de petits poissons, et il est continuellement en action pour en prendre, ce qu'il fait en s'élevant, environ deux piques en l'air, et fond par après tout d'un coup sur le poisson. Cet oiseau n'est guère bon à manger parce qu'il sent trop le poisson... »

Il reste néanmoins que l'essentiel de cet inventaire amérindien de la diversité biologique des Antilles françaises a été principalement consigné dans les écrits laissés par le Révérend Père Raymond Breton dans

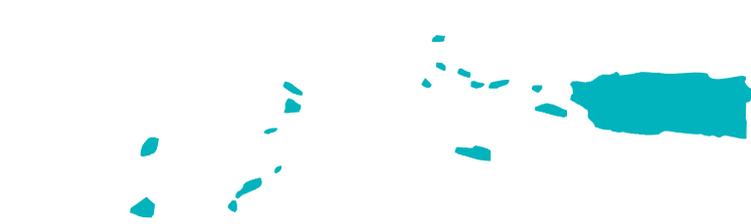
son *Dictionnaire caraïbe-françois, méslé de quantité de remarques historiques pour l'éclaircissement de la langue* (Breton, 1665). Il y a consigné des informations inédites, tirées du savoir caraïbe, pour l'ethnologie, la linguistique et le naturalisme. Ces travaux contiennent des désignations et des descriptions des animaux et des plantes des Petites Antilles, certes après celles de l'Anonyme de Carpentras, mais plus structurées, plus importantes et de manière beaucoup plus systématique. A titre d'exemple, les écrits du Père Raymond Breton sont considérés comme étant les premiers inventaires des amphibiens et des reptiles de Guadeloupe. Ces trois principaux ouvrages publiés en 1665, en 1666 puis en 1667, répertorient notamment les dénominations attribuées par les Caraïbes de la Guadeloupe réfugiés à la Dominique pour des iguanes «ouyamaca», des améives «anaoli», des roquets «boulougoutou», des geckos «acacamoulou», des serpents venimeux «ahoua», des boas «ouanache», des couresses «touboulouerou», des tortues «ouyamum», des crapauds «houa», des grenouilles «ouaitibi-tibi» (Breuil, 2002). En 1654, Jacques Du Tertre, plus communément connu sous le nom de Jean-Baptiste Du Tertre, publia l'*histoire générale des isles de Saint-Christophe, de la Guadeloupe, de la Martinique et autres de l'Amérique où l'on verra l'établissement des colonies françaises dans ces isles, leur guerres civiles et étrangères et tout ce qui se passe dans le voyage et retour des Indes*. Puis entre 1667 et 1671, il complètera son œuvre principale par une *histoire générale des Antilles habitées par les français*, contenant un volume consacré à l'*histoire naturelle des Antilles habitées par les Français*. Il y apporte notamment des précisions sur la morphologie et les mœurs de pélicans, de flamants, de colibris et de troglodytes.

Les travaux d'inventaire de la diversité biologique taxinomique des Petites-Antilles seront peu à peu affinés entre le XVII^e siècle et le XVIII^e siècle par les approches de plus en plus spécialisées des missionnaires naturalistes, des botanistes et des médecins du roi, correspondants ou membres de la prestigieuse Académie des sciences. Citons à titre d'exemple Charles Plumier qui est considéré par Jean Lescure (2001) comme l'un des précurseurs de l'approche systématique dans l'inventaire de la diversité biologique dans les Petites Antilles. En 1693, il publia la *Description des plantes de l'Amérique* ; puis, *Institutiones rei herbariae en 1700* ; et *Nova Plantarum americanarum genera en 1703*. Ce dernier ouvrage contient les descriptions de 106 genres nouveaux et 219 espèces d'après des planches représentants des fleurs, des fruits et des parties végétatives. Il fera de Charles Plumier le fondateur de la systématique générique américaine. Même après sa mort en 1704, il marquera la connaissance de la diversité biologique dans les Petites Antilles grâce à la publication de son *Traité des Fougères de l'Amérique* où il décrit 102 espèces d'Haïti, 63 espèces de la Martinique, 32 espèces de la Jamaïque et 15 autres des Antilles. L'œuvre léguée à la science par Charles Plumier compte, entre autre, 22 volumes in folio de manuscrits et de dessins, 6000

dessins, dont 1200 d'animaux (Lescure, 2001). Michel Breuil (2002) indique qu'il a reconnu dans les dessins de Plumier des représentants des vipères fer-de-lance, un crocodylien, un iguane commun, un anolis, une couleuvre, un scinque, des thécadactyles, un iguane des Petites Antilles, des invertébrés marins, des tortues marines, la tortue charbonnière, des tortues palustres et des grenouilles. Dans cette liste non exhaustive des précurseurs de l'inventaire du vivant dans les Antilles, et notamment dans les îles françaises et leurs territoires voisins, il faut aussi rappeler les écrits laissés par le Père Louis Feuillée (1660-1732), le Père Jean-Baptiste Labat (1663-1738), Jean-Baptiste Lignon (1667-1729), Jean-André Peyssonnel (1694-1759), Jean-Baptiste Mathieu Thibault de Chanvalon (1725-1788), Nicolas Baudin (1754-1803), Jean-Baptiste Leblond (1747-1815), Hypolite Nectoux (1759-1836), Louis Claude Marie Richard (1754-1821), Palisot de Beauvois (1752-1820) et Alexandre Moreau de Jonnés (1778-1870).

Le XIX^e siècle sera celui où l'inventaire du vivant, et par là même la diversité biologique, se structurera en s'appuyant d'autant plus sur des voyageurs naturalistes correspondants du Muséum National d'Histoire Naturelle. Des personnalités emblématiques des Antilles françaises, telles Félix-Louis L'Herminier (1779-1833), Auguste Plée (1786-1825), Louis-Daniel de Beauperthuis (1807-1871), Francis de Castelnau (1810-1880), Charles Paulus Bélanger (1805-1881) et Antoine Duss (1840-1924) enrichiront de manière significative les collections de poissons, d'amphibiens, de reptiles, de mammifères, d'insectes et de plantes du Muséum. Rappelons par exemple que les caisses expédiées par Auguste Plée sont citées par Jean Lescure (2001) *comme étant la plus belle collection de poissons, d'amphibiens et de reptiles des Petites-Antilles*. L'auteur ajoute qu'on peut y trouver des spécimens de mammifères et de reptiles des Antilles qui ont maintenant disparu. Charles Paulus Bélanger sera à l'origine de la collection de plantes des montagnes de la Martinique au jardin botanique de Saint-Pierre entre 1853 et 1858, date à laquelle il enverra au Muséum 320 espèces de plantes : il continuera des envois annuels jusqu'en 1879 (Thésée, 1990). Le Père Antoine Duss est l'auteur de la *Flore phanérogamique des Antilles françaises (Guadeloupe et Martinique)*, ouvrage paru en 1897 dans les annales de l'Institut colonial de Marseille (Lescure, 2001). D'autres correspondants, moins populaires et parfois oubliés, ont apporté d'importantes collections. Sans avoir la prétention de fournir une liste exhaustive, nous pouvons citer des noms tels Claude Robin (1750-1794), Pierre-François Lefort (1767-1843), Louis-André Pichon (1771-1850), Jean-Baptiste Ricord-Madianna (1777-1837), Théodosie Rivoire (vers 1839), Alexandre Rousseau (vers 1840), Bavay (vers 1870), l'abbé Picarda (1840-1901).





Faisant suite à cette démarche, les travaux du Père Robert Pinchon (1913-1980) au début du XXe siècle, sont les prémices d'une volonté locale d'appropriation de l'inventaire du vivant à la Martinique, et par la même de la diversité biologique locale dans sa dimension taxinomique. En effet, durant les 33 années d'enseignement qu'il dispensa au Séminaire collège, il initia de jeunes martiniquais à la connaissance de la nature, du vivant et de sa diversité. Il marquera toute une génération de naturalistes, qui à leur tour transmettront leur passion à d'autres générations. Parmi les plus emblématiques à la Martinique, nous pouvons citer Alain Delatte et Marcel Bon Saint-Côme. La collection du Père Pinchon stockée à la Martinique, se compose notamment de 2247 bocaux contenant des spécimens, de 141 pièces séchées, de 237 boîtes d'insectes et de papillons, de 59 boîtes d'oiseaux naturalisés.

Les progrès scientifiques en biologie moléculaire et en télédétection permettent aujourd'hui de compléter cette approche organistique de l'inventaire du vivant par des perceptions génétiques et écologiques de la diversité biologique. Il reste néanmoins certain que quelle que soit la manière dont il est approché, l'inventaire du vivant semble être orienté en fonction de la société qui le motive, de ses préoccupations environnementales, culturelles et plus encore économiques. L'emploi du néologisme *biodiversité* dans le cadre institutionnel de la Convention sur la Diversité Biologique justifie ce constat.

L'utilisation du néologisme biodiversité, une idéologie

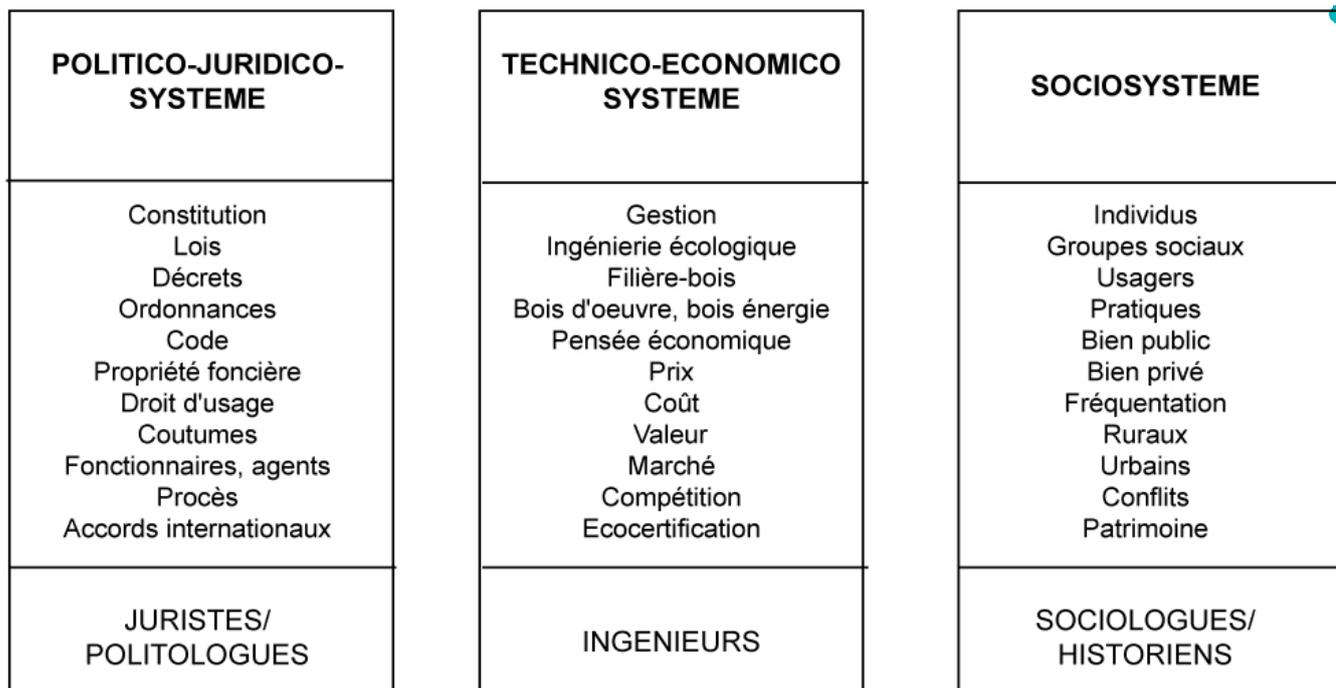
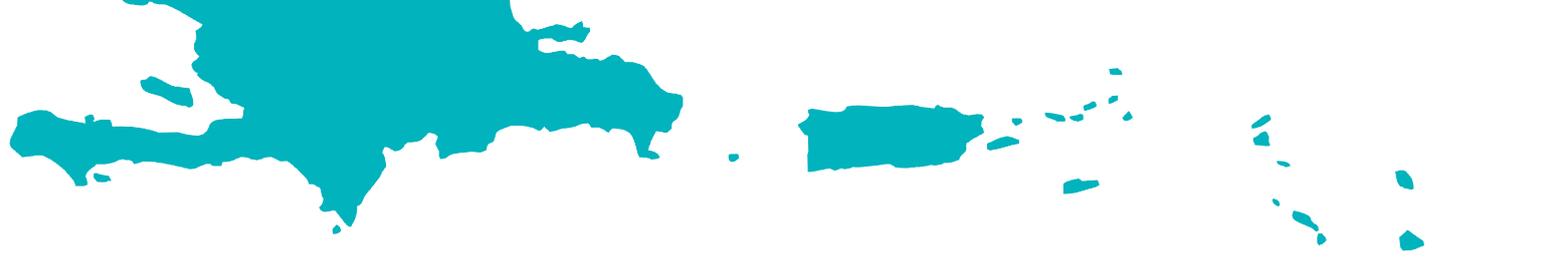
Utilisé par Thomas Lovejoy en 1980 au sein de l'UICN, *biological diversity* a été simplifié par le néologisme *biodiversité* lors de la publication du premier compte-rendu du forum américain sur la diversité biologique, organisé en 1986 par le conseil scientifique national (National research council). La publication du livre d'Edgar O. Wilson, *BioDiversity* (1988), marquera l'émergence du concept. Il est issu de la prise de conscience de l'impact de l'homme sur les milieux naturels et sur leurs ressources biologiques. Longtemps abordées par les sciences naturelles, ces problématiques seront considérablement étendues aux sciences humaines et sociales à partir de 1992, suite à la Conférence de Rio sur l'environnement et le développement durable qui précéda la ratification de la Convention sur la diversité biologique (CBD) en 1993. Le sommet mondial de Johannesburg sur le développement durable a plus que jamais relancé le débat autour de cette problématique mondiale. Plus récemment, le sommet de Nagoya, le 29 octobre 2010, renforce l'attention portée aux problématiques de biodiversité. Cet intérêt pour la diversité biologique – sa préservation, la



préconisation d'usages durables, le partage équitable – a fait l'objet de nombreuses réflexions abordant la biodiversité à partir de la biologie, de la géographie, de la sociologie, de la psychologie, de l'économie, du droit et de la politique (Marty *et al.*, 2005). L'analyse de ces différentes approches de la biodiversité amène donc à distinguer son approche traditionnellement biocénotique où la science fait état de la diversité du vivant, d'une perception, plus novatrice, dans laquelle le concept engloberait aussi sa *préservation, d'en préconiser des usages durables, de veiller à un partage équitable des bénéfices qu'elle apporte* (Barbault *et al.*, 2005).

Dans son acception originelle, le néologisme *biodiversité* est utilisé comme synonyme de l'expression *diversité biologique*. Il définit donc l'ensemble des entités biologiques différenciables au sein de la biosphère : il englobe aussi bien la variété génétique que celle des taxa et des écosystèmes. Les modalités d'utilisation actuelle du mot tendent à lui apporter une autre dimension. Le dictionnaire de l'environnement dirigé par Yvette Veyret (2007), aborde la notion de *biodiversité* en se référant à sa triple dimension biologique, politique et juridique. En effet, si pour certains, la *biodiversité* n'est qu'une manière d'aborder la complexité du vivant sous toutes ses formes et à toutes ses échelles spatiales, pour d'autres disciplines sa diffusion et son appropriation lui confèrent une signification plus large. Dans cette perception modernisée où la relation de l'homme, et plus globalement des sociétés, à la nature est l'élément fondateur, la biodiversité est utilisée pour parler de préoccupations variées, selon que l'on se place du point de vue de la systématique, de l'économie, du droit, de la sociologie, de la psychologie ou de la géographie (*figure 1*).

Le systématien et plus généralement le naturaliste abordent la biodiversité comme la diversité de toutes les formes du vivant. L'économiste ou l'ingénieur s'attachera à tout ce qui concerne son exploitation et sa valorisation. Ainsi, l'industrie pharmaceutique conçoit la biodiversité comme un réservoir de gènes pour les biotechnologies. Le juriste et le politologue privilégieront l'élaboration, la discussion et le respect des textes visant à institutionnaliser le concept. Le sociologue et l'historien veilleront à étudier l'organisation des sociétés humaines autour de la biodiversité. Dans une perception sociétale élargie à des aspects culturels, elle est analysée comme mémoire de l'humanité (Micoud, 2005). Le psychologue l'approchera en tant que paysages auxquels s'intègrent des espèces symboliques. Dans une géographie culturelle, elle se référera dès lors aux perceptions, au sacré, au mythique ou à l'imaginaire. Dans son approche biogéographique, le géographe abordera la biodiversité en utilisant la *graphie* pour rendre compte du *bio* – soit de tout ce qui relève des *êtres vivants, de leurs nombres, de leurs groupements, de leurs interrelations et de leur dynamique* – en le situant dans *toutes les dimensions et à toutes les échelles du géo* (Arnould, 2005). Science de synthèse, la géographie élargit son analyse du phénomène aux *interactions tissées autour de la*



BIODIVERSITE

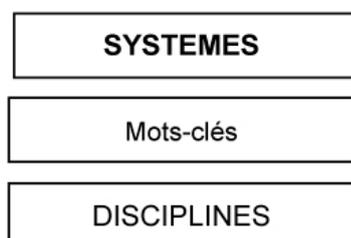
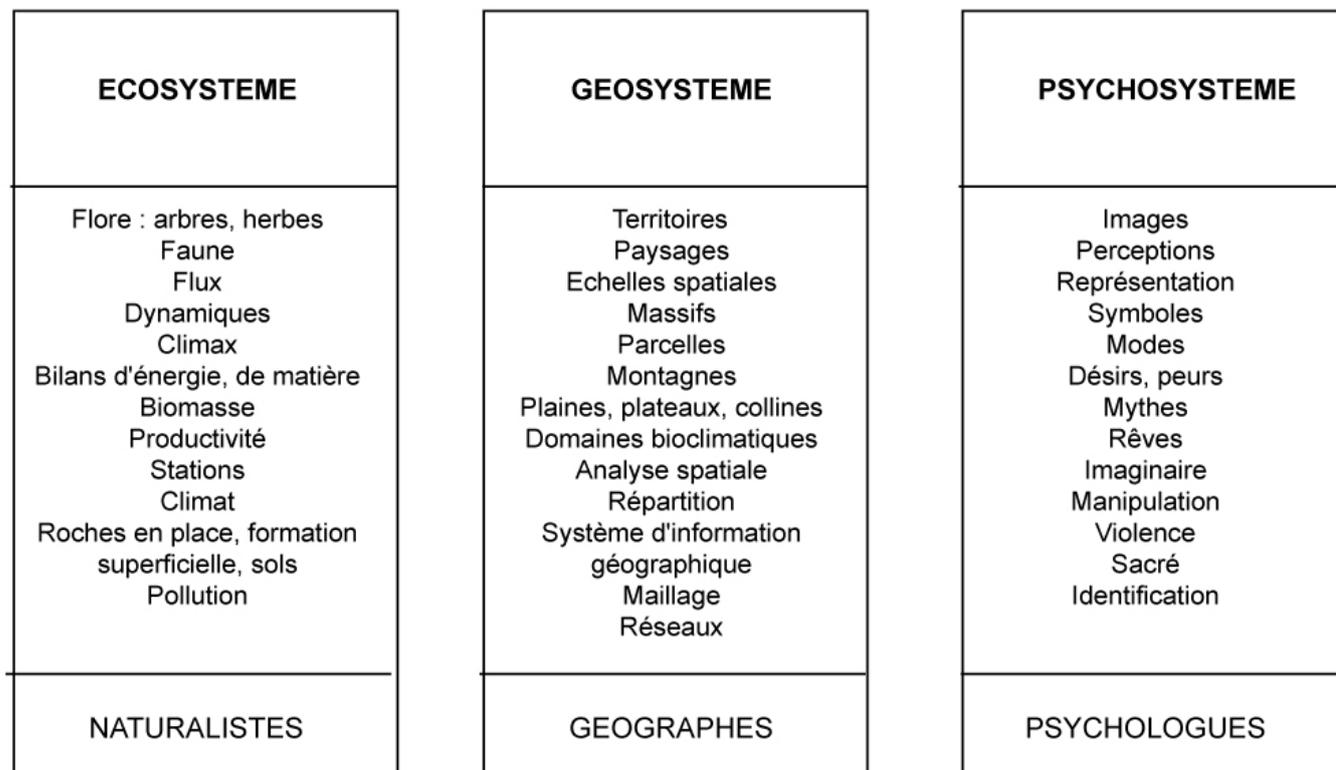
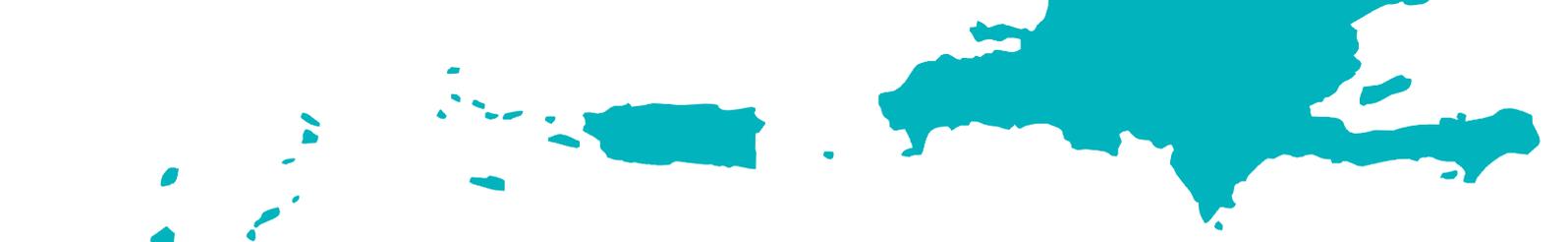


Figure 1. Biodiversité à la croisée des systèmes (P. Arnould)





biodiversité (Arnould, 2005), soit le contexte d'étude de la diversité biologique.

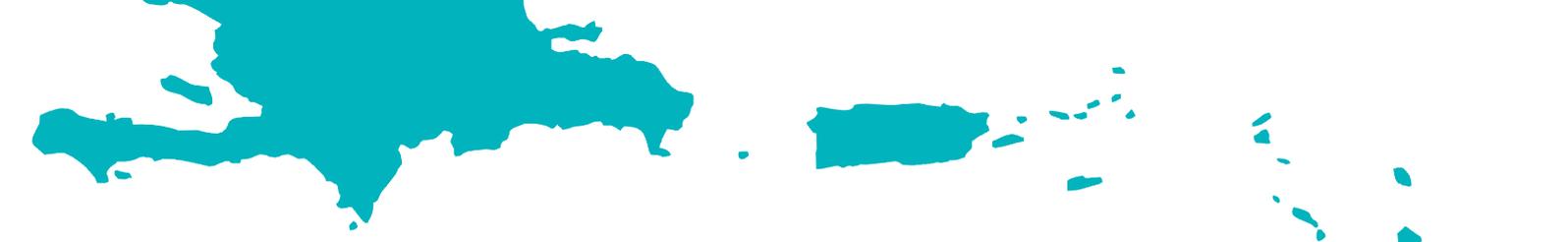
Malgré leurs différences, toutes ces visions de la biodiversité ont la même finalité : la conservation des différentes expressions de la diversité biologique. Comme l'a clairement souligné Jacques Blondel (2005), *la biodiversité n'est pas une discipline de recherche, mais une nouvelle manière d'aborder des champs de recherche traditionnels comme la biogéographie, l'écologie, la systématique et la génétique pour ce qui est des sciences de la nature. Elle s'intéresse aux acteurs que sont les entités biologiques le long des hiérarchies biologiques, des gènes aux paysages, mais aussi à leurs fonctions sociales et aux services qu'ils rendent.* Le concept de biodiversité résulte à notre sens d'une manière rénovée de percevoir les relations entre l'homme et la nature. Cette dernière passe d'un statut d'élément répulsif et de ressource inépuisable, à celui d'une valeur qui au contraire nécessite une attention particulière. Le mot *biodiversité* s'appliquerait dès lors à toutes les problématiques actuelles qui relèveraient de la protection, de la conservation, de la valorisation et plus largement de la gestion durable et intégrée de la diversité biologique. La biodiversité sous-tend une conception des relations entre l'homme et la nature où l'espèce humaine œuvre pour la préservation d'une biosphère qui participe à son bien être et plus encore qui lui garantit sa survie. Comme l'a souligné le professeur Jean-Claude Lefeuvre – président de l'Institut français de la biodiversité (IFB) – lors d'un entretien pour la revue « Terre sauvage », la biodiversité est *la clé des relations homme-nature* (Nicolino, 2002). Elle fait partie des enjeux majeurs du XXI^e siècle. En effet, dans l'esprit de la Convention sur la diversité biologique (CBD) et de ses pays signataires, la notion de biodiversité ne se limite pas uniquement à inventorier le vivant (Barbault *et al.*, 2005 ; Veyret, 2007 ; Drobenko, 2007). Sur des prétextes variés faisant souvent appel à des considérations éthiques, esthétiques, culturelles et économiques, le terme biodiversité est devenu une véritable idéologie à laquelle les politiques gouvernementales acceptent ou non d'adhérer. L'expression diversité biologique fait le constat de la variété du vivant, la biodiversité, elle, offre donc une vision plus élaborée de la biosphère. Ce concept s'utilisera pour parler des questions relatives aux interactions entre les hommes et la nature. Il s'applique à tout ce qui relève de l'érosion du monde vivant résultant des activités humaines, aux activités de protection et de conservation, à la création d'espaces naturels protégés et aux modifications de comportements en matière de développement. Cette approche élargie du concept fait référence à des problématiques telles les modes d'accès à la diversité biologique, les usages qu'en font les sociétés, les savoirs développés pour y accéder, les bénéfices qu'on en retire, la manière dont



ces bénéfiques doivent être partagés, sa gestion et sa durabilité (Blondel, 2005). Dans ce registre institutionnel, la biodiversité se réfère aux différentes actions menées en faveur de la diversité biologique (Larrère, 2005).

Rappelons en effet que la diffusion du mot *biodiversité* fait suite à la Convention sur la diversité biologique (CBD) ouverte à la signature au Sommet de la Terre de Rio de Janeiro en 1992. Initiée en novembre 1988 par le Programme des Nations Unies pour l'environnement (PNUE), elle est entrée en vigueur le 29 décembre 1993. Ses principaux objectifs sont *la conservation de la diversité biologique, la gestion durable de ses composantes et le partage juste et équitable des bénéfices provenant de l'utilisation des ressources génétiques* (ONU, 1992). Grâce à ses 193 parties signataires, la Convention jouit de la participation quasi universelle des pays. Elle cherche à éliminer toutes les menaces qui pèsent sur la diversité biologique et les services offerts par les écosystèmes au moyen d'évaluations scientifiques, du développement d'outils, de mesures et de procédés d'encouragement, du transfert de technologies et des pratiques exemplaires, et de la participation active et à part entière des parties prenantes compétentes (communautés autochtones et locales, jeunes, ONG, femmes et milieu des affaires). Cette idéologie de la biodiversité a été d'autant plus rappelée à Nagoya, au Japon, le 29 octobre 2010 : *les Parties à la Convention sur la diversité biologique (COP-10) se sont entendues sur un ensemble de mesures qui ont pour objectif de garantir que les écosystèmes de la planète continueront à maintenir le bien-être de l'humanité dans le futur. Reconnaisant le rôle clé de la biodiversité pour le bien-être humain, les représentants des agences de développement, des banques de développement et des institutions politiques de coopération au développement ont adopté de façon unanime une déclaration pour l'intégration de l'agenda de la biodiversité dans les plans de développement.*

L'utilisation du néologisme suggère une prise de conscience des effets négatifs de la dégradation de la nature sur le bien-être de l'espèce humaine. Dans ce cadre-ci, la biodiversité s'intègre donc au concept de développement durable, soit *un développement qui répond aux besoins présents, sans compromettre la capacité des générations futures de répondre aux leurs* (Organisation des Nations Unies, 1992). Cet objectif résulte d'un ensemble de réflexions et d'actions, coordonnées à différents niveaux d'intégration ou d'organisation, visant à favoriser la conservation et la valorisation d'une ressource. La conservation est la *protection contre la dégradation ou la destruction de toute entité écologique dont il est souhaitable d'éviter la perte* (Ramade, 2002). La protection est une réponse des sociétés modernes à la dégradation des espèces et des milieux. Elle s'exerce principalement par l'application d'une législation réglementant l'occupation et l'utilisation des territoires. Si la conservation de la



diversité biologique est plus que justifiable du point de vue de l'éthique, sa valorisation en tant que ressource est quand à elle un processus principalement d'ordre économique visant à répondre à un besoin. Elle démontre l'importance d'une diversité biologique marchande pour les sociétés humaines. Elle devient dès lors un objet économique dont les problématiques s'étendent à sa valeur, son évaluation et sa valorisation (Vivien, 2005). La diversité biologique apparaît alors comme une ressource susceptible de générer des bénéfices économiques. En vue de la conserver, sa légitimité économique tend à s'imposer comme l'une des solutions les plus efficaces. Dans le cadre du concept de développement durable, ce second aspect de gestion fait référence à la durabilité dans l'utilisation de la ressource biologique. Elle consisterait à maintenir, à rechercher et à appliquer durablement des procédés d'exploitation par rapport à son environnement *socio-économico-politique*. Quoique contestable dans le cas de certaines ressources biologiques (notamment chez les espèces animales menacées et en voie d'extinction), dans le contexte d'une protection efficace, elle aurait un impact réel dans la volonté anthropique de conserver la ressource biologique et plus encore le taxon considéré comme tel. Perçu comme une ressource naturelle exploitable, ce dernier prendrait alors une fonction sociale et économique. Comme le souligne Alain Miossec en 1993, ne peut-on pas penser que ... *gérer la nature, c'est aussi la mettre en valeur. En faire un espace de loisir et d'éducation pour les visiteurs* (Chadenas *et al.*, 2003).

La biodiversité est un cadre de réflexion des relations entre l'homme et la nature, ciblant ses problématiques sur l'ensemble des valeurs que représente la diversité biologique pour la société. Certains auteurs la qualifient de *médiateur* entre les systèmes écologiques et les systèmes sociaux (Lévêque *et al.*, 2001). D'autres vont même jusqu'à différencier les divers types de relations à la biodiversité selon le système de légitimité auquel elle s'intègre : on parlera alors de *biodiversité marchande, industrielle, civique, de renom, inspirée ou domestique* (Vivien, 2005). Cette interaction homme/nature est abordée selon deux approches philosophiques divergentes : l'une, qui perçoit l'homme en tant qu'être social extérieur à la nature ; et l'autre issue de la théorie darwinienne sur l'évolution définissant l'homme comme un élément appartenant à cette nature (Marty *et al.*, 2005). Que l'on se place du point de vue de ses enjeux économiques ou plus globalement de sa gestion, les discussions autour de la notion de biodiversité sont fondamentalement guidées par la place que l'on accorde aux sociétés dans la nature : *sont-elles un des nombreux éléments de la nature, ou doit-on, au contraire, les considérer comme extérieures à cette dernière ?*

Ainsi, la préservation de la diversité biologique est souvent justifiée par des considérations éthiques dites anthropocentrées, biocentriques ou écocentriques (Larrère, 2005). L'anthropocentrisme argumente sa préservation

en raison de la ressource naturelle qu'elle constitue pour l'humanité et les générations futures. La diversité biologique sera dès lors valorisée après l'évaluation de sa valeur économique (Vivien, 2005). Le biocentrisme est une approche qui met l'accent sur l'entité biologique qui a une valeur en soi, indépendamment des préférences humaines. Dans cette conception, chaque être vivant devient un être à préserver auquel on attribue une considération morale. Enfin, l'écocentrisme aborde la biodiversité sous une dimension beaucoup plus large. Inspirés de l'éthique léopoldienne², les raisons et les choix de préservation sont fixés selon les lieux et les circonstances : les règles sont établies en fonction du contexte spatio-temporel. En partant du principe que *protéger une population c'est protéger les milieux dont elle dépend et non la vie de tous les individus qui la composent, car la vie de tout organisme est naturellement menacée, l'éthique écocentrique ne se soucie guère de l'individu, mais elle invite à respecter les milieux et les processus naturels, les paysages, enfin la diversité biologique en tant que telle* (Larrère, 2005). Cette conception de la biodiversité rejoint le constat de Robert Barbault qui estime que *le débat a tendance à se concentrer sur le nombre d'espèces, alors qu'il faudrait réfléchir en terme d'espace, soit de sauvegarde de la diversité des milieux, pas de montrer une sorte d'acharnement thérapeutique à conserver toutes les espèces* (Van Kote, 2007). Ainsi, penser biodiversité devient de plus en plus une démarche *écocentriste* qui vise à répondre aux contraintes d'un développement économique durable et solidaire. Par delà la conservation, la diversité biologique s'affirme au travers d'une valeur capable de justifier économiquement les démarches de gestion durable et intégrée entreprises à son égard.

² Léopold Aldo, 1997, Almanach d'un comté des sables (Larrère, 2005).





Biocentrisme, écocentrisme et anthropocentrisme dans les Petites Antilles, l'exemple des oiseaux à la Martinique

Dans les Petites Antilles, cette idéologie écocentrique à tendance fortement, *anthropocentrique* se traduit notamment par la prise en compte de la biodiversité avienne dans la gestion du territoire à la Martinique. Ce territoire est une illustration du positionnement politique français dans la gestion des hauts lieux de la diversité biologique mondiale. Ce département français est l'île la plus vaste de l'archipel des Petites Antilles. D'une superficie d'environ 1100 km², la Martinique s'étend du nord-ouest au sud-est sur une longueur de 73 km. Sa forme très allongée lui confère une largeur maximale de 39 km. Elle se situe entre le tropique du cancer et l'équateur au 14,5° de latitude nord et 61° de longitude ouest (*figure 2*). Elle est baignée à l'ouest par la mer des Caraïbes et à l'est par l'océan Atlantique. Elle compte près d'une dizaine d'espèces de reptiles et de mammifères, contre plus d'une soixantaine d'espèces d'oiseaux nicheurs. Bien que les diversités en espèces aviennes de la France métropolitaine (276) et de la Guyane (718) soient largement supérieures à la sienne, le taux d'endémisme (3%) y est plus élevé. Plus encore, sur moins de 1% de la superficie de la France métropolitaine associée aux autres départements d'outre mer, on dénombre plus de 1/10^{ème} de sa richesse en espèces d'oiseaux. On estime à près de 200 le nombre d'espèces d'oiseaux fréquentant la Martinique. *Bird life international* (BLI) a identifié la Martinique comme étant une *Zone d'endémisme* (ZE) pour les oiseaux des Petites Antilles.

Bien que la préservation des espèces aviennes ait d'abord été motivée par des considérations *biocentristes*, les modalités de gestion auxquelles sont soumises les entités *biospatiales* de cet espace insulaire sont de nature *écocentrique*. En effet, l'homme s'est intéressé à la protection des oiseaux pour des raisons éthiques : conscient de sa responsabilité dans la raréfaction et l'extinction de certaines espèces, on peut comprendre que des considérations morales l'aient poussé à se racheter auprès d'une nature dont dépend sa survie, mais plus encore qu'il accepte de partager avec d'autres espèces. En effet, en prenant l'exemple du développement de l'anthropisation, nous avons pu constater que des populations d'oiseaux ont diminué jusqu'à leur extinction pour des représentants de Psittaciformes (Thibault de Chanvallon, 1763). Ce sont essentiellement des aras et des perroquets de la famille des Psittacidés. Robert Pinchon (1953, 1967), Marcel Bon Saint-Côme et Arnaud Le Dru (1994) dénombrent deux espèces de aras et une espèce de perroquet qui auraient disparu de la Martinique : l'Ara de Martinique (*Ara martinica*), l'Ara de Guadeloupe



(*Ara guadeloupensis*) et le Perroquet de Martinique (*Amazona martinica*). Édouard Bénito-Espinal (Bénito-Espinal et al., 1988) ne retient que deux espèces connues ayant disparu en excluant l'Ara de Guadeloupe (*Ara guadeloupensis*). Quelle que soit l'hypothèse retenue, nous avons la certitude que les psittacidés existant à la Martinique avaient totalement disparu de l'île en 1751 (Thibault de Chanvallon, 1763). Ces extinctions rapides s'expliquent par divers facteurs tous liés au processus d'anthropisation. Tout d'abord, pour ce qui est des aras, à partir des observations effectuées sur l'espèce de la Guadeloupe, Du Tertre (1654, 1667) prétend qu'ils se nourrissaient du fruit de Mancenillier (*Hippomane mancinella*). Cet arbre se développe en dessous de 80 mètres d'altitude sur les plages sableuses (Fournet, 1978) ce qui fait penser que cet oiseau fréquentait les zones les plus basses de l'île. Or, ces zones furent parmi les premières à être occupées (*figure 3*).

L'occupation rapide des zones basses fait donc partie des premières causes d'extinction des aras. Les perroquets n'avaient pas, semble-t-il, la même aire de distribution. Ils se nourrissaient de multiples variétés de graines et de fruits dont ceux des acajous, des cotonniers et des mombins (Du Tertre, 1667). Ils devaient donc principalement occuper l'étage bioclimatique inférieur. Il est précisé qu'ils ne consommaient pas les fruits du Mancenillier (Du Tertre, 1667). Or, si l'on considère l'année 1751 comme date marquant la disparition des psittacidés, les milieux originels de ces espèces sont déjà fortement érodés à cette époque (*figure 3*). Mais les modifications de biotopes ne furent pas la cause principale de l'extinction de ces oiseaux. En effet, les premiers modèles de la colonisation française le long de la côte nord-ouest de la Martinique, où le terrain est escarpé et montagneux, excluaient une déforestation à large échelle (Kimper, 1988 dans Koenig, 2000). L'état actuel des forêts du nord aurait pu permettre le maintien de populations au moins jusqu'à l'éruption de la Montagne Pelée en 1902. En se référant aux observations apportées par Du Tertre (1667) et Labat (1722), les aras et les perroquets firent l'objet d'importants prélèvements. S'agissant des aras, Du Tertre (1667) explique qu'ils sont souvent consommés par les habitants. À cause de leur caractère domestique et de leur comportement curieux (Du Tertre, 1667), ces oiseaux se capturaient sans difficultés. L'auteur précise qu'il arrivait qu'on en tue cinq ou six sur un seul arbre sans qu'aucun ne tente de s'envoler. Les perroquets furent eux aussi exterminés à cause des qualités gustatives de leur chair. Labat (1722) affirme en avoir consommé en grande quantité. Il est donc plus probable que les psittacidés originaires de la Martinique furent chassés jusqu'à extinction plutôt qu'ils ne disparurent à cause de la perte d'habitats. Rappelons que, selon Thibault de Chanvallon (1763), en 1751 ils étaient importés des îles voisines à des fins culinaires.

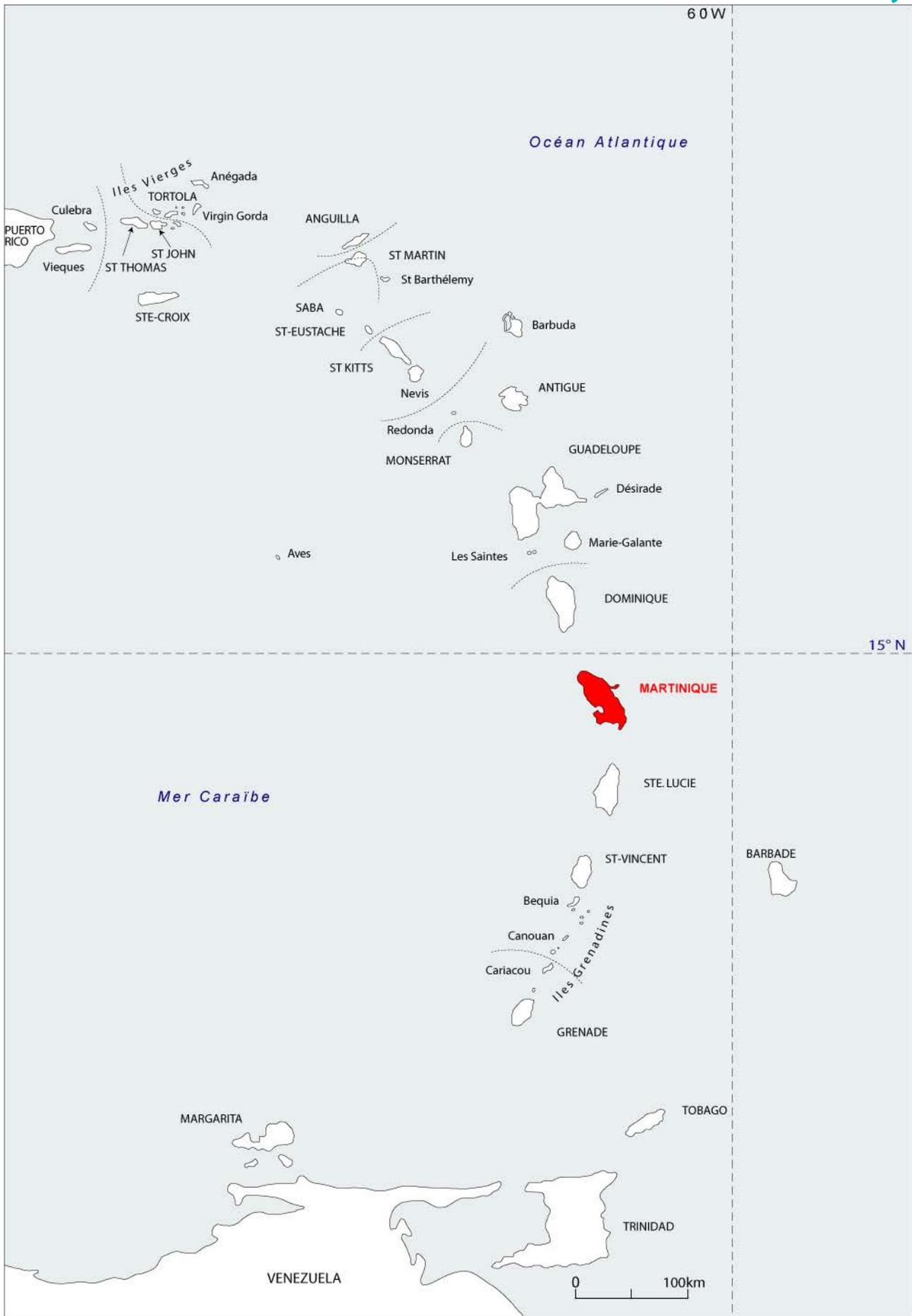
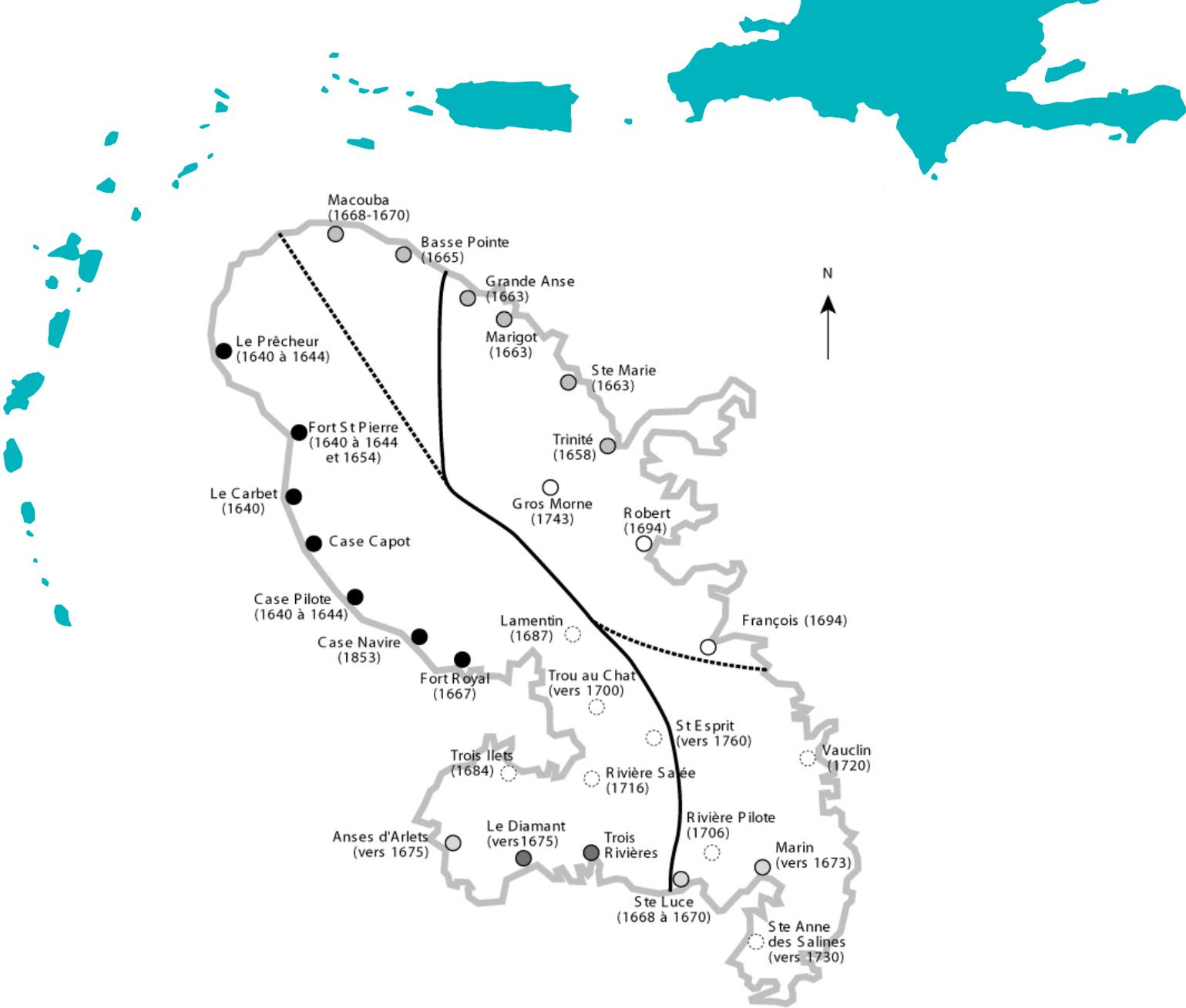


Figure 2. La Martinique dans l'archipel des Petites Antilles (Géode Caraïbe)





- Limite entre la "Demeure des Français" et la "Demeure des Sauvages" d'après la plupart des anciennes cartes. Etablie dès le début de la colonisation, elle fut supprimée en 1658 après l'expulsion des Caraïbes.
- - - La même limite selon Pierre Dessalles. Annales du Conseil souverain de la Martinique, I, p. 31.
- Quartiers habités dès le début de la colonisation.
- Quartiers habités vers 1658, avant l'expulsion des Caraïbes.
- Quartiers habités à la suite de l'expulsion des Caraïbes (1658).
- Quartiers peuplés avant 1670.
- Quartiers habités à partir de 1680.

Les chiffres entre parenthèses indiquent les dates de fondation des paroisses d'après l'abbé Rennard : Origines des paroisses et des quartiers de la Martinique, p. 68.

On peut remarquer que dans les quartiers de Case Capot et des Trois Rivières, habités très tôt, aucune paroisse ne se forma, mais on n'y trouve aujourd'hui aucun bourg. Ces quartiers n'existent plus en tant que centres de peuplement.

Figure 3. L'évolution de l'occupation des sols entre le XVIIe et le XIXe siècle (M. Burac 1974, à partir de J.B. Delawarde 1935)



Dès le début de la colonisation, d'autres espèces d'oiseaux firent l'objet de prélèvements notables. Les Frégates superbes (*F. magnificens*) furent victimes de ces excès à cause des qualités pharmacologiques de leur graisse (Breton, 1665 ; Du Tertre, 1967). Les amérindiens avaient pour habitude de charger leur embarcation de mauves (*S. antillarum* ; *S. hirundo* ; *S. dougallii* ; *S. maxima* ; *S. nilotica*) capturées sur des îlets (Du Tertre, 1967). Plus récemment, les observations personnelles de Robert Pinchon (1976) sur la pratique de la chasse témoignent des prélèvements excessifs dont



Cliché 1. Les îlets de la réserve naturelle ornithologique à la Martinique (PNR Martinique)

la Frégate superbe (*Fregata magnificens*) et le Pélican brun (*Pelicanus occidentalis*) faisaient l'objet pour les vertus pharmacologiques de leur graisse. Des chasseurs en pénurie de gibier allaient même jusqu'à abattre des Mouettes rieuses d'Amérique (*Larus atricilla*). L'auteur n'hésite pas à utiliser le mot hécatombe pour qualifier les prélèvements qui se faisaient sur les Pluviers dorés d'Amérique (*Pluvialis dominica*), sur les Grands chevaliers à pattes jaunes (*Tringa melanoleuca*) et sur les Bécasseaux à échasses (*Micropalama himantopus*). Il parle de plusieurs centaines de Sarcelles à ailes bleues (*Anas discors*) abattues chaque année. Il cite un vol de Dendrocygnes des Antilles (*Dendrocygna arborea*) qui aurait été décimé par des chasseurs en novembre 1963. Enfin, il raconte une anecdote marquante de chasseurs qui, en 1955, auraient saccagé une colonie de Petits hérons bleus (*Egretta caerulea*) en tuant les mères sur leur nid durant leur période de reproduction et plus encore pendant la période de fermeture de la chasse.

La prise de conscience de la nécessité de conserver la diversité biologique avienne à la Martinique a été marquée par une démarche écocentriste de mise en protection d'un certain nombre de zones naturelles en vue de préserver leur habitat. Les sites les plus

représentatifs de cette démarche sont les îlets³ de la presqu'île de Sainte Anne. Le décret de mise en réserve naturelle de ces îlots a pour objectif prioritaire de protéger les nombreuses espèces pélagiques qui s'y reproduisent. Cet espace dédié aux oiseaux se compose des îlets Hardy, Poirier, Burgaux et Percé (**cliché 1**). Ils totalisent une superficie de 5,76 hectares dont 2,63 hectares pour l'îlet Hardy, 2,1 hectares pour l'îlet Poirier, 0,49 hectare pour l'îlet Burgaux et 0,54 hectare pour l'îlet Percé. Robert Pinchon signalait déjà l'importance de ces îlets pour les colonies d'oiseaux qui viennent y établir leur nid chaque année (Pinchon, 1976). Les sternes (*Sterna fuscata*, *Sterna anaethetus*, *Sterna dougallii*, *Sterna hirundo*) et le Noddi niais (*Anous stolidus*) pondent généralement leurs œufs à même le sol sur les tapis herbacés que forment le Pourpier-bord-de-mer (*Sesuvium portulacastrum*) et l'Herbe-bord-de-mer (*Sporobolus virginicus*), ou dans les anfractuosités des îlots et le réseau de galeries calcaires de l'îlet Hardy pour le Puffin d'audubon (*Puffinus lherminieri*). D'autres pélagiques d'intérêt, tel le Paille-en-queue (*Phaethon aethereus*) nichent aussi dans la réserve. Des limicoles tel le Tournepierre à collier (*Arenaria interpres*) fréquentent les parties sableuses de l'îlet Hardy. Cette démarche préservationniste ne fait actuellement l'objet d'aucune forme de valorisation.

En outre, une vision idéologique anthropocentriste de la biodiversité consiste à attribuer aux oiseaux une fonction de ressource biologique au travers d'activités ludiques : la démarche conservationniste à leur égard est d'autant plus justifiée par rapport aux avantages que la société en tire dans la perspective de développer l'écotourisme ornithologique à la Martinique. Actuellement, les aspects ludiques de l'ornithologie à la Martinique sont principalement motivés par des associations de naturalistes : l'Association ornithologique de la Martinique, la Société pour l'étude, la protection et l'aménagement de la nature à la Martinique, l'Association mémoire patrimoine de l'anse des Salines et l'association Le Carouge. Leurs activités peuvent être classées en plusieurs regroupements : les actions d'amélioration de la connaissance scientifique et de suivi des espèces ; les actions de sauvegarde ; les actions de sensibilisation du grand public aux problématiques de conservation et de protection des oiseaux à la Martinique ; et

³ Cette expression s'utilise dans les Antilles françaises pour désigner les plus petites îles.



les actions de formation à l'ornithologie. Hélas, l'une des principales sources de revenus des îles de la Caraïbe, le tourisme, n'est que très partiellement incluse dans leurs activités. L'observation de spécificités ornithologiques, véritable source de profits dans certaines régions du monde, ne fait pas partie des attraits mis en avant dans la politique de médiatisation touristique à la Martinique. Or, l'observation

plus sûres de l'écotourisme martiniquais, sur laquelle il devient primordial de mettre l'accent par le biais d'aménagements spécifiques. C'est à partir de 2004 que l'étang des Salines, déjà apprécié par les chasseurs pour sa richesse ornithologique en espèces migratrices, fit l'objet d'aménagements en vue de réaliser un *parcours découverte*. Afin de faire découvrir cet étang et les biotopes auxquels il est associé, le Conservatoire des Espaces Littoraux et de Rivages Lacustres a réalisé



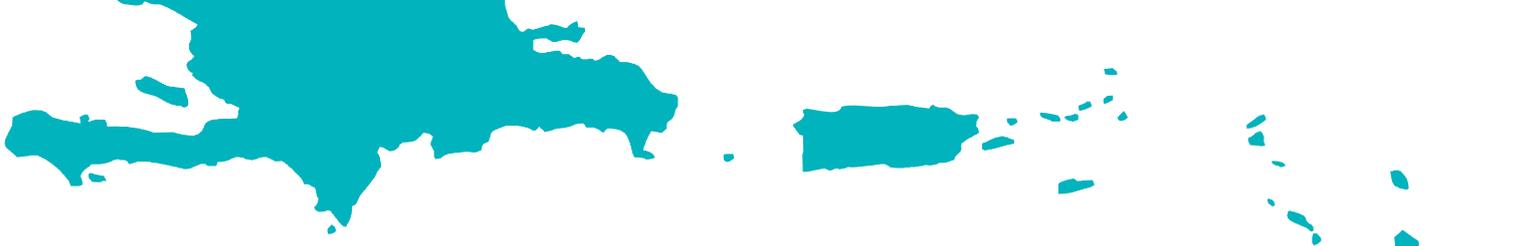
Clichés 2. Observatoire de la faune et de la flore des étangs à la Martinique (JR Gros-Désormeaux)

d'oiseaux pour le plaisir, plus communément appelée *birding* ou *birdwatching* chez les Anglo-saxons, est une activité en plein essor. Céline Chadenas (2003) utilise l'expression d'internationalisation de l'observation ornithologique lorsqu'elle aborde l'engouement mondial pour cette forme d'écotourisme. Ce secteur en plein développement est perçu à certains égards comme étant une chance pour la prise de conscience environnementale de chacun, mais également une opportunité économique.

Depuis 2006, l'avifaune tend à être perçue comme l'une des valeurs les

un aménagement permettant l'observation de la flore et de la faune, sans pour autant nuire à la tranquillité des espèces présentes sur ce site. L'outil de tourisme ornithologique réalisé en 2006 est un parcours qui se prolonge en une véritable promenade au-dessus de l'étang avec au milieu une palissade d'observation de la faune (*clichés 2*). Il se présente comme une fenêtre ouverte sur un vaste paysage aquatique permettant une meilleure observation des oiseaux migrateurs qui fréquentent les vasières de l'étang. Bien que l'objectif de tourisme ornithologique ne soit qu'un des aspects mis en avant dans la valorisation du site de l'étang des Salines, il représente un aménagement qui marquerait les prémices d'un *birdwatching* dans le département de la Martinique.





Dans cet objectif de valorisation de l'avifaune et des espaces associés, qualifiés d'entités biospatiales, le Conservatoire du Littoral et des Rivages Lacustres a installé un système de vidéo-transmission de la faune aviaire sur l'îlot du Rocher du Diamant. L'objectif principal de cette technologie est de faire découvrir en temps réel à un large public les populations d'oiseaux qui fréquentent cet îlot. En effet, pas moins de treize espèces ont été observées en 2004. Parmi celles-ci figurent le Noddi brun (*Anous stolidus*), la Sterne bridée (*Sterna anaethetus*), le Paille en queue (*Phaethon aethereus*), le Fou brun (*Sula leucogaster*) et la Frégate superbe (*Fregata magnificens*). De récentes observations citent même la présence du Puffin d'Audubon (*Puffinus lherminieri*), une espèce pour laquelle les enjeux de conservation sont prioritaires à l'échelle internationale. Le Her Majesty's Diamond Rock, comme le baptisèrent les Anglais, en 1805, est protégé par un Arrêté de protection de biotope depuis 1994. L'accès y est actuellement interdit en raison de la présence de plus d'un millier d'oiseaux marins qui s'y arrêtent chaque année. Il constitue un attrait touristique majeur. Cependant, il n'existait aucun aménagement favorable à une valorisation pédagogique et plus encore écotouristique de l'îlot. L'outil de valorisation consiste à filmer le comportement des oiseaux nichant ou fréquentant le rocher à partir de caméras amovibles et disposées dans des zones de concentration d'oiseaux. Un pupitre de télécommande des caméras contrôle leur zoom et leur orientation. Il est également prévu la mise à disposition d'un ordinateur qui fera la liaison avec internet, ainsi que l'enregistrement des meilleures séquences pour une présentation aux visiteurs. Les internautes pourront ainsi avoir des images du rocher en tout temps.

Ainsi, le mot biodiversité s'emploie pour parler de l'ensemble des interactions entre la diversité biologique et son environnement. L'expression diversité biologique est utilisée pour décrire la variabilité du vivant. Elle s'opère différemment selon les niveaux d'organisation ou d'intégration des échelles biologiques et spatiales. La diversité biologique et plus généralement la biodiversité ne peuvent s'envisager dans leur globalité, mais en limitant leur analyse à un territoire et à une entité biologique dans un cadre temporel et analytique clairement défini. Les échelles d'analyse ainsi caractérisées sont essentielles dans la délimitation des entités biospatiales : ce sont les espaces sur lesquels la logique écocentriste préconise de mettre l'accent. L'approche biocentriste serait utopique dans une biosphère dont l'orientation et le foisonnement de la diversité biologique sont principalement liés aux processus de compétition interspécifique (Lamy, 1999). Les changements spatio-temporels de composition et de structuration de la diversité biologique sont inexorablement dépendants du phénomène d'exclusion compétitive. Il est donc normal que, pour assurer sa survie, l'espèce humaine rentre en compétition avec d'autres taxa dans l'exploitation de l'espace et de ses ressources. Nous pourrions aller

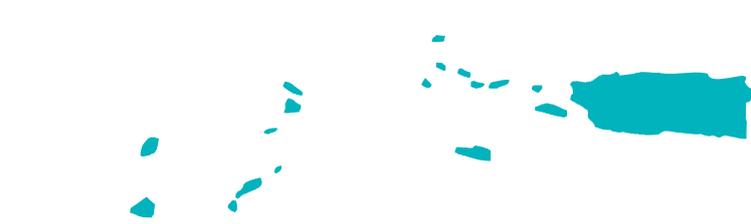
jusqu'à imaginer l'éradication globale d'espèces qui mettent en danger la vie de l'homme. La lutte pour l'existence est un phénomène normal où les taxa les mieux adaptés à un environnement s'imposent face aux moins bien adaptés. Rappelons par exemple que l'accroissement des effectifs d'espèces aviennes partageant les mêmes ressources alimentaires et les mêmes lieux de reproduction de la Bernache cravant (*Branta bernicla*) est à l'origine de la diminution de leur population en Europe (Chadenas, 2003).

En tant qu'espèce, l'homme répond parfaitement aux règles qui régissent la biosphère. Néanmoins, pour diverses raisons (éthiques, esthétiques, économiques, sociologiques, culturelles, écologiques, etc.), sa sphère intellectuelle ou noosphère lui impose de prendre en considération la conservation de la vie sous toutes ses formes. Il a dès lors la responsabilité de pérenniser sa propre existence dans un altruisme tourné vers les besoins des générations futures, mais aussi les besoins d'autres entités biologiques avec lesquelles il partage la biosphère au travers d'une pratique écocentriste à tendance anthropocentriste des problématiques de biodiversité.

Ainsi, une vision écocentriste dans laquelle la survie de l'homme est au centre des préoccupations doit rester l'objectif prioritaire de la biodiversité dans les Petites Antilles. *La gestion future des petites îles devra permettre de corriger les effets pervers du développement, par la définition d'actions modèles, applicables s'il le faut dans d'autres parties du monde, et basées sur la qualité de la vie et sur la durabilité, beaucoup plus que sur une croissance en soi* (Burac, 2006). Les raisons et les choix de préservation doivent dès lors être fixés selon les lieux et les circonstances. Les modalités de conservation et de valorisation d'une entité biologique doivent dépendre du contexte social, culturel et économique, analysé à une échelle de gestion territoriale communale replacée dans un cadre international.

La biodiversité interprétée comme une idéologie est donc assimilable à une forme de gestion communautaire raisonnée de l'environnement résultant d'un processus d'élaboration d'une conscience collective du développement durable, dans laquelle l'éducation, la formation, la culture et bien plus encore l'information auront un rôle fondamental à jouer. Ainsi, comme l'ont souligné Robert Barbault et Bernard Chevassus-au-Louis (2005), le concept de biodiversité tel qu'il vient d'être défini impose le recours à des approches largement pluridisciplinaires, des changements d'échelles, tant spatiales que temporelles, la prise en compte des nécessités d'action et donc un renouvellement des problématiques. Bien loin d'apporter des réponses, la biodiversité ouvre un véritable champ de questionnements autour d'un bien-être de





l'humanité reposant sur la préservation des composantes de la diversité biologique et de la ressource naturelle qu'elles constituent. Cela sous-tend une approche plurielle du concept où chacun doit préalablement définir ce que serait sa propre biodiversité : la biodiversité des uns n'est pas toujours la biodiversité des autres !

Références bibliographiques

ARNOULD P., 2005, «Biodiversité : quelle histoire ?», in P. Marty and al. (eds.), *Les biodiversités*, Paris, CNRS éditions, p. 67-80.

BARBAULT R., Chevassus-au-Louis B., 2005, *Biodiversité, science et gouvernance*, Paris, ADPF.

BLONDEL J., 2005, «Biodiversité et sciences de la nature», in P. Marty and al. (eds.), *Les biodiversités*, Paris, CNRS éditions, p. 23-36.

BLONDEL J., 1995, *Biogéographie*, Paris, Masson.

BRETON R., 1665, *Dictionnaire caraïbe français - Dictionnaire français caraïbe meslé de quantité de marques historiques pour l'éclaircissement de la langue*. Grammaire caraïbe, Auxerre, G. Bouquet.

BREUIL M., 2002, *Histoire naturelle des amphibiens et reptiles terrestres de l'archipel guadeloupéen*, Paris, Publications scientifiques du Muséum national d'histoire naturelle.

BURAC M., 2006, «Quel développement dans les petites îles tropicales ?», in R. Confiant and al. (eds.), *A l'arpenteur inspiré*, Matoury, Ibis rouge, p. 371-398.

CHADENAS C., 2003, «L'Homme et l'oiseau sur les littoraux d'Europe occidentale (appropriation de l'espace et enjeux territoriaux : vers une gestion durable ?)», Th. : géographie. Université de Nantes, Nantes.

DU TERTRE J.B., 1667, *Histoire générale des Antilles habitées par les Français*. T. 2 contenant l'histoire naturelle, Paris, Thomas Jolly.

DU TERTRE J.B., 1654, *Histoire générale des isles de Saint-Christophe, de la Guadeloupe, de la Martinique et autres de l'Amérique où l'on verra l'établissement des colonies françaises dans ces isles, leurs guerres civiles et étrangères et tout ce qui se passe dans le voyage et retour des Indes*. Paris, J. et E. Langlois.



DROBENKO B., 2007, «Biodiversité (droit de l'environnement)», in Yvette Veyret and al. (eds.), *Dictionnaire de l'environnement*, Paris, éditions Armand Colin, p. 40-42.

FOURNET J., 1978, *Flore illustrée des phanérogames de Guadeloupe et de Martinique*, Paris, Institut National de la Recherche Agronomique.

KOENIG S., 2000, «Evaluation préliminaire des risques relatifs au lâcher de perroquets en Martinique», Rp. : Windsor Research Station.

LABAT J.B., 1722, *Voyage aux isles, chronique aventureuse des Caraïbes 1693-1705*, Paris, Phébus libretto.

LACOSTE A., SALANON R., 2001, *Eléments de biogéographie et d'écologie*, Paris, Nathan.

LAMY M., 1999, *La biosphère, la biodiversité et l'homme*, Paris, ellipses.

LARRÈRE R., 2005, «Les considérations éthiques qui justifient la préservation de la biodiversité», in P. Marty and al. (eds.), *Les biodiversités*, Paris, CNRS éditions, p. 190-193.

LEAKEY R., LEWIN R., 1998, *La sixième extinction*, Paris, Flammarion.

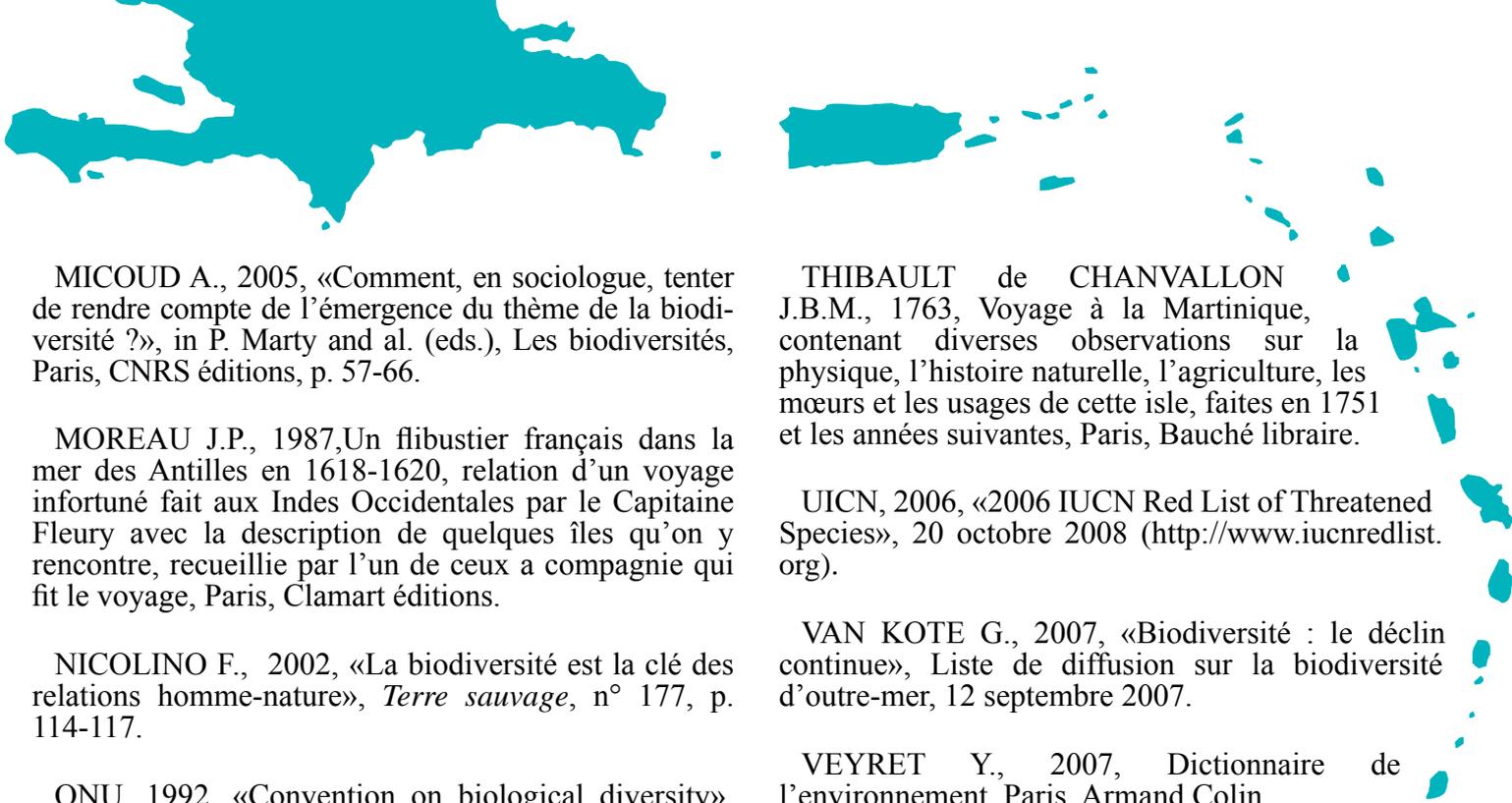
LE DANFF J.P., 2002, «La convention sur la diversité biologique : tentative de bilan depuis Rio», *Vertigo*, N° 3 (<http://www.vertigo.uqam.ca>).

LESCURE J., 2001, «Les voyageurs et les naturalistes français aux Antilles (XVIIe - XIXe siècle)», in D'Hondt and al. (eds.), *L'exploration naturaliste des Antilles et de la Guyane*, Paris, CTHS éditions, p. 107-133.

LÉVÊQUE C., MOUNOLOU J.C., 2001, *Biodiversité*, Paris, Dunod.

MARTY P., VIVIEN F.D., LEPART J., LARRÈRE R., 2005, *Les biodiversités*, Paris, CNRS éditions.

MCNEELY J., MILLER K., REID W., MITTERMEIER R., WERNER T., 1990, *Conserving the world's biological diversity*, Gland, Switzerland and Washington D.C., The International Union for Conservation of Nature and Natural Resources, World Resources Institute, Conservation International, World Wildlife Fund-US and World Bank.



MICOUD A., 2005, «Comment, en sociologue, tenter de rendre compte de l'émergence du thème de la biodiversité ?», in P. Marty and al. (eds.), *Les biodiversités*, Paris, CNRS éditions, p. 57-66.

MOREAU J.P., 1987, *Un flibustier français dans la mer des Antilles en 1618-1620, relation d'un voyage infortuné fait aux Indes Occidentales par le Capitaine Fleury avec la description de quelques îles qu'on y rencontre, recueillie par l'un de ceux a compagnie qui fit le voyage*, Paris, Clamart éditions.

NICOLINO F., 2002, «La biodiversité est la clé des relations homme-nature», *Terre sauvage*, n° 177, p. 114-117.

ONU, 1992, «Convention on biological diversity», Treaty series, No. 1760, 11 août 2009 (<http://www.cbd.int>).

PINCHON R., 1976, *Faune des Antilles françaises : les oiseaux*, Fort-de-France, documentation de la Réserve du Père Pinchon.

PNUE, 2005, «Changements climatiques et espèces migratrices», 07 novembre 2005 (<http://www.cms.int>).

RAMADE F., 2002, *Dictionnaire encyclopédique de l'écologie et des sciences de l'environnement*, Paris, Dunod.

SIMON L., 2007, «Biodiversité», in Y. Veyret and al. (eds.), *Dictionnaire de l'environnement*, Paris, Armand Colin, p. 39-40.

TEYSSÈDRE A., 2005, «Vers une sixième grande crise d'extinctions ?», in R. Barbault and al. (eds.), *Biodiversité, science et gouvernance*, Paris, ADPF, p. 24-49.

THÉSÉE F., 1990, *Le jardin botanique de Saint-Pierre, Martinique, 1803-1902*, Paris, Editions caribéennes.

THIBAUT de CHANVALLON J.B.M., 1763, *Voyage à la Martinique, contenant diverses observations sur la physique, l'histoire naturelle, l'agriculture, les mœurs et les usages de cette isle, faites en 1751 et les années suivantes*, Paris, Bauché libraire.

UICN, 2006, «2006 IUCN Red List of Threatened Species», 20 octobre 2008 (<http://www.iucnredlist.org>).

VAN KOTE G., 2007, «Biodiversité : le déclin continue», *Liste de diffusion sur la biodiversité d'outre-mer*, 12 septembre 2007.

VEYRET Y., 2007, *Dictionnaire de l'environnement*, Paris, Armand Colin.

VIVIEN F.D., 2005, «La diversité biologique entre valeurs, évaluations et valorisations économiques», in P. Marty and al. (eds.), *Les biodiversités*, Paris, CNRS éditions, p. 125-140.

WILSON E.O., 1988, *BioDiversity*, Washington, National Academy Press.





La Biodiversité, porteuse des prémisses d'un contre-modèle de développement

Raphaël VAUGIRARD

L'approche trop commune de la biodiversité conduit certains à une conception réductrice la renvoyant à des actions ponctuelles, telles que la protection d'oiseaux, de forêts, la connaissance de plantes rares, de richesses marines, etc, alors que ce sujet traite en fait, de façon plus fondamentale, de la préservation d'écosystèmes complexes qui fournissent à l'homme des « services » indûment tenus pour acquis. On prend de plus en plus conscience que ces « services » conditionnent en fin de compte le niveau de vie et de « bien être » de l'homme, mais aussi le niveau de développement économique des sociétés. Introduite dans l'opinion mondiale au sommet de Rio en 1992 (à travers la Convention mondiale sur la biodiversité), elle est devenue aujourd'hui une alerte majeure désormais portée concurremment par le monde scientifique et les instances internationales (notamment onusiennes), face à des Etats trop souvent réticents. En France, entre 2007 et 2010, plusieurs lois dites « Grenelle de l'environnement » abordent la préservation et valorisent la biodiversité. Ces lois conçues en pleine crise de l'économie post-industrielle mondialisée annoncent-elles la révolution dite de la « croissance verte » évoquée en décembre 2008 ?

L'année 2010, proclamée par l'ONU année internationale de la biodiversité est donc propice à une réinterrogation du modèle systémique Homme/Société/Nature qui a pris corps avec le capitalisme dans son évolution, du mercantilisme au capitalisme libéral mondialisé. Sont convoqués tous les modèles socio-économiques qui ont pu être mis en œuvre auxquels sont intimées des analyses critiques de leurs impacts négatifs participant de la crise environnementale. L'objectif est de démontrer l'intimité des liens entre « dumping environnemental » et « dumping social » notamment dans les pays du Sud, où nous situons les îles et pays de la Caraïbe, comme ceux du Nord. Mais aussi d'apprécier les possibilités d'un nouveau modèle de croissance intégrant l'impératif écologique tant au niveau des pays qu'au niveau mondial.

L'intérêt scientifique de la remise en cause des logiques économiques, politiques et sociales, réside dans l'évaluation des capacités collectives de « réversibilité » des processus d'appauvrissement et de dégradation de la biodiversité comme on a pu le constater pour le changement climatique à l'issue des accords de Kyoto en 2005. La « réversibilité » est en

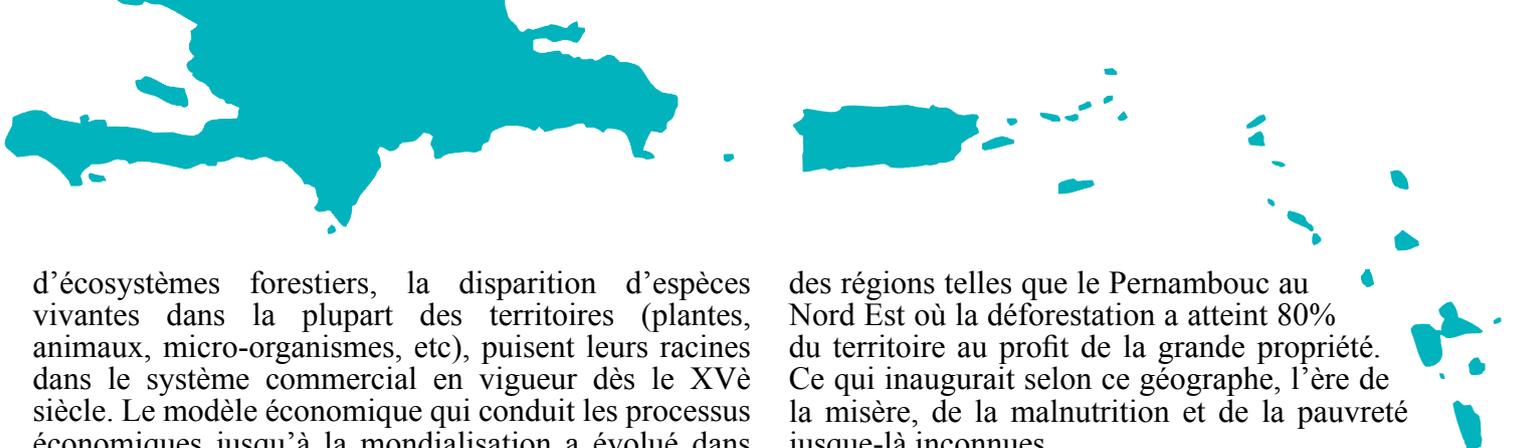
résonnance avec la « résilience ». Cette nouvelle logique atteste des interactions devant être intensifiées entre les sciences naturelles et les sciences sociales pour ouvrir des champs inédits d'un nouveau type de progrès.

Dans cette perspective, si on part des sciences sociales, l'approche-critique à réussir dans le sens de la « réversibilité », concerne les « services » extorqués de la nature pour satisfaire les besoins humains, allant de la production-consommation de biens, les extractions de ressources naturelles, l'utilisation urbanistique de zones sensibles, les équipements et infrastructures, etc. Toutes les activités socio-économiques impliquant l'homme dans l'environnement sont interpellées : l'agriculture et les pratiques culturelles, les sources d'énergie, les modes de préservation de la santé humaine, l'alimentation, les notions de travail et d'activité, etc. Tous les territoires assujettis au mode de croissance de type libéral, des petits espaces insulaires aux continents, sont concernés.

Face à l'ampleur des menaces auxquelles sont soumis les écosystèmes dans la plupart des pays du Sud comme du Nord, continentaux ou insulaires, on peut considérer que l'outil analytique « réversibilité/irréversibilité » des processus doit être mis au centre de l'évaluation des modes de production et de croissance. Incontestablement les progrès réalisés dans le sens de la « réversibilité » des impacts économiques sur l'environnement, les efforts pour gagner la résilience des milieux, la mise en œuvre d'une nouvelle pédagogie écologique efficace et des méthodes innovantes dites de « technologies circulaires », vont faire évoluer la dialectique Homme/Société/Nature. Ces nouveaux rapports émergents permettront d'atténuer l'influence du modèle actuel et de progresser vers des « contremodèles de croissance » nouveaux mettant l'environnement au cœur du progrès social et économique. Mais le combat n'est pas encore gagné.

Éléments de « l'antimodèle » nature/homme/société dans le système économique dominant

Au risque d'une lapalissade, nous dirons que le modèle historique né avec le mercantilisme a fait correspondre le développement de la production à la dégradation des milieux et plus précisément, à l'extorsion d'une « rente environnementale » comparable à la plus-value du travail dénoncée par le Marxisme. La destruction



d'écosystèmes forestiers, la disparition d'espèces vivantes dans la plupart des territoires (plantes, animaux, micro-organismes, etc), puisent leurs racines dans le système commercial en vigueur dès le XV^e siècle. Le modèle économique qui conduit les processus économiques jusqu'à la mondialisation a évolué dans une logique d'opposition « Economie-Environnement » que nous qualifierons d'antimodèle. Dans les îles Caraïbes, pour produire plus de sucre et plus tard, plus de banane, plus de minerai de bauxite, plus de pétrole, etc, à exporter, il fallait défricher plus de surfaces, déboiser plus de forêts, etc, pour créer des espaces de production homogènes non en rapport avec les besoins de la communauté humaine du territoire.

Des historiens affirment qu'il y eut comme un aveuglement des colonisateurs à l'égard de la forêt primaire et des ressources végétales dans les régions tropicales abordées en tant qu'espaces « vierges ». Et on s'aperçoit *ipso facto* du conflit de significations qu'apporte cette notion de « virginité ». Si pour le colon, elle exprimait la « non-mise en valeur agronomique » selon ses conceptions héritées des pays européens, pour l'observateur actuel bénéficiant du recul historique, cette notion pourrait signifier la virginité du modèle culturel et cultural de toute emprise de nature capitaliste. Deux lectures qualitativement opposées qui donnent une idée de la distance pouvant séparer deux systèmes de valeurs. La colonisation doit être relue en tant que forme primitive de la mondialisation puisque c'est cette même logique qui aura perduré trois siècles après.

La relation négative « Economie-Environnement »

Le système colonial et le capitalisme industriel qui a suivi, ont instauré dans les Caraïbes et autres territoires tropicaux correspondant aujourd'hui aux pays du Sud, des objectifs économiques qui ont ramené les écosystèmes tout comme l'homme au rang de facteurs de production. La traditionnelle fonction de production $Y = f(W, N)$ et sa dérivée $DY/Y = DW/w + DN/N$ l'indiquent bien. Ce modèle a prospéré de par des attitudes agressives vis à vis de la nature (DN/N). A titre d'exemple, le couplage déforestation-plantation a constitué une véritable norme socio-historique d'appropriation de l'espace dans les colonies caraïbéennes. L'historien A. Nicolas, citant le Révérend père Dutertre explique que le colon qui s'installait recevait du gouverneur une propriété d'environ 52 ha. Et l'attributaire disposait de 2 ans pour éliminer le « bois debout » sinon, les terrains revenaient à l'Etat.

C'est dans cette logique destructrice que des espaces arborés ont été transformés en terres cultivables. Dans les îles Caraïbes, les surfaces agricoles utiles (SAU) ont atteint jusqu'à 60% du territoire (Martinique, Barbade, Ste Lucie, etc). Sur le continent, au Brésil, Josué de Castro signale dans sa fameuse « Géographie de la faim » (1962),

des régions telles que le Pernambouc au Nord Est où la déforestation a atteint 80% du territoire au profit de la grande propriété. Ce qui inaugurerait selon ce géographe, l'ère de la misère, de la malnutrition et de la pauvreté jusque-là inconnues.

Des « îles à manioc » aux « îles à sucre » dans la Caraïbe

On n'a pas fini d'approfondir les impacts du basculement des Caraïbes « d'îles à manioc » à « îles à sucre » (A. Bravo 2002). Autant la première structuration caractérisait une organisation précapitaliste préservant la biocénose, autant la seconde signifie le capitalisme préindustriel triomphant dilapidant les milieux. Autant le système autour du « manioc » relevait d'une harmonie ethno-biologique, autant le « sucre » exprime une rupture écologique. On sait que tout rapport de force entre organisations précapitalistes et capitalistes vire rapidement en faveur de ces dernières. C'est donc cette logique qui va s'imposer avec des conséquences écologiques incalculables au niveau environnemental et bioculturel.

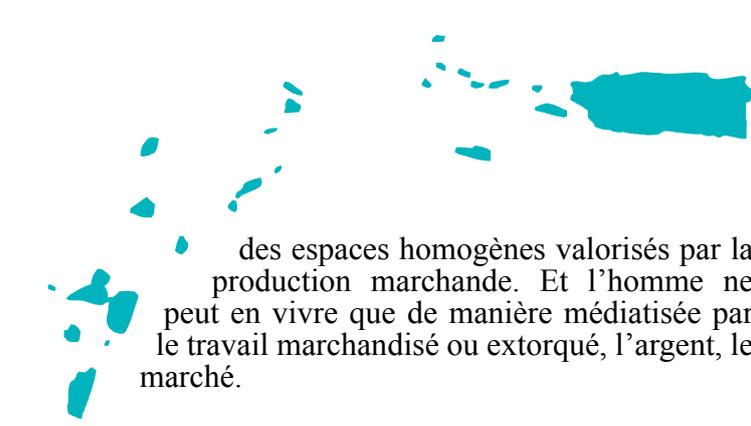
Le système des plantations et l'appauvrissement écologique

Il faut rappeler que la plantation correspond à un espace recomposé, un écosystème unidimensionnel dont l'homme ne tire plus sa vie que dans des conditions médiatisées par le travail marchandisé ou extorqué, l'argent, le marché. Au cycle de la nature se substitue le cycle de la marchandise, aux rapports sociaux primitifs de communautés, dont la fonction était la reproduction sociale, se substituent les rapports capitalistes et les logiques d'accumulation de profit. Du système de canalisation de l'énergie naturelle ambiant s'est substitué l'écosystème domestique dépendant de l'homme pour son fonctionnement. Est complètement occultée l'existence d'un véritable système bioculturel des peuples primitifs qui ignoraient la propriété privée. Il commandait les modes de prélèvements dans les milieux (par la cueillette, la pêche, la chasse) ainsi que des cultures (manioc, etc).

Du « dumping environnemental » au « dumping social »

L'espace et l'ethno-biocénose antérieurs transformés en « terres cultivables » ont été soumis à des cycles complètement inconnus. Ils correspondent désormais à un facteur de production que l'on mesure, divise et quantifie. En d'autres termes à la nature nourricière, source de vie dans laquelle la communauté animiste Caraïbe vouait son culte, son respect, se substituent





des espaces homogènes valorisés par la production marchande. Et l'homme ne peut en vivre que de manière médiatisée par le travail marchandisé ou extorqué, l'argent, le marché.

Le cycle des plantations conduit à la « crise de la monoculture »

Le cycle à long terme du système des plantations en petits espaces insulaires est de mieux en mieux connu. L'augmentation de la demande extérieure de produits exotiques (sucre, banane, ananas, etc) émanant des pays riches génère mécaniquement celle des espaces plantés pour la satisfaire selon l'élasticité de l'offre. Lorsque les cours sont favorables, les économies insulaires et continentales tentent de tirer partie des recettes d'exportation et se font une concurrence en fonction de leur dotations en facteurs terres et MO. Les petits espaces sont acculés à la spécialisation pour résister et tenter de maîtriser les coûts de production. L'affectation croissante des facteurs de production (terres et main d'œuvre) à la seule production d'exportation crée donc un contexte de monoculture. Cette logique s'est vérifiée à des degrés divers pour la plupart des économies caraïbéennes et de l'Amérique latine.

Plus le territoire est exigu et plus l'impact de la monoculture est important. Il faut ajouter que dans la compétition des productions, pour tenter de garder de hauts niveaux de rendements agricoles, à partir de la moitié du XX^{ème} siècle, on fait massivement appel à des produits phytosanitaires, herbicides, engrais et pesticides qui viennent perturber le cycle des sols. La perte de flexibilité des économies, ces dernières ne pouvant se diversifier rapidement ou réorienter le système productif, induit une situation impactant gravement l'environnement et les équilibres écologiques (eau, sols, biodiversité, etc). C'est dans ce jeu de contraintes qu'apparaissent et s'aggravent les crises écologiques, préludes au « dumping environnemental » du fait de l'irréversibilité du système incapable de sortir des processus d'appauvrissement des milieux et de l'environnement.

Les liens de causalité entre « crise environnementale » et « crise sociale »

Le modèle externalisé arrivant à des situations de rigidités économiques extrêmes avec la monoculture, notamment en espaces insulaires, développe une double dépendance. D'abord celle des exportations (DX/X) pour se procurer des ressources commerciales, économiques nouvelles, mais aussi celle des importations (DM/M) de produits que l'on peut de plus en plus difficilement produire sur place. Il en est ainsi de l'agriculture domestique travaillant pour le marché de l'alimentation, mais aussi



de biens et services artisanaux demandés sur le marché local. Au final, la crise de la monoculture aboutit à une crise générale faisant exploser le chômage, éjectant des masses rurales hors des systèmes productifs. La crise des campagnes ouvre l'ère de l'exode rural, de la pauvreté et de l'urbanisation spontanée (bidonvilles, quartiers insalubres, etc). Ce processus aggrave en continu la disjonction entre les structures sociales et les structures productives tout en déstructurant parallèlement les relations ville-campagnes.

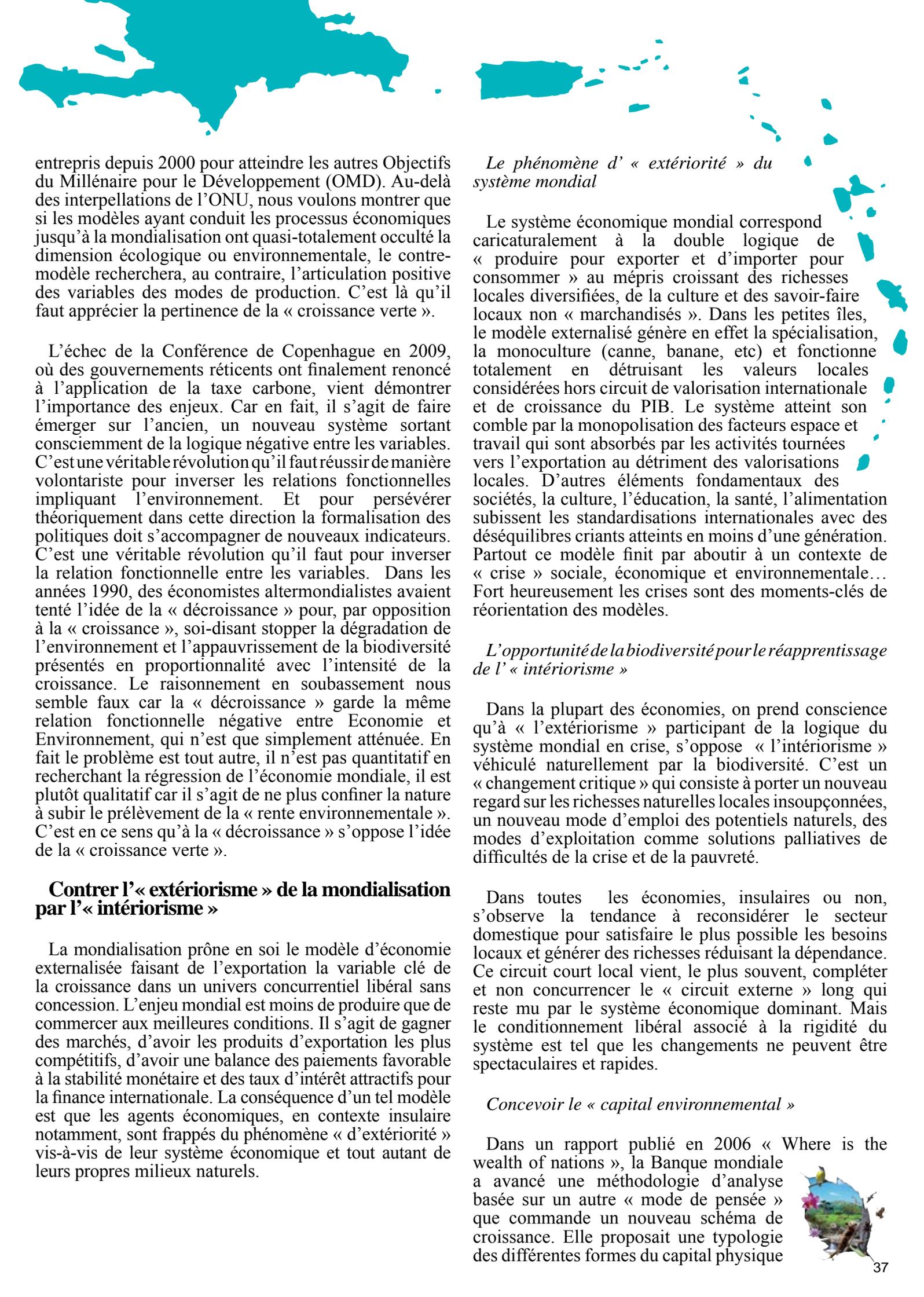
Dans le système se caractérisant par « produire pour exporter » les campagnes ne sont plus des lieux de production mais des lieux stérilisés et de spéculation foncière et/ou immobilière à travers les documents d'urbanisme apparaissant à partir des années 1970 dans les îles françaises. La misère et la pauvreté, les faibles niveaux d'alphabétisation entretiennent le chômage et les bas revenus. Ils annoncent le « dumping social ». Comment ? Par le jeu de contraintes externes (baisse des cours internationaux, concurrence sauvage, saturation des marchés, etc) associées aux difficultés internes (baisse des rendements agricoles, pollution des sols, faibles salaires, chômage, etc). L'économie s'engage alors dans une spirale de cercles vicieux où l'appauvrissement des milieux naturels, l'absence d'une agriculture tournée vers l'intérieur aggravent encore les conditions de vie, l'urbanisation et le chômage urbain.

La nature précapitaliste des secteurs de la biodiversité

Il n'est donc pas faux de dire que le modèle économique capitaliste nie la « valeur » de la biodiversité. Dans ce système dominant, la biodiversité participe d'un sous-système de résistance. Cette résistance a été clairement mise en avant par les recherches du géographe Guy Lasserre (« La petite propriété des Antilles françaises dans la crise de l'économie de plantation » ; Ed. CRC 1973). L'auteur indique que la petite agriculture vivrière sur des micro-parcelles, le petit élevage, etc, subissant la domination des plantations restaient orientées vers le marché intérieur. Activités d'autosubsistance, ce « sous secteur » reste mêlé par une logique plus proche du rythme de la nature que ce celui du marché. Il présente donc un lien qualitativement différent entre l'homme et la nature. Le mépris de ce sous-système, sa dévalorisation dans un contexte d'absence totale de préoccupation écologique, viennent de sa faible monétarisation, de son faible rapport marchand, etc.

Les prémisses d'un contre-modèle, la « croissance verte »

La dernière Assemblée Générale des Nations Unies en 2008 a réaffirmé l'importance des liens d'interdépendance entre développement et environnement. Elle a répété que la perte de la biodiversité entraîne de graves conséquences sur le développement humain et ralentit les efforts



entrepris depuis 2000 pour atteindre les autres Objectifs du Millénaire pour le Développement (OMD). Au-delà des interpellations de l'ONU, nous voulons montrer que si les modèles ayant conduit les processus économiques jusqu'à la mondialisation ont quasi-totalement occulté la dimension écologique ou environnementale, le contre-modèle recherché, au contraire, l'articulation positive des variables des modes de production. C'est là qu'il faut apprécier la pertinence de la « croissance verte ».

L'échec de la Conférence de Copenhague en 2009, où des gouvernements réticents ont finalement renoncé à l'application de la taxe carbone, vient démontrer l'importance des enjeux. Car en fait, il s'agit de faire émerger sur l'ancien, un nouveau système sortant consciemment de la logique négative entre les variables. C'est une véritable révolution qu'il faut réussir de manière volontariste pour inverser les relations fonctionnelles impliquant l'environnement. Et pour persévérer théoriquement dans cette direction la formalisation des politiques doit s'accompagner de nouveaux indicateurs. C'est une véritable révolution qu'il faut pour inverser la relation fonctionnelle entre les variables. Dans les années 1990, des économistes altermondialistes avaient tenté l'idée de la « décroissance » pour, par opposition à la « croissance », soi-disant stopper la dégradation de l'environnement et l'appauvrissement de la biodiversité présentés en proportionnalité avec l'intensité de la croissance. Le raisonnement en soubassement nous semble faux car la « décroissance » garde la même relation fonctionnelle négative entre Economie et Environnement, qui n'est que simplement atténuée. En fait le problème est tout autre, il n'est pas quantitatif en recherchant la régression de l'économie mondiale, il est plutôt qualitatif car il s'agit de ne plus confiner la nature à subir le prélèvement de la « rente environnementale ». C'est en ce sens qu'à la « décroissance » s'oppose l'idée de la « croissance verte ».

Contre l'« extériorisme » de la mondialisation par l'« intériorisme »

La mondialisation prône en soi le modèle d'économie externalisée faisant de l'exportation la variable clé de la croissance dans un univers concurrentiel libéral sans concession. L'enjeu mondial est moins de produire que de commercer aux meilleures conditions. Il s'agit de gagner des marchés, d'avoir les produits d'exportation les plus compétitifs, d'avoir une balance des paiements favorable à la stabilité monétaire et des taux d'intérêt attractifs pour la finance internationale. La conséquence d'un tel modèle est que les agents économiques, en contexte insulaire notamment, sont frappés du phénomène « d'extériorité » vis-à-vis de leur système économique et tout autant de leurs propres milieux naturels.

Le phénomène d'« extériorité » du système mondial

Le système économique mondial correspond caricaturalement à la double logique de « produire pour exporter et d'importer pour consommer » au mépris croissant des richesses locales diversifiées, de la culture et des savoir-faire locaux non « marchandisés ». Dans les petites îles, le modèle externalisé génère en effet la spécialisation, la monoculture (canne, banane, etc) et fonctionne totalement en détruisant les valeurs locales considérées hors circuit de valorisation internationale et de croissance du PIB. Le système atteint son comble par la monopolisation des facteurs espace et travail qui sont absorbés par les activités tournées vers l'exportation au détriment des valorisations locales. D'autres éléments fondamentaux des sociétés, la culture, l'éducation, la santé, l'alimentation subissent les standardisations internationales avec des déséquilibres criants atteints en moins d'une génération. Partout ce modèle finit par aboutir à un contexte de « crise » sociale, économique et environnementale... Fort heureusement les crises sont des moments-clés de réorientation des modèles.

L'opportunité de la biodiversité pour le réapprentissage de l'« intériorisme »

Dans la plupart des économies, on prend conscience qu'à « l'extériorisme » participant de la logique du système mondial en crise, s'oppose « l'intériorisme » véhiculé naturellement par la biodiversité. C'est un « changement critique » qui consiste à porter un nouveau regard sur les richesses naturelles locales insoupçonnées, un nouveau mode d'emploi des potentiels naturels, des modes d'exploitation comme solutions palliatives de difficultés de la crise et de la pauvreté.

Dans toutes les économies, insulaires ou non, s'observe la tendance à reconsidérer le secteur domestique pour satisfaire le plus possible les besoins locaux et générer des richesses réduisant la dépendance. Ce circuit court local vient, le plus souvent, compléter et non concurrencer le « circuit externe » long qui reste mu par le système économique dominant. Mais le conditionnement libéral associé à la rigidité du système est tel que les changements ne peuvent être spectaculaires et rapides.

Concevoir le « capital environnemental »

Dans un rapport publié en 2006 « Where is the wealth of nations », la Banque mondiale a avancé une méthodologie d'analyse basée sur un autre « mode de pensée » que commande un nouveau schéma de croissance. Elle proposait une typologie des différentes formes du capital physique



qui fonde la richesse d'un pays : capital produit (machine, constructions, etc), capital intangible (institutions, l'humain), auxquels s'ajoute le capital naturel. Cette innovation permet de réinterpréter le réel historique et d'expliquer l'extorsion de la « rente environnementale ». Dans la fonction de production du modèle historique dominant, le capital se formerait par absorption et substitution du facteur Nature au sens large (allant de la terre, eau, air, bois, matières premières, etc.) par le métabolisme du système de production. C'est ainsi qu'on peut transformer des réserves de pétrole en d'autres formes de capital physique ou humain.

Dans le système productif, la nature, l'environnement, la biodiversité doivent devenir des facteurs reproductibles, des lieux de production en résilience non pas en soi et pour soi, mais fondamentalement orientés pour apporter une meilleure qualité de la vie humaine.

La biodiversité corrobore le modèle de la « croissance verte »

La biodiversité offre aux sociétés humaines une quantité de « services » jusque-là mal considérées, dont on prend progressivement conscience. Ces services démontrent que l'homme reste dépendant de la nature. Il n'existe aucun produit miracle, de substitution à toutes les ressources naturelles et à tous les biens écosystémiques que nous détruisons. Pour comprendre la profondeur des changements de mécanismes rendus possibles par la biodiversité, voyons quelques exemples dans des domaines concrets. L'agroécologie est une alternative aux modèles agricoles spécialisés connus jusqu'ici. Elle s'inscrit dans le schéma de la « croissance verte » recherchant « la production sans la destruction ». La baisse du pouvoir d'achat, le chômage, la pauvreté participent aux mécanismes de la « crise alimentaire ». L'agriculture productiviste est socialement et écologiquement insoutenable. Le rappel des vertus des produits locaux traditionnels diversifiés consommés par les générations précédentes (vivriers, maraîchers, etc) mais dévalorisés par les structures de goûts importés (Mac-Do, Pizza, etc), la petite production marchande et non marchande, contribuent à influencer

les comportements de consommation individuelle mais aussi collective notamment dans les zones rurales et périurbaines.

L'écart de productivité entre l'agriculture paysanne et l'agriculture industrielle va jusqu'à 20, comme le montre la comparaison entre les résultats présentés dans le tableau ci-dessus. Mais d'un autre côté, sont totalement occultés les impacts négatifs de la forte productivité (érosion, pollutions chimiques, mauvaises herbes, herbicides, etc) qui, en termes de coûts de traitement, peuvent annuler presque tous les gains de productivité par rapport à la production paysanne. L'agroécologie participant de la « croissance verte » exige un travail plus intense et soigné que l'agriculture à grande échelle. Elle peut entraîner la création de nombreux emplois, à condition que les agriculteurs puissent être correctement rémunérés pour la qualité de leurs produits et pour les services environnementaux rendus à la société. Dans les pays caraïbéens moulés dans le modèle de la plantation, l'agroécologie paysanne existe à travers la petite production marchande ou non marchande mais reste sous-estimée et jugée archaïque par les autorités politiques et les organismes de recherche. Il est curieux de constater, contrairement aux discours de ces derniers qui continuent à cautionner le productivisme, que ce sont les exploitations paysannes qui sont les plus à mêmes d'héberger les systèmes agroécologiques plus conformes aux exigences du développement durable.

L'ingénierie des « technologies circulaires »

Le nouveau schéma de « croissance verte » correspond certes à l'optimisation de la réversibilité mais aussi à la maximisation de la résilience des milieux. C'est l'objet de l'ingénierie des technologies circulaires. Comme l'explique J.P. Panpreneau, il s'agit de transformer les effluents (produits usés) en matières premières pour un autre procès socialement utile et économiquement rentable. Ces « technologies circulaires » sont la source de nombreuses expérimentations. L'exemple le plus parlant est celui de la gestion des déchets ménagers dont le volume croît à une vitesse exponentielle. L'idée est d'articuler positivement des éléments sociaux, économiques et environnementaux.

Tableau 1 : Productivité paysanne contre productivité industrielle (Ecart de productivité)

	Paysan Andin	Fermier Middle West
Surface par actif et par an	0.5 ha	100 ha
Rendement du blé à l'ha	1.1 t	5 t
Production brute annuelle par actif	0.55 t	55 t
Valeurs perdues par an	50 kg (semences)	400 t (semences)
Valeur Ajoutée Marchande par actif	0.5 t	100 t

Source : Alternatives Economiques, n°295 octobre 2010, page 92



Tableau 2 : schéma de récupération/revalorisation de déchets

	Conception de l'action	Domaines impliqués	Effets positifs
Déchets métaux ; plastiques ; verres ; etc.	Remise en déchetterie d'une quantité donnée de déchets triés par des inactifs et autres titulai- res de bas revenus, etc. Rétribution par un ticket d'accès à un service pu- blic : transport ; cantine ; formation, autres « bons d'achat »	Déchets = environnement Récupération = activité socialement utile pour des inactifs Produits = filières de traite- ment artisanal ou industriel Service public = Etat	Valorisation de déchets Création activité sociale Production de matières pre- mières Interventionnisme public

Le *tableau 2* fait apparaître que le projet de récupérer des déchets ménagers par des inactifs en les rémunérant par un ticket d'accès à un service public procède d'une approche systémique. Le triple intérêt de cette expérience vient d'une part, qu'elle ne correspond pas à une logique de marché ; ensuite qu'elle écarte la démarche monétaire ou monétarisée, et enfin, qu'elle comporte la dimension sociale de lutte contre l'exclusion, la pauvreté et donc participe à la lutte contre les inégalités, etc. La gestion des éléments basiques tels que l'air, l'eau, les déchets s'offre à des expérimentations de « l'ingénierie circulaire ».

La question de la biodiversité émerge dans une période où le système économique mondial en crise est dominé par le libéralisme stérilisant les systèmes productifs, la concurrence aggravant les faillites et les gaspillages de ressources, la course à la croissance qui paradoxalement génère plus de pauvreté.

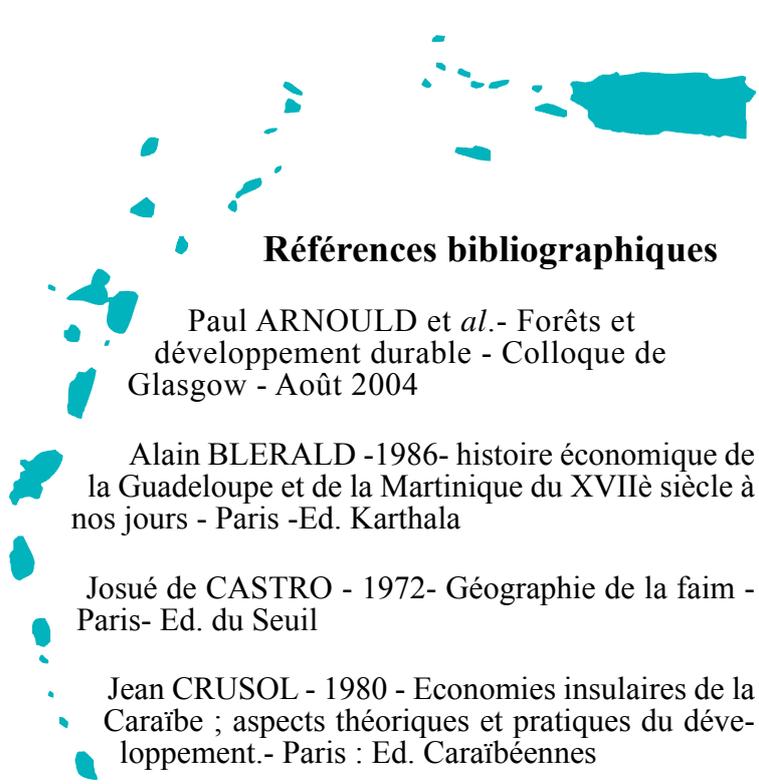
La plupart des îles de la Caraïbe se voient encore acculées à prioriser leur « cohérence externe » par rapport à l'économie internationale au détriment de leur « cohésion interne ». Ce sont probablement là les ressorts de la « crise de la pensée » facilitant la reproduction des vieux schémas que l'on veut pourtant dépasser. Comment ne pas comprendre que le modèle de développement dilapidateur de ressources se reproduit par le schéma de « croissance mimétique » des pays du Sud à l'égard des pays industriels, se dynamisant par les exportations, par l'accès aux marchés mondiaux d'agro-exportations (banane, sucre, rhum, etc.) au mépris des conditions de production et de la satisfaction des besoins des populations ? Pourtant nous est démontré chaque jour que le « libéralisme ne nourrira pas la planète ».

Précisément si la biodiversité nous invite à un autre regard sur les potentialités économiques, à un autre mode de valorisation des ressources et à un autre mode de pensée, son émergence est liée, corrélée à la déconstruction de ce puissant modèle qui conduit actuellement la mondialisation en crise. C'est dire l'acuité du combat de long terme qu'il faut mener.

Les réponses à cette crise de modèles doivent éviter les analyses clivées abordant d'un côté les milieux et de l'autre le système économique. Au contraire c'est dans la démystification de leur interaction que pourront être explorées les perspectives de réversibilités car il s'agit de trouver les moyens de faire les sociétés réintégrer, autant que possible, leurs écosystèmes naturels. Dans cette perspective, nous pensons qu'il est possible d'enrichir le développement socio-économique et culturel des peuples et de les accompagner dans la réappropriation de leur environnement par la stratégie du développement endogène. Cette orientation organisant des réversibilités systémiques nous semble la plus à même de démystifier la contradiction historique environnement-développement, de reconstruire des relations symbiotiques entre l'homme caraïbéen et son milieu naturel, de faire les sociétés « se concevoir pour elles-mêmes » et non uniquement pour servir le marché mondial.

Dans ce tournant historique, nous ferons nôtre la pensée de J. M. Keynes en préambule de sa théorie générale lorsqu'il affirmait que : « Le problème n'est pas de comprendre les idées nouvelles, il est de se débarrasser des conceptions anciennes qui ont poussé leurs racines dans les recoins les plus profonds de notre esprit ».





Références bibliographiques

Paul ARNOULD et *al.* - Forêts et développement durable - Colloque de Glasgow - Août 2004

Alain BLERALD -1986- histoire économique de la Guadeloupe et de la Martinique du XVII^e siècle à nos jours - Paris -Ed. Karthala

Josué de CASTRO - 1972- Géographie de la faim - Paris- Ed. du Seuil

Jean CRUSOL - 1980 - Economies insulaires de la Caraïbe ; aspects théoriques et pratiques du développement.- Paris : Ed. Caraïbéennes

Hervé DOMENACH & Michel PICOUET - 2000.- Population et environnement - Que Sais-Je n° 3556 - Paris - Ed. PUF

Guy LASSERRE - 1972 - La petite propriété des Antilles françaises dans la crise des plantations ; Collection de Fonds Saint Jacques

Armand NICOLAS - 1996 - Histoire de la Martinique Tome 1 - Paris- Ed. L'Harmattan

Oruno D. LARA - 1992 - La Caraïbe en construction- Espace Ed CERCAM

René PASSET - 1979 - L'économie et le vivant- Paris- Ed PAYOT

Banque mondiale - 2006 - Where is the wealth of nations ? Measuring Capital for the 21th Century - Washington (DC) Banque Mondiale

Articles de revues

Environnement et développement n° hors série 1978, La caraïbe menacée, ENDA-DAKAR Ed. KARTHALA 1978

Environnement et développement n° hors série 1978, BENOIST - Editorial pp 11-14

Environnement et développement n° hors série 1978, G. CLARKE Carribbean urban environnements pp 15-26



Environnement et développement n° hors série 1978, J. BARRAU - les hommes et le milieu naturel à la Martinique pp 31-43

Environnement et développement n° hors série 1978, J.C. GIACOTTINO-Cycle de plantation et terres abandonnées à Trinidad pp 45-60

Environnement et développement n° hors série 1978, R. G. CECIL haitian environmental problems affecting the economic development of small communities pp 63-75

Environnement et développement n° hors série 1978, R. PAQUETTE - La petite exploitation agricole en Martinique pp 77-93

Historiens et géographes n° 387 Août 2004 : Colloque de Glasgow sur le développement durable - P. ARNOULD & V. CLEMENT - Forêts et développement durable

Alternatives Economiques n°63 hors série du 1^{er} trimestre 2005 consacré au développement durable



Valoriser la biodiversité par le biais du ludisme et de l'écotourisme : exemple d'un guide sur les arbres remarquables à la Martinique

Corinne PLANTIN

À la Martinique, l'une des structures de référence de l'aménagement du territoire ayant réalisé un guide sur les arbres remarquables dans une démarche ludique et d'écotourisme, reste le Conseil d'Architecture, d'Urbanisme et de l'Environnement (CAUE) de la Martinique. A partir de quels critères de remarquabilité cet organisme s'est-il basé pour la réalisation de ce guide ? Quelles démarches ont été effectuées ? Comment est-il possible à partir de cette action, de valoriser et protéger les arbres répertoriés ? Après avoir présenté la notion et les critères de remarquabilité dans un premier volet, il serait intéressant de se pencher sur les démarches adoptées pour la réalisation d'un guide sur les arbres remarquables. Enfin, dans une dernière partie, il sera démontré comment à partir de cette action de sensibilisation, il est possible d'agir efficacement et durablement pour la survie des arbres remarquables de la Martinique.

Qu'est-ce qu'un arbre remarquable ?

Le CAUE de la Martinique a voulu réaliser une action concrète pour l'année internationale de la biodiversité. Il s'est donné pour mission de créer un ouvrage pratique qui permettrait de valoriser et protéger durablement la biodiversité remarquable en milieu anthropique. La structure a pour cela mis à jour des données dont elle disposait sur les arbres remarquables de la Martinique. Pourquoi ces arbres sont dits « remarquables » ? Il est indispensable de faire une approche de la notion et des critères de remarquabilité, afin de mieux cerner les sujets abordés.

La notion de remarquabilité

Le terme de remarquabilité se rapproche beaucoup de celui de notabilité. Est remarquable ce qui attire l'attention ou mérite d'être connu ou d'avoir un regard attentif. Beaucoup de qualificatifs sont associés à ce qui est remarquable : admirable, formidable, éblouissant, émérite, fameux, éminent, exceptionnel, extraordinaire, célèbre, signalé, insigne, frappant, magistral, épatant, rare, mémorable, singulier... La biodiversité remarquable ne signifie nullement qu'elle est de meilleure qualité ou de grande notoriété (maints arbres remarquables sont très peu connus). Elle concerne des espèces animales et végétales, des habitats naturels qui représentent un

intérêt particulier parce qu'ils sont rares, qu'ils jouent un rôle déterminant dans notre écosystème, ou parce qu'ils ont une valeur socioculturelle et historique faisant d'eux de véritables patrimoines. Ainsi, parmi les arbres remarquables de la Martinique, on peut observer des espèces rares comme le *Kigelia africana* de la famille des bignoniacées, originaire du Sénégal, plus connu sous le nom de l'arbre à saucisses. Remarquons que le caractère endémique n'est pas un critère de remarquabilité obligatoire. On note aussi des spécimens à forte valeur socioculturelle et historique comme le fromager dont le tronc servait autrefois de support pour attacher les esclaves punis, et qui fait encore aujourd'hui l'objet de croyances populaires (il serait habité par des esprits).

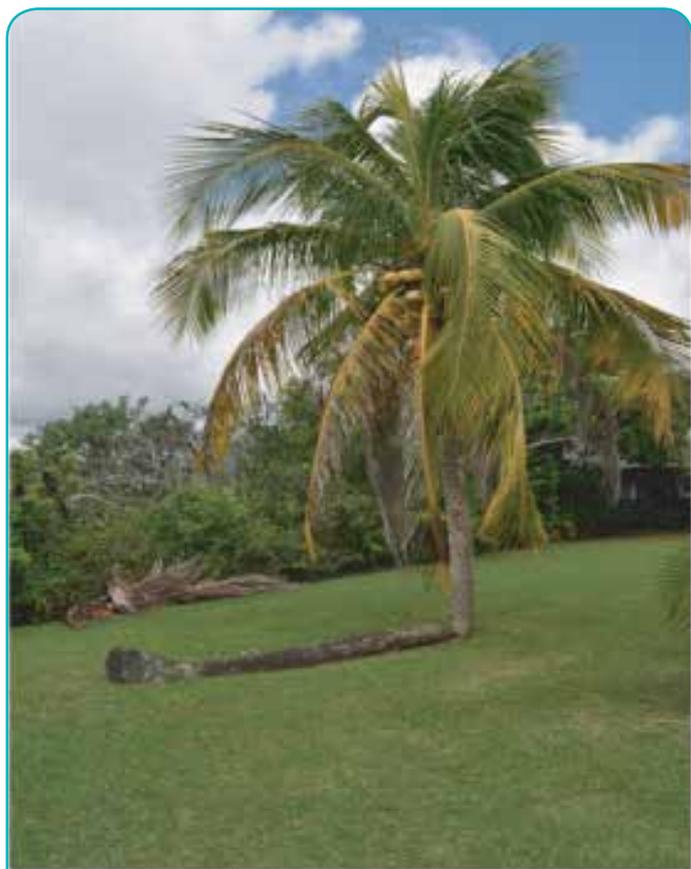
Maints arbres notables répertoriés servent d'habitats naturels pour de nombreuses espèces animales (oiseaux, insectes, araignées, lézards, serpents, petits mammifères...) et végétales (mousses, lianes, épiphytes, plantes parasites...). Le figuier maudit aux racines conquérantes se développant sur d'autres espèces arborées, réputé pour être un excellent « repère à esprits », demeure un très bel exemple. Parmi ceux jouant un rôle important dans l'écosystème martiniquais, on pourrait citer le poirier dont les graines sont appréciées par les tourterelles. La remarquabilité reste une notion très complexe à aborder. C'est la jonction d'une série de critères qui rend un arbre remarquable. Dans un souci de préservation des espèces arborées, tous les arbres sont remarquables et méritent d'attirer l'attention. Seulement, certains le sont plus que d'autres par rapport à différents critères de sélection de remarquabilité.

Les critères de remarquabilité

En ce qui concerne les arbres, on distingue près d'une dizaine de critères de remarquabilité. Il peut s'agir de spécimens exceptionnels par la taille ou l'âge. Ainsi, le baobab de Place d'Armes, localisé en plein cœur de la ville du Lamentin, mesurant quinze mètres de hauteur, planté entre les années 1700 et 1800 en pleine période d'esclavage, a été sélectionné pour sa taille et son âge. De plus, il s'agit d'un « arbre à palabres », lieu traditionnel de rassemblements, sur



lequel habitent de nombreuses espèces épiphytes. L'âge d'un arbre est évalué en fonction de l'indice de circonférence. C'est en effet la circonférence qui est retenue en priorité comme marqueur biologique temporel. L'originalité de la forme du tronc ou du port de l'arbre peut être un critère de notabilité. C'est le cas du cocotier de l'Habitation Bellevue au Marigot qui présente un tronc en forme d'angle droit (*cliché 1*). La rareté précédemment évoquée, faisant d'un spécimen un individu exceptionnel sur le plan botanique, est un autre critère de remarquabilité. Par exemple, le mangoustanier du parc du presbytère du Morne-Rouge, offrant des fruits à peau épaisse de couleur pourpre (les mangoustans) est une espèce originaire d'Indonésie extrêmement rare à la Martinique. Un alignement original d'arbres peut aussi constituer un critère de sélection. L'alignement remarquable de palmiers colonnes du quartier Palmiste dans la ville du Lamentin, s'étend sur plus de 200 mètres. Ils structurent la route. On retrouvait fréquemment ce type d'alignement d'arbres à proximité des habitations.



Cliché 1 : Le cocotier au tronc original de l'Habitation Bellevue au Marigot (CAUE Martinique)

La remarquabilité peut aussi reposer sur un ensemble arboré ancien (généralement plus de 100 ans). Il est fréquent de retrouver sur d'anciennes habitations ou d'autres sites historiques, un ensemble d'arbres âgés. Dans la commune du Prêcheur,

sur le site de l'ancienne sucrerie de l'Anse Céron, des zambanas et autres espèces arborées centenaires en illustrent parfaitement l'exemple. Les tamariniers de la place Abbé Morland à Sainte-Anne, ont été plantés en septembre 1848 lors de l'élection du maire Charles Gustave Modey d'Escoublant. Chacun d'eux représente un membre du premier conseil municipal de la commune. Les espèces caractéristiques d'un milieu naturel exceptionnel jouant un rôle déterminant dans un écosystème et servant d'habitats naturels, offrent aussi un caractère de notabilité. Par exemple, les palétuviers des zones de mangrove en voie de disparition sont concernés par ce type de notabilité. Tout un riche écosystème dépend de leur survie. Les arbres servant de repères paysagers à forte valeur socioculturelle ou témoins de conditions particulières d'un milieu, sont également remarquables. Visible depuis la mer, le gigantesque palmier du quartier Pain de sucre de la ville de Sainte-Marie, sert d'amer aux pêcheurs. Dans la ville de Forte-de-France, dans le quartier des Terres Sainville, un majestueux Enterolobium offre de l'ombre sur la place Abbé Grégoire. Il s'intègre parfaitement dans l'aménagement urbain de ce lieu central fréquenté de jour comme de nuit, situé à proximité d'une église, d'une école et d'une rue très passante. Lieu de rassemblements et de rendez-vous, c'est un repère paysager et socioculturel important en milieu urbain.

Les arbres immortalisés par un artiste, un homme politique ou une célébrité, ainsi que ceux associés à des légendes, des pratiques médicinales, un bâti ou des événements historiques, peuvent être remarquables. L'impressionnant fromager de Saint-Pierre, tel un phénix renaît de ses cendres après l'éruption volcanique de 1902. Il est ainsi devenu un témoin miraculé de ce sombre épisode de l'histoire martiniquaise. Le poète Aimé Césaire aimait s'y recueillir. L'écorce du peltophore dont on retrouve un spécimen au quartier Fond Bourlet à Case-Pilote, était utilisée contre les coliques intestinales, en lavage en cas de conjonctivite et pour la fabrication des pirogues (héritages amérindiens). Les palmiers royaux du quartier foyalais de Didier accompagnent depuis des décennies des bâtisses bourgeoises de l'époque coloniales. Ceux des ruines du Vieux Moulin, ensemble cubique de la fin du 19^{ème} siècle de style néo-classique, acheté en 1899 par Victor Sévère et devenu résidence du gouverneur en 1921, enjolivent et personnalisent le site. Enfin, les capacités d'adaptation ou de survie en milieu anthropique ou face aux aléas naturels, constituent des critères de remarquabilité. Il existe à Trinité un Prunier mombin localisé en face de l'Hôtel des impôts, en pleine zone bâtie. Il porte des marques d'entailles sévères à la base du tronc, mais présente des capacités surprenantes de survie et d'adaptation en milieu urbain. En 2007, les bourrasques de l'ouragan Dean ont balancé de gauche à droite le Palmier d'Arec du presbytère du Morne-Rouge qui culmine toujours à plus de 30 mètres. Son houppier aurait touché terre. Nous retiendrons que les critères de remarquabilité restent assez variés. Un seul arbre

peut bénéficier de plusieurs critères à la fois. Plus il en dispose, plus il mérite d'être qualifié de remarquable.

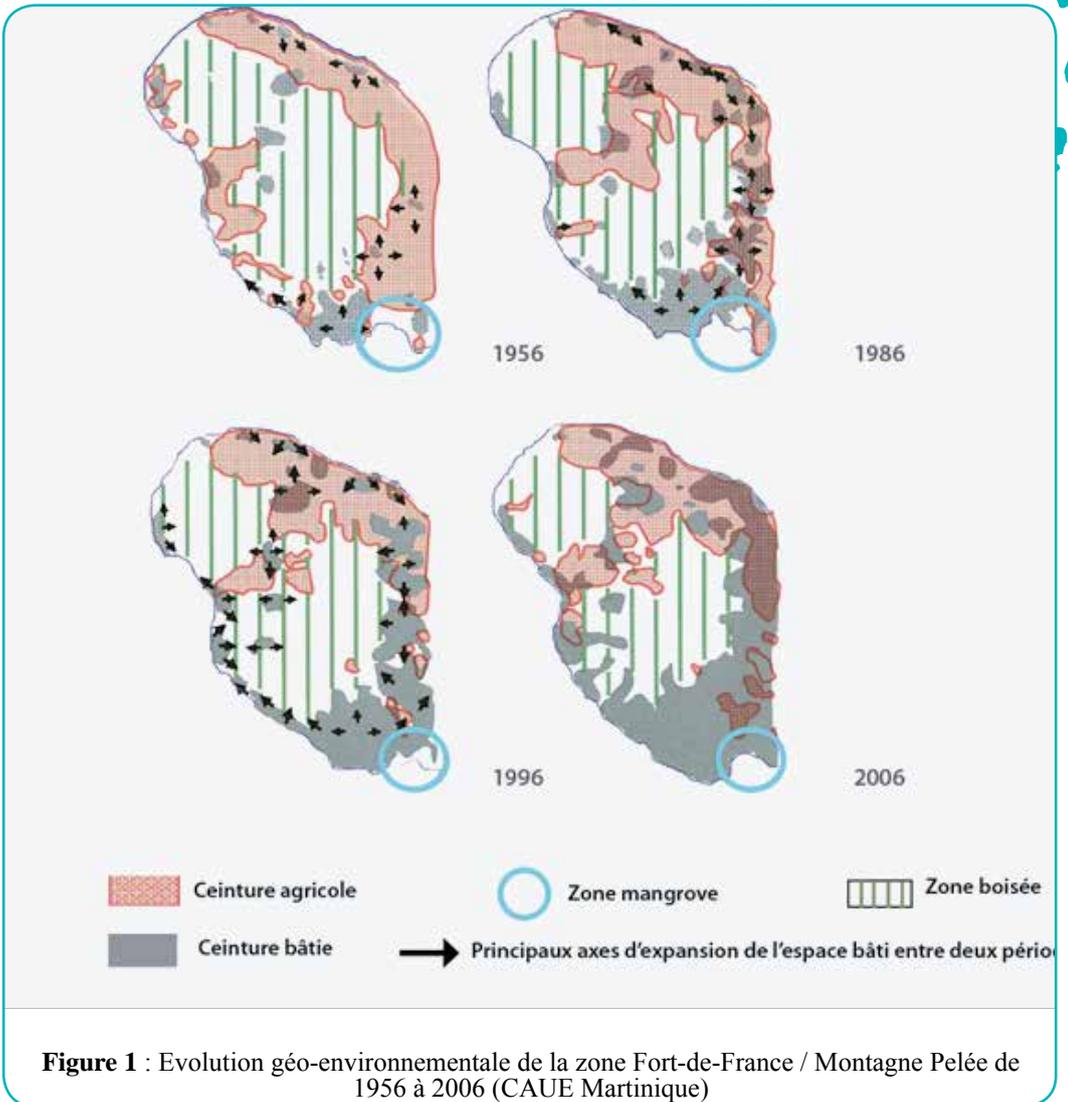
Les démarches adoptées

Le guide des arbres remarquables du CAUE de la Martinique a été réalisé dans une logique de développement durable. En effet, il invite à participer à l'écotourisme et aux loisirs de plein air, en mettant en avant des espèces arborées remarquables qui représentent d'importants enjeux économiques, sociaux, culturels et écologiques. De plus, cette action a été menée dans l'optique de conserver ces spécimens. Dans quel contexte est née cette initiative ? Pourquoi avoir choisi cet outil de communication ? A quel public s'adresse cet ouvrage ? Quelles démarches ont été entreprises pour sa réalisation ? Pour répondre à ces interrogations, il est fondamental dans un premier temps d'exposer le contexte global dans lequel évolue la biodiversité remarquable de la Martinique, avant de présenter dans un deuxième volet la méthodologie qui a été employée pour cette opération.

Le contexte

Il est désolant de constater aujourd'hui que la biodiversité de la Martinique est menacée, voire dégradée à certains endroits. En effet, bien que le territoire soit encore globalement très boisé (un peu plus de 65 %), des espèces animales et végétales tendent à disparaître continuellement, particulièrement dans un cadre insulaire où l'espace est limité et où la pression anthropique demeure de plus en plus forte. Néanmoins, des actions sont menées régulièrement par le Parc Naturel Régional de la Martinique, l'Office Nationale des Forêts, le Conservatoire du littoral et bien d'autres structures politico-administratives et associatives, pour permettre de protéger le patrimoine naturel de l'île. Si l'on devait dresser un portrait de la biodiversité martiniquaise, nous insisterions sur le fait que les écosystèmes du territoire bénéficient d'une impressionnante richesse d'espèces et un taux d'endémisme assez élevé. Cependant, les espèces localisées dans les zones les plus accessibles (plaines, littoraux), sont plus exposées au processus de dégradation. Les actions de préservation, bien

qu'existantes, restent encore trop restreintes. Si l'on se réfère à la figure 1 montrant l'évolution géo-environnementale de la zone Fort-de-France / Montagne Pelée entre 1956 et 2006, nous pouvons observer que les espaces boisés se sont considérablement réduits en moins d'un demi-siècle, contrairement aux ceintures anthropiques (agricoles et bâties



confondues) qui se sont étalées sur le territoire étudié, et ce, de manière accélérée entre les années 1980 et 2000. En effet, l'étalement des zones anthropiques déjà existantes, l'apparition et la densification d'autres espaces bâtis, la consommation spatiale agricole, ainsi que le mitage, représentent les principaux facteurs de la dégradation de la biodiversité. Grâce à des inventaires scientifiques de plus en plus exhaustifs et à la mise en place de zones protégées, on espère une amélioration de la sauvegarde de la biodiversité de la Martinique.

C'est essentiellement grâce à la richesse de son patrimoine naturel que la Martinique peut développer des loisirs de plein air et un écotourisme efficace. Cela





signifie donc que la dégradation, même infime, de sa biodiversité, a inévitablement un impact négatif sur ces champs d'activités économiques. En effet, les sites deviennent alors de moindre qualité, en présentant une biodiversité davantage restreinte et touchée par diverses catégories de pollutions. Par exemple, si la zone de mangrove de Ducos tendait à disparaître sous l'effet de l'urbanisation, non seulement ce serait une catastrophe sur le plan écologique, mais aussi pour les entreprises touristiques et de loisirs dépendant de cette mangrove qu'elles font découvrir par le biais de différentes activités : canoë-kayak, randonnées organisées... Ainsi, dans une logique systémique où tous les éléments environnementaux interagissent entre eux, mais aussi de développement durable, il serait suicidaire pour l'économie martiniquaise basée en grande partie sur le tourisme, de négliger la conservation de la biodiversité de l'île. Par ailleurs, dans une enquête réalisée en 2000¹ sur les pratiquants de loisirs sportifs de plein air de l'agglomération foyalaise, plus de 70 % des personnes interrogées souhaitaient se retrouver au contact de la nature, afin de pouvoir s'oxygéner et évacuer le stress du quotidien. Cela signifie que le maintien de la biodiversité, surtout en milieu urbain, est indispensable pour l'équilibre psychologique et la santé d'une bonne partie de la population.

A la Martinique, une médiatisation de plus en plus poussée a été mise en place ces dernières années pour sensibiliser la population sur l'importance de la préservation du patrimoine naturel. Parallèlement, de plus en plus d'actions de sensibilisation sont menées dans les établissements scolaires pour toucher les plus jeunes, les adultes de demain. Il y a progressivement une sorte de conscientisation de l'intérêt de conserver la biodiversité. Malheureusement, on note encore de nos jours des formes d'incivilité. Par exemple, des individus peu scrupuleux en termes de qualité environnementale, abandonnent des débris à proximité des arbres. Cela signifie qu'il faut encore agir inlassablement pour sensibiliser davantage la population. En faisant un diagnostic sur l'état général de préservation de la biodiversité en Martinique, surtout celle des milieux anthropiques où elle est fortement dégradée ; en constatant l'intérêt majeur de développer durablement l'écotourisme et les loisirs de plein air ; en réalisant qu'il y a encore beaucoup d'efforts à entreprendre pour sensibiliser l'ensemble de la population sur le patrimoine naturel, le CAUE de la Martinique a pris l'initiative de créer un outil pédagogique sur la biodiversité notable en milieu anthropique, pouvant intéresser à la fois les touristes et la population locale. C'est donc à partir de ce constat préoccupant que l'organisme a décidé de créer un guide sur les arbres remarquables de la Martinique.

Méthodologie



Comme pour tout ouvrage, la réalisation d'un guide demande une méthodologie. Dans un premier temps, il fallait définir la valeur des arbres. Il existe des barèmes dans ce domaine. Depuis plus d'une vingtaine d'années, ont été créés des barèmes européens ou de grandes agglomérations (Marseille, Lyon, Nantes), permettant d'évaluer les arbres. Bien souvent, quatre critères simples sont pris en compte : l'indice de l'espèce et de la variété, l'indice de situation et de valeur esthétique, l'indice d'état sanitaire et de vigueur de l'arbre, puis l'indice de circonférence du ou des troncs. La valeur de l'arbre se calcule en multipliant ces quatre indices. Elle servira de référence pour le coût d'indemnisation en cas de dégâts et de perte de l'arbre. L'indice de l'espèce et de la variété correspond au prix de vente à l'unité des catalogues des pépiniéristes professionnels. L'indice de la situation et de l'esthétique s'appuie d'une part, sur un gradient esthétique (qualité esthétique moyenne, beau spécimen ayant été élagué et arbre exceptionnellement beau au port naturel), d'autre part, sur un gradient d'effectifs (arbre isolé, groupe de deux à cinq, alignements et groupes de plus de cinq spécimens). L'indice d'état sanitaire et de vigueur de l'arbre repose sur une classification de l'état sanitaire (bon ou moyen) et de la vigueur (peu, moyennement et très vigoureux). Enfin, l'indice de circonférence relate l'âge et les efforts fournis par l'arbre pour arriver au stade adulte. Il propose des classes de circonférence de tronc ou de circonférences cumulées en centimètres à un mètre du sol, allant de dix en dix à partir de 10 centimètres. Plus la circonférence est importante, plus l'indice est élevé. Le CAUE de la Martinique s'est inspiré de ce barème pour élaborer le guide des arbres remarquables.

Avoir des connaissances de ce que l'on veut préserver est nécessaire. Il était donc indispensable de se rendre sur le terrain pour entreprendre une longue phase de repérage et d'observation de spécimens arborés sur l'ensemble de la Martinique, essentiellement en milieu anthropique. Il fallait que ces arbres restent facilement accessibles au grand public (visiteurs et résidents). De ce fait, n'ont pas été choisis les arbres localisés dans des endroits très enclavés, dans des espaces forestiers impénétrables, sur des pentes abruptes et dangereuses, dans des propriétés privées peu accessibles, même si beaucoup d'entre eux présentaient d'excellents critères de remarquabilité. La localisation des arbres fut donc un critère de sélection déterminant. Par ailleurs, pour permettre un circuit d'évasion couvrant l'ensemble de la Martinique et montrant plusieurs types paysagers, il a été nécessaire de choisir un ensemble d'arbres de façon à ce que leur distribution spatiale soit assez éparse à l'échelle de l'île. Autre grande difficulté à surmonter, la contrainte numérique. En effet, seulement une quarantaine de spécimens pouvaient être montrés dans un guide. Enfin, le CAUE a mis en place une sorte de « casting » d'arbres, à partir de différents critères de

¹ Enquête réalisée dans le cadre de la thèse doctorale de Corinne PLANTIN soutenue en 2006, intitulée « Les cultures urbaines sportives et artistiques d'origine états-unienne : Exemples du hip-hop, du body system et de la glisse urbaine dans l'agglomération foyalaise ».



remarquabilité dont certains demeurent très subjectifs : beauté, dimensions, forme, port, âge, histoire, rareté, légendes, environnement, capacité de résistance, manière dont ils sont perçus et vécus par la population.

Une classification simple a été établie. Cinq catégories ont été retenues : les Géants, les Originaux, les Urbains, les Historiques et légendaires, puis les Survivants. Quelle que soit la catégorie qui lui était attribuée, chaque arbre devait être photographié sous différents angles. Pour certains clichés, l'équipe du CAUE a fait appel à un professionnel, car photographier un arbre n'est point une démarche évidente par rapport à différents paramètres : souci d'esthétisme, dimensions des arbres, luminosité... Les dimensions des arbres devaient également être évaluées (hauteur de l'arbre et diamètre du tronc). Il fallait vérifier quel type de port ils avaient : boule, conique, étalé, colonnaire large, palmier, cocotier, sans port défini (type liane). Chaque fiche technique a été complétée par des données qualitatives concernant ces arbres, telles des informations communiquées par des habitants, élus, services techniques, botanistes, guérisseurs, historiens, sociologues et documents. Enfin, à partir de la classification adoptée, il a été réalisé à l'échelle de la Martinique une carte de localisation des arbres remarquables sélectionnés. Ainsi, avant une phase rédactionnelle, suite à une longue période d'observation, de prises photographiques, de mesures et d'informations sur le terrain, les données qualitatives et quantitatives récoltées ont été sélectionnées, classées et traitées. Cette investigation s'est déroulée sur de nombreux mois, soit près de quatre années.

Il était important pour le CAUE de trouver un outil pédagogique facile à manier, à comprendre et à utiliser, pour sensibiliser le grand public, mais aussi les élus. En effet, au-delà des amateurs du sport de plein air et des touristes, il était indispensable d'associer l'ensemble de la population à ce projet, afin de réussir cette action durablement. C'est pour cette raison qu'a été approuvée la décision de prendre comme outil référentiel un guide ayant un format permettant de le transporter et de le manipuler facilement. Par ailleurs, dans le guide, dans un souci de facilité de compréhension, il a été employé un vocabulaire simple, ce qui cependant n'a point empêché de mentionner les noms scientifiques compliqués des arbres présentés. Un glossaire et quelques citations sur les arbres ont été mis en avant. Non seulement le guide propose une classification des arbres par thème de remarquabilité, mais aussi par commune et par nom d'arbre. Chaque arbre est mis en valeur dans une fiche de présentation contenant ses noms scientifique et usuel, un petit texte apportant des informations sur le spécimen, une légende évoquant les dimensions et styles de port d'arbre, ainsi qu'une à plusieurs photographies. A partir de cet ouvrage, les lecteurs peuvent parcourir et percevoir la Martinique différemment.

De la valorisation à la gestion des arbres remarquables

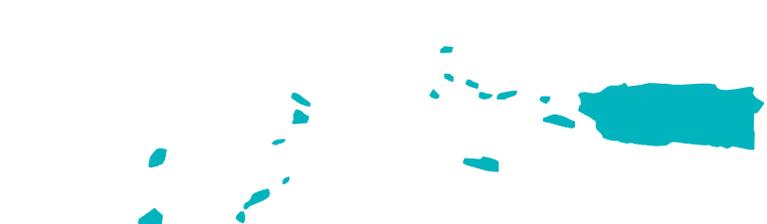
Il serait regrettable de limiter la valorisation des arbres remarquables répertoriés à un guide touristique et de loisirs distribué dans différents points de vente. En effet, il faudrait que cette initiative incite les acteurs politiques et structures politico-administratives à s'investir d'avantage dans la valorisation, la protection et la gestion de ce patrimoine naturel. Comment peuvent-ils y parvenir ?

Les actions de valorisation et de protection

Comment valoriser un arbre remarquable ? D'un point de vue technique, il est dommage qu'un arbre notable doté d'une grande élégance soit entouré de végétaux mal entretenus ou d'éléments inertes qui obstruent ses caractères physiques de remarquabilité. Il faut dans ce cas dégager l'environnement de l'arbre notable, en éliminant les végétaux et éléments anthropiques inesthétiques (panneaux de publicité, restes de décorations de fêtes...). Il existe un manguiier notable au Saint-Esprit sur lequel sont fixés des écriteaux. A côté du spécimen, on remarque des palettes de bois et des poubelles utilisées par un petit commerce avoisinant. Son système racinaire est complètement dégarni (*cliché 2*). Cela montre à la fois ses grandes capacités de résistance et le manque d'intérêt qui lui est porté. La valorisation des arbres remarquables s'appuie sur une certaine sobriété. Elle peut également être faite par une mise en lumière ou par un éclairage indirect. Pour le fromager notable de la Pointe du Bout, la municipalité des Trois-Ilets a fait un effort de mise en valeur grâce à un éclairage nocturne. Il est possible d'aménager à côté de l'arbre une signalétique assez discrète qui relate ses caractères de remarquabilité. Dans certains cas, il est nécessaire d'installer un mobilier urbain pour empêcher les



Cliché 2 : Un manguiier remarquable agressé (CAUE Martinique)



véhicules de stationner près du réseau racinaire de l'arbre. Parfois, des bancs ou des gradins sont aménagés pour permettre aux passants de s'asseoir et de profiter de l'ombre procuré par un arbre. Ainsi, la municipalité de Trinité a aménagé des gradins en béton autour d'un pommier remarquable centenaire qui est éclairé la nuit. Cet aménagement rappelle qu'il s'agit d'un arbre à palabres autour duquel autrefois les habitants se rencontraient et échangeaient. Il est important de souligner que la valorisation d'un arbre remarquable n'entraîne pas systématiquement sa protection.

Les arbres sont des « immeubles ». S'ils présentent des intérêts historiques, socioculturels, économiques, ainsi que des critères de remarquabilité, pourquoi ne pourraient-ils pas bénéficier d'une protection au même titre que les monuments historiques classés ou inscrits en fonction du code du patrimoine ? A l'heure actuelle, si l'on observe des sites naturels, parcs et jardins protégés par les codes de l'environnement et du patrimoine, il existe aussi des textes de loi qui permettent de protéger un arbre ou un groupe d'arbres isolés présentant un ou des caractères de remarquabilité. Si un arbre notable non classé est menacé ou agressé, un inventaire des arbres remarquables peut constituer un outil de prévention, de sensibilisation, de négociation, afin de trouver des propositions, des alternatives, pour éviter l'abattage de cet arbre. Mais, il ne s'agit nullement d'un outil de protection. Une commune peut parfaitement mentionner un arbre remarquable dans son document de planification d'urbanisme tel le Plan Local d'Urbanisme (PLU), et stipuler un règlement concernant sa préservation. L'objectif à atteindre serait d'éviter les abattages, défigurations et asphyxies engendrés par des actions inopportunes. Par ailleurs, depuis 1993, il existe un outil juridique pour protéger les arbres notables. En effet, la Loi Paysage prend en compte la notion d'espace boisé classé appliquée à des arbres isolés ou en groupe. L'article L.130-1 du code de l'urbanisme sur les espaces boisés classés, a été complété dans la Loi Paysage qui souligne que ce classement peut aussi s'appliquer à des arbres isolés, des haies, des réseaux de haies et des plantations d'alignement. Par conséquent, les arbres classés doivent faire l'objet d'une demande préalable d'abattage à la commune. Il est étonnant de constater que pendant longtemps, il a existé un flou juridique en ce qui concerne le petit patrimoine naturel remarquable en milieu anthropique, alors que certains arbres notables étaient devenus de véritables reliques à préserver urgemment.

L'une des protections importantes mises en place est d'arrêter les abattages opérés inconsidérément. La valeur d'un terrain est corrélée à la présence d'arbres notables qui rendent agréable un site et mettent en valeur les constructions. L'Habitation Clément au François en illustre l'exemple. Dans les projets de construction, il faut parfois faire le difficile choix entre d'une part, conserver un arbre notable tout en lui garantissant de bonnes conditions de vie

(sans minimiser son espace vital au niveau racinaire et son volume de ramure) ; d'autre part, celui de l'abattre, tout en sachant que cette action équivaut non seulement à modifier radicalement le paysage, mais aussi à mettre fin à des années, voire des décennies d'efforts d'implantation. Généralement, lorsqu'un arbre présentait des champignons, des branches mortes conséquentes ou un tronc creux, considéré comme malade, pour une mise en sécurité, il était abattu ou maladroitement bûcheronné sans expertise scientifique, faute d'avoir des biologistes et professionnels compétents sous la main. Un autre type de protection a été adopté pour empêcher les atteintes au système racinaire. Selon le code de l'urbanisme (article L.1301), pour les arbres classés, « tout changement d'affectation du sol de l'espace boisé de nature à empêcher sa conservation est proscrit », afin de limiter les agressions qui favorisent un compactage du sol (stockage de matériaux, stationnement de véhicules...), et une imperméabilisation du sol (projets de revêtements stabilisés, pose de revêtements pavés ou de dalles).

Limiter les mauvais élagages est aussi une action de préservation. Le classement d'un arbre dans un Plan Local d'Urbanisme comme élément du paysage pour des raisons d'ordre historique, culturel ou écologique, permet aux municipalités de contrôler les élagages intempestifs et désastreux. Ces dernières n'autorisent les tailles que suite à un accord. Selon le code de l'urbanisme, la Loi du 2 mai 1930 sur les sites et monuments, et à son décret d'application n° 88-1124 du 15 décembre 1988, un arbre peut être classé « monument naturel » par décret en Conseil d'Etat, sur initiative ou après avis de la Commission supérieure des Sites, Perspectives et Paysages. D'après cette loi, « les effets du classement suivent le monument naturel en quelques mains qu'il passe [...]. Les propriétaires des monuments naturels classés ne peuvent ni détruire, ni modifier l'état des lieux ou leur aspect, sauf autorisation spéciale du Ministre en charge des Sites ». Ainsi, un arbre remarquable classé « monument naturel » ne peut être élagué sans autorisation. Un maire peut engager une procédure auprès du Tribunal administratif au titre d'un dommage de travaux publics, si l'on porte atteinte à un arbre classé. Seule une concertation des élus locaux peut amener à favoriser ces classements. Imposer une taille raisonnée permet également de protéger les arbres remarquables. En cas de nécessité d'intervention, comme pour une taille particulière ou la pose d'un dispositif de soutènement, il est possible de faire venir sur le terrain un arboriste-expert pour orienter les étapes d'intervention. Il est également impératif de protéger les arbres lors des divisions de terrains, des créations de lotissements et des constructions souterraines. L'arbre peut être menacé dans son développement par des constructions établies sur ou sous son système racinaire. Les notaires, agences foncières et géomètres devraient veiller à faire respecter les limites de division à l'extérieur des zones de protection des arbres notables, soit une distance de plusieurs mètres préalablement établie à partir du sommet de l'arbre. Les actions de valorisation et de protection des arbres remarquables sont de plus en plus nombreuses et variées.

Vers une gestion durable des arbres remarquables ?

Les premières étapes de la gestion des arbres remarquables sont les actions de valorisation et de protection précédemment évoquées. Pour permettre une gestion efficace de ces spécimens, il est indispensable de rédiger des prescriptions relatives aux arbres remarquables dans le plan local d'urbanisme (PLU). Ces prescriptions concernent plusieurs catégories spatiales : les zones classées N (naturelles et forestières), A (agricoles), AU ou U (zones urbaines). Les variantes de protection des arbres se retrouvent dans les différentes composantes des PLU : le rapport de présentation, les documents graphiques, le projet d'aménagement et de développement durable (PADD), le règlement et les annexes. Notons que le rapport de présentation doit souligner les prescriptions liées au droit de l'urbanisme, édictées dans le PADD, ainsi que le règlement du PLU. L'intérêt des arbres remarquables de la commune est mis en avant tant d'un point de vue social, économique, culturel, paysager, esthétique, qu'écologique. Le rapport fait référence : aux articles L.130-1 et L.123-1 du Code de l'urbanisme sur le classement des arbres en espaces boisés à classer et en éléments de paysage ; aux articles L.341-1 à L.341-22 du code de l'environnement (loi du 2 mai 1930 sur les sites et monuments et à son décret d'application n°88-1124 du 15 décembre 1988) ; aux articles 670 à 673 du Code civil (loi du n° 53-286 du 4 avril 1953) ; au barème de valeur des arbres et aux documents contractuels d'engagement qui en intégrant le PLU, ont une valeur juridique contraignante.

Dans le PADD qui est une innovation de la loi Solidarité et Renouvellement Urbain (SRU), sont communiquées les orientations d'aménagement et d'urbanisme de la commune. Dans les orientations d'aménagement de quartiers ou secteurs consistant à valoriser l'environnement, les paysages et le patrimoine, les arbres remarquables peuvent être considérés comme des éléments de projets et de développement durable. On retrouve dans le PADD : l'inventaire des arbres remarquables de la commune, réalisé à partir d'une concertation avec le département, initiateur d'un inventaire départemental ; un document graphique spécifique qui localise les arbres remarquables répertoriés et montre la zone de protection attachée à ces spécimens ; un justificatif du classement des arbres notables comme « éléments paysagers » préservés au titre du Code de l'urbanisme ; un tableau descriptif pour chaque arbre mentionnant l'essence, le numéro de matricule et le diamètre de la zone de protection ; le classement en espaces boisés classés des îlots consacrés à l'accueil des arbres majeurs, futurs arbres remarquables ; et les prescriptions des arbres classés éléments paysagers. Dans le règlement du PLU, sont présentées les prescriptions de valorisation des arbres notables préalablement évoquées : mentions sur les tailles, les élagages, les abattages, les permis de construire, le barème de valeur et les parcelles classées.

Si les arbres remarquables répertoriés figurent dans les documents de planification d'urbanisme, il faudrait par la suite suivre leur évolution, les surveiller et les entretenir. Ces actions ont un coût que certaines communes n'ont peut-être pas toujours les moyens d'assurer. Pour la surveillance, grâce à l'outil de l'itinéraire photographique, il est possible de localiser un arbre avec un système GPS et de le photographier à un endroit et un jour précis tous les ans. En comparant les clichés pris à deux dates différentes, on suit son évolution : dimensions, envergure, marques d'agressions faites par l'homme ou par les aléas naturels, abattage, élagage... L'entretien des arbres remarquables est aussi à prendre en compte. Certains d'entre eux sont situés au cœur d'un espace urbanisé très fréquenté. Même s'ils ont l'avantage de procurer de l'ombre, pour des raisons de sécurité, après la vérification d'experts, certains arbres méritent soit d'être élagués par rapport à des branches cassantes qui menacent de tomber, soit de suivre un traitement en cas de maladie, soit d'être replantés, voire même d'être abattus suite à un déracinement provoqué par les bourrasques d'une tempête. Ces actions peuvent être réalisées par les municipalités qui disposent d'une cellule d'urbanisme et d'une équipe technique, chargées de l'aménagement et de l'entretien des espaces verts des villes.

Il est envisageable, à partir du barème de valeur des arbres précédemment évoqué, d'établir une estimation des dégâts causés aux spécimens remarquables. Si le tronc est blessé ou l'écorce semble arrachée ou décollée, on mesure la largeur (et non la hauteur) de la plaie, en faisant une proportion entre celle-ci et la circonférence du tronc. Les dégâts sont calculés en fonction d'une classification de la lésion en pourcentage de la circonférence, allant de moins de 20 % à plus de 50 %, à laquelle correspond un classement d'indemnité en pourcentage de la valeur de l'arbre, allant de 20 % à 100 %. Remarquons que si les tissus du système de sève sont atteints sur une largeur supérieure à 50 % de la circonférence du tronc, l'arbre peut être considéré comme inguérissable et propice à des infections importantes, ce qui réduit considérablement sa valeur. Si les branches d'un arbre sont arrachées, brûlées ou cassées, on se réfère à son volume avant la mutilation. Pour cela, on établit une classification de mutilation de la ramure en pourcentage du volume initial, allant de moins 20 % à plus de 50 %, auquel correspond un classement de l'indemnité en pourcentage de la valeur de l'arbre, allant de 20 % à 100 %. Il existe un figuier maudit remarquable au Diamant situé à proximité du poste de secours. Non seulement l'écriteau des consignes de baignades est cloué à même son tronc, mais l'arbre est aussi brûlé à différents endroits, suite aux rites du Mercredi des Cendres de mise à feu du roi du Carnaval. Enfin, pour les arbres ébranlés à la suite d'un choc ayant causé des dégâts au niveau du système racinaire, les dégâts sont calculés sur





deux cycles de végétation. Si on note un appauvrissement, un dépérissement, l'arbre est considéré comme perdu. Un arbre remarquable pourrait être assuré au même titre qu'un monument historique classé.

Les municipalités en partenariat avec les structures politico-administratives spécialisées dans le tourisme, peuvent utiliser les arbres notables comme des patrimoines naturels incontournables à découvrir dans les circuits touristiques. En effets, ces patrimoines renvoient immédiatement à l'histoire, la culture, les conditions bioclimatiques et la société d'un territoire. Ainsi, les arbres remarquables, véritables témoins de l'évolution d'une société et de son milieu, méritent d'être valorisés par un tourisme culturel. Par exemple, il est nécessaire que le fromager centenaire de Saint-Pierre dont l'histoire évoque le triste épisode de l'éruption volcanique de 1902, soit mis en valeur avec une signalétique et pourquoi pas le soir par un jeu de lumières. Les arbres remarquables peuvent devenir des patrimoines qui « rapportent » aux municipalités tant sur le plan touristique et environnemental, qu'en termes d'image. Cependant, ces arbres ne doivent pas pour autant être « surexploités » comme des objets d'art de musée, sous l'effet d'une disneylandisation massive. Les arbres notables ne rapportent pas que des capitaux et de l'oxygène, ils proposent de l'ombre aux passants, et autour d'eux se rassemblent, se rencontrent et échangent de nombreuses personnes. Par conséquent, ils jouent un rôle essentiel dans le processus de sociabilisation qui demeure indispensable au bien-être d'une population. Par ailleurs, les arbres notables constituent d'excellents repères paysagers auxquels se réfèrent les habitants. Ils représentent des éléments de « gestion humaine ». Ainsi, les municipalités seraient « gagnantes » de les valoriser, les protéger, les surveiller, dans le cadre d'une gestion durable. Enfin, il est possible d'attribuer des labels, même privés, aux arbres remarquables. Celui de « Arbres remarquables de France » décerné depuis 2000 par l'association Arbres Remarquables Bilan Recherche Etudes et Sauvegarde (ARBRES), est l'un des plus connus. Depuis 2002, l'association a établi un partenariat avec l'Office National des Forêts pour se pencher ensemble sur le sort des arbres remarquables de France. Suite à un accord, les collectivités territoriales, communes, organismes publics et propriétaires privés bénéficiant de ce label, s'engagent à entretenir, protéger et mettre en valeur les arbres notables considérés alors comme des patrimoines naturels et culturels. L'association Fédération Nationale du Patrimoine peut aider à la constitution de dossiers juridiques, financiers et médiatiques, pour protéger un arbre remarquable dont on estime appartenir à la culture française.



Les critères de remarquabilité d'un arbre demeurent très variés. Ainsi, l'inventaire d'arbres notables nécessite du temps, des moyens financiers, de l'ob-



servation, des calculs et des classifications « interminables » qui peuvent démotiver les plus courageux. Il reste encore beaucoup à faire pour les arbres remarquables de la Martinique. En voyant l'état d'abandon ou d'agression de certains spécimens, il est évident que ces derniers ne font pas systématiquement partie des préoccupations majeures des municipalités qui devraient davantage les prendre en considération. Pourtant, ces arbres constituent des patrimoines naturels et culturels importants qui, grâce à une bonne gestion, permettraient aux communes de non seulement développer un tourisme et un ludisme durables, mais également de conserver des espèces menacées en milieu anthropique. De plus, ces arbres jouent un rôle socioculturel considérable et représentent d'excellents repères paysagers au sein de la population locale et touristique.

A partir d'un inventaire approfondi des arbres remarquables de l'île, il est capital d'introduire ces derniers dans les documents d'urbanisme, afin qu'ils soient mieux valorisés, protégés et gérés. La réalisation d'un guide qui leur est consacré a pour objectif d'enclencher une conscientisation au niveau des élus dont dépend inexorablement le sort de ces arbres. Mais, cette mission s'avère difficile, car durant cette investigation, plusieurs individus ont témoigné de l'absurdité et de la surdité de quelques municipalités déterminées à éliminer des arbres remarquables contre la volonté de certains habitants et mouvements associatifs, soit parce qu'elles ne savent pas qu'il s'agit de spécimens remarquables, soit parce qu'elles ne trouvent aucun intérêt à les garder en vie, ignorant bien souvent les multiples avantages qu'offrent ces patrimoines naturels. Ce qui reste dommage, c'est que l'on assiste à une capitalisation de la biodiversité remarquable qui a tendance à être protégée davantage par intérêt économique, que dans une logique purement écologique et sanitaire.

Références bibliographiques

- A.R.BRES., 2009, Guide des arbres remarquables en France, Edisud, 236 p.
- BREUIL A., SASTRE C., 2007, Plantes, milieux et paysages des Antilles françaises : Ecologie, biologie, identification, protection et usages, Mèze, Biotope, Collection Parthénope, 672 p.
- Conseil d'Architecture, d'Urbanisme et de l'Environnement de la Martinique, 2010, Arbres remarquables à la Martinique, collection du guide vert du CAUE, 71 p.
- CHAUVIN G., POUPON J., 1983, Les arbres de la Martinique, Office National des Forêts, Direction régionale de la Martinique, 256 p.
- Dalloz, 2010, Code de l'environnement commenté, 13e édition, 3085 p.
- Comité régional de Fleurissement (sous la direction de), 1999, Le livre vert de la Martinique, Gondwana Editions, ARDTM, 87 p.
- Conseil général des Hauts-de-Seine, 2004, Guide de gestion contractuelle de l'Arbre des Hauts-de-Seine, Nanterre, Environnement et cadre de vie, 125 p.
- LE BELLEC F., LEROY E., TERNISIEN A., 1997, Mon Jardin tropical Antilles Réunion, Gondwana Editions, Guide de jardinage, 503 p.
- MICHAU E., 1985, L'élagage : la taille des arbres d'ornement, Paris, Ministère de l'environnement, Institut pour le développement forestier, collection mission du Paysage, 315 p.
- PLANTIN C., Les nouvelles cultures urbaines sportives et artistiques d'origine états-unienne : Exemple du hip-hop, du body system et de la glisse urbaine, thèse doctorale de géographie soutenue en décembre 2006, 450 p.

Biodiversité et art contemporain en Martinique

Franck DORCIAC

Nos paysages sont nos monuments (Edouard Glissant)

Image, peinture, sculpture, tableau, chromatisme, installation, œuvre, artiste, public, esthétique, galerie, musée, etc., tous ces termes composent et constituent le vocabulaire de l'art. On pourrait donc penser a priori que l'art (et plus spécifiquement l'art contemporain) n'a rien à voir avec la biodiversité, cette dernière étant plus communément admise à l'aune du regard scientifique. On pourrait également penser que l'art est un domaine bien à part, qu'il n'interfère en rien avec le monde des sciences humaines, sociales, ou autres, et qu'il n'a qu'un rôle subalterne, voire futile, celui de nous distraire et de nous émouvoir, celui de nous faire oublier les tracas de la vie quotidienne, celui de solliciter notre imagination et pourquoi pas nos fantasmes, à divers degrés.

Pourtant, il n'en est rien. L'art est consubstantiel à l'être humain. Il ne s'agit ni d'art, ni d'esthétique, dès lors que la référence n'est pas humaine. Ainsi, en ce qui concerne l'essaim des abeilles, ou le terrier du lapin, même si on entend communément dire que leurs architectures sont belles, cette comparaison se fait toujours en rapport avec une production humaine, la notion de beauté étant liée à celle de l'art, même si elle n'en est plus son unique constituant. L'art est donc intimement lié à la vie de l'Homme, l'Homme ne constituant lui-même qu'une partie de la biodiversité.

Mais en quoi l'art peut-il être justement un moyen extraordinaire de traiter de la biodiversité, de faire prendre conscience des choses et de « ses leçons » (comme on disait autrefois pour désigner les sciences de la nature), de les suggérer afin de les faire accepter, mais aussi afin de faire changer nos modalités d'appréhension du monde ?

Pour parler de biodiversité et de sa relation à l'art, je souhaite mettre en lumière et convoquer le travail original d'un artiste contemporain : Serge Goudin-Thébia. Cet artiste vit en Martinique et a été un des chefs de file d'une « mouvance » artistique (qui n'est pas du Land Art), mais qui se trouve au carrefour et à la lisière de multiples sensibilités et pratiques artistiques contemporaines, nées d'une symbiose avec la nature, tirant ainsi parti de toute la richesse de la biodiversité martiniquaise.

Quelques repères de l'art dans sa relation avec la nature

Dès la seconde moitié du XX^{ème} siècle, certaines pratiques artistiques se sont orientées vers la préoccupation de notre relation à la terre et à la biodiversité. Un retour à l'origine élémentaire se concrétise par une préférence pour la matière (minérale, végétale, etc.) et une orientation pour tout ce qui est en relation avec la terre et avec la nature. L'imaginaire lié à la terre devient une préoccupation importante, un objet d'étude, une problématique plastique, auprès de beaucoup d'artistes contemporains (Robert Smithson, Richard Long, Andy Goldsworthy, Nils Udo, etc.). Ce sont surtout les américains (au début des années soixante), avec leurs territoires immenses à conquérir, qui ont marqué notre appréhension du paysage, de la nature et plus généralement, notre prise de conscience écologique. Cette époque correspond aussi au développement des idées du philosophe français Gaston Bachelard à propos de la poétique de la matière et notamment des quatre éléments (eau, air, terre, feu), à travers le prisme de l'onirisme.

Dans les années soixante, et un peu au-delà, les artistes (classés malgré eux Land artists) décident de changer l'image de l'art, de sortir des galeries new-yorkaises, de partir à la conquête de l'ouest américain, afin de toucher, sentir les faits oubliés, pour créer des œuvres gigantesques à l'instar des temples incas ou des pyramides d'Égypte. Pour rendre compte de leurs démarches, et à la différence d'œuvres traditionnelles (tableaux de peinture, sculptures, etc.), les œuvres du Land Art ne peuvent fonctionner seules. Elles ont besoin de « béquilles », c'est-à-dire d'éléments extérieurs qui leur permettent d'être diffusées ; elles nécessitent des films, des photographies, des croquis, des cartes, des vues topographiques, qui sont ainsi offerts au public, non pour expliciter seulement le travail, mais parce que ce type d'œuvres fonctionne ainsi, est constitué comme cela et pour cela. Il y a donc une volonté de dépasser le territoire de l'art en trouvant de nouveaux modes d'expressions du sensible et de l'imaginaire.¹

¹ Je pense notamment à l'artiste allemand Joseph Beuys qui planta 7000 chênes à la Documenta de Kassel en 1982.



La biodiversité martiniquaise et l'artiste Serge Goudin-Thébia

Serge Goudin Thébia (né en 1945) est un artiste et un poète, ami et confident d'Aimé Césaire, de René Ménéil ou d'Edouard Glissant. Il a beaucoup œuvré dans le sens d'une pratique artistique en liaison directe avec les choses de la nature. Il est l'héritier direct de toutes ces idées et de toutes ces tendances des années 60-70 (Land Art, art conceptuel, résonances écologiques, Beuys, Fluxus, Situationnisme, etc.). Serge Goudin-Thébia a un peu plus de vingt ans quand ces mouvances artistiques font leurs apparitions sur la scène internationale. Serge Goudin-Thébia les capte, les assimile, les incorpore alors. À la recherche d'un père mythique guyanais, il retrouve son père en Guyane (à l'âge de trente-deux ans), mais c'est aussi...la Guyane et toute sa spécificité qu'il découvre aussi. Sa pratique plastique et poétique va donc rendre compte de tout ce magma que constituent ses divers apports : apports de savoirs sur l'art, sur les mouvements révolutionnaires, sur le sacré, sur la créolité, sur le métissage, etc.

Basé en Martinique depuis fort longtemps, il a non seulement exposé dans la Caraïbe, mais aussi en Europe, au Japon, au Brésil, etc. Très proche et sensible aux messages que lui inspire la nature (et toute sa diversité), dès le milieu des années quatre-vingts, il a intégré les forces et signes de la nature dans son langage pictural et plastique. Le réel de ses installations a dépassé celui de la représentation de la seule peinture. « Arpenteur de paysages, cueilleur d'éléments naturels, collecteur de signes, découvreur d'inscriptions et de traces sur les roches, sur les rivages, sur les écorces, il tente de décrypter ce qu'il considère comme une sorte d'*écriture sacrée*. Il questionne son environnement immédiat. Il considère le monde comme une forêt d'indices. Il est capteur d'indices et d'énergies qu'il transmet à son tour. », écrit Dominique Berthet.²

Nous le disions un peu plus haut, après avoir séjourné en Guyane à la recherche de ses origines (d'une mère catalane et d'un père guyanais), Serge Goudin-Thébia verra son travail atteindre sa maturité en Martinique, lieu qui l'a largement inspiré, qui lui a donné la force et les raisons nécessaires à son travail. On peut distinguer trois phases dans sa production plastique. Dans un premier temps, son environnement naturel immédiat alimente son travail, et

plus spécialement à partir de matériaux issus de la mer : morceaux de corail, bois flottés, coquillages, sable, etc. Il vit à Tartane, sur la presqu'île de la Caravelle, entre mer, forêt tropicale, oiseaux de diverses espèces venant picorer sur sa terrasse balayée par les alizés. Dans un second temps, son environnement naturel encore plus immédiat lui dicte la voie des *Guerriers de l'Absolu*, qui donneront à son œuvre une dimension reconnue et remarquée par le très célèbre Commissaire d'exposition Jean-Hubert Martin lors de la Biennale d'Art contemporain (Lyon-France, 2000). Il fabrique en effet d'étranges personnages à partir des feuilles géantes et atypiques du raisinier de la Martinique (*Coccoloba pubescens*). S'enchaîne ensuite la série des livres de feuilles. « Ces œuvres sont des condensés de monde, des concentrés d'émotions, des réservoirs de sensations, des révélateurs de sens, des émetteurs d'énergie. » écrit le Professeur Dominique Berthet ; le poète Kenneth White, créateur du concept de *Géopoétique*, dira de lui qu'il a su saisir « l'Écriture de la terre ».



Cliché 1. Serge Goudin-Thébia, Les Guerriers de l'Absolu, 1998 (Robert Charlotte)

Une œuvre-clé : Les Guerriers de l'Absolu

Abordons plus précisément une œuvre-clé de Serge Goudin-Thébia (*cliché 1*). Que nous révèle-t-elle ? Que donne à voir l'image de son installation intitulée : *Les Guerriers de l'Absolu, 1998 –2000* (l'élaboration de l'œuvre s'est faite dans cette période et il est, bien entendu, très difficile de désigner une date arrêtée.). D'abord, l'installation se situe dans une galerie ou un musée (Fonds Saint-Jacques, Sainte-Marie, Martinique), une pièce rectangulaire dans laquelle siègent des personnages, nonchalamment assis dans des chaises longues, neuf en tout : quatre à droite, quatre à gauche, et un personnage au centre. Derrière eux, sept lances - peut être leurs armes - appuyées contre le mur blanc du lieu d'exposition qui se situe sans doute sous les Tropiques, si on en juge non seulement par la présence du climatiseur, mais aussi et surtout,

² Dominique Berthet, « Faire œuvre avec le lieu », *Une œuvre de Serge Goudin-Thébia*, Paris, L'Harmattan, 2007, p. 66.





par l'architecture coloniale du bâtiment : ouvertures à persiennes, sans fenêtres vitrées, laissant passer plus facilement l'air des alizés, blancheur des murs épais maintenant ainsi dans la pièce une relative fraîcheur, l'ensemble érigé sur un superbe parquet de larges lames de bois exotique, de Courbaril ou d'Angélique.

Mais les personnages de Serge Goudin-Thébia ont tout de même une particularité : ils ne sont pas comme vous et moi, faits de chair, d'os et de sang ; ils ne sont ni des sculptures en plâtre, ni en marbre. Ces êtres sont composés de feuilles, et pas n'importe lesquelles : celles de *Coccoloba pubescens*, raisinier que l'on trouve en Martinique. Ces feuilles ont la particularité d'être gigantesques, très larges, mais d'être aussi très résistantes, à moins qu'elles ne soient mouillées. Elles sont reliées entre elles par de fines baguettes de bambou. C'est tout. Leur amoncellement, leur poids, leur envergure, le fait que certaines soient préalablement enroulées, mises en boules, ou tout simplement compressées, étirées ou étalées, suffit à leur donner présence, à faire corps par empilement. Il s'agit en fait de feuilles, empilées, mises bout à bout, ça et là, pour montrer l'aspect anthropomorphique que peut prendre un tas de feuilles.

Le geste de l'artiste est donc essentiel. Il ne sculpte pas au sens conventionnel du mot, il n'enlève pas de matière, mais il en rajoute sans cesse, tel un « mille feuilles »³. Un peu comme Andy Goldsworthy, qui utilise le plus possible des éléments naturels empruntés directement sur le site dans lequel il travaille, Serge Goudin-Thébia se sert essentiellement de matériaux naturels : des feuilles et des piques de bambou. Il pique les feuilles pour les relier et leur donner sens, il pique ainsi pour sculpter. Le geste de Serge Goudin-Thébia tient un peu de ce côté « gado haïtien »⁴. Il choisit les feuilles, il improvise. Pas de projet, pas de préalable, encore moins de dessins préparatoires. Avec Serge, il ne faut surtout pas s'attendre à une démarche scientifique de l'œuvre ou de la pratique, dans laquelle opérations et procédures plastiques pourraient être codifiées et prévues. Tout est fait dans et par l'instant, c'est la particularité de la matière qui dicte les choses. Et quelles choses : une leçon de nature selon laquelle rien n'est définitivement terminé, que tout est recommencement.

En recomposant des figures humaines en feuilles végétales et piques de bambou, ces œuvres parlent de nature car elles synthétisent le déclin et la renaissance des choses, elles « annoncent un retour, nous avertissant que dans la nature tout déclin anticipe une renaissance, une régénération, que toute chute prépare un nouveau bourgeonnement, que tout démembrement sert à assurer un remembrement (...) Les silhouettes végétalisées

ne sont plus les survivants d'un passé révolu mais des costumes d'êtres à venir, des promesses de vie survivant à toutes les agressions⁵». Les personnages feuillus de Serge Goudin-Thébia sont donc constitués à la fois de vide et de plein. Les feuilles forment corps. Ses sculptures végétales renvoient un peu aux sculptures de Richard Deacon qui n'ont pas d'armature interne. Comme l'a souligné Mickael Newman⁶, en 1985, dans une étude sur le sculpteur anglais, « surface et structure sont », dans ses œuvres, « coextensives » ; elles coïncident.

En fait, quelle est la genèse des guerriers ? Je le disais un peu plus haut, pas de calcul chez Serge Goudin-Thébia. L'aventure des guerriers est née d'un hasard. En effet, Serge, qui vit dans une maison créole en bois sur la presqu'île de la Caravelle a été interloqué un jour par les aboiements de sa chienne Tahé. Cette dernière semblait avoir peur d'un amoncellement (des larges feuilles mortes et sèches) qui se trouvait vers son atelier, en aval de sa « maison suspendue » dans la forêt tropicale. L'intérêt porté par sa fidèle chienne déclencha chez lui cette piste de recherche. L'idée de leur donner forme et sens était alors née. Le geste de Serge Goudin-Thébia métamorphose ainsi des feuilles sèches, normalement destinées au feu. Il leur donne une nouvelle vie⁷, une vie propre, teintée d'un aspect mortuaire. En effet, ces personnages nous renvoient à l'idée des morts-vivants, à des êtres végétatifs non doués de mouvement : « Ces êtres gigantesques sont comme nos doubles figés ou encore nos effigies. N'est-ce pas une espèce de cérémonie mortuaire à laquelle nous assistons ?⁸ ».

3. Nom d'une pâtisserie faite de pâte feuilletée.

4. Le « gado » est un sorcier en Haïti. Il pique à l'aide d'une aiguille des poupées pour jeter un mauvais sort aux gens qu'il convoque.

5. Jean-Jacques Wunenburger « Les gardiens de la terre », catalogue-livret du CD-ROM de l'artiste, juillet 2000 (non paginé).

6. Mickael Newman, « La face des choses », Art Press, n° 90, juillet 1985, p. 27

7. Henry Moore : « Si une sculpture a sa vie et sa forme propres, elle sera vivante ». *Henry Moore Intime*, Paris, Editions du Regard, 1992, p.58

8. Seloua Boulbina, catalogue-livret du CD-ROM de l'artiste, juillet 2000 (non paginé)



Mais revenons un peu plus à l'installation spécifique composée de neuf personnages. Le personnage central au corps feuillu (et non velu) est recouvert de peinture bleue, peinture du cosmos, emblématique des œuvres antérieures et géopoétiques de Serge Goudin-Thébia (dans les années 1985-1990)⁹. Une impression de mal être subsiste, ou arrive immédiatement à l'esprit, un peu comme si ces êtres nous renvoyaient à l'image... de notre propre mort, de notre décomposition. C'est un peu le même type de malaise que l'on a lorsque l'on se trouve face aux sculptures hyperréalistes de Ron Muech (artiste contemporain fabriquant d'immenses sculptures - de personnages - plus vraies que nature, aux échelles variées, et poussant le détail jusqu'à incruster dans la peau de ses sculptures, la pilosité de ses personnages). De plus, « nos héros semblent fatigués ; les bras leur en tombent ». Heureusement, il y a ces chiliennes pour les supporter. Elles ne sont pas toutes identiques : certaines sont en bambou, d'autres sont celles venues du commerce, revêtues de tissu madras rappelant ici l'identité créole des guerriers.

Mais alors à quelle guerre se réfèrent les personnages de Serge Goudin-Thébia ? À la recherche d'une vie parfaite, à la lutte pour conserver ou pour sauver une identité idéale, et pourquoi pas caribéenne ? On ne le saura jamais, car ils sont muets, ils ne sont pas dotés de la parole et c'est la raison pour laquelle ils nous la laissent :

« ou bien parler par ma bouche
n'aie crainte
n'aie crainte, je te la prêterai ¹⁰ ».

Sur l'image, derrière les guerriers, on aperçoit des armes – longues piques de bois flottés ou de bambous – qui renvoient à une œuvre précédente de Serge : « l'écriture de la terre » (vers 1992-1993). Dans cette œuvre, l'artiste avait disposé au sol sept ardoises dont « six ardoises d'écolier » contenant des surfaces gravées, de la peinture noire ou bleue, ainsi que des collages divers (coquillages, objets de la mer, etc.). La septième était une pierre plate, brute, non immaculée, une ardoise à l'état naturel. Toujours au sol, face à ces ardoises, Serge avait posé sept morceaux de bambou, certains à l'état brut, d'autres peints en bleu, dont le bout était taillé en pointe, telle une plume, symbolisant ainsi l'écriture. « Ce qui est le plus souvent souligné par sa mise en évidence, sa présence particulière, c'est la beauté des ossements, d'une pierre, d'une coquille d'oursin ou

d'un morceau de corail. L'objet naturel, fragment du grand livre de la nature, est presque toujours le point d'ancrage, le centre d'intérêt de mon travail. Collé à tel ou tel endroit de l'œuvre, il interroge, à la manière des trépieds, par son évidence et son mystère. L'objet, même le plus banal, est doué de mystère, *a fortiori* une chose aussi naturelle qu'une pierre ramassée et choisie à cet effet, convenablement installée, elle est le premier signe d'un alphabet qui ouvre à la lecture du monde.¹¹ », souligne Serge Goudin-Thébia pour qualifier ses objets géopoétiques, issus en grande partie du monde de la mer (L'œil de l'Aymara¹², 1991 ou *Piaye*¹³ II, 1990).

Après cette période, Serge a produit beaucoup de « livres de feuilles », matériaux qu'il trouvait directement dans sa propriété, autour de son atelier des tropiques. Ces feuilles de *Coccoloba pubescens*, il les peignait parfois en partie (bleu, noir, blanc) de manière très spontanée, comme issue d'un geste dicté par une énergie céleste. Alors, ses guerriers sont une suite logique de ses travaux précédents. Ils ont pris une forme humanoïde pour mieux faire passer le message. Mais lequel ? Ils sont en guerre, pourtant ils semblent inactifs, figés, fatigués, comme en paix et au repos. Ils sont peut-être plus dans la phase de l'intervalle, de l'entre ou du métissage. Leurs armes, bien plus grandes que celles de l'œuvre *L'écriture de la terre*, mesurent environ deux mètres chacune et semblent présenter l'écriture comme étant une arme, celle de toute civilisation, celle du savoir.

En nous présentant ses personnages sous cette forme, entre végétal et humain, Serge Goudin-Thébia veut nous faire prendre conscience du vivant par l'inanimé. Ses acteurs ne s'expriment que par leur être là, et ils ne sont... que cela. C'est la présence même de la matière qui fait la preuve par neuf (et en plus, ils sont neuf guerriers) de l'existence, nous renvoyant à un temps de l'intervalle, celui de l'archaïque et celui de notre devenir, celui du repos mais aussi celui du travail ou de l'activité. Les neuf guerriers sont aujourd'hui éparpillés dans le monde, au hasard de différentes expositions, ils n'ont pu réintégrer « leur caserne », mais font encore plus parler d'eux. Laissons-les donc se reposer... Ils sont « en permission » !

⁹. A propos du bleu, l'artiste parle d'une résonance magnétique déjà en lui et d'une révélation de cette couleur lors de son arrivée en Martinique (in « Recherches en esthétique », n° 2, p. 102).

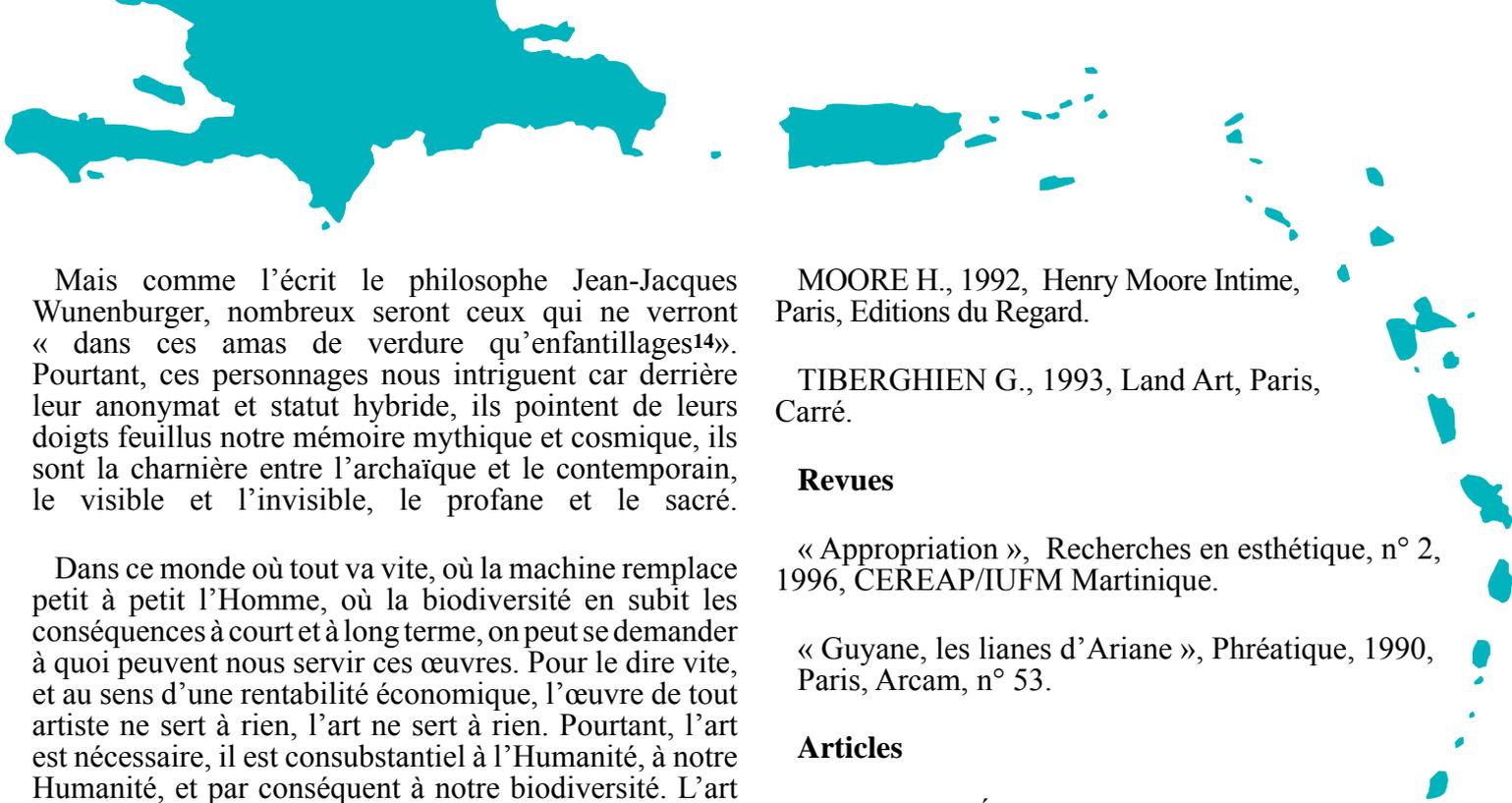
¹⁰. Serge Goudin-Thébia, *L'homme-planète*, Caracas, Fractal Systems & Design, 1991.

¹¹. Serge Goudin-Thébia, « L'immensité de l'océan pour seule longueur d'onde », *Cahiers de Géopoétique* n°2, p. 148.

¹². *Aymara* : nom d'un poisson de fleuve que l'on trouve en Guyane française et en Amazonie.

¹³. *Piaye* : mauvais sort (en créole guyanais).





Mais comme l'écrit le philosophe Jean-Jacques Wunenburger, nombreux seront ceux qui ne verront « dans ces amas de verdure qu'enfantillages¹⁴ ». Pourtant, ces personnages nous intriguent car derrière leur anonymat et statut hybride, ils pointent de leurs doigts feuillus notre mémoire mythique et cosmique, ils sont la charnière entre l'archaïque et le contemporain, le visible et l'invisible, le profane et le sacré.

Dans ce monde où tout va vite, où la machine remplace petit à petit l'Homme, où la biodiversité en subit les conséquences à court et à long terme, on peut se demander à quoi peuvent nous servir ces œuvres. Pour le dire vite, et au sens d'une rentabilité économique, l'œuvre de tout artiste ne sert à rien, l'art ne sert à rien. Pourtant, l'art est nécessaire, il est consubstantiel à l'Humanité, à notre Humanité, et par conséquent à notre biodiversité. L'art est notre seul moyen de résister aux assauts de la course dans laquelle est engagé le monde - et qui concerne quelque part - la perte de notre Humanité. En nous renvoyant au plus profond de nous-mêmes, de notre Humanité, l'œuvre intrigante de Serge Goudin-Thébia nous indique une autre voie, une autre direction, celle qui permet de réactiver « dans notre sensibilité et dans notre mémoire endormies, un écho d'ailleurs et d'avant »¹⁵.

Références bibliographiques

DORIAN F., (dir.), 2007, Une œuvre de Serge Goudin-Thébia, Paris, L'Harmattan.

DORIAN F., 2005, Le land art et après, Paris, L'Harmattan.

DORIAN F. et White K., (dir.), 1999, Géopoétique et arts plastiques, Publications Université de Provence.

GARRAUD C., 1994, L'idée de nature dans l'art contemporain, Paris, Flammarion.

GOUDIN-THÉBIA S., 1991, L'homme - planète, Caracas, Fractal Systems & design.

MOORE H., 1992, Henry Moore Intime, Paris, Editions du Regard.

TIBERGHIE G., 1993, Land Art, Paris, Carré.

Revues

« Appropriation », Recherches en esthétique, n° 2, 1996, CEREAP/IUFM Martinique.

« Guyane, les lianes d'Ariane », Phrétique, 1990, Paris, Arcam, n° 53.

Articles

GOUDIN-THÉBIA S., 1991, « L'immensité de l'océan pour seule longueur d'onde », Cahiers de Géopoétique n° 2, p. 148.

NEWMAN M., 1985, « La face des choses », Art Press, n° 90, p. 27

Autres

BOULBINA S., 2000, catalogue-livret du CD-ROM de l'artiste (non paginé)

WUNENBURGER J-J, 2000, « Les gardiens de la terre », catalogue-livret du CD-ROM de l'artiste (non paginé).

14. Jean-Jacques Wunenburger, « L'appel des origines perdues », Une œuvre de Serge Goudin-Thébia, Paris, L'Harmattan, p. 23.

15. Jean-Jacques Wunenburger, op. cit., p. 25.



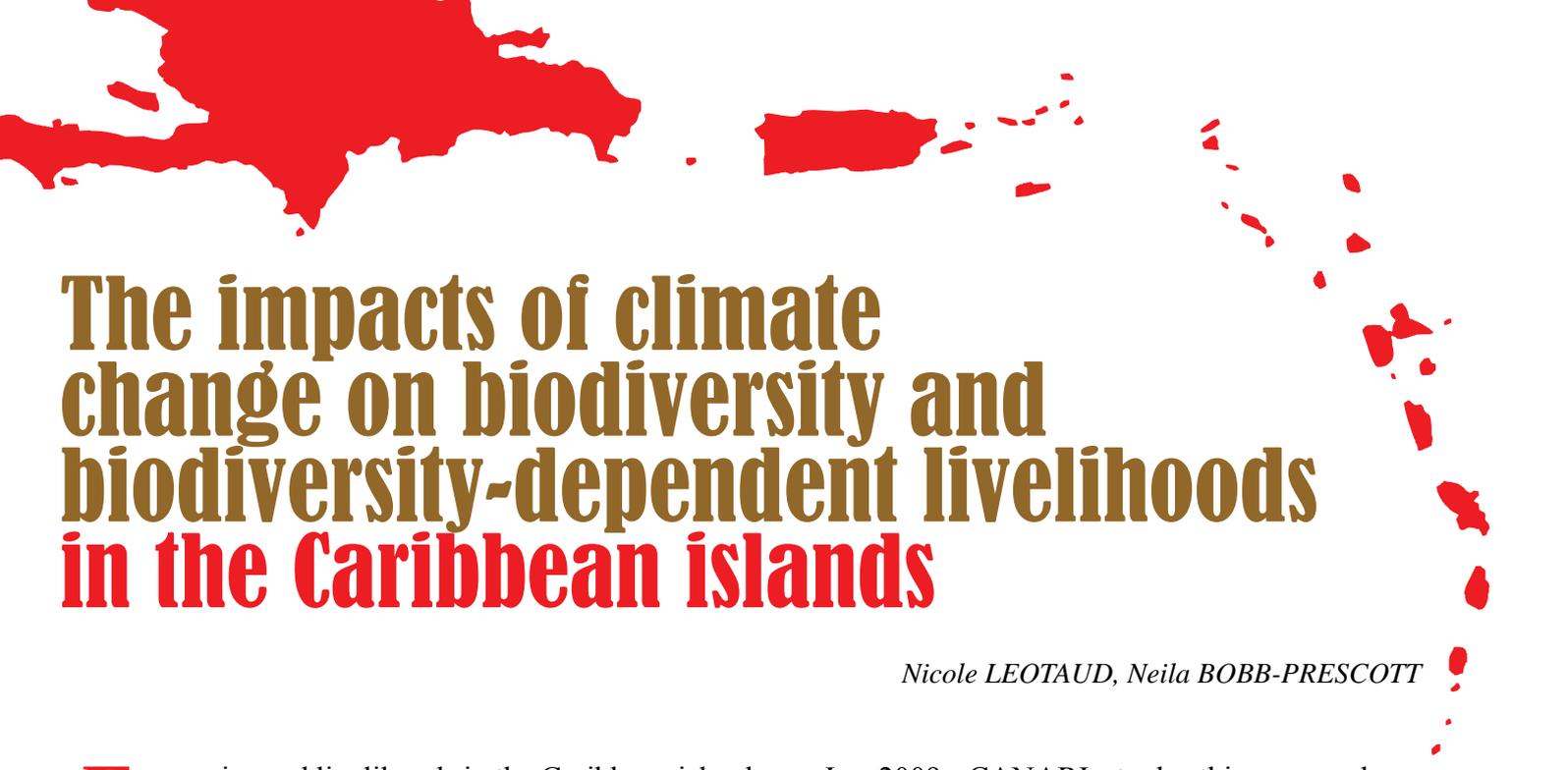


*Monde végétal - Eric STERKERS
(Concours photo DIREN Biodiversité)*

Une histoire naturelle de la Biodiversité dans les Petites Antilles



Iguane - DEAL Martinique



The impacts of climate change on biodiversity and biodiversity-dependent livelihoods in the Caribbean islands

Nicole LEOTAUD, Neila BOBB-PRESCOTT

Economies and livelihoods in the Caribbean islands are heavily reliant on natural resources and ecosystem services, which are especially vulnerable to the impacts of climate change. Understanding the vulnerability of the biodiversity of the Caribbean islands to climate change is needed to help inform policy and practical responses. Although there was important research being undertaken at the global level through the Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC), and some specific work in the Caribbean islands, a clear picture of what was happening and what was likely to happen within the region had not been developed.

The Caribbean Natural Resources Institute (CANARI)¹ implemented a project to address this need. The project was funded by the John D. And Catherine T. MacArthur Foundation and took place from 2007 to 2009. This Caribbean project formed part of a wider MacArthur Foundation programme of assessments of the impacts of climate change on biodiversity in key biodiversity hotspots in different parts of the world. The project focused on synthesising what was known but also perhaps more importantly identifying what was not known. The goal was to develop a regional research agenda and capacity needs assessment to address the identified knowledge gaps and to consider how protected area management, biodiversity protection, and conservation policy might address climate change in the region over the next decade. The scope of the project included looking at data (whether in English, French or Spanish) from the independent island countries and dependent territories in the Caribbean.

In 2009 CANARI took this research a step further in a small study to look at what would be the impact on biodiversity-dependent livelihoods. The study was funded by the United Nations Development Programme's (UNDP) Caribbean Regional Unit for Technical Assistance (CARUTA) project. The study took place in the ten participating countries (Antigua and Barbuda, Barbados, Commonwealth of Dominica, Grenada, Guyana, Jamaica, St. Kitts and Nevis, Saint Lucia, St. Vincent and the Grenadines, and Trinidad and Tobago). The study sought to identify forest-based livelihood activities in communities, actual and projected climate change impacts on these activities, and possible interventions to increase the communities' resilience to climate change.

This paper summarises findings from these two studies reported in Day (2009) and CANARI (2010).

Methods

Assessing the impact of climate change on biodiversity

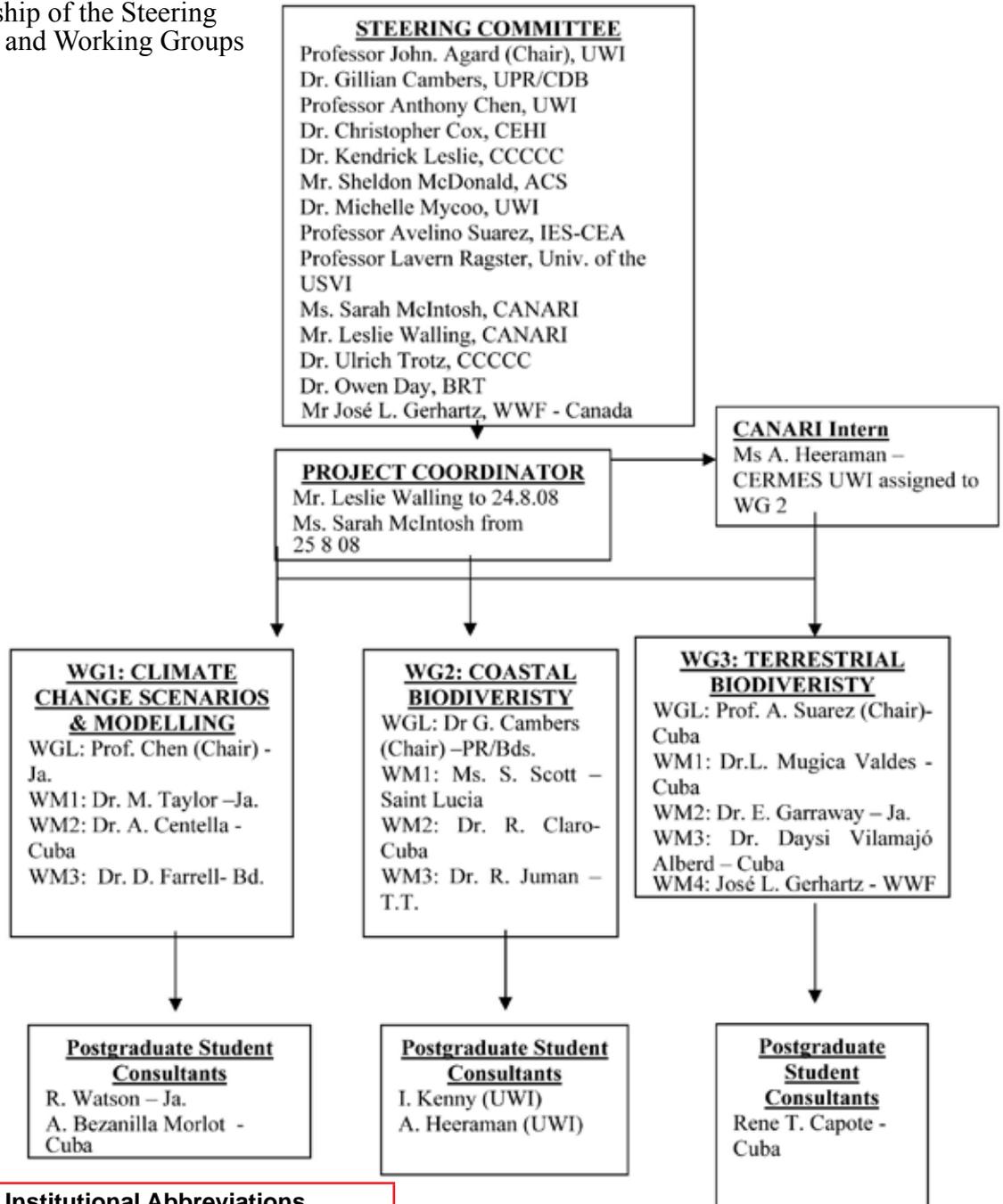
The project brought together a team of scientists in a multidisciplinary project Steering Committee and three specialist Working Groups addressing specific areas as follows:

- ▶ Working Group 1 - Climate change scenarios and models
- ▶ Working Group 2 - Impacts of climate change on coastal and marine biodiversity
- ▶ Working Group 3 - Impacts of climate change on terrestrial biodiversity

1. CANARI is a regional non-governmental policy research organisation dedicated to the equitable participation and effective collaboration of Caribbean communities and institutions in managing the use of natural resources critical to development in the insular Caribbean (CANARI, 2009)



Membership of the Steering Committee and Working Groups



Institutional Abbreviations
ACS: Association of Caribbean States
BRT: Buccoo Reef Trust
CCCCC: Caribbean Community Climate Change Centre
CDB: Caribbean Development Bank
CEHI: Caribbean Environmental Health Institute
CERMES: Centre for Resource Management and Environmental Studies
IES-CEA: Institute of Ecology and Systematic, Cuban Environmental Agency Agencia de Medio Ambiente Cuba
USVI: United States Virgin Islands
UWI: University of the West Indies
WWF: World Wildlife Fund

Country Abbreviations	Project Abbreviations
Bd.: Barbados	WG: Working Group
Ja.: Jamaica	WGL: Working Group Leader
P.R.: Puerto Rico	WGM: Working Group Member
TT: Trinidad and Tobago	

Figure 1: Coordination of various components of the research project (from Day 2009).



The team focused on assessing the state of knowledge about the expected impacts of global climate change in their respective fields, identifying gaps in the knowledge base and proposing relevant research to fill these gaps. This was done through a series of activities:

▶ Literature surveys were conducted by postgraduate students from the University of the West Indies. This was regional in scope, except for Working Group 3 where due to the very large amount of literature available on the region's terrestrial biodiversity, it was decided to restrict the literature review primarily to seven countries chosen as representative of the region. These were Cuba, the Dominican Republic, Haiti, Antigua and Barbuda, Bahamas, Dominica and Jamaica. (June and August 2007)

▶ Meetings of the Working Groups were held to prepare report outlines and divide specific tasks among Working Group members. (August-September 2007)

▶ The second meeting of the Steering Committee was held in Kingston, Jamaica, where the Working Group leaders presented progress reports and their interim findings. (February 2008)

▶ The detailed reports from each Working Group were sent to CANARI and then circulated amongst regional scientists for review and comment. (July 2008)

▶ The comments were collated and the reports synthesised for any cross-cutting issues and/or research synergies. (August 2008)

▶ The reports, comments and analysis were then presented at a regional meeting in Port-of-Spain, Trinidad. This meeting brought together the Steering Committee, Working Group leaders, regional and national policy makers and specialists from diverse fields, including communications and advocacy. Participants discussed, analysed and prioritised the research agendas and capacity needs identified in the Working Group reports. (September 2008)

▶ The three Working Group reports were finalised and the findings were also summarised in a technical report (Day 2009) and a policy brief.²

². All these documents are available on the CANARI website at

<http://www.canari.org/macarthurclimatechange.html>.



Assessing the impact of climate change on forest-based livelihoods

This assessment was conducted using:

▶ A desk study of relevant literature and telephone interviews: This looked at documentation on current and potential impacts of climate change on forests and forest-related livelihoods, examples of community forest-related livelihood activities, including those that are not a specific response to climate change, and country-specific information on laws and policies that support forest-based community livelihoods and adaptation to climate change. CANARI developed a survey instrument to guide the telephone interviews. Twenty-five persons from government agencies responsible for forestry and climate change, as well as non-governmental organisations (NGOs) working on forestry and livelihood issues, were targeted. However, only eight people were eventually interviewed because many of those selected were attending international conferences on climate change and land degradation during the project period.

▶ Three one-day country workshops in Dominica, Grenada and Trinidad: These workshops targeted stakeholders from the public sector (policymakers and technical staff with responsibilities and interests in climate change, rural development, community and social development, forestry); the private sector (tour companies and farmers); and NGOs and community-based organisations (CBOs) working with forests, forest users and/or climate change issues.

▶ A regional focus group: This was held as part of the fifth meeting of CANARI's Forests and Livelihoods Action Learning Group (ALG) workshop held in October 2009 in Grenada. The focus group was based on five discussion questions on climate change observations and projected impacts, effects on forest-based livelihoods, and recommended interventions and messages for policymakers. The focus group comprised twenty-six participants from diverse sectors representing government, academia, civil society, inter-governmental technical agencies, and the private sector.

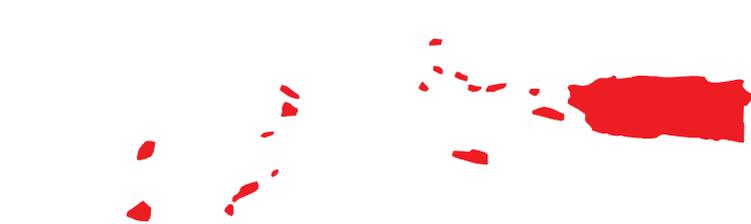
Results and discussion

Projected impacts of climate change on the islands of the Caribbean

The research concluded that regional trends and scenarios can be predicted with a fairly high level of certainty for the 21st century:

▶ Temperature: There is a very high probability (over 90%) that Caribbean temperatures will increase but the





extent will depend on actual greenhouse gas emissions. Based on the IPCC Fourth Assessment Report (AR4) report produced in 2007, this was projected to be a rise between 1.4o and 3.2 o C for the Caribbean by the end of the 21st century.

▶ **Precipitation:** There is a high probability (over 66%) that there will be drying in the Greater Antilles in June, July and August.

▶ **Sea level rise:** There is a high probability (over 66%) that sea level will continue to rise on average around the small islands of the Caribbean, close to the global mean of 0.18 to 0.59m up to 2090s.

▶ **Hurricanes:** Based on the IPCC Fourth Assessment Report (AR4) report produced in 2007, there is a high probability (over 66%) that there will be a global increase in hurricane intensity with larger peak wind speeds and heavier precipitation.

Projected impacts on terrestrial biodiversity

The literature review revealed that there has been very little research focusing on the effects of climate change on terrestrial biodiversity, including forests, in the Caribbean islands. Many impacts from climate-related phenomena and weather patterns were found to be already affecting forest resources. However, it is unclear in all instances if these changes have been observed over a long period (i.e. several decades). Expert judgment, based on regional climate change projections at the time, was used to indicate potential impacts in some instances.

▶ **Forests in the Caribbean islands** are already being degraded, fragmented, and lost due to a combination of factors related to human activity. Key impacts on forests from climate change predicted were:

▶ **Forest thinning:** Forest thinning is anticipated from breaking branches and loss of leaves (defoliation) from strong winds associated with storms, loss of crowns from storm activity and extended drought conditions, and complete uprooting of trees from hurricane activity or soil loss associated with flooding.

▶ **Changes in plant flowering seasons:** Changes in temperature and rainfall patterns will alter the microclimate of forest ecosystems and cause changes to flowering patterns.

▶ **Changes in forest composition:** This will also depend on the degree of warming, altered precipitation and transpiration rates, particularly if natural forest adaptation is slower than the rate of climatic change.

▶ **Prevalence of pests and diseases.** Warmer temperatures generally create

conditions for the proliferation of plant pests and diseases. The effects vary from defoliation and growth loss to timber damage and massive forest die backs.

▶ **Reduction in tree and wildlife populations:** Forest fires during droughts destroy forest biodiversity. Additionally, unfavourable climatic conditions cause biodiversity to die back or migrate. Changes in temperature and rainfall patterns will also cause disruptions in mating and feeding habits of birds and insects.

Overall, these projected impacts are likely to mean reduced resilience of forests in the Caribbean to adapt to the continued cumulative impacts of climate change and other threats.

Projected impacts on coastal and marine ecosystems

Much of the research on the effects of climate change on the region's coastal and marine biodiversity is still in its infancy and has focused on certain species (such as sea turtles) and particular ecosystems (for example coral reefs). Predictions on the impacts on coastal and marine biodiversity on specific ecosystems were:

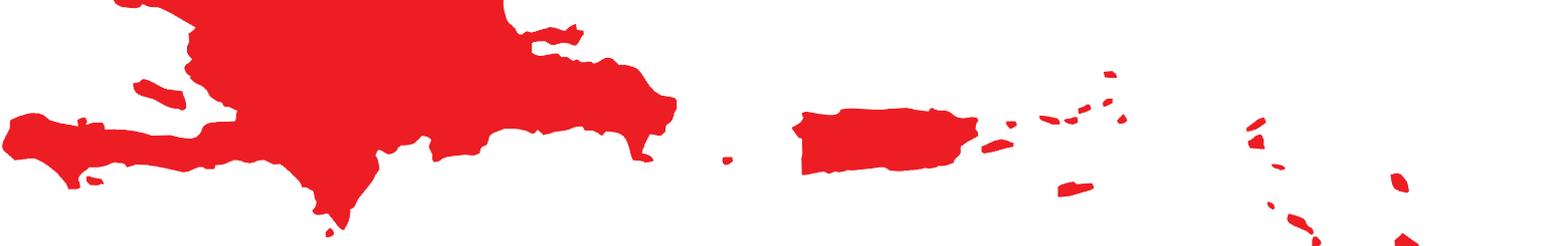
▶ **Mangroves:** Overall, climate change is expected to exacerbate the already serious problem of loss and degradation of mangrove forests and their species, but changes are likely to be highly variable and site specific. Sea level rise will be the most significant problem, as mangroves often have limited space to move landward due to sea defences and other types of coastal development. But if sedimentation rates keep pace with rising sea levels mangrove forests could remain largely unaffected. Increased salinity caused by decreased rainfall and river outflows may result in reduced seedling survival and growth rates. On the other hand, research indicates that higher atmospheric carbon dioxide levels, rising temperature and increased precipitation could increase mangrove productivity and expand the geographical range of some species.

▶ **Freshwater wetlands:** Saline intrusion may result in the loss of freshwater wetlands.

▶ **Beaches:** According to monitoring at 200 sites in nine eastern Caribbean territories, erosion is already being seen at 70% of the sandy beaches. This is being caused mainly from tropical storms and hurricanes, with beaches failing to return to their pre-storm levels. Like mangroves, the ability of beaches to migrate inland will be constrained by sea defences and other coastal development.

▶ **Coastal forests:** Already reduced to narrow strips of vegetation associated with beaches, coastal forests are likely to be further reduced due to stronger hurricanes and sea level rise.





► **Seagrass beds:** There has been little research on the impacts of climate change on seagrass beds but potential threats may come from rising sea level, changing tidal regime, localised decreases in salinity, damage from ultraviolet radiation, and more frequent and intense storms and hurricanes. However, again like mangroves, increased carbon dioxide levels may increase productivity of seagrass beds.

Coral reefs: Climate-related impacts are exacerbating the effects on coral reefs that are already being severely stressed by a mixture of human-imposed threats. The cumulative effects are likely to weaken coral reefs and reduce their resilience. Widespread coral bleaching has only been recorded in the Caribbean after 1983, with a particularly severe event in 2005 across the Caribbean basin which has been partly attributed to climate change. Mass bleaching in the past two decades has also been linked to El Niño events. The increase in the intensity of hurricanes and the frequency of intense rainfall events caused by climate change will increase coral mortality on near shore reefs from sedimentation, lower salinity and physical damage. Increasing atmospheric carbon dioxide may reduce ocean pH, reducing calcification rates of corals. Warming can increase the virulence of pathogens but this has yet to be proven.

► **Coastal and pelagic fish species:** These species are considered to have been overexploited since the 1980s. Studies have shown that climate change will decrease fish diversity, density and biomass on reefs because of a reduction in coral cover from bleaching and algal overgrowth. Climate change is also predicted to drive species ranges toward the more cold waters. This will result in local loss of species and may potentially result in extinctions where dispersal capacity is limited or suitable habitat is unavailable. Distribution and abundance may be affected by changes in growth, survival, reproduction, or responses to changes in other trophic levels. Harmful algal blooms, which are usually associated with upwelling systems, could also increase as a result of climate change and variation in wind regimes.

► **Sea birds:** In general, research on the possible impacts of climate change on sea birds has focused on North America and Europe. It is expected that changing seasons will affect bird seasonal responses, egg laying dates, migratory timing, and habitat.

► **Marine mammals:** These species are already under threat, and seven species found in the Caribbean are classified as endangered. One of the greatest threats may come from changes in the distribution of food resources, such as fish and plankton, as a result of changing oceanographic conditions. Migratory marine mammal species are likely to be affected by climate change at some point of their life cycles. While some species may increase in abundance of range, the more vulnerable species may be more at risk of extinction.

► **Sea turtles:** Already under threat, with some species classified as endangered or critically endangered, climate change is expected to further stress sea turtles. Sea level rise in particular will cause beach erosion and reduction of available nesting sites. Rising temperatures are likely to affect reproduction since sex is determined by temperature during incubation.

Projected impacts of climate change on forest-based livelihoods

Forest-based livelihoods

Forest resources are used for both subsistence and commercial purposes in the Caribbean islands. Uses include for edible plant products, edible animals and animal products, animal fodder, medicine / tonics, fuelwood, fencing and construction, implements and tools, and craft. These uses are important but there is little quantitative information on the extent and value of forest products extracted from forests, with the exception of timber and wildlife resources.

Forests also provide essential ecosystem services, which, in many cases, can be regarded as outweighing their production value. These services include: soil and water conservation in the watersheds; coastal protection and links with marine ecosystems from mangrove forests; and habitat for biological diversity.

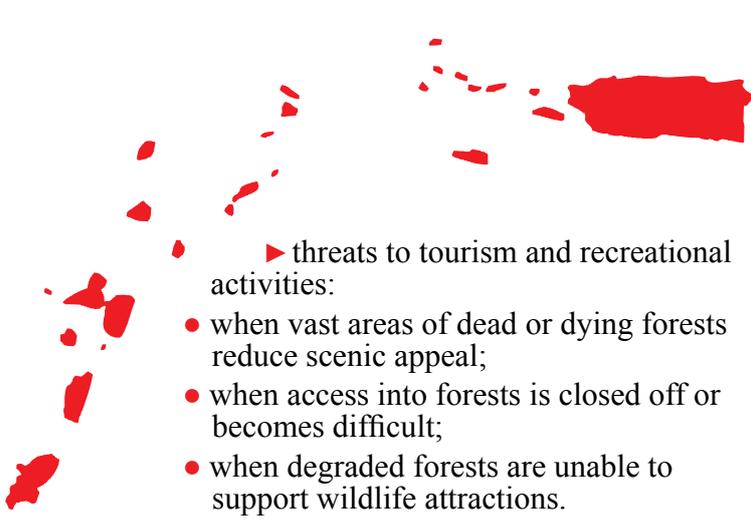
Forests are also important in Caribbean culture and recreation and are a resource for ecotourism, a major economic sector in the Caribbean. In some islands, rural communities are heavily dependent on forest resources for their livelihoods, for example the Carib Indians in Dominica.

Impacts from climate change

Although there have been no specific studies on the effects of climate change on forest-based livelihoods in any of the countries studied, observations and anecdotal reports highlighted the following climate change impacts on livelihoods:

- loss or reduction of ecosystem services from degraded forests;
- reduced availability of subsistence materials (e.g. food, fuelwood, medicines, construction material) from forest fires, storms, disease or drought;
- reduced availability or quality of forest products sold (e.g. seeds for jewellery-making washed away in heavy rains, low plant productivity in drought conditions).





► threats to tourism and recreational activities:

- when vast areas of dead or dying forests reduce scenic appeal;
- when access into forests is closed off or becomes difficult;
- when degraded forests are unable to support wildlife attractions.

Conclusions

Research priorities

The studies highlighted several priorities for further research into understanding what will be the climate changes, how these will impact on biodiversity, and how livelihoods will be affected. These are highlighted in Table 1.

Table 1: Research priorities for understanding what will be the climate changes, how these will impact on biodiversity, and how livelihoods will be affected in the Caribbean islands.

Research on climate change trends:

- **Global climate models need to be downscaled** to improve the accuracy of regional and national scenarios through increasing the number of models to which the region has access. This is being addressed by the Caribbean Community Climate Change Centre (CCCCC), drawing on the ensemble of 16 global models from the UK's Hadley Centre.

- For improved scenario generation, **additional data needs to be collected** by an increased density of monitoring stations capturing daily information over a long period (30 years or more), as well as secondary or derived information (e.g. from non-traditional archives such as records of sugar plantations, agricultural and hydrological bodies). This needs to include data on wind, sea surface temperature, radiation, relative humidity and evapotranspiration; and information on the effects of El Niño Southern Oscillation, North Atlantic Oscillation and variability in tropical cyclones.

Research on the impacts of climate change on terrestrial biodiversity:

- Most studies are limited to a national or local scope, and more research is needed taking a **regional perspective**.

- There is a large amount of information available that needs to be **transferred to maps or geo-referenced databases** to assist with regional modelling and policy-making.

- More work is needed on **designing and developing models** at the level of both species and ecosystems.

- Research is needed on the frequency and extent of fires (e.g. forest fires), how these are likely to be affected by changes in temperature and precipitation, and the impact on habitat loss and vulnerability to invasive species.

- **Traditional knowledge needs to be documented** on key species used for food, medicine, and those considered as important genetic resources.

Research on the impacts of climate change on coastal and marine biodiversity:

Research needs to focus on:

- **long term monitoring** of changes in coastal and marine ecosystems;

- system connectivity;

- modelling of **circulation changes** in the Caribbean;

- **sea level and sea surface** data collection;

- vulnerability of key species to thermal stress, ocean acidification, and disease;

- assessment of threat from **invasive species**;

- **algal blooms, plankton and ocean productivity**;

- **remediation** techniques and ecosystem **resilience**;

- assessing the **effectiveness of specific conservation strategies**, such as protected areas.



Research on the impacts on forest-based livelihoods

- More multi-disciplinary research that examines the **linkages between climate change, human well-being and ecosystem services**.
- Multi-disciplinary research as well as documentation of traditional knowledge on **observed and predicted impacts** of climate change on forests and forest-based livelihoods in the islands of the Caribbean.

Communication and policy priorities

Broader recommendations on needs for policy and practice made by the studies highlighted several key areas as priorities.

► Improved management and dissemination of climate and other data is needed, including through improved regional coordination in data collection and dissemination (including records of metadata), ensuring that data is in digital form and meets the adopted global and regional standards, and translating data onto maps and geo-referenced databases.

► Human resource capacity needs to be improved so that there are sufficient persons with the technical expertise who can combine disciplines (such as meteorology and the biosciences) to effectively assess and/or examine vulnerability or adaptation. An additional concern is the ‘aging’ cadre of professionals in the meteorological institutions of the region. Building capacity to conduct multi-disciplinary studies is a key priority.

► Technical capacity needs to be improved for example to address the high cost of maintaining and calibrating meteorological instruments, which has resulted in a gradual deterioration of the meteorological network. High-performance computers and massive data storage systems are needed to generate useful and high-quality information for forecasting purposes and for the research community.

► Improved communication of climate change issues is needed to build understanding of key stakeholders who need to be involved in changing policy and practice. A more effective dialogue is needed between scientists, communities and civil society representatives, and those in government who make or inform decision-making about climate change adaptation. Innovative communication needs to be targeted at key stakeholders and can include using climate change ‘champions’ and ‘change agents’.

► Review policies and stimulate and facilitate the inclusion of climate change adaptation into existing or new policies, programmes and projects.

Supporting the design of on-the-ground adaptation projects that increase the resilience of rural communities to climate change by building on existing sustainable livelihood initiatives. Such projects can include:

- community vulnerability mapping for awareness building and engaging communities to become part of the solution;
- recording traditional knowledge and integrating this with scientific knowledge;
- community rapid assessments after extreme events.

Impacts in complex systems

Biodiversity is critical to socio-economic development in the Caribbean islands, and it is especially important for the livelihoods of poor rural communities. This biodiversity is already severely threatened directly and indirectly from human activities. This includes the rapid pace of tourism development, urbanisation, population growth and industrialisation (in some islands) taking place in the context of weak policies and poor land use planning and management. Climate change will exacerbate these stresses, decreasing the resilience of species and ecosystems. The complex interactions among stresses caused by climate change and other factors and the highly inter-connected nature of ecosystems means that the effects of climate change are difficult to predict and need to be understood at multiple scales, from the level of individual species to the level of the wider ecosystem. Better understanding of this is important to be able to better address the negative impacts on biodiversity caused by climate change in the Caribbean islands.

Literature cited

Day O., 2009, The impacts of climate change on biodiversity in Caribbean islands: what we know, what we need to know, and building capacity for effective adaptation, CANARI Technical Report No. 386, Port of Spain, Caribbean Natural Resources Institute.

CANARI, 2009, Thirty years in support of participatory resource management: The case of the Caribbean Natural Resources Institute, Port of Spain, Caribbean Natural Resources Institute.

CANARI, 2010, Assessing the impacts of climate change on community-based sustainable use of forest resources in the Caribbean, Final Project Report, Christ Church, United Nations Development Programme for Barbados and the Organisation of Eastern Caribbean States.



Biodiversity, Biogeography, and Conservation of Bats in the Lesser Antilles

Scott C. PEDERSEN, Hugh H. GENOWAYS, Gary G. KWIECINSKI, Peter A. LARSEN, and Roxanne J. LARSEN

The chiropteran fauna of the Lesser Antilles consists of 27 species. The diversity of this fauna is low when compared with Neotropical faunas of large continental islands or at sites on the adjacent mainland, however, the Lesser Antillean fauna contains 11 species endemic to these islands making it worthy of large-scale conservation efforts. At the southern end of the Lesser Antilles, the biological limit of the Lesser Antillean bat fauna is marked by Koopman's Line. To the south of this line, the bat faunas of the Grenadines and Grenada are composed of South American and widespread species of bats. The central Lesser Antillean islands have been grouped as the "Lesser Antillean Faunal Core." The bat faunas of these islands are characterized by the presence of 9 or more species and several endemic species that occur on only one or two of these islands. The faunas of the northern Lesser Antillean islands are united into the "Northern Antillean Faunal Area" and share the same eight species of bats. The conservation of bats is critical not only to the biodiversity that they represent, but to the maintenance of biodiversity of other fauna and flora. The maintenance of chiropteran fauna can best be served by three actions—preservation of caves, preservation of forest diversity, and restoration of hydrological systems.

Taxonomic Diversity in the Lesser Antilles

The chiropteran fauna of the Lesser Antilles consists of 27 species of bats representing 7 families (Table 1). The diversity of this fauna is low when compared with Neotropical faunas of large continental islands or sites on the adjacent mainland—Suriname (95 species), Nicaragua (85), Trinidad (64), Yucatan Peninsula (48), and coastal Venezuela (39) (Genoways *et al.*, 2001). The Lesser Antillean bat fauna contains 11 species that are endemic to these islands and a 12th species—*Brachyphylla cavernarum*—that is endemic to the Antilles (Table 1). This represents a significant amount of biodiversity and is worthy of large-scale conservation efforts. These species of bats are not uniformly distributed throughout the Lesser Antilles, but occur in patterns that provide insight into the development of the bat faunas of these islands (Table 2).

Table 1: List of the species of bats occurring on the Lesser Antillean islands.

Family Emballonuridae	<i>Peropteryx trinitatis</i>
Family Mormoopidae	<i>Pteronotus davyi</i> <i>Pteronotus rubiginosus</i>
Family Noctilionidae	<i>Noctilio leporinus</i>
Family Phyllostomidae	<i>Brachyphylla cavernarum</i> * <i>Anoura geoffroyi</i> <i>Glossophaga longirostris</i> <i>Monophyllus plethodon</i> ** <i>Micronycteris buriri</i> ** <i>Micronycteris megalotis</i> <i>Ardops nichollsi</i> ** <i>Dermanura bogotensis</i> <i>Artibeus jamaicensis</i> <i>Artibeus lituratus</i> <i>Artibeus planirostris</i> <i>Artibeus schwartzi</i> ** <i>Chiroderma improvisum</i> ** <i>Sturnira lilium</i> <i>Sturnira thomasi</i> **
Family Vespertilionidae	<i>Eptesicus fuscus</i> <i>Eptesicus guadeloupensis</i> ** <i>Myotis dominicensis</i> ** <i>Myotis martiniquensis</i> ** <i>Myotis nyctor</i> **
Family Natalidae	<i>Natalus stramineus</i> **
Family Molossidae	<i>Molossus molossus</i> <i>Tadarida brasiliensis</i>

* Restricted in distribution to the Lesser Antilles, Virgin Islands, and Puerto Rico.

** Endemic to the Lesser Antilles.

Table 2. Chiropteran species inventories for the Lesser Antilles. Species endemic to the Antilles are in bold and islands are arranged (approximately) from north to south. Solid circles show documentation of species by voucher specimens and/or genetic data. Asterisks indicate hybridization (H) among southern Lesser Antillean populations of *Artibeus jamaicensis*, *A. planirostris*, and *A. schwartzi*. Dashed lines define the Northern Antillean Faunal Area (Anguilla–Antigua) and Lesser Antillean Faunal Core (Montserrat–St. Vincent). Solid line identifies the southern Lesser Antillean location of Koopman's Line (east and south of Barbados westward through the Bequia Channel).

	Anguilla	St. Martin	St. Barthélemy	Saba	St. Eustatius	St. Kitts	Nevis	Barbuda	Antigua	Montserrat	Guadeloupe	Dominica	Martinique	St. Lucia	St. Vincent	Barbados	Grenadines	Grenada
<i>Ardops nichollsi</i>			●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●				
<i>Artibeus schwartzi</i>*														H	●	H	●	H
<i>Brachyphylla cavernarum</i>	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●		
<i>Chiroderma improvisum</i>										●	●							
<i>Eptesicus guadeloupensis</i>											●							
<i>Micronycteris buriri</i>														●				
<i>Monophyllus plethodon</i>	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●		
<i>Myotis dominicensis</i>												●						
<i>Myotis martiniquensis</i>											●	●	●		●			
<i>Myotis nyctor</i>															●			●
<i>Natalus stramineus</i>	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●					
<i>Sturnira thomasi</i>										●	●							
<i>Anoura geoffroyi</i>																		●
<i>Artibeus jamaicensis</i> *	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	H		H	H	
<i>Artibeus lituratus</i>															●		●	●
<i>Artibeus planirostris</i> *																H	H	●
<i>Carollia perspicillata</i>																		●
<i>Dermanura bogotensis</i>																		●
<i>Eptesicus fuscus</i>											●	●						
<i>Glossophaga longirostris</i>															●		●	●
<i>Micronycteris megalotis</i>																		●
<i>Molossus molossus</i>	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●
<i>Noctilio leporinus</i>		●				●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●
<i>Peropteryx trinitatus</i>																		●
<i>Pteronotus davyi</i>											●	●	●	●				●
<i>Pteronotus rubiginosus</i>															●			
<i>Sturnira lilium</i>												●	●	●	●			●
<i>Tadarida brasiliensis</i>	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●			

The Lesser Antilles chain is defined geologically by the Anegada Passage in the north and the southern end of the Grenada Bank in the south. When looking at the modern chiropteran fauna, the Anegada Passage would seem to be a zoogeographic barrier, but when the fossil evidence of the last 10,000 years is considered, this passage is less of a barrier (Genoways *et al.*, 2007c). At the southern end of the Lesser Antilles, the biological limit of the Lesser Antillean bat fauna is marked by Koopman's Line, which passes through the Bequia Channel just south of St. Vincent (Figs. 1 and 2). South of this line (with the possible exception of *Artibeus schwartzi*), the bat faunas of the Grenadines and Grenada are composed of South American and widespread species of bats. These faunas can be classified as attenuated South American faunas (Genoways *et al.*, 1998; Genoways *et al.*, 2010). The chiropteran faunas of Montserrat, Guadeloupe, Dominica, Martinique, St. Lucia, and St. Vincent have

been grouped as the “Lesser Antillean Faunal Core” and are characterized by the presence of nine or more species and several endemic species that occur on only one or two islands (Genoways *et al.*, 2001). The faunas of the islands of Anguilla, Antigua, Barbuda, Nevis, Saba, St. Barthélemy, St. Eustatius, St. Kitts, and St. Martin have been united into the “Northern Antillean Faunal Area.” These island faunas share the same eight species of bats (Genoways *et al.*, 2007a). This faunal area can be seen as a transition zone between the Lesser Antillean Faunal Core and the Greater Antillean Faunal Core, which includes the bat fauna of Cuba, Hispaniola, Jamaica, and Puerto Rico. Barbados, at the southern end of the Lesser Antilles, has been in existence for only 1 million years or less (Speed and Keller 1993), yet has been colonized and populated within this short period of time.



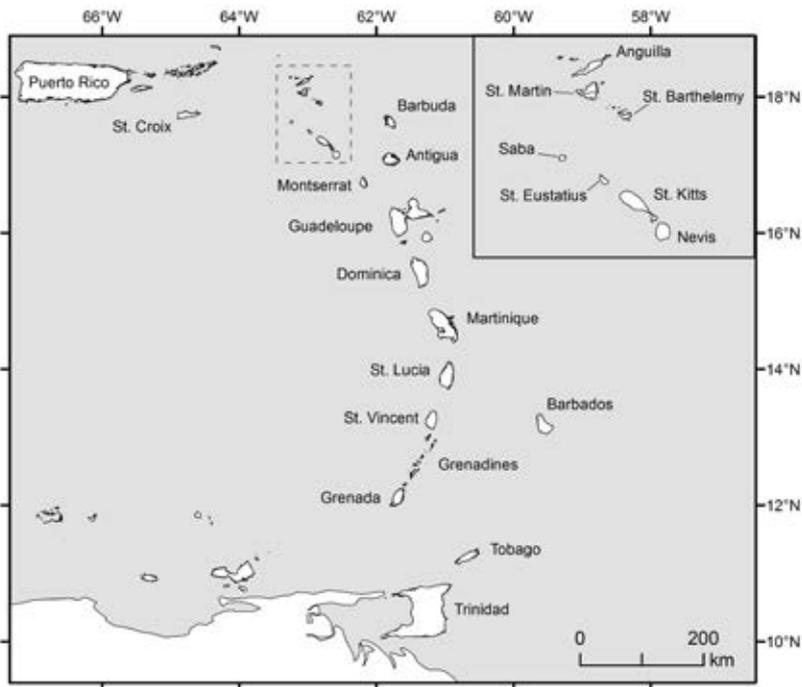


Figure 1. Map of the eastern Caribbean and the Lesser Antilles

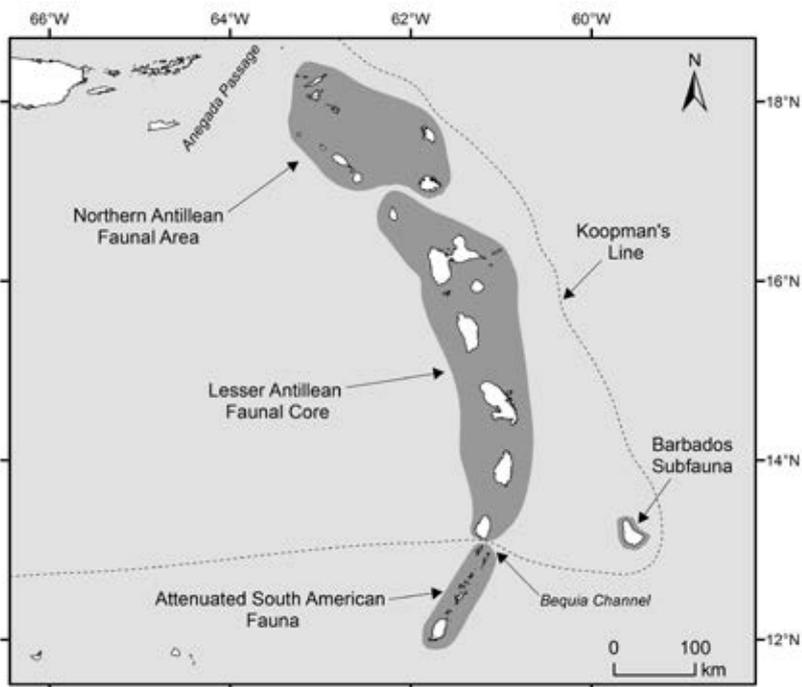


Figure 2. Map indicating the Northern Antilles Faunal Area, the Lesser Antilles Faunal Core, and Koopman's Line

Limitations On and the Complexity of Biodiversity Data

Before we can make broad statements about bat biodiversity and bat conservation, we must first re-visit the limitations and bias under which our data were collected.

Net Bias—Accurate species inventories for an island are hampered by the inadequacy of ground-based netting strategies, something that has been painfully obvious to field biologists who study species-specific responses to mist nets and species-specific ability to avoid mist nets (Barber *et al.*, 2003; Berry *et al.*, 2004; Lang *et al.*, 2004; R. Larsen *et al.*, 2005, 2006, 2007; Simmons and Voss, 1998). Species that are not captured in surveys on a regular basis may simply be able to avoid mist nets, or fly where we cannot place mist nets, or are quite simply rare. Given this difficulty in accurately quantifying bat abundance and diversity, we have used a simple metric (bats per net-night: BNN) to approximate activity levels at our sampling sites on various islands throughout the region (Genoways *et al.*, 2007a, 2007b, 2007c; P. Larsen *et al.*, 2007; R. Larsen *et al.*, 2005, 2006, 2007; Pedersen *et al.*, 1996, 2003, 2005, 2006, 2007). The addition of other variables (e.g., net dimensions, net-hours, etc.) introduces false precision to the data and thereby increases bias in the survey data. BNN would seem therefore to be the most pragmatic metric with which to cross-evaluate historical data from numerous investigators and sampling protocols (Fenton *et al.*, 1992; LaVal, 2004; Pedersen *et al.*, 2005).

Survey Duration—Our efforts have shown that short-duration and/or single season surveys underestimate bat biodiversity; the capture of rare species requires a greater investment of time and effort. We conclude that without long-duration/multi-year survey efforts, biodiversity estimates can only be approximations at best and quite probably underestimate the true faunal diversity of an island, thus providing a poor foundation for any subsequent conservation guidelines.

Survey Timing: Disturbance, Sex, and Time Frame—The severity and frequency of environmental disturbance has considerable influence on biodiversity in the eastern Caribbean. What appears to the human eye as a natural disaster, may be perceived by the biota on any one of these hurricane-dominated volcanic islands as perfectly "normal," evolutionarily speaking. Indeed,



despite the great fluctuations in bat abundance on Montserrat over the last 30 years, none of the 10 species of bats has been extirpated despite dramatic volcanic activity and a Category 5 hurricane (Pedersen *et al.*, 2009). During that time, some of our surveys yielded only 4 species of bat, and *Chiroderma* and *Sturnira* were not found from 1994 to 2004 despite extensive efforts. Had some of these species been extirpated by storms/volcanic activity and then subsequently re-colonized the island, or had they simply become so rare as to have become "invisible" to our mist netting efforts (R. Larsen *et al.*, 2005, 2007)?

Fenton *et al.*, (1992) demonstrated that phyllostomid bats are indicators of habitat disruption, and island populations of fruit bats appear more susceptible to habitat disruption than are mainland populations (Barlow *et al.*, 2000). However, many bats in the Lesser Antilles seem to be disturbance adapted. Unlike their mainland congeners, these animals and their reproductive strategies have evolved in a region dominated by natural disasters. The low reproductive rates of most chiropteran taxa ("k-selected" organisms) are poorly suited for responding rapidly to disturbance in these complex, inherently unstable, tropical communities. Interestingly, *Artibeus* would seem to be capable of alternating between k- and r-selected reproductive strategies (Kwiecinski and Pedersen, 2002), whereas other fruit bats (*Monophyllus*, *Aradops*, or *Brachyphylla*) are not. Our data suggest that *Artibeus* recovers quickly after a drought or a natural disaster, and can become numerically dominant on small islands. This is an interesting observation that bears further investigation—to what extent does reproductive strategy account for the contemporary community structure of bats throughout the Lesser Antilles?

So "when" do we perform a species inventory/biodiversity survey on any one of these islands? What is the appropriate slice of time that should be used when constructing species-area curves? When was the most recent disturbance? Should human development/impact be factored-in? Assuming that time might ameliorate stochastic events, should fossil data be included in an island's fauna (Pedersen *et al.*, 2006; Steadman *et al.*,

1984a, 1984b)? Is there a disturbance frequency/severity threshold for bat extirpation, or could it be that we must wrestle with a complicated and resilient metapopulation of bats throughout the Lesser Antilles?

Bat Biodiversity: Species-Area Curves—The number of species found on an island is correlated with the size (area) of the island, the distance from a source area (continental area) and the diversity of habitats available, which in most cases is directly affected by elevation of the island (MacArthur and Wilson, 1967). When looking at species-area curves for mammals, birds, lizards, and insects throughout the Caribbean, z-values (slope of the regression line) range from 0.48 to 0.20, with highly vagile species exhibiting low z-values (Davies and Smith, 1998; Griffiths and Klingener, 1988; Morgan and Woods, 1986; Wilcox, 1980). Low z-values

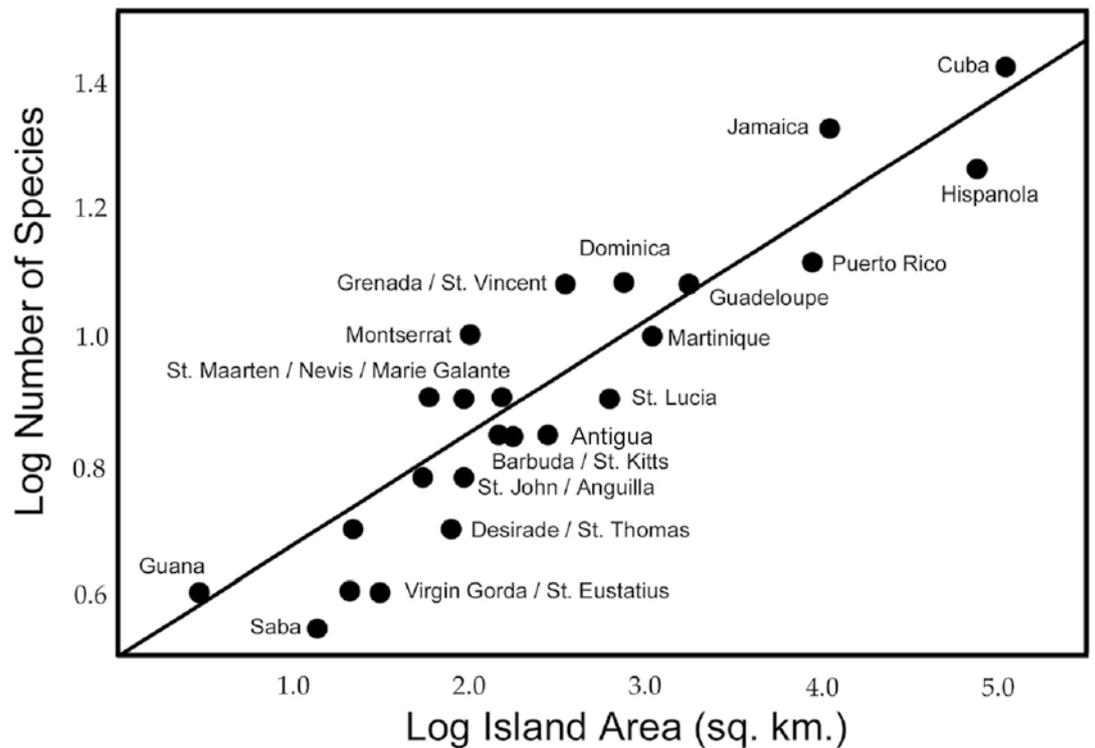
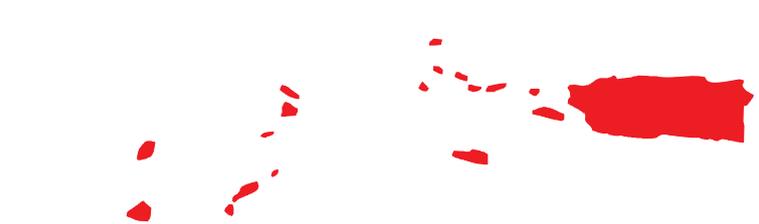


Figure 3. Species area curve for Lesser and Greater Antillean bat faunas (after Pedersen *et al.*, 2009). Linear regression of log-transformed data: $y = 0.17x + 0.49$ ($R^2 = 0.81$).

suggest a greater propensity for dispersal or a reduced extinction rate relative to other West Indian biota (Davies and Smith, 1998). Not surprisingly, our z-value of 0.17 for bats is very low (Pedersen *et al.*, 2009; Fig. 3). We have also included fossil data, island elevation, and the treatment of different feeding guilds separately in our models, which has been productive in some cases (Pedersen *et al.*, 2005, 2006). Certainly, island elevation ameliorates the effect of small surface area on very small islands such as Saba (Genoways *et al.*, 2007a).





From the perspective of bat conservation, the relative position of an island above or below the “curve” is of great importance. Islands with relatively high levels of bat diversity appear above the line and can be attributed to (1) sufficient/diverse natural habitat; (2) close proximity to a source island; or (3) extensive biodiversity survey efforts. The position of an island below the “curve” may be attributed to (1) a dearth of habitat and/or habitat diversity due to island geology, history of natural disasters, or the impact of human activity; (2) the presence of a biological barrier that is difficult for bats to surmount; (3) a simple case of under-sampling due to a variety of reasons (Pedersen *et al.*, 2003), or even because (4) the demographics/natural history of each species is different and some species have yet to colonize the island (e.g., “old” invasions by *Myotis* and “recent” invasions like *Artibeus*).

Recent literature encourages the use of a new paradigm of island biogeography (Brown and Lomolino, 2000; Heaney, 2007; Lomolino, 2000a, b; Whittaker, 2000). Lomolino (2000a) and Brown and Lomolino (2000) list 3 limitations of equilibrium theory as species diversity (1) is not and may never be at equilibrium, (2) is shaped by variation in speciation, colonization, and extinction among taxa, and (3) is changed by differences among islands beyond area and isolation alone. With a better understanding of the complexity of the scales of nature (i.e. spatial, temporal, and ecological; Lomolino, 2000a; Whittaker, 2000), variables beyond the balance of immigration and extinction in island systems must be considered. Several alternatives and modifications to MacArthur and Wilson’s (1967) equilibrium theory of island biogeography have been suggested within the last decade (see Lomolino 2000b – hierarchical species-based model) and include the addition of more complex variables (including evolution) into the simplistic equilibrium model (Lomolino, 2000a; Whittaker, 2000). Removing evolution from the original model allowed MacArthur and Wilson (1967) to assume variation in species richness was controlled by area and isolation alone, and species abilities to colonize and propagate different islands were equivalent (Lomolino, 2000a). Additionally, Heaney (2007) comments on several of the aspects of a new paradigm, which include frequency of dispersal, variation in gene flow, factors affecting species diversification, correlation of island age and inhabiting species’ ages, species persistence on islands, and re-colonization of continents by island species.

Dispersal patterns in the Lesser Antilles—Terrestrial vertebrate movement along archipelagoes is thought to happen primarily by accidental rafting events (Censky *et al.*, 1998; Raxworthy *et al.*, 2002; Schoener *et al.*, 2001). For birds and bats, the question of dispersal is more complex because they are capable of flight (Fleming and Murray, 2009;



Koopman, 1977; Whittaker, 1998). Pumo *et al.* (1996) and Carstens *et al.* (2004) imply restricted dispersal ability among the islands for the cave-roosting endemic, *B. cavernarum*, resulting in isolated intra-island gene pools, whereas the Caribbean eurytopic *A. jamaicensis* showed little isolation and apparently moved among the islands more often. As these genetic data imply, and with the possible exception of *Noctilio leporinus*, Antillean bat species do not voluntarily move over water from one island to another on a regular basis (see also Fleming and Murray, 2009). Based on the available data, we conclude that tropical storms, not bat behavior, are responsible for insular dispersal and gene flow for bat populations living in the Lesser Antilles.

Genetic-Level Diversity and Phylogeographic Patterns

What follows is a brief review of recent studies of the molecular systematics and phylogeography of Lesser Antillean bats (*Table 2*).

Emballonuridae.—The Lesser Antillean representative of this family, *Peropteryx trinitatis phaea* (sensu Simmons, 2005) from Grenada, has not been examined genetically. Lim *et al.* (2008) included specimens of *P. trinitatis* collected from northern South America and Trinidad in their analysis of New World Emballonurid bats. Their data show that *P. trinitatus* is genetically distinct from *P. macrotis*, therefore providing further evidence that *P. trinitatis* is a taxonomically valid species (see Brosset and Charles-Dominique, 1990). A detailed genetic analysis of specimens from Grenada, Trinidad, and Tobago is clearly warranted based on the observations by Genoways *et al.* (1998) regarding the morphological variability exhibited throughout this region.

Mormoopidae.—Lewis-Oritt *et al.* (2001a) and Davalos (2006) examined phylogenetic variation in both mitochondrial and nuclear DNA datasets from several species of *Pteronotus*. Davalos (2006) elevated the subspecies *P. parnellii rubiginosus* to species status and our molecular identifications of specimens from St. Vincent are congruent with this taxonomic arrangement. Thus, *P. rubiginosus* is the appropriate binomial for Lesser Antillean populations formally identified as *P. parnellii* on St. Vincent. Moreover, our analyses indicate a close relationship between St. Vincent and Suriname populations of *P. rubiginosus* (< 1% in cytochrome-b gene variation). This indicates colonization of the Lesser Antilles from northern South America by *P. rubiginosus*. Davalos (2006) also examined genetic variation within *Pteronotus davyi* and included specimens collected from Dominica in her analyses. The results of Davalos (2006) indicate a close relationship between *Pteronotus davyi* on Dominica and Trinidad, also indicating a northern South American origin for Lesser Antillean populations of this species.



Noctilionidae.—Lesser Antillean populations of *Noctilio leporinus* exhibit low (< 1.5%) mitochondrial DNA sequence variation across their distribution (Lewis-Oritt *et al.*, 2001b). This result indicates a fairly recent colonization of the Lesser Antilles by this species, most likely originating from northern South America. Moreover, the genetic data indicate multiple colonization events by *N. leporinus* into the Lesser Antilles (see Genoways *et al.*, 2010).

Phyllostomidae.—Of the Lesser Antillean representatives of the family Phyllostomidae, the most detailed phylogenetic analyses have been performed on the genus *Artibeus* (P. Larsen *et al.*, 2007; P. Larsen *et al.*, 2010; Phillips *et al.*, 1989; Phillips *et al.*, 1991; Pumo *et al.*, 1996). Collectively the data from *Artibeus* indicate recent (late Pleistocene/Holocene) colonization events by *A. jamaicensis* from Central America and *A. planirostris* and *A. lituratus* from northern South America (Genoways *et al.*, 2005; Genoways *et al.*, 2010; P. Larsen *et al.*, 2007; P. Larsen *et al.*, 2010). Perhaps the most interesting aspect of the genetic variation present in Lesser Antillean populations of *Artibeus* is found with the endemic *A. schwartzi*. Mitochondrial, nuclear, and morphological data indicate that contemporary populations of *A. schwartzi* on St. Vincent and throughout the Grenadines are the product of extensive hybridization among multiple species of *Artibeus* (see P. Larsen *et al.*, 2010). The potential hybrid origin for *A. schwartzi* and evolutionary significance of hybridization among multiple lineages of *Artibeus* is discussed in detail by P. Larsen *et al.* (2010). It should also be noted that the hybrid zone within Lesser Antillean populations of *Artibeus* coincides with the geographic position of Koopman's Line (Genoways *et al.*, 2010).

Relatively few studies have examined the patterns of genetic variation within the Lesser Antillean endemics *Brachyphylla cavernarum*, *Ardops nichollsi*, *Monophyllus plethodon*, *Chiroderma improvisum*, and *Sturnira thomasi*. Carstens *et al.* (2004), Davalos (2004), and Murray (2008) did examine genetic variation within *B. cavernarum*. Their results indicate (1) a close genetic relationship between *B. cavernarum* and *B. pumila* (< 3% in cytochrome-*b* gene sequence data), and (2) a recent expansion by *B. cavernarum* throughout the Lesser Antilles. The population genetic structure and molecular systematics of *Ardops nichollsi* has been investigated by Carstens *et al.* (2004), Davalos (2004), and Davalos (2007). Collectively the data from these studies indicate low sequence variation within *Ardops nichollsi* and a close genetic relationship between *Ardops* and *Ariteus*. These results are consistent with the hypothesis of a relatively recent origin (~ 2 million years ago) of the genus *Ardops* (Baker *et al.*, 2012). Baker *et al.* (1994) used cytochrome-*b* sequence data to examine interspecific relationships within the genus *Chiroderma*. This molecular marker inferred a sister relationship between *C. improvisum* and *C. villosum* (distributed in Central and South America), whereas the most

basal species in the genus, *C. salvini*, is found throughout Middle, Central and South America. This may indicate the ancestor of the Lesser Antillean lineage originated from Central or South America. Additional studies of *M. plethodon* and *S. thomasi* are ongoing.

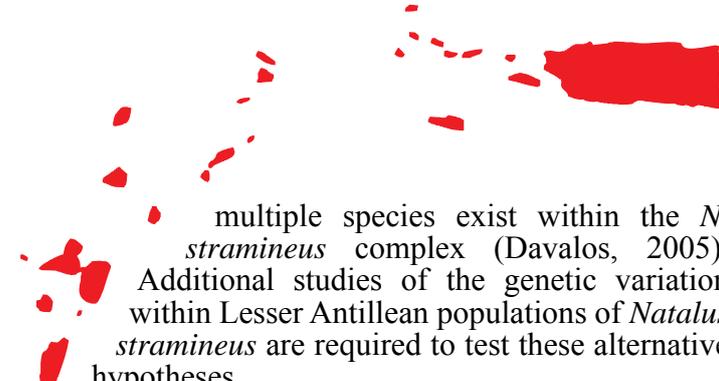
Phylogenetic analyses indicate that *M. buriri* is within the subgenus *Micronycteris* and is most closely related to specimens referable to *M. megalotis*. The cytochrome-*b* gene genetic distance values separate *M. buriri* from mainland members of the *M. megalotis* complex range from 1.9% (*M. buriri* versus Tobago *M. megalotis*) to 6.0% (*M. buriri* versus Suriname *M. megalotis*) (P. Larsen *et al.*, 2011).

Genetic data from *Glossophaga longirostris* (Hoffmann and Baker, 2001) indicate a close relationship among populations distributed from St. Vincent southward to Trinidad and Tobago, thus suggesting a colonization of the southern Lesser Antilles from northern South America. Robust genetic analyses of the remaining Lesser Antillean phyllostomids *Anoura geoffroyi*, *Dermanura bogotensis*, *Micronycteris megalotis*, and *Sturnira lilium*, are either absent or ongoing.

Vespertilionidae.—Ruedi and Mayer (2001) and Stadelmann *et al.*, (2007) included the Lesser Antillean endemics *Myotis dominicensis* and *M. martiniquensis* in their analyses of New World species of *Myotis*. Collectively, their data show a sister relationship between *M. dominicensis* and *M. martiniquensis*. However, these existing molecular datasets fail to elucidate the biogeographic origins of the Caribbean populations of *Myotis*. This failure is attributable to saturation of molecular markers and/or poor taxonomic sampling throughout Central and South America. Previous authors (using morphological data) have suggested the origins of Lesser Antillean *Myotis* are from South America (Baker and Genoways, 1978; LaVal, 1973; LaVal and Schwartz, 1974). A recent study by R. Larsen *et al.* (2012) indicates that the subspecies *M. m. nyctor* from Barbados is genetically and morphologically distinct from *M. martiniquensis*, warranting recognition of a third Caribbean endemic, which is most closely related to a population from Grenada.

Natalidae.—Davalos (2005) included specimens of *Natalus stramineus* collected from Dominica and Marie Galante in her examination of the genetic variation within Natalidae. Her results show that the mitochondrial lineages (cytochrome-*b* gene sequence data) within *N. stramineus* are paraphyletic with respect to *N. tumidirostris* from Trinidad. Several hypotheses could account for this result and include, (1) incomplete lineage sorting, (2) mitochondrial introgression subsequent to hybridization, or (3)





multiple species exist within the *N. stramineus* complex (Davalos, 2005). Additional studies of the genetic variation within Lesser Antillean populations of *Natalus stramineus* are required to test these alternative hypotheses.

Molossidae.—Phylogenetic analyses using molecular data from Lesser Antillean populations referable to *Molossus molossus* and *Tadarida brasiliensis* remain to be conducted. Genoways *et al.* (1981) and Timm and Genoways (2003) identified significant morphological variability among Antillean populations of *M. molossus* indicating that the species complex was in need of taxonomic revision. With respect to *T. brasiliensis*, there are subtle morphological differences that separate the subspecies *T. b. antillarum* and *T. b. constanzae* (Timm and Genoways, 2003). However, the significance of this variation remains to be determined and requires a taxonomic assessment of the entire *Tadarida brasiliensis* complex using molecular data.

Bat Conservation Issues in the Lesser Antilles

The conservation of bats is not only important to maintain their contribution to island biodiversity, but because they are linked to the maintenance of other aspects of the region's fauna and flora. The maintenance of chiropteran fauna can best be served by three conservation actions treated separately below—preservation of caves, preservation of forests, and restoration of hydrological systems.

Preservation/Protection of Caves—At least 10 species of bats occurring in the Lesser Antilles are obligate cave roosters, or will roost in rock fissures/overhangs if caves are not available. Caves and their man-made equivalents (mines, wells, cisterns, abandoned buildings) provide critical refugia in times of natural disaster (Gannon and Willig, 1994; Pedersen *et al.*, 1996), and are one of the most critical limiting factors for several bat species (Genoways *et al.*, 2007a, 2007b, 2007c; Pedersen *et al.*, 2003, 2005, 2006). Conversely, cave roosts pose a risk to their occupants if the cave is destroyed suddenly (e.g., earthquakes, volcanic activity, human action; Genoways *et al.*, 2007b). Our observations indicate that most caves throughout the region are heavily impacted by human activities (vandalism, used as garbage dumps, buried beneath housing developments and roads, used as housing for livestock, and even modified for human habitation).

Conservation efforts often underestimate or even ignore the fragility of cave systems and the valuable hidden levels of biodiversity therein. Guano



produced by cave roosting bats is the primary energy source for entire ecosystems of obligate cave vertebrates, invertebrates, plants, and fungi. The protection of caves should be a priority for any island conservation effort.

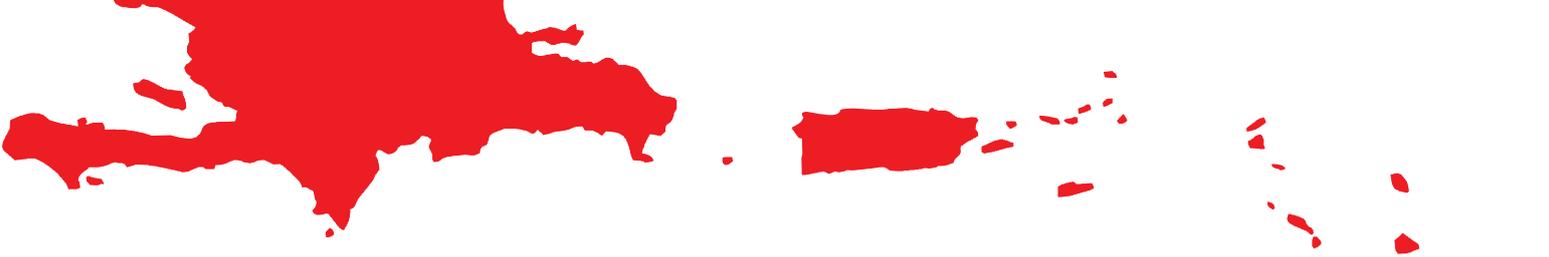
Preservation/Protection of Forests—Several bat species utilize caves in a facultative manner, but more commonly roost in the cavities of large trees (living or dead), or in foliage roosts such as beards of several types of palm-tree. Foliage roosts pose a very different kind of conservation problem that involves the protection of forests. Healthy forests require healthy bat populations and healthy bat populations require healthy forests. Forests provide roosts, protection, and food resources for bats, in return, bats provide several vital functions for the forests, including insect control, pollination of a wide-variety of plant species, and the subsequent dispersal of plant seeds.

The 12 species of insectivorous bats occurring in the Lesser Antilles consume a wide variety of nocturnal insects and help control these insect populations. The nutrients represented by these insects are transported by insectivorous bats from the foraging areas back to their roosting sites thus contributing to the cycling of energy and nutrients through forest and cave ecosystems (Jones *et al.*, 2009).

More than 350 species of plant representing 44 plant families are bat-pollinated (Fleming *et al.*, 2009); bats play a vital role in maintaining the genetic diversity in tropical plant communities (Fleming *et al.*, 2009; Quesada *et al.*, 2004). Bat-pollinated plants include large tropical forest trees, such as kapok (*Ceiba pentandra*), sandbox tree (*Hura crepitans*), and royal palm (*Roystonea regia*), to cactus (*Neobuxbaumia euphorbioides*), and agave (*Agave angustifolia*) (Fleming *et al.*, 2009). Native fruit trees, such as guava (*Psidium guajava*) and the introduced banana (*Musa paradisiaca*) also are pollinated by bats (Soto-Centeno and Kurta, 2006). Bats do not specialize in pollinating a single species of plant, but visit a range of species available in their habitat (Heithaus *et al.*, 1975; Muchhala and Jarrín-V., 2002; Nassar *et al.*, 2003; Soto-Centeno and Kurta, 2006; Tschapka *et al.*, 2008; Quesada *et al.*, 2004). Bats are excellent pollinators because they readily overcome distances between various plants and carry heavier pollen loads than other pollinators (e.g., insects, birds).

The 15 species of phyllostomid bats occurring in the Lesser Antilles are involved in the pollination and seed dispersal of some ecologically and economically important plant species (Howe and Miriti, 2004; Jones *et al.*, 2009). Bats frequently disperse seeds of pioneer plants (e.g., *Cecropia*, *Solanum*, *Piper*) critical to the revegetation of areas that had been cleared for agriculture or that have been heavily damaged by hurricanes or volcanic eruptions (Jones *et al.*, 2009; Kelm *et al.*, 2008; Martínez-Garza and González-Montagut, 2002; Medellín and





Gaona, 1999). Although birds have long been credited as seed dispersers, Medellín and Gaona (1999) found that bats account for more than half of the "seed rain" in a variety of tropical forest habitats in southern Mexico.

Protection and Restoration of Hydrological Systems—Perhaps most importantly, healthy forests are vital to the maintenance of an island's hydrologic system of small streams, aquatic habitats, soil moisture levels, the humidity of numerous microhabitats and ecological niches, and all of the biodiversity that these represent.

Many hydrological systems throughout the Lesser Antilles have been dramatically altered for human consumption and irrigation of crops, sometimes with great damage to the entire ecosystem (Genoways *et al.*, 2007b). Protection of fresh water resources is imperative for any and all conservation efforts. Real estate development and road construction must be done more carefully with consideration for deforestation and water runoff. If sedimentation is reduced, we can limit damage to natural springs and natural hydrological cycles. Healthy hydrologic systems help insure clean water resources and this benefits forests, wildlife, and the human populations on these islands.

Our use of molecular-based studies adds to the previous faunal and ecological surveys (at various time frames and in variable environmental conditions and habitats) by increasing our understanding of the genetic variation in the bat fauna of the Lesser Antilles, in light of a modern theory of island biogeography. This broadens our understanding of the complex patterns and processes influencing island systems and island biota.

The conservation needs of bats are relatively straightforward; their foraging areas and roost sites must be preserved. Where possible, forests should be protected. This could be accomplished in several ways: land purchase by local governments/NGOs, or by reforestation programs as part of a wildlife management option. Forests could also be preserved by establishing wildlife management zones according to areas of conservation priority, species priority, land-ownership, etc. Where possible forest enrichment could be achieved by planting native species and forest habitat could be enhanced by creating corridors between forest fragments. Where possible, water resources should be maintained or restored to support plant and animal communities that are not only vital to the health of bats and forests, but to that of humans as well. Roost sites such as caves must also be protected but deep sheltered ravines on some of the more mountainous islands also provide significant roosting options and refuge during large storms. Perhaps deep ravines and caves should be viewed as ecological equivalents from both evolutionary and animal conservation perspectives.

There is a tremendous need to increase awareness and to educate the public about local bats. Without public involvement in conservation, bat populations and everything that relies on them will suffer. Awareness and education can be accomplished by creating displays and information kiosks at local festivals and agricultural fairs. Wildlife management agencies can work with local schools to develop youth-based conservation programs for native species and sustainable development. Simple information booklets can be printed and distributed to encourage the planting of native fruit trees on both public and private lands that will in turn support a wide range of native bird and bat species.

We are left with a great many questions with regards to conservation efforts and biodiversity survey data for Lesser Antillean bats. Many of these questions relate to how our survey data can be integrated into conservation and management decisions that impact a broad range of biodiversity. We have a great deal of work yet to do.

Acknowledgments — Our thanks go to innumerable Forestry and Environment Officers on over a dozen islands for providing their support over the last 20 years. Material and curatorial support was provided primarily by the Division of Zoology of the University of Nebraska State Museum and by the Natural Science Research Laboratory of the Museum of Texas Tech University.

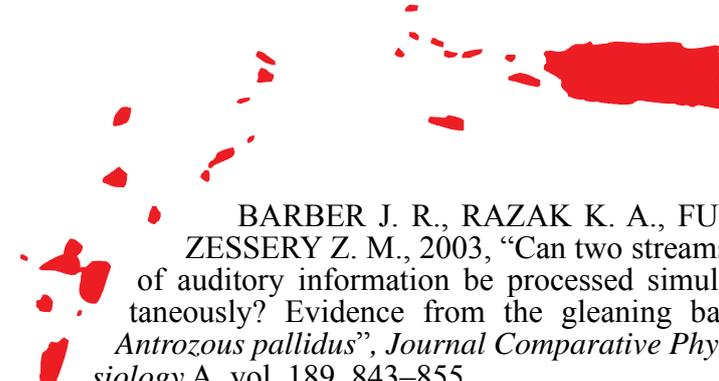
Literature cited

BAKER R. J., BININDA-EMONDS O. R. P., MANTILLA-MELUK H., PORTER C. A., VAN DEN BUSSCHE R. A., 2012, "Molecular timescale of diversification of feeding strategy and morphology in New World leaf-nosed bats (Phyllostomidae): a phylogenetic perspective. In Evolutionary history of bats: fossils, molecules and morphology", Gunnell G. F, Simmons N. B. (eds.), *Cambridge Studies in Molecules and Morphology – New Evolutionary Paradigms*, Cambridge, Cambridge University Press.

BAKER R. J., GENOWAYS H. H., 1978, "Zoogeography of Antillean bats". *Academy Natural Science of Philadelphia Special Publications*, Special Publication, No. 13, 563-597.

BAKER R. J., TADDEI V. A. HUDGEONS J. L., VAN DEN BUSSCHE R. A., 1994, "Systematic relationships within *Chiroderma* (Chiroptera: Phyllostomidae) based on cytochrome-B sequence variation", *Journal of Mammalogy*, vol. 75, No. 2, 321-327.





BARBER J. R., RAZAK K. A., FUZESSERY Z. M., 2003, "Can two streams of auditory information be processed simultaneously? Evidence from the gleaning bat *Antrozous pallidus*", *Journal Comparative Physiology A*, vol. 189, 843–855.

BARLOW K. E., VAUGHAN N., JONES K. E., RODRÍGUEZ-DURÁN A., GANNON M. R., 2000, "Are bats which pollinate and disperse forest plants particularly sensitive to disturbance? A case study on the effects of Hurricane Georges on bats of Puerto Rico", *Bulletin of the British Ecological Society*, vol. 31, 36-37.

BERRY N., O'CONNOR W., HOLDERIED M. W., JONES G., 2004, "Detection and avoidance of harp traps by echolocating bats", *Acta Chiropterologica*, vol. 62, 335-346.

BROSSET A., CHARLES-DOMINIQUE P., 1990, "The bats from French Guiana: a taxonomic, faunistic and ecological approach", *Mammalia*, vol. 54, No. 4, 509-560.

BROWN J. H., LOMOLINO M. V., 2000. "Concluding remarks: Historical perspective and the future of island biogeography theory", *Global Ecology and Biogeography*, vol. 9, 87-92.

CARSTENS B. C., SULLIVAN J., DÁVALOS L. M., LARSEN P. A., PEDERSEN S. C., 2004, "Exploring population and genetic structure in three species of Lesser Antillean bats", *Molecular Ecology*, vol. 13, No. 9, 2557-2566.

CENSKY E. J., HODGE K., DUDLEY J., 1998, "Over-water dispersal of lizards due to hurricanes", *Nature*, vol. 395, 556.

DAVALOS L. M., 2004, "Phylogeny and biogeography of Caribbean mammals", *Biological Journal of the Linnean Society*, vol. 81, No. 3, 373-394.

DAVALOS L. M., 2005, "Molecular phylogeny of funnel-eared bats (Chiroptera: Natalidae), with notes on biogeography and conservation", *Molecular Phylogenetics and Evolution*, vol. 37, No. 1, 91-103.

DAVALOS L. M., 2006, "The geography of diversification in the mormoopids (Chiroptera: Mormoopidae)", *Biological Journal of the Linnean Society*, vol. 88, No. 1, 101-118.



DAVALOS L. M., 2007, "Short-faced bats (Phyllostomidae: Stenodermatina): a Caribbean radiation of strict frugivores", *Journal of Biogeography*, vol. 34, No. 2, 364-375.



DAVIES N., SMITH D. S., 1998, "Munroe revisited: a survey of West Indian butterfly faunas and their species-area relationship", *Global Ecology and Biogeography Letters*, vol. 7, 285-294.

FENTON M. B., ACHARYA L., AUDET D., HICKEY M. B., MERRIMAN C., OBRIST M. K., SYME D., 1992, "Phyllostomid bats (Chiroptera: Phyllostomidae) as indicators of habitat disruption in the Neotropics", *Biotropica*, vol. 24, 440-446.

FLEMING T. H., GEISELMAN C., KRESS W. J., 2009, "The evolution of bat pollination: a phylogenetic perspective", *Annals of Botany*, vol. 104, 1017-1043.

FLEMING T. H., MURRAY K. L., 2009, "Population and genetic Consequences of hurricanes for three species of West Indian phyllostomid bats", *Biotropica*, vol. 41, 250–256.

GANNON M. R., WILLIG M. R., 1994, "The effects of Hurricane Hugo on bats of the Luquillo Experimental Forest of Puerto Rico", *Biotropica*, vol. 26, 320-331.

GENOWAYS H. H., 1998, "Two new species of bats of the Genus *Sturnira* from the Lesser Antilles, West Indies", *Occasional Papers of the Museum, Texas Tech University*, No. 176, 1-7.

GENOWAYS H. H., BAKER R. J., BICKHAM J. W., PHILLIPS C. J., 2005, "Bats of Jamaica". *Special Publications, Museum of Texas Tech University*, No. 48, 1-155.

GENOWAYS H. H., DOWLER R. C., CARTER C. H., 1981, "Intra- and interisland variation in Antillean populations of *Molossus molossus* (Mammalia: Molossidae)", *Annals of Carnegie Museum*, vol. 50, No. 20, 475-492.

GENOWAYS H. H., KWIECINSKI G. G., LARSEN P. A., PEDERSEN S. C., LARSEN R. J., HOFFMAN J. D., DE SILVA M., PHILLIPS C. J., BAKER R. J., 2010, "Bats of the Grenadine islands, West Indies, and placement of Koopman's Line", *Chiroptera Neotropical*, vol. 16, No. 1, 501-521.

GENOWAYS H. H., LARSEN P. A., PEDERSEN S. C., HUEBSCHMAN J. J., 2007a. "Bats of Saba, Netherlands Antilles". *Acta Chiropterologica*, vol. 9, 91-114.

GENOWAYS H. H., PEDERSEN S. C., LARSEN P. A., KWIECINSKI G. G., HUEBSCHMAN J. J., 2007b, "Bats of Saint Martin, French West Indies/Sint Maarten, Netherlands Antilles", *Mastozoologia Neotropical*, vol. 14, No. 2, 169-188.



GENOWAYS H. H., PEDERSEN S. C., PHILLIPS C. J., GORDON L. K., 2007c, "Bats of Anguilla, Northern Lesser Antilles". *Occasional Papers of the Museum, Texas Tech University*, No. 270, 1-12.

GENOWAYS H. H., PHILLIPS C. J., BAKER R. J., 1998, "Bats of the Antillean island of Grenada: a new zoogeographic perspective", *Occasional Papers, Museum of Texas Tech University*, No. 177, 1-32.

GENOWAYS H. H., TIMM R. M., BAKER R. J., PHILLIPS C. J., SCHLITTER D. A., 2001, "Bats of the West Indian island of Dominica: natural history, areography, and trophic structure", *Special Publication, Museum of Texas Tech University*, No. 43, 1-44.

GRIFFITHS T. A., KLINGENER D., 1988, "On the distribution of Greater Antillean bats". *Biotropica*, vol. 20, 240-251.

HEANEY L. R., 2007, "Is a new paradigm emerging for oceanic island biogeography?", *Journal of Biogeography*, vol. 34, 753-757.

HEITHAUS E. R., FLEMING T. H., OPLER P. A., 1975, "Foraging patterns and resources utilization in seven species of bats in a seasonal tropical forest", *Ecology*, vol. 56, 841-854.

HOFFMANN F. G., BAKER R. J., 2001, "Systematics of bats of the genus *Glossophaga* (Chiroptera: Phyllostomidae) and phylogeography in *G. soricina* based on the cytochrome-b gene", *Journal of Mammalogy*, vol. 82, No. 4, 1092-1101.

HOWE H. F., MIRITI M. N., 2004, "When seed dispersal matters", *BioScience*, vol. 54, 651-660.

JONES G., JACOBS D. S., KUNZ T. H., WILLIG M. R., RACEY P. A., 2009, "*Carpe noctem*: importance of bats as bioindicators", *Endangered Species Research*, vol. 8, 93-115.

KELM D. H., WIESNER K. R., VON HELVERSEN O., 2008, "Effects of artificial roosts for frugivorous bats on seed dispersal in a Neotropical forest pasture mosaic", *Conservation Biology*, vol. 22, 733-741.

KOOPMAN K. F., 1977, "Zoogeography", in Baker R. (ed.), *Biology of the bats of the New World Family Phyllostomatidae, Special Publication of the Museum, Texas Tech University*, Lubbock, 39-47.

KWIECINSKI G. G., PEDERSEN S. C., 2002, "Montserrat redux-recovery: role of reproduction in plant-visiting bats", *Bat Research News*, vol. 43, 159A.

LANG A. B., WEISE C. D., KALKO E. K. V., ROEMER H., 2004, "The bias of bat netting", *Bat Research News*, vol. 45, 235A.

LARSEN P. A., SILES L., PEDERSEN S. C., KWIECINSKI G. G., 2011, "A new species of *Micronycteris* (Chiroptera: Phyllostomidae) from Saint Vincent, Lesser Antilles," *Mammalian Biology*, vol. 76, 687-700.

LARSEN R. J., LARSEN P. A., GENOWAYS H. H., CATZEFLIS F. M., GELUSO K., KWIECINSKI G. G., PEDERSEN S. C., SIMAL F., BAKER R. J., 2012, "Evolutionary history of Caribbean species of *Myotis*, with evidence of a third Lesser Antillean endemic," *Mammalian Biology*, vol. 77, 124-134.

LARSEN P. A., GENOWAYS H. H., PEDERSEN S. C., 2007, "New records of bats from Saint Barthélemy, French West Indies," *Mammalia*, vol. 70, 321-325.

LARSEN P. A., HOOFER S. R., BOZEMAN M. C., PEDERSEN S. C., GENOWAYS H. H., PHILLIPS C. J., PUMO D. E., BAKER R. J., 2007, "Phylogenetics and phylogeography of the *Artibeus jamaicensis* complex based on cytochrome-b DNA sequences", *Journal of Mammalogy*, vol. 88, No. 3, 712-727.

LARSEN P. A., MARCHAN-RIVADENEIRA M. R., BAKER R. J., 2010, "Natural hybridization generates mammalian lineage with species characteristics", *Proceedings of the National Academy of Sciences*, vol. 107, No. 25, 11447-11452.

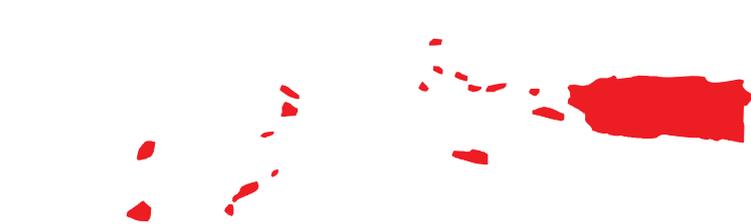
LARSEN R. J., BOEGLER K. A., CUDMORE K. W., KOLBA J. C., PEDERSEN S. C., 2006, "Montserrat: Mist-Net Bias and Accumulation Curves", *Bat Research News*, vol. 47, 121A.

LARSEN R. J., BOEGLER K. A., GENOWAYS H. H., MASEFIELD W. P., KIRSCH R. A., PEDERSEN S. C., 2007, "Mist-net bias, species accumulation curves, and the rediscovery of two bats on Montserrat (Lesser Antilles)", *Acta Chiropterologica*, vol. 9, 423-435.

LARSEN R. J., BOEGLER K. A., PEDERSEN S. C., 2005, "Mist Netting Bias on Montserrat", *Bat Research News*, vol. 46, 191A.

LAVAL R. K., 1973, "A revision of the neotropical bats of the genus *Myotis*", *Bulletin of the Natural History Museum of Los Angeles County*, No. 15, 1-54.





LAVAL R. K., 2004, "Impact of global warming and locally changing climate on tropical cloud forest bats", *Journal of Mammalogy*, vol. 85, 237-244.

LAVAL R. K., Schwartz A., 1974, "A new bat of the genus *Myotis* from Barbados", *Caribbean Journal of Science*, vol. 14, No. 3-4, 189-191.

LEWIS-ORITT N., PORTER C. A., BAKER R. J., 2001a, "Molecular systematics of the family Mormoopidae (Chiroptera) based on cytochrome b and recombination activating gene 2 sequences", *Molecular Phylogenetics and Evolution*, vol. 20, No. 3, 426-436.

LEWIS-ORITT N., VAN DEN BUSSCHE R. A., BAKER R. J., 2001b, "Molecular evidence for evolution of piscivory in *Noctilio* (Chiroptera: Noctilionidae)", *Journal of Mammalogy*, vol. 82, No. 3, 748-759.

LIM B. K., ENGSTROM M. D., BICKHAM J. W., PATTON J. C., 2008, "Molecular phylogeny of New World sheath-tailed bats (Emballonuridae: Diclidurini) based on loci from the four genetic transmission systems in mammals", *Biological Journal of the Linnean Society*, vol. 93, No. 1, 189-209.

LOMOLINO M. V., 2000a, "A call for a new paradigm of island biogeography", *Global Ecology and Biogeography*, vol. 9, No. 1, 1-6.

LOMOLINO M. V., 2000b, "A species-based theory of insular zoogeography", *Global Ecology and Biogeography*, vol. 9, No. 1, 39-58.

MACARTHUR R. H., WILSON E. O., 1967, *The theory of island biogeography*, Princeton, NJ, Princeton University Press.

MARTÍNEZ-GARZAC., GONZÁLEZ-MONTAGUT R., 2002, "Seed rain of fleshy-fruited species in tropical pastures in Los Tuxtlas, Mexico", *Journal of Tropical Ecology*, vol. 18, 457-462.

MEDELLÍN R. A., GAONA O., 1999, "Seed dispersal by bats and birds in forest and disturbed habitats of Chiapas, Mexico", *Biotropica*, vol. 31, 478-485.

MORGAN G. S., WOODS C. A., 1986, "Extinction and the zoogeography of West Indian land mammals", *Biological Journal of the Linnaean Society*, vol. 28, 167-203.



MUCHHALA N., JARRÍN-V, P., 2002, "Flower visitation by bats in cloud forests of western Ecuador", *Biotropica*, vol. 34, 387-395.

MURRAY K. L., 2008, "The genetic structure and mating systems of the buffy flower bat (*Erophylla sezekorni*)", PhD dissertation, University of Miami, Miami, FL, USA.

NASSAR J. M., BECK H., DA S. L. STERNBERG L., FLEMING T. H., 2003, "Dependence on cacti and agaves in nectar-feeding bats from Venezuelan arid zones", *Journal of Mammalogy*, vol. 84, 106-116.

PEDERSEN S. C., GENOWAYS H. H., FREEMAN P. W., 1996, "Notes on the bats from Montserrat (Lesser Antilles), with comments concerning the effects of Hurricane Hugo", *Caribbean Journal of Science*, vol. 32, 206-213.

PEDERSEN S. C., GENOWAYS H. H., MORTON M. N., JOHNSON J. W., COURTS S. E., 2003, "Bats of Nevis, northern Lesser Antilles", *Acta Chiropterologica*, vol. 5, 251-267.

PEDERSEN S. C., GENOWAYS H. H., MORTON M. N., KWIECINSKI G. G., COURTS S. E., 2005, "Bats of St. Kitts (St. Christopher), northern Lesser Antilles, with comments regarding capture rates of Neotropical bats", *Caribbean Journal of Science*, vol. 41, 744-760.

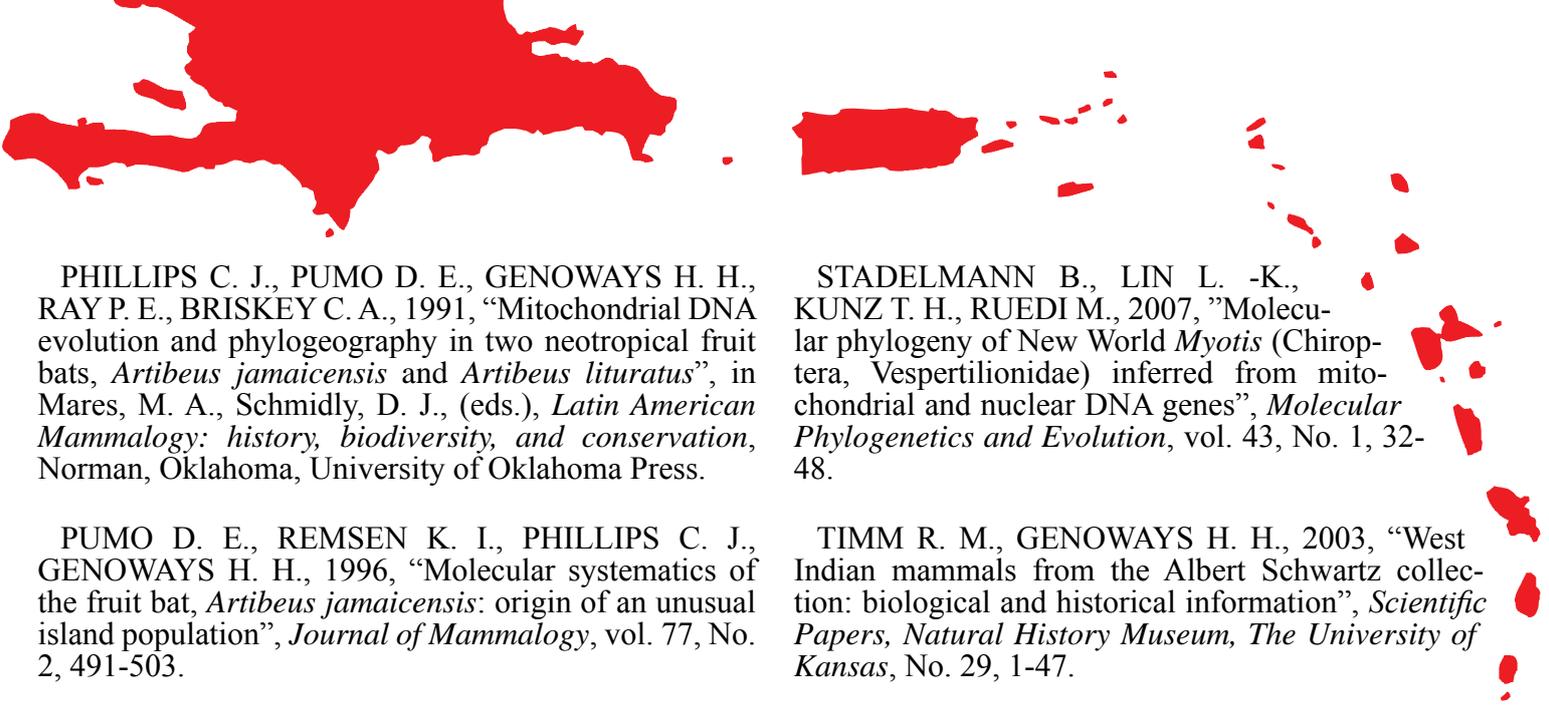
PEDERSEN S. C., GENOWAYS H. H., MORTON M. N., SWIER V. J., LARSEN P. A., LINDSAY K. C., ADAMS R. A., APPINO J. D., 2006, "Bats of Antigua, northern Lesser Antilles", *Occasional Papers of the Museum, Texas Tech University*, No. 249, 1-18.

PEDERSEN S. C., KWIECINSKI G. G., LARSEN P. L., MORTON M. N., ADAMS R. A., GENOWAYS H. H., SWIER V. J., 2009, "Bats of Montserrat: Population fluctuation in response to hurricanes and volcanoes, 1978-2005", in Fleming T. H., Racey P. A. (eds.), *Island Bats, Evolution, Ecology and Conservation*, Chicago, University of Chicago Press, 302-340.

PEDERSEN S. C., LARSEN P. A., GENOWAYS H. H., MORTON M. N., LINDSAY K. C., CINDRIC J., 2007, "Bats of Barbuda, Northern Lesser Antilles", *Occasional Papers of the Museum, Texas Tech University*, No. 271, 1-19.

PHILLIPS C. J., PUMO D. E., GENOWAYS H. H., RAY P. E., 1989, "Caribbean island zoogeography: a new approach using mitochondrial DNA to study Neotropical bats", in Woods C. A., (ed.), *Biogeography of the West Indies*, Gainesville, Florida, Sandhill Crane Press.





PHILLIPS C. J., PUMO D. E., GENOWAYS H. H., RAY P. E., BRISKEY C. A., 1991, "Mitochondrial DNA evolution and phylogeography in two neotropical fruit bats, *Artibeus jamaicensis* and *Artibeus lituratus*", in Mares, M. A., Schmidly, D. J., (eds.), *Latin American Mammalogy: history, biodiversity, and conservation*, Norman, Oklahoma, University of Oklahoma Press.

PUMO D. E., REMSEN K. I., PHILLIPS C. J., GENOWAYS H. H., 1996, "Molecular systematics of the fruit bat, *Artibeus jamaicensis*: origin of an unusual island population", *Journal of Mammalogy*, vol. 77, No. 2, 491-503.

QUESADA M., STONER K. E., LOBO J. A., HERRERIAS-DIEGO Y., PALACIOS-GUEVARA C., MUNGUÍA-ROSAS M. A., O-SALAZAR K. A., ROSAS-GUERRERO V., 2004, "Effects of forest fragmentation on pollinator activity and consequences for plant reproductive success and mating patterns in bat-pollinated Bombacaceae trees", *Biotropica*, vol. 36, 131-138.

RAXWORTHY C. J., FORSTNER M. R. J., NUSSBAUM R. A., 2002, "Chameleon radiation by oceanic dispersal", *Nature*, vol. 415, 784-786.

RUEDI M., MAYER F., 2001, "Molecular systematics of bats the genus *Myotis* (Vespertilionidae) suggests deterministic ecomorphology convergences", *Molecular Phylogenetics and Evolution*, vol. 21, No. 3, 436-448.

SCHOENER T. W., SPILLER D. A., LOSOS J. B., 2001, "Natural restoration of the species-area relation for a lizard after a hurricane", *Science*, vol. 294, 1525-1528.

SIMMONS N. B., 2005, "Order Chiroptera", in Wilson D. E., Reeder D. M. (eds.), *Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference*, 3rd ed., Baltimore, Maryland, Johns Hopkins University Press.

SIMMONS N. B., VOSS R. S., 1998, "The mammals of Paracou, French Guiana, a Neotropical lowland rainforest fauna. Part 1, Bats", *Bulletin American Museum of Natural History*, No. 237.

SOTO-CENTENO J. A., KURTA A., 2006, "Diet of two nectarivorous bats, *Erophylla sezekorni* and *Monophyllus redmani* (Phyllostomidae), on Puerto Rico", *Journal of Mammalogy*, vol. 87, 19-26.

SPEED R. C., KELLER C. A., 1993, "Synopsis of the geological evolution of Barbados", *Journal of the Barbados Museum and Historical Society*, vol. 61, 113-139.

STADELMANN B., LIN L.-K., KUNZ T. H., RUEDI M., 2007, "Molecular phylogeny of New World *Myotis* (Chiroptera, Vespertilionidae) inferred from mitochondrial and nuclear DNA genes", *Molecular Phylogenetics and Evolution*, vol. 43, No. 1, 32-48.

TIMM R. M., GENOWAYS H. H., 2003, "West Indian mammals from the Albert Schwartz collection: biological and historical information", *Scientific Papers, Natural History Museum, The University of Kansas*, No. 29, 1-47.

TSCHAPKA M., SPERR E. B., CABALLERO-MARTÍNEZ L. A., MEDELLÍN R. A., 2008, "Diet and cranial morphology of *Musonycteris harrisoni*, a highly specialized nectar-feeding bat in western Mexico", *Journal of Mammalogy*, vol. 89, 924-932.

WHITTAKER R. J., 1998, *Island biogeography: ecology, evolution, and conservation*, Oxford, Oxford University Press.

WHITTAKER R. J., 2000, "Scale, succession and complexity in island biogeography: are we asking the right questions?", *Global Ecology and Biogeography*, vol. 9, No. 1, 75-85.

WILCOX B. A., 1980, "Insular ecology and conservation", in Soulé M. E., Wilcox B. A. (eds.), *Conservation Biology*, Sunderland, Massachusetts, Sinauer Associates, 95-118.



Introduced amphibians and reptiles in the Lesser Antilles

Robert POWELL, Robert W. HENDERSON, Gad PERRY, Michel BREUIL, Christina M. ROMAGOSA

Introduction

Dispersal is a common and natural phenomenon, although long-distance dispersal is typically rare (Nathan *et al.*, 2003; Trakhtenbrot *et al.*, 2005). Human-aided dispersal is becoming increasingly common, and often occurs over great distances. The number of amphibians and reptiles being moved to non-native locations is growing (Lever, 2003; Kraus, 2009; Powell *et al.*, 2011), as are reports of their ecological and economic impacts (e.g., Bomford *et al.*, 2009), despite the inadequate attention paid to documenting them (McGeoch *et al.*, 2010). Globally, human-transported non-native species are among the top three causes of biodiversity loss (Clavero and García-Berthou, 2005; McGeoch *et al.*, 2010), and non-native reptiles and amphibians are known to cause both ecological and economic problems.

The Lesser Antilles (LA), with extensive tourism in many areas and limited local production of essential items such as food and building materials, are at especially high risk. Herpetological introductions in the region are not new. Felix-Louis L'Herminier, as director of the “Jardin de naturalization de la Guadeloupe” in the early 19th century, had a goal of introducing and acclimating new species to the island (Breuil, 2002, 2003). Among the species he attempted to establish were three turtles, *Kinixys erosa*, *Kinixys homeana*, and *Pelusios castaneus*, which are native to western Africa and which he might have purchased from slave traders. In addition, his son, François-Joseph, visited Puerto Rico and caught *Trachemys stejnegeri*, which was liberated in Marie-Galante, where his father was a chemist in 1802. Other 19th-century reports include Schomburgk (1848), Feilden (1889), and Boulenger (1891). Modern reports are numerous and highly dispersed, despite efforts of Lever (2003) and Kraus (2009) to collate them. Our goal in this paper is to summarize what is known about herpetological introductions in the region, the mechanisms that allow them, and their effects in this wide geographical area.

By their nature, islands are more isolated than mainland sites, yet over-water dispersal still occurs naturally (e.g., Censky *et al.*, 1998). We exclude such

instances from the current analysis, which focuses on human-aided extra-limital dispersal events. We hope that the broad patterns that emerge—in particular, the primacy of a small number of arrival mechanisms—will encourage a coordinated regional policy response and help reduce negative economic and ecological impacts.

Materials and Methods

In order to develop an overview of all introductions of amphibians or reptiles in the region, we exhaustively reviewed the pertinent literature, much of which was reviewed previously in Kraus (2009), Henderson and Powell (2009), and Powell *et al.* (2011). In fact, this survey is a geographically restricted portion of the latter (which covered the greater Caribbean), complemented with new records and information. Unfortunately, records of “benign” non-native arrivals and dispersal are notoriously incomplete (McGeoch *et al.*, 2010). We therefore supplemented the literature accounts with our own personal experiences, collected over several decades of working in the region, and with additional information from well-informed persons working or residing in the region.

We organize our text taxonomically. Written accounts identify (when known), the arrival mechanism (often as identified in Kraus, 2009), and whether this was a one-time arrival, a repeated incursion, or an established population. However, the origins of some populations—whether they arrived naturally or were human-mediated—remain uncertain. Locations are detailed in Tables 1 and 2, which also provide citations in order to assist readers seeking information regarding the sources or fates of introductions unrelated (Table 1) and related to (Table 2) conservation and research efforts. To avoid duplication, we do not consistently distinguish arrivals to single islands within island groups or banks (e.g., satellites of major islands, the Grenadines, the Guadeloupean Archipelago) from arrivals to an entire island group.

Not all introductions are successful. Reports of one-time arrivals (e.g., Powell *et al.*, 2005) are uncommon in the literature, although they provide valuable information on vectors, propagule pressure, and times of arrival. In some instances, we report the presence of ephemeral populations, although many





lasted for only relatively short periods. For example, Powell *et al.* (1992) documented a population of *Anolis bimaculatus* on St. Maarten that included both adults and juveniles, presumably from St. Eustatius. Subsequent visits to the site where the original observations were made and to nearby areas with presumably ideal habitat failed to reveal additional individuals. When known, we indicate such outcomes. However, some populations indicated as established may yet fail, and some failures almost certainly have gone undocumented. Moreover, transport of native species from island to island (e.g., Perry *et al.*, 2006) is rarely documented, although it may have significant genetic effects. Consequently, our data certainly underestimate the number of introductions in the region.

The source of introduced populations is only sometimes known, even when the event was recent. Generally, we are even less certain of sources for older introductions. For example, Amerindians and early European colonists almost certainly intentionally transported tortoises (*Chelonoidis carbonaria*) and iguanas (*Iguana iguana*) from the mainland to islands or from one island to another (e.g., Censky, 1988; Powell, 2004b; Powell *et al.*, 2005). Descendants of those animals might have interbred with animals descended from ancestors that arrived via natural over-water dispersal and animals introduced more recently, many in association with the burgeoning pet trade. Because of this complex and poorly documented history, whether particular populations of some species were established with human mediation cannot be determined with any certainty. Similarly, house geckos (*Hemidactylus mabouia*) are of African origin (e.g., Kluge, 1969; Vanzolini, 1978). Whether American populations were established as a consequence of natural trans-Atlantic dispersal (see discussion in Mausfeld *et al.*, 2002) or were human-mediated is unknown (e.g., Hedges, 1996). Late Quaternary fossils on Guadeloupe (Pregill *et al.*, 1994) are indicative of a prolonged presence in the region, although Breuil (2002, 2009) noted that only one species of gecko (*Thecadactylus rapicauda*) was known from the region at the time of colonization. However, once established in the Western Hemisphere, populations might have dispersed naturally to Caribbean islands; and such dispersal might have been facilitated by human activities or extant populations might be descendants of ancestors arriving by both means. Herein, we omit the species from our list of introduced populations, with the implicit assumption that at least some of the Lesser Antillean populations are natural, although they might frequently be supplemented with individual stowaways.

We obtained data on the live animal trade during the years 1998-2008 from the United States Fish and Wildlife Service (USFWS) Law Enforcement Management Information System (LEMIS) database. This database only records animals coming into or

exported out of the United States (US), and thus represents an underestimate of the total legal traffic in the region, but is the only available source of such information.

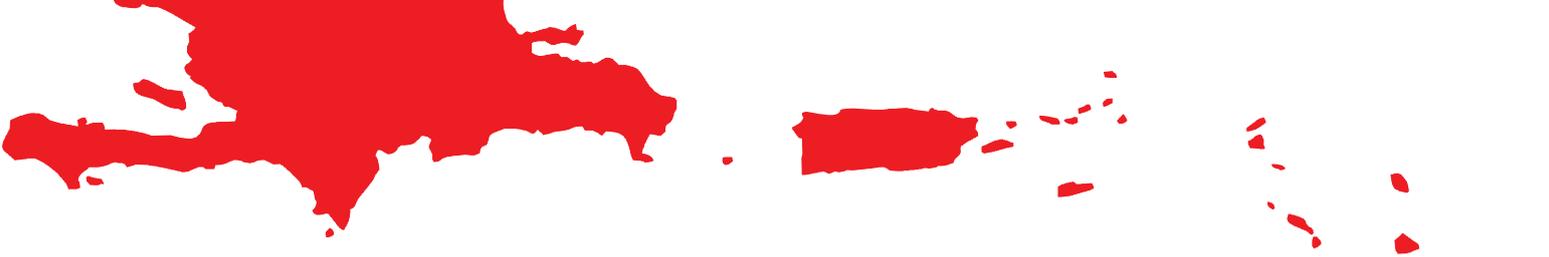
Results

Excluding introductions for research or conservation purposes (Table 2; four reptiles, all from within the region), our literature review and ancillary information provided documentation for 163 introductions of 61 species: 10 species of amphibians (16.4%) and 51 reptilian species (83.6%) in the Lesser Antilles (Tables 1). Of those introductions, 108 (66.3%) resulted in populations that were at least temporarily established. Subsequent failures of populations established for at least short periods of time have been recorded in only nine instances (plus one introduction for research purposes). Nine species (14.8%) were native to other Lesser Antillean islands and 52 (85.2%) presumably were native to areas outside the region. Most of the latter originated in the Western Hemisphere ($n = 41$, 78.8%), but 11 (21.2%) were from the Eastern Hemisphere. Some of those might have been established by individuals from regional captive-breeding programs supplying the international live animal trade, and some Caribbean populations of *Rhinella marina*, *Iguana iguana*, and *Gymnophthalmus underwoodi* might be native, but their exact origins remain unclear. A growing number of introductions ($n = 19$, 11.7% of all introductions) represents introduced species that became established in Florida and were then secondarily introduced into the region. All are attributable to three species (*Osteopilus septentrionalis*, *Anolis sagrei*, *Ramphotyphlops braminus*), but other species prominent in the pet trade (e.g., *Iguana iguana*) might also have originated from introduced populations in Florida.

Most species have become established on only one or two islands, but at least 15 species have been introduced to three or more islands or island groups in the region. Although many of the introduced populations are limited to human-dominated habitats, such as urban areas, at least some (e.g., *Rhinella marina*, *Eleutherodactylus johnstonei*, *Iguana iguana*) have successfully invaded natural habitats. Known effects on native species in the region include predation, competition, hybridization, confounding conservation/education programs, and possibly introducing alien disease vectors.

Strays (documented arrivals of one or a few individuals with no evidence of reproduction) represent 33.7% ($n = 55$) of all documented introductions. These include nine introductions of amphibians and 46 of reptiles, plus two amphibian and three reptilian introductions for which the status is unknown and which are presumed to have been strays. Including those would increase the percentage to 36.8% of all introductions.





Treefrogs (family Hylidae): Treefrogs are frequently found in the pet trade in North America (NA), but means of dispersal such as stowing away in cargo and arriving with ornamental plants are much more common in the Caribbean. Three species are now found in the region. Currently, the most problematic is the Cuban Treefrog (*Osteopilus septentrionalis*). These frogs readily act as human commensals and have a catholic diet that includes vertebrates (e.g., Meshaka, 2001; Owen, 2005; Powell and Henderson, 2008). Rödder and Weinsheimer (2010) indicated that the entire Caribbean Basin could provide suitable habitat under current climatic conditions. Severe ecological effects are likely, especially when these frogs invade relatively natural areas. The means of arrival are often complex, as single populations might have multiple temporal and geographic origins (e.g., van Buurt, 2007). The population on Anguilla was traced to containers of ornamental plants from Florida, and a small population had been present for several years before generating wide attention after a series of particularly wet years during the late 1990s. At that time, the frogs spread from localized sites (often on resort grounds) to much of the island, where they used various sources of water, including cisterns associated with residences, for breeding (Townsend *et al.*, 2000; Hodge *et al.*, 2003). A similar scenario played out on St.-Barthélemy, where an initial association with resorts was documented by Breuil (2002), Breuil and Ibéné (2008), and Breuil *et al.* (2009). Populations elsewhere have exhibited similar patterns, remaining relatively obscure until propitious weather conditions (often associated with hurricanes) result in a population explosion. Cuban Treefrogs were relatively rare on St. Maarten/St.-Martin in the 1980s, but had become almost ubiquitous by the early 1990s (e.g., Powell *et al.*, 1992). Similarly, frogs were infrequently encountered on Antigua until they became a plague during a relatively short period in the late 1990s and early 2000s (Daltry, 2007, 2011; R. Powell, unpubl. data). Spread of this species continues (e.g., Powell, 2006, 2007 on Saba, presumably from St. Maarten). In dry years, frogs are less evident (Powell and Henderson, 2008; Hodge *et al.*, 2011), and some populations on Anguilla have shrunk as a consequence of a regional drought in 2009 (Hodge *et al.*, 2011).

Scinax ruber has become established in Martinique and St. Lucia, but the means of arrival remain largely uncertain. The population of this SA native on St. Lucia appears to have resulted from cargo stowaways (Kraus, 2009). The closely related *S. x-signatus*, also SA in origin, was recently reported on several islands in the Guadeloupean Archipelago (Breuil, 2004; Breuil and Ibéné, 2008) and on Martinique (Breuil, 2011). The latter now has two species of *Scinax*; interactions between these two exotic species will be interesting to study. These treefrogs were discovered in a new bungalow built three years ago on Martinique using a kit delivered in a container imported directly from Brazil (Breuil *et al.*, 2010a).

Rainfrogs (family Eleutherodactylidae) : Rainfrogs (*genus Eleutherodactylus*) are among the most commonly introduced amphibians, with the genus and two species listed among the most successful colonizers by Bomford *et al.* (2009). That success is largely attributable to their frequent association with nursery plants (e.g., Kraus, 2009). Most introductions in the LA are attributable to *Eleutherodactylus johnstonei*, originally described from an introduced population on Grenada (Barbour, 1914), but now widely distributed in the LA and also established outside the region. Introduced populations often are phenomenally successful. Germano *et al.* (2003) noted that during a nighttime trip across Grenada, they were out of earshot of calling *E. johnstonei* for only a few seconds in the most densely developed center of St. George's, and Mallery *et al.* (2007) found calling frogs at every site they sampled on St. Vincent. The nursery trade and stowaways appear to be the primary vectors for dispersal.

Eleutherodactylus martinicensis from Antigua, Guadeloupe, Dominica, and Martinique was established on St.-Barthélemy as a result of the nursery trade (Kaiser, 1992) and on St. Maarten/St.-Martin, either via the nursery trade or as a stowaway in other cargo (Breuil, 2002).

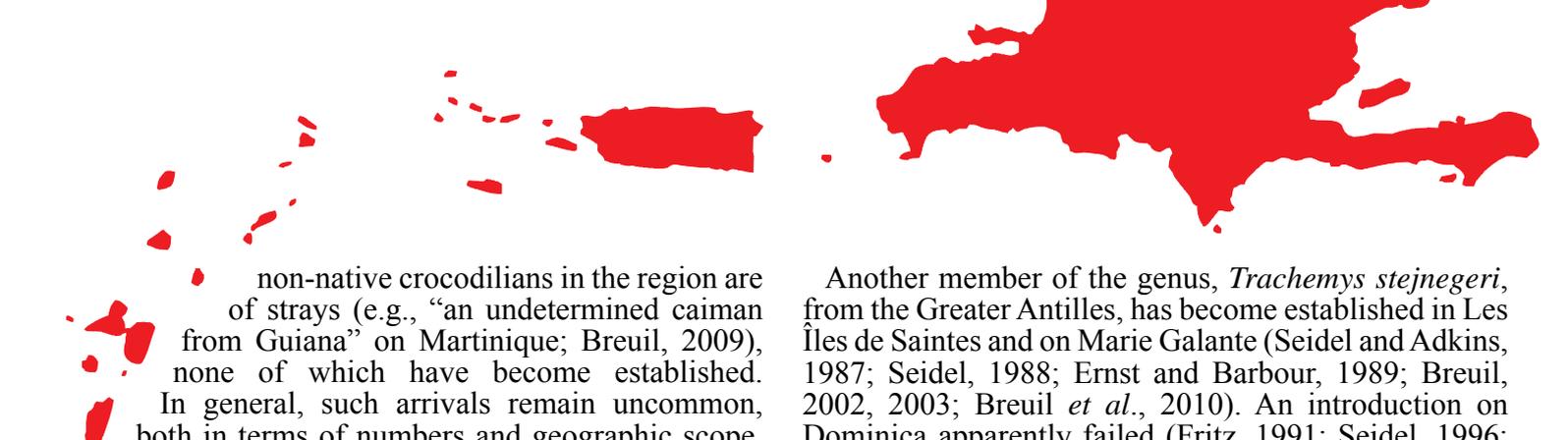
Neotropical frogs (family Leptodactylidae): Native to the Caribbean, the very robust "Mountain Chicken" (*Leptodactylus fallax*) has been introduced on Grenada, Jamaica, Martinique, and Puerto Rico, presumably intentionally as a delicacy (Kraus, 2009). All attempts ultimately failed, although the introduction to Martinique might date to Amerindians (Breuil and Ibéné, 2008; Breuil *et al.*, 2009). Ironically, this species is rapidly declining in its native range (e.g., Garcia *et al.*, 2007). Recent work (Yanek *et al.*, 2006; Camargo *et al.*, 2009) suggested that *L. validus*, long believed to be native to St. Vincent and Grenada, was in fact introduced into the LA with early human arrivals.

Taxonomic patterns: Reptiles

A variety of reptilian taxa has arrived in various Caribbean locations, and disconcertingly large numbers of those have become established. A large proportion of these species is of regional origin, although some originated in the Eastern Hemisphere. The two primary paths of arrival appear to be stowaways in cargo and, more recently, the pet trade, although other sources have been reported.

Crocodylians (families Alligatoridae and Crocodylidae): Such large and obvious animals might seem unlikely to be invasive, since they are not likely to stow away unnoticed. The only observations of





non-native crocodylians in the region are of strays (e.g., “an undetermined caiman from Guiana” on Martinique; Breuil, 2009), none of which have become established. In general, such arrivals remain uncommon, both in terms of numbers and geographic scope.

Tortoises (family Testudinidae): South American tortoises in the genus *Chelonoidis* tend to be large and are introduced primarily via the pet trade or as ornamentals, although their willingness to consume fecal matter renders them useful for cleaning latrines or chicken pens (e.g., Pinchon, 1967). Daudin and de Silva (2007, 2011) indicated that locals in the Grenadines scorn them as food for that very reason. The status of *C. carbonaria* populations on many islands remains unclear (e.g., Censky, 1988; Hodge *et al.*, 2003; Powell *et al.*, 2005; Powell and Henderson, 2005; Fields and Horrocks, 2009), with the ancestors of some likely arriving via natural over-water dispersal, whereas those of others might have been introduced by Amerindians or early colonial Europeans (perhaps for food), and others being more recently moved for ornamental value (e.g., Breuil, 2002; Powell *et al.*, 2005; Lorvelec *et al.*, 2007, 2011). Individuals from Barbados are exported regularly to supply the pet trade (Fields and Horrocks, 2009). The closely related *C. denticulata*, originally from SA, is introduced on Guadeloupe (Pritchard and Trebbau, 1984; Breuil, 2002), although only escaped individuals are known (i.e., no feral population exists). *Centrochelys sulcata*, from northern Africa, is known as a stray on Martinique (Breuil, 2009). Early 19th-century attempts to establish two species of *Kinixys* (*K. erosa* and *K. homeana*) on Guadeloupe failed (Breuil, 2002, 2003).

Pond turtles (family Emydidae): Pond turtles of several species are common in the pet trade, which is the primary vector for their worldwide spread, although some populations are exploited for food (e.g., Powell, 2003). *Graptemys pseudogeographica*, from NA, is known as a stray on Martinique (Breuil, 2009). *Trachemys scripta*, another NA species, is widely established. This is one of the most common species in the pet trade and also is marketed for food, to such an extent that multiple arrivals at any given location are not unlikely. Many Caribbean populations, such as those in Barbados (Horrocks and Fields, 2011), Guadeloupe (Schwartz and Thomas, 1975; Lescure, 1979; Schwartz and Henderson, 1988, 1991; Breuil, 2002; Breuil *et al.*, 2010), Marie Galante (Breuil, 2002), Martinique (Servan and Arvy, 1997; Breuil, 2002), and St. Eustatius (Powell *et al.*, 2005), appear to be strays and are unlikely to have extensive impacts on native species. Even where abundant (e.g., St. Maarten/St.-Martin; Powell *et al.*, 2005), severe ecological effects are unlikely where no native congeners occur.

Another member of the genus, *Trachemys stejnegeri*, from the Greater Antilles, has become established in Les Îles de Saintes and on Marie Galante (Seidel and Adkins, 1987; Seidel, 1988; Ernst and Barbour, 1989; Breuil, 2002, 2003; Breuil *et al.*, 2010). An introduction on Dominica apparently failed (Fritz, 1991; Seidel, 1996; Kraus, 2009), and the species is known only as a stray on Guadeloupe (Breuil, 2002, 2003; Breuil *et al.*, 2010). The status of *Terrapene carolina* on Martinique (Breuil, 2009) is unknown, but it is likely to have been a stray. This terrestrial member of the family originated in NA and LA populations almost certainly are pet-trade related.

Afro-American side-necked turtles (family Pelomedusidae): *Pelusios castaneus* is African in origin and not uncommon in the pet trade. Lescure (1979) indicated that the exact source of the population established on Guadeloupe (e.g., Lescure, 1979, 1983) remains unclear, but Breuil (2002, 2003) indicated that it was introduced intentionally by L’Herminier in the early 19th century.

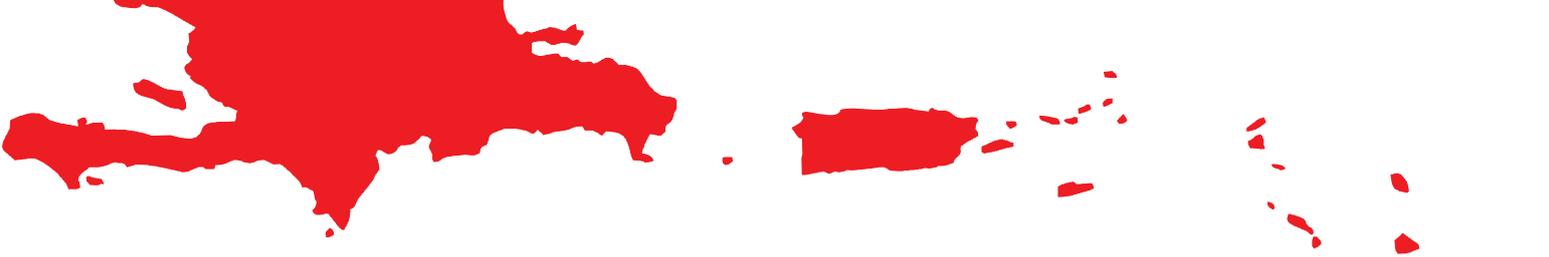
Austro-South American side-necked turtles (family Chelidae): No documented explanation exists for the single *Phrynops geoffroanus* found on Anguilla (Hodge *et al.*, 2011).

Geckos (family Gekkonidae): Many geckos are common human commensals that have become widely distributed around the globe. The genus *Hemidactylus* and four species (one of which is known from the LA), all originally from the Eastern Hemisphere, are included among the most successful colonizers (Bomford *et al.*, 2009). The most widely distributed “house gecko” within the region, *H. mabouia*, is found on many islands, where it is essentially ubiquitous on buildings and walls (e.g., Howard *et al.*, 2001). Origins are uncertain (e.g., Kluge, 1969; Powell *et al.*, 1998); although some insular populations might have arrived via natural over-water dispersal from SA (or even Africa), others probably arrived with humans, and some populations are likely mixtures of both. Breuil (2009) recommended studies using molecular markers to identify the origins of insular populations in the region. Because of uncertainty regarding the origins of LA populations, we omitted the species from table 1.

Hemidactylus palaichthus was long considered a Neotropical endemic (Kluge, 1969), with populations in northeastern SA, adjacent continental islands, and on the Maria Islands off St. Lucia (Powell, 1990). Originally thought to be derived from *H. brookii haitianus*, which is now known to be conspecific with African *H. angulatus* (Weiss and Hedges, 2007), its current systematic status is uncertain. Whether the Maria Island population is of natural or anthropogenic origin is unknown.

Intentionally introduced on Martinique (Henderson *et al.*, 1993) and now also known from Guadeloupe





(Breuil, 2009), *Gekko gecko* is the only member of this Asian genus to invade the Caribbean.

Dwarf geckos (Family Sphaerodactylidae): The genus *Gonatodes* contains mostly diurnal species widely distributed throughout the Neotropics. The origin of a single *Gonatodes vittatus* on Dominica was probably Venezuela (Malhotra *et al.*, 2007, 2011).

Sphaerodactylus geckos are small, frequently diurnal, often commensal lizards that have speciated widely in the region. Many species occur naturally in the islands and spread primarily as stowaways in cargo (Kraus, 2009). *Sphaerodactylus microlepis* is known as a stray on Dominica (Evans, 1989; Malhotra and Thorpe, 1999). Evans (1989) also suggested that *S. fantasticus* was introduced on Dominica, but subsequent studies (Jones, 1999; Malhotra *et al.*, 2007, 2011; Thorpe *et al.*, 2008) indicate that *S. fantasticus* is a relatively recent (but probably pre-human) colonizer on Dominica.

Iguanas (family Iguanidae): Like some tortoises, West Indian *Iguana iguana* populations include those founded by ancestors that arrived naturally (e.g., St. Lucia, Saba), some of which might now be distinct at the species level (Malone and Davis, 2004; Powell, 2004b). Other founders were transported by Amerindians or early colonists, have arrived recently, or represent mixtures of the above (Powell, 2004b; Henderson and Powell, 2009). Although some early introductions presumably were for food (e.g., Grant, 1937), the pet trade is the primary vector for many of the more recent introductions (Powell, 2004b). These animals pose a threat to endemic Lesser Antillean populations of *I. delicatissima*, with which they hybridize (e.g., Breuil and Sastre, 1994; Day and Thorpe, 1996; Breuil, 2000, 2002; Breuil *et al.*, 2007, 2010). A population of *I. delicatissima* was introduced from Îlet Chancel to Îlet à Ramiers (Martinique) for conservation purposes (Breuil, 2009).

Anoles (family Dactyloidae): Anoles are highly diverse (e.g., Losos, 2009), quite adaptable, and often function as human commensals. Many species in the region exploit buildings, ornamental plants, and the night-light niche (e.g., Henderson and Powell, 2001, 2009; Perry *et al.*, 2008; Powell and Henderson, 2008). Some are colorful and available in the pet trade (e.g., Kraus, 2009), but nearly all introductions within our region were inadvertent and attributable to stowaways in cargo such as building materials and ornamental plants.

Anolis cristatellus is native to the Puerto Rico Bank and was the only anole that made the list of most successful colonizing species (Bomford *et al.*, 2009). These anoles have recently been introduced into Dominica (Malhotra *et al.*, 2007, 2011), where they are expanding their range and displacing endemic populations of *A. oculatus* along the dry leeward coast, and to St.-Martin (Breuil *et al.*, 2010).

Perhaps the most frequently relocated West Indian member of the genus is *A. sagrei*, which is native to the Bahamas, Cuba, and presumably the lesser Cayman Islands (Little Cayman and Cayman Brac). These aggressive lizards can affect other anoles negatively (e.g., Brown and Echternacht, 1991), and have displaced endemic *A. carolinensis* from much of peninsular Florida (Lever, 2003 and references therein). Nothing comparable appears to be occurring on Grenada (Greene *et al.*, 2002) or St. Vincent (Treglia *et al.*, 2008), where populations have become established with building materials, but so far appear to be restricted to only the most intensely altered habitats on those islands. Whether such constraints will continue to restrict expansion in the future or whether they will apply to recently reported populations on Barbados (Fields and Horrocks, 2009), St. Maarten (Fläschendräger, 2010), and Canouan in the Grenadines (M. de Silva, pers. comm.) is unknown. *Anolis sagrei* is comparable in size to the native species on those islands and the potential for competition and possible displacement exists.

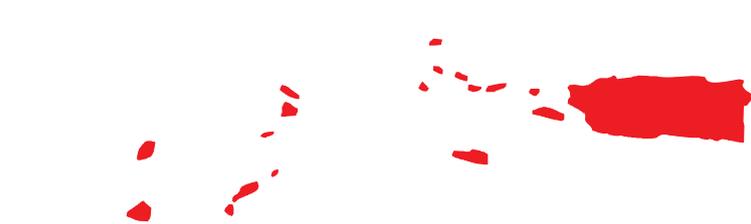
Populations of *A. carolinensis*, a NA native, have become established inside and outside of the Caribbean. Although the pet trade has been implicated in many instances (Kraus, 2009), the Anguillian introduction appears to be a consequence of arrival with nursery plants (e.g., Eaton *et al.*, 2001; Hodge *et al.*, 2003). *Anolis extremus* from Barbados and *A. watsi* from Antigua are both established on St. Lucia, where they interact with each other and with endemic *A. luciae* (Lazell, 1972; Gorman, 1976; Henderson and Powell, 2009). The introduction of *A. bimaculatus* in St. Maarten (Powell *et al.*, 1992) appears to be one of the few documented colonization failures in the region (Powell *et al.*, 2005). Researchers intentionally introduced *A. pogus* from the Anguilla Bank onto Anguillita (Roughgarden *et al.*, 1984). That introduction eventually failed.

Ground lizards (family Teiidae): Lizards in the genus *Ameiva* are common on many Caribbean islands. Some species become habituated to human presence and many can be found in urban settings (Henderson and Powell, 2001; Powell and Henderson, 2008). *Ameiva ameiva*, which occurs naturally on the Grenada and St. Vincent island banks, has been documented on Barbados (Fields and Horrocks, 2009), presumably, however, originating from Trinidad.

Cnemidophorus vanzoi was intentionally introduced to Praslin Island from nearby natural populations, for investigative and conservation purposes (Dickinson and Fa, 2000). The population appears to have successfully colonized its new habitat.

Worm lizards (family Gymnophthalmidae): Gymnophthalmids, most occurring





in CA or SA, usually are small and many are associated with leaf-litter or live underground (Avila-Pires, 1995). *Gymnophthalmus pleii* is a Lesser Antillean endemic and *G. underwoodi*, which occurs on a number of Lesser Antillean islands, might have reached many of them via natural over-water dispersal (Powell, 2011). However, at least some populations, certainly those in the central and northern LA, are introduced (Powell, 2011), and some might be competing with or even displacing native populations of *G. pleii* on Martinique (Breuil, 2009) or Dominica (Turk *et al.*, 2010). This species is parthenogenetic (e.g., Cole, 1975; Hardy *et al.*, 1989; Cole *et al.*, 1990), which facilitates colonization because single individuals can establish new populations (e.g., Schwartz and Henderson, 1991; Hodge *et al.*, 2003; Powell *et al.*, 2005).

Amphisbaenians (family Amphisbaenidae): Two records of *Amphisbaena fuliginosa* from SA, presumably strays, are known from St. Lucia and Grenada (Murphy *et al.*, 2010).

Blindsnakes (family Typhlopidae): Usually small and spending most of their lives underground, blindsnakes are unfamiliar to the general public and practically unheard of in the pet trade. However, they easily stow away in planters and often are spread by the ornamental plant trade. Originally from Asia, the Flowerpot Snake (*Ramphotyphlops braminus*) might be the most widely distributed snake in the world. The family Typhlopidae, genus *Ramphotyphlops*, and species *R. braminus* top the respective lists of most successful colonizing taxa (Bomford *et al.*, 2009). Since the first report of the species on Anguilla (Censky and Hodge, 1997), it has been documented widely in the Caribbean, including recent reports from St. Christopher (Orchard, 2010), Barbados (Fields and Horrocks, 2009; Horrocks and Fields, 2011), Guadeloupe (Breuil and Ibéné, 2008; Breuil, 2009), Mustique (M. de Silva, in litt., 2009), and St. Eustatius (Powell, 2011). A parthenogenetic species, it appears to be ideally pre-adapted to dispersal by humans (e.g., McKeown, 1996). West Indian populations are almost certainly derived from the introduced population in Florida.

Boas (family Boidae): Boas are common in the pet trade, which is the primary method of arrival for these species in

the Caribbean and elsewhere (Kraus, 2009). Interestingly, Bomford *et al.* (2009) rated the family Boidae as the least successful colonizing family of reptiles or amphibians. Most records of *Boa constrictor*, presumably from the SA or CA mainland, are of strays that have failed to found populations. The stray found on Terre de Bas (îles de la Petite Terre, Guadeloupe; Barré *et al.*, 1997)



might pertain to *Boa nebulosa* (Lorvelec *et al.*, 2011), which is endemic to Dominica. *Epicrates cenchria*, also from SA, is known as a stray on St. Maarten (Powell *et al.*, 2005) and Martinique (Breuil, 2009).

Pythons (family Pythonidae): Pythons, like boas, are frequently encountered in the live animal trade. Four records, *Morelia amethystina* on Guadeloupe (Breuil and Ibéné, 2008; Breuil, 2011), *Python curtus* and *P. regius*, both on St. Maarten (Powell *et al.*, 2005), and *P. regius* on Martinique (Breuil, 2009) document strays. The latter two species also have been found on St.-Barthélemy (Breuil *et al.*, 2010). Establishment of any of these species would be worrisome, as it has been in Florida (e.g., Snow *et al.*, 2007; Reed *et al.*, 2010).

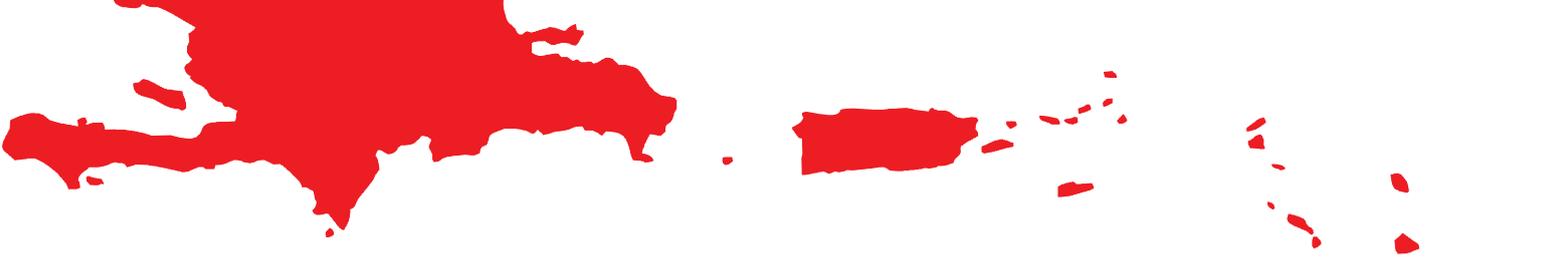
Common snakes (family Colubridae): The pet and nursery trades are the primary vectors for arrival of *Pantherophis guttatus* (formerly *Elaphe guttata*) from NA. All Lesser Antillean records to date of this and another member of the genus (*P. alleghaniensis*; formerly *Elaphe obsoleta*) document only strays. The latter species has been recorded only on Martinique (Breuil and Ibéné, 2008; Breuil *et al.*, 2010). *Tantilla melanocephala*, probably of SA origin, has been found on four islands on the Grenada Bank (Henderson and Powell, 2006; Berg *et al.*, 2009; J. Boone and D. Scantlebury, pers. comm.) and its arrival has been associated with shipments of sand from SA for construction purposes. Its long-term prospects remain unclear. Underwood *et al.* (1999) reported the presence of *Mastigodryas bruesi*, which occurs naturally on the Grenada and St. Vincent banks, on Barbados.

American rear-fanged snakes (family Dipsadidae): *Alsophis rufiventris* from Saba or St. Eustatius was recorded as a stray on St. Maarten (Powell *et al.*, 2005).

Water snakes (family Natricidae): Two stray *Natrix natrix* from Europe have been recorded on Martinique (Breuil, 2009).

Discussion

The number of introductions and the consequent number of established populations in the LA is alarming, even when we consider our uncertainty regarding the origins of some insular populations (particularly some of those of *Eleutherodactylus johnstonei*, *Rhinella marina*, *Gymnophthalmus underwoodi*, *Hemidactylus* spp., *Iguana iguana*, *Chelonoidis carbonaria*), some of which were almost certainly natural, but others undoubtedly were human-mediated or some combination of the two. Several additional reports arrived as we were working on this review, and the trends shown by both amphibians and reptiles suggest that the rate of arrivals will continue to increase with time. For example, *Scinax* cf. *x-signatus* has been found on five new islands (Grande-Terre, Basse-



Terre, Désirade, Marie-Galante, Martinique) in the past eight years (Breuil *et al.*, 2010). In some instances, these frogs are phenomenally abundant. Multiple invasions of the same islands are almost certainly responsible, with wooden houses assembled in Brazil and French Guiana apparently serving as the means of introduction (Breuil *et al.*, 2010; Breuil, 2011).

Given the extent of negative ecological and economic effects documented in the region and elsewhere, invasive populations of herpetofauna have become a serious conservation issue. Additional deleterious effects probably go unnoticed or unreported, especially when smaller, less obvious species are introduced and their impact is primarily on smaller invertebrates, which are rarely monitored and the impact on which cannot, at this time, be evaluated. The magnitude of existing problems is almost certainly greater than currently realized, and can only get worse. An integrated policy response is clearly necessary to address what is a regional issue.

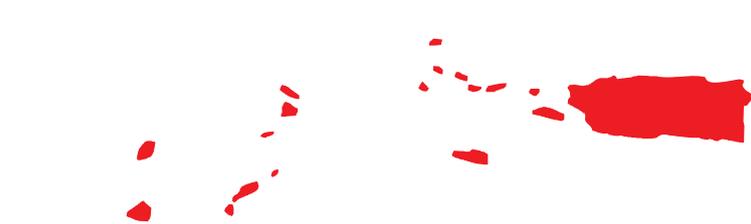
Amerindians arrived in the Caribbean islands about 6000 years ago (Wilson, 2001) and Europeans about 500 years ago. The impact of the latter has been felt in the region longer than elsewhere in the Western Hemisphere, and Fosberg (1983) observed that: “The impact of European man on islands made the changes due to aboriginal man seem minor by comparison.” Only 5-10% of the West Indian herpetofauna has benefited from human activities (Henderson and Powell, 2001). One of the most substantive and frequently deleterious effects has been the increasing number of introductions of plants and animals to islands where they are not native. Although not covered here, many of those introductions, especially of mammalian herbivores (e.g., goats and cattle) and predators (e.g., mongooses, raccoons, opossums, dogs, cats, and monkeys, the latter on Grenada and Barbados and, most recently, on St. Maarten; B. Ibéné, pers. comm.), have had varying degrees of deleterious effects on the regional herpetofauna.

The characteristics of amphibian and reptilian species introduced in the region correspond very closely to those outlined for taxa associated with Caribbean urban areas by Powell and Henderson (2008): they (1) are ecologically versatile and capable of tolerating a broad range of sometimes rapidly and dramatically changing conditions; (2) exhibit edificarian tendencies in and outside urban areas (e.g., gekkonids, some sphaerodactyls, many anoles); (3) tend to be edge species or, at least, species that are euryecious, not habitat specialists; (4) are primarily invertebrate predators; (5) are heliotherms if diurnal (e.g., edge-inhabiting anoles); and (6) often are scansorial (e.g., treefrogs, geckos, anoles). These features in turn correlate nicely with those shared by anoles identified by Williams (1969) as successful colonizers, and with the observation that invasive species in general tend to be generalists (Dukes and Mooney, 1999). Our data also support the

generalizations that good invaders tend to be small and capable of rapid reproduction (Kolar and Lodge, 2001), have a past record of being invasive elsewhere (Kolar and Lodge, 2001; Marchetti *et al.*, 2004), are highly tolerant of humans (Perry *et al.*, 2008), are related to other documented invaders (Richardson and Pyšek, 2006), and are native to areas with comparable climates (Bomford *et al.*, 2009) and near possible introduction sites (Marchetti *et al.*, 2004). In contrast, our data do not support the view that taxa that are more distantly related to the native biota are more likely to be invasive (Strauss *et al.*, 2006).

The genera *Eleutherodactylus*, *Hemidactylus*, and *Anolis* comprise a substantive fraction of the species tabulated in this review. All are relatively small, capable of high reproductive output, often associated with humans and habitats modified by human activities, are naturally or secondarily found within the region, and have become invasive at multiple locations. Specifically, the species that have successfully colonized the most islands either follow that pattern or have been intentionally introduced for perceived economic benefits. Cane Toads (*Rhinella marina*; 16 islands or island groups, although some populations might have been established by natural over-water dispersal) were introduced widely for biocontrol. *Eleutherodactylus johnstonei* (23 islands or island groups), Cuban Treefrogs (*Osteopilus septentrionalis* (7), *Gymnophthalmus underwoodi* (13), and *Ramphotyphlops braminus* (8) are small human commensals easily transported inadvertently with goods and ornamental plants. The latter two are relatively inconspicuous and benefit further by being parthenogenetic, thus requiring but a single individual to establish a population. They probably occur on many more islands than have been documented. In addition, *Hemidactylus mabouia*, introduced populations of which might occur on the majority of LA islands, also functions as a human commensal. *Iguana iguana* (9), *Trachemys scripta* (6), and *Chelonoidis carbonaria* (4) break with the pattern in being large and herbivorous or omnivorous, but all are frequently transported from place to place for food (both historically and recently) or as pets. The situation for *I. iguana*, however, is complicated by the presence of endemic populations that might be subjected to hybridization with more recent arrivals, primarily originating from native Neotropical populations or the introduced populations in Florida and within the region. Two other widely introduced species, *Anolis sagrei* (5) and *Pantherophis guttatus* (5, although no established populations have been documented to date in the LA) are notable because of the potential for severe negative consequences resulting from potential competition (*A. sagrei*) with or predation (*P. guttatus*) on native species.





In addition, successful invasions tend to be related to propagule pressure (Kolar and Lodge, 2001; Marchetti *et al.*, 2004). Thus, species that are associated with human economic activity, such as the pet or nursery trade, as well as those with access to frequent commerce-related transport are more likely to be introduced elsewhere and become established.

Although introductions related to biocontrol are largely relegated to history, the numbers of individuals and species being moved about as a consequence of the ever-growing pet trade is most alarming. Commercial dealers, particularly in Barbados and the Netherlands Antilles (presumably St. Maarten), undoubtedly pose a considerable threat for new introductions into the region. Many of the species moving through the region on their way to and from the US and other markets could easily become established if given the opportunity through escapes or releases. As in Florida (e.g., Meshaka *et al.*, 2004), escapes could be facilitated by hurricanes and releases, especially by dealers seeking to establish local and easily exploitable populations of popular species, and could dramatically change the very nature of the herpetofaunas on a number of islands.

The success rate (66.3%) for establishing new populations was considerably greater than those calculated by Bomford *et al.* (2009) for Britain (12 of 51, 23.5%) or California (13 of 62, 21.0%), comparable to that in Florida (47 of 80, 58.8%), but less than that for the “greater Caribbean” (Powell *et al.*, 2011; 70.2%). Most of the success probably is attributable to the hospitable island climates and high incidence of climate-matching (Bomford *et al.*, 2009) with areas where source populations are native. In addition, with an increasing number of invasions involving alien species established in Florida, the possibility that those species were pre-screened for success as colonizers cannot be discounted.

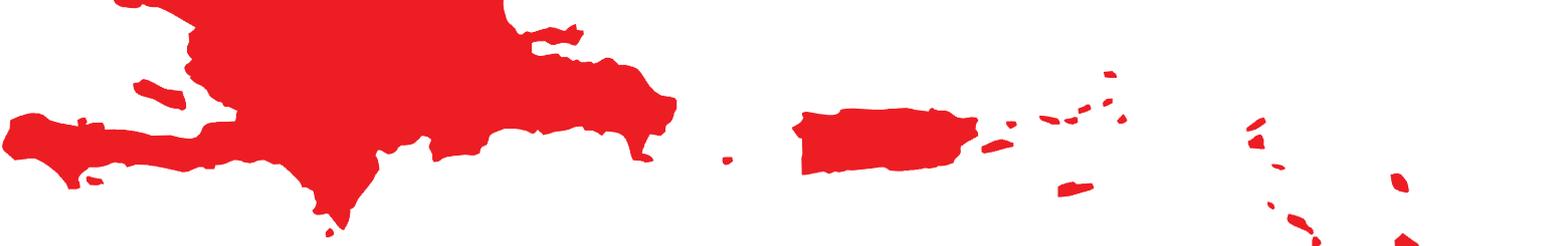
In general, amphibians are less likely than reptiles to successfully colonize islands, both because of osmotic sensitivity during the dispersal stage and of their more stringent ecological requirements during the establishment phase (Vences *et al.*, 2003). In our sample, however, the number of amphibian populations established via human-aided dispersal is sizeable, although the species diversity of reptiles is considerably greater. The relative abundance of amphibian introductions is largely attributable to four species that are resilient or hardy and have been intentionally introduced or are closely tied to human economic activity. Consequently, species such as *Eleutherodactylus johnstonei*, among the top five most successful colonizing species of reptiles and amphibians (Bomford *et al.*, 2009), *Rhinella marina*, *Scinax* cf. *x-signatus*, and *Osteopilus*

septentrionalis are increasingly ubiquitous in the LA and elsewhere.

As additional species become established in the region, and especially in Florida, which remains the source for much of the ornamental vegetation and construction material used in the Caribbean, we will doubtlessly see additional species reported in years to come. These include several other species of *Eleutherodactylus* and *Hemidactylus frenatus*, one of the most widely distributed species in the world (Bomford *et al.*, 2009), which recently has been reported in the Greater Antilles (Scantlebury *et al.*, 2010; Powell *et al.*, 2011). It is highly aggressive and has been successful at displacing similar species (e.g., Powell *et al.*, 1998; Powell, 2004a; Dame and Petren, 2006), raising serious concerns about possible consequences once it arrives in the region. The list of other potential arrivals is long (Kraus, 2009), and several could become serious ecological or economic pests. In addition, some species already in the region, most notably the increasingly widespread Green Iguana (*I. iguana*; e.g., Sementelli *et al.*, 2008) and the Eastern Corn Snake (*Pantherophis guttatus*) have potential to become considerably more damaging than they have hitherto been. Because of the predominance of Florida as a source for invasive amphibians and reptiles, a concerted effort to sanitize cargo and ornamental plants shipped from there is an urgent need.

Although extended dry periods can preclude many unwanted invasives from becoming established, “garden refugia” are available for some species. Amphibians often cannot survive outside of artificially mesic situations (e.g., gardens, golf courses, hotel and resort grounds) during droughts (e.g., *Eleutherodactylus johnstonei* on Anguilla; Hodge *et al.*, 2011). Even some introduced reptilian populations, such as iguanas, are much more plentiful in inhabited areas than in the bush. For snakes, however, this is rarely an option (diminutive and secretive *Ramphotyphlops braminus* might be an exception). Snakes that cannot survive in relatively natural situations and retreat to “gardens” during dry periods find themselves in a “killing zone,” where people and domestic predators (dogs and cats) will see them and kill them (Powell and Henderson, 2008).

Although a few efforts have been made to control or eradicate non-native herpetofauna in the LA, such efforts remain by far the exception — and some that exist are never implemented. For example, in April 2006, the Ministry of Ecology, Energy and Sustainable Development decided to eradicate *Iguana iguana* in Guadeloupe to prevent competition and hybridization with *Iguana delicatissima*, but nothing was done at that time. Thus, we expect that both firmly and newly established species will generally persist in the region unless policy and management efforts change, causing Lesser Antillean islands to become part of international trends toward an enhanced pantropical herpetofauna at the expense of impoverished native herpetofaunas.



The need to advance protection quickly, perhaps well ahead of political support, flows from the very poor evidence that any environmental Kuznets curve affects these outcomes. An environmental Kuznets curve loosely predicts that, as incomes rise and standards of living improve, greater social support often evolves to mitigate social, environmental, and ecological hazards (Arrow *et al.*, 1995). If this phenomenon holds for invasions in the LA, we should be seeing a declining rate of new introductions as GDP rises. That does not seem to be happening at this time. However, economic theory would not predict that invasives would be among the first items corrected as an economy grows. Although growing GDP may have been responsible for declines in emissions of nitrogen oxides, carbon monoxides, sulfur dioxides, and lead in the 1970s and 1980s, the relationship does not seem to hold for aggressive land use conversions to monocultures or impervious surfaces, energy demand, and overall resource consumption. These “high footprint” activities appear to parallel economic development, which would explain why overall atmospheric carbon emissions do not seem to abate with rising GDP (Wagner, 2008). Issues of biodiversity protection in particular have not shown convincing empirical evidence that any abatement turn is emerging on the development horizon (Mills and Waite, 2009). Invasions in the region would arguably be far behind the curve — or the bend in the curve, as invasions seem to correlate with the very activities most directly responsible for economic growth and development on many islands. Without a much more diverse set of economic activities contributing to economic development, the draw of the US economy and the developments in agriculture, tourism, shipping, and resource extractive industries would seem to continue to accelerate these threats at least for the near and intermediate terms. Precautionary approaches in the name of acute economic stress or intrinsic ecological deterioration from regional invasions is arguably the strongest motivation for controlling introduced species.

The benefits of eradicating an invasive species — a single injection of funds and effort and the problem is solved — far outweighs the cost of a perennial control program (Gardener *et al.*, 2010 and references therein). Many regional introductions remain localized, often in anthropogenic situations (e.g., gardens and grounds of hotels and resorts), and are therefore easy targets for cost-effective eradication projects. Consequently, the development of eradication programs should be a high priority for agencies responsible for managing biodiversity.

Nonetheless, prevention remains by far the best — and most economical — approach (Wittenberg and Cock, 2001; Rödder and Weinsheimer, 2010). In that context, increased scrutiny of the transport to and from the islands (whether cargo where inadvertent stowaways may hide, ornamental plants that often carry hitchhikers, or the

pet trade that is the source of so many introductions) seems especially desirable. This can help reduce the spread of other problem species, such as agricultural pests, that also are a source of concern for local governments.

To address these concerns, we urge an increased regional and global cooperation on fighting invasive species in general and invasive herpetofauna in particular. Although the LA are highly fragmented both geographically and politically, precedents for such cooperation exist (e.g., the Organization of Eastern Caribbean States [OECS] and the Caribbean Community and Common Market [CARICOM]). We urge the adoption of a similarly integrated approach that incorporates not only governmental controls but also investments in local response capacity. Our combined decades of work in the region show a strong need for considerably more monitoring, education, and research in this area.

Acknowledgements

Michael C. Farmer, Arthur C. Echternacht, and Gerard van Buurt, were part of the team that assessed introductions in the greater Caribbean. Albeit indirectly, they certainly facilitated this effort. Support for fieldwork leading to this project was provided by a series of National Science Foundation grants (Research Experiences for Undergraduates) to RP, by Texas Tech University (GP), Avila University (RP), and the Milwaukee Public Museum and the Windway Foundation (RWH). We are indebted to many governmental agencies that have provided permits to conduct research throughout the region, and to the owners of hotels or resorts who have tolerated our antics over the years. This is manuscript T-9-1204 of the College of Agricultural Sciences and Natural Resource Management, Texas Tech University.

References

ACKLEY, J.W., MUELLEMAN, P.J., CARTER, R.E., HENDERSON, R.W., POWELL, R., 2009, “A rapid assessment of herpetofaunal diversity in variously altered habitats on Dominica”, *Applied Herpetology*, vol. 6, 171-184.

ARROW, K., BOLIN, B., COSTANZA, R., DASGUPTA, P., FOLKE, C., HOLLING, C. S., JANSSON, B.-O., LEVIN, S., MÄLER, K.-G., PERRINGS, C., PIMENTEL, D., 1995, “Economic growth, carrying capacity, and the environment”, *Ecological Economics*, vol. 15, 91-95.

AVILA-PIRES, T.C.S., 1995, “Lizards of Brazilian Amazonia (Reptilia: Squamata)”, *Zoologische Verhandelingen Leiden*, No. 299, 1-706.





BARBOUR, T., 1914, "A contribution to the zoogeography of the West Indies, with especial reference to amphibians and reptiles", *Bulletin of the Museum of Comparative Zoölogy*, No. 44, 209-359.

BARBOUR, T., 1937, "Third list of Antillean reptiles and amphibians", *Bulletin of the Museum of Comparative Zoölogy*, No. 82, 77-166.

BARRE, N., LORVELEC, O., BREUIL, M., 1997, Les oiseaux et les reptiles des Îles de la Petite Terre (Guadeloupe). Bilan d'un Suivi Ecologique d'une Année (Mars 1995 à Mars 1996). Petit-Bourg, Guadeloupe, AEVA, Report No. 16, Office National des Forêts, Conservatoire du Littoral.

BAYLEY, I., 1950, "The whistling frogs of Barbados", *Journal of the Barbados Museum and Historical Society*, vol. 17, 161-170.

BERG, C.S., JEREMIAH, A., HARRISON, B., HENDERSON, R.W., 2009, "New island records for *Tantilla melanocephala* (Squamata: Colubridae) on the Grenada Bank", *Applied Herpetology*, vol. 6, 403-404.

BOMFORD, M., KRAUS, F., BARRY, S.C., LAWRENCE, E., 2009, "Predicting establishment success for alien reptiles and amphibians: a role for climate matching", *Biological Invasions*, vol. 11, 713-724.

BOULENGER, G.A., 1891, "On reptiles, batrachians, and fishes from the Lesser West Indies", *Proceedings of the Zoological Society of London*, vol. 1891, 351-357.

BREUIL, M., 2000, "Iguana delicatissima and Iguana iguana in FWI. Summer 1999 field report," *West Indian Iguana Specialist Group Newsletter*, vol. 3, No. 1, 4-5.

BREUIL, M., 2002, "Histoire naturelle des amphibiens et reptiles terrestres de l'archipel Guadeloupéen. Guadeloupe, Saint-Martin, Saint Barthélemy", *Patri-moines Naturels, Paris*, vol. 54, [2] + 339 p.

BREUIL, M., 2003, "In the footsteps of French naturalists, a 'battle' of iguanas, and 'improvements' in biodiversity", in Henderson, R.W., Powell, R. (eds.), *Islands and the sea. Essays on herpetological exploration in the West Indies*, Ithaca, New York, Society for the Study of Amphibians and Reptiles.

BREUIL, M., 2004, *À la découverte des amphibiens & reptiles des Antilles*, Le Gosier, Guadeloupe, PLB (Thierry Petit Le Brun) Édit.

BREUIL, M., 2009, "The terrestrial herpetofauna of Martinique: past, present, future", *Applied Herpetology*, vol. 6, 123-149.

BREUIL, M., GUIOUGOU, F., QUESTEL, K., IBÉNÉ, B., 2010a (2009), "Modifications du peuplement



herpétologique dans les Antilles françaises. Disparitions et espèces allochtones. 1ère partie: Historique-Amphibiens", *Le Courrier de la Nature*, vol. 249, 30-37.

BREUIL, M., GUIOUGOU, F., QUESTEL, K., IBÉNÉ, B., 2010b (2009), "Modifications du peuplement herpétologique dans les Antilles françaises. Disparitions et espèces allochtones. 2de partie: Reptiles", *Le Courrier de la Nature*, vol. 251, 36-43.

BREUIL, M., 2011, "The terrestrial herpetofauna of Martinique: past, present, future", in Hailey, A., Wilson, B.S., Horrocks, J.A. (eds.), *Conservation of Caribbean island herpetofaunas*, vol. 2, Leiden, Brill.

BREUIL, M., IBÉNÉ, B., 2008, "Les hylidés envahissants dans les Antilles française et le peuplement batrachologique naturel", *Bulletin de la Société Herpétologique de France*, vol. 125, 41-67.

BREUIL, M., SASTRE, C., 1994, "Végétation et reptiles de l'Archipel des Saintes (Antilles françaises)", *Bulletin de Amis du Museum National d'Histoire Naturelle*, No. 178, 17-19.

BREUIL, M., GUIOUGOU, F., IBÉNÉ, B., 2007, "Lesser Antillean Iguana (*Iguana delicatissima*)", *Iguana Specialist Group Newsletter*, vol. 10, No. 2, 15-17.

BREUIL, M., GUIOUGOU, F., QUESTEL, K., IBÉNÉ, B., 2009, "Modifications du peuplement herpétologique dans les Antilles françaises: disparitions et espèces allochtones. 1ère partie: historique – amphibians", *Le Courrier de la Nature*, No. 249, 30-37.

BREUIL, M., GUIOUGOU, F., QUESTEL, K., IBÉNÉ, B., 2010, "Modifications du peuplement herpétologique dans les Antilles françaises: disparitions et espèces allochtones. 2ème partie: historique – reptiles", *Le Courrier de la Nature*, No. 251, 36-43.

BROOKS, G.R., 1983, "*Gymnophthalmus pleei* Bocourt: an addition to the lizard fauna of Dominica, West Indies", *Herpetological Review*, vol. 14, 31-32.

BROWN, P.R., ECHTERNACHT, A.C., 1991, "Interspecific behavioral interactions of adult male *Anolis sagrei* and gray-throated *Anolis carolinensis* (Sauria: Iguanidae): a preliminary field study", in Losos, J.B., Mayer, G.C. (eds.), *The Fourth Anolis Newsletter*. Washington, D.C., Division of Amphibians and Reptiles, National Museum of Natural History, Smithsonian Institution.

BULLOCK, D.J., EVANS, P.G.H., 1990, "The distribution, density and biomass of terrestrial reptiles in Dominica, West Indies", *Journal of Zoology*, London, vol. 222, 421-443.





CAMARGO, A., HEYER, W.R., DE SÁ, R.O., 2009, "Phylogeography of the frog *Leptodactylus validus* (Amphibia: Anura): patterns and timing of colonization events in the Lesser Antilles", *Molecular Phylogenetics and Evolution*, vol. 53, 571-579.

CARTER, R.E., BERG, C.S., ACKLEY, J.W., POWELL, R., 2009, "Frogs of Dominica, with notes on habitat use by two species of *Eleutherodactylus*", *Herpetological Bulletin*, No. 108, 14-23.

CENSKY, E.J., 1988, "*Geochelone carbonaria* (Reptilia: Testudines) in the West Indies", *Florida Scientist*, vol. 51, 108-114.

CENSKY, E.J., 1989, "*Eleutherodactylus johnstonei* (Salientia: Leptodactylidae) from Anguilla, West Indies", *Caribbean Journal of Science*, vol. 25, 229-230.

CENSKY, E.J., HODGE, K., 1997, "Geographic distribution: *Ramphotyphlops braminus*", *Herpetological Review*, vol. 28, 210.

CENSKY, E.J., KAISER, H., 1999, "The Lesser Antillean fauna", in Crother, B.I. (ed.), *Caribbean amphibians and reptiles*, San Diego, Academic Press.

CENSKY, E.J., LINDSAY, K., 1997, "Geographic distribution: *Gymnophthalmus underwoodi*", *Herpetological Review*, vol. 28, 210.

CENSKY, E.J., HODGE, K., DUDLEY, J., 1998, "Over-water dispersal of lizards due to hurricanes", *Nature*, vol. 395, 556.

CLARK, A.H., 1916, "The present status and breeding season of the giant toad (*Bufo agua*) in Barbados, St. Vincent, Trinidad and Demerara", *Copeia*, vol. 1916, 13-14.

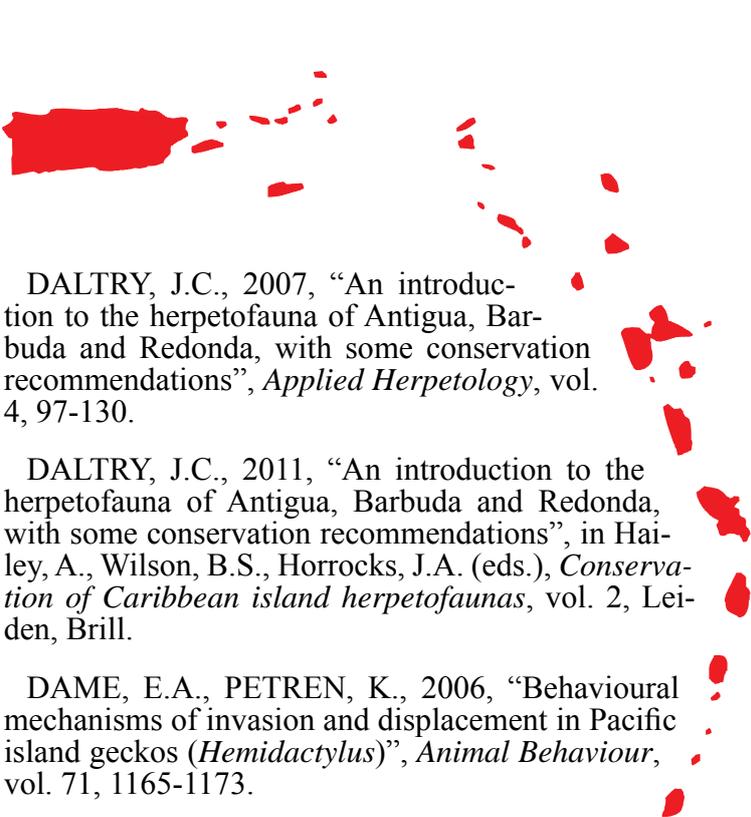
CLAVERO, M., GARCÍA-BERTHOU, E., 2005, "Invasive species are a leading cause of animal extinctions", *Trends in Ecology and Evolution*, vol. 20, 110.

COLE, C.J., 1975, "Evolution of parthenogenetic species of reptiles", in Reinboth, R. (ed.), *Intersexuality in the animal kingdom*, Berlin, Springer-Verlag.

COLE, C.J., DESSAUER, H.C., TOWNSEND, C.R., ARNOLD, M.G., 1990, "Unisexual lizards of the genus *Gymnophthalmus* (Reptilia: Teiidae) in the Neotropics: genetics, origin, and systematics", *American Museum Novitates*, No. 2994, 1-29.

CORKE, D., 1992, "The status and conservation needs of the terrestrial herpetofauna of the Windward Islands (West Indies)", *Biological Conservation*, vol. 62, 47-58.

CORRIE, D.G., 2001, *A guide to Barbadian herpetofauna (including introduced species)*, St. Michael, First Nations Publications.



DALTRY, J.C., 2007, "An introduction to the herpetofauna of Antigua, Barbuda and Redonda, with some conservation recommendations", *Applied Herpetology*, vol. 4, 97-130.

DALTRY, J.C., 2011, "An introduction to the herpetofauna of Antigua, Barbuda and Redonda, with some conservation recommendations", in Hailey, A., Wilson, B.S., Horrocks, J.A. (eds.), *Conservation of Caribbean island herpetofaunas*, vol. 2, Leiden, Brill.

DAME, E.A., PETREN, K., 2006, "Behavioural mechanisms of invasion and displacement in Pacific island geckos (*Hemidactylus*)", *Animal Behaviour*, vol. 71, 1165-1173.

DANIELLS, E.A., ACKLEY, J.W., CARTER, R.E., MUELLEMAN, P.J., RUDMAN, S.M., TURK, P.A., VÉLEZ ESPINET, N.J., WHITE, L.A., WYSZYNSKI, N.N., 2008, "An annotated checklist of the amphibians and reptiles of Dominica, West Indies", *Iguana*, vol. 15, 130-141.

DAUDIN, J., DE SILVA, M., 2007, "An annotated checklist of the amphibians and terrestrial reptiles of the Grenadines with notes on their local natural history and conservation", *Applied Herpetology*, vol. 4, 163-176.

DAUDIN, J., DE SILVA, M., 2011, "An annotated checklist of the amphibians and terrestrial reptiles of the Grenadines with notes on their local natural history and conservation", in Hailey, A., Wilson, B.S., Horrocks, J.A. (eds.), *Conservation of Caribbean island herpetofaunas*, vol. 2, Leiden, Brill.

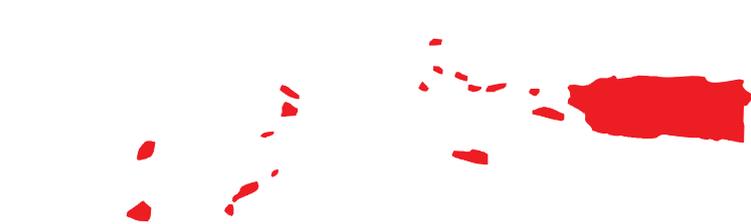
DAY, M.L., THORPE, R.S., 1996, "Population differentiation of *Iguana delicatissima* and *I. iguana* in the Lesser Antilles", in Powell, R., Henderson, R.W. (eds.), *Contributions to West Indian herpetology: a tribute to Albert Schwartz*, Contributions to herpetology, vol. 12. Ithaca, New York, Society for the Study of Amphibians and Reptiles.

DAY, M.L., BREUIL, M., REICHLING, S., 2000, "Lesser Antillean Iguana *Iguana delicatissima*", in Alberts, A. (ed.), *West Indian iguanas: status survey and conservation action plan*, Gland, Switzerland, IUCN.

DEVAS, R.P., 1964, *History of the island of Grenada, 1498-1796: with some notes and comments on Carriacou and events of later years*, St. George's, Grenada, Carenage Press.

DICKINSON, H.C., FA, J.E., 2000, "Abundance, demographics and body condition of a translocated population of St. Lucia Whiptail Lizards (*Cnemidophorus vanzoi*)", *Journal of Zoology, London*, vol. 251, 187-197.





DUKES, J.S., MOONEY, H.A., 1999, "Does global change increase the success of biological invaders?", *Trends in Ecology and Evolution*, 14, 135-139.

EATON, J.M., HOWARD, K.G., POWELL, R., 2001, "Geographic distribution: *Anolis carolinensis*", *Herpetological Review*, vol. 32, 118.

ERNST, C.H., BARBOUR, R.W., 1989, *Turtles of the world*, Washington, D.C., Smithsonian Institution Press.

ESTEAL, S., 1981, "The history of introduction of *Bufo marinus* (Amphibia: Anura); a natural experiment in evolution", *Biological Journal of the Linnean Society*, vol. 16, 93-113.

ESTEAL, S., FLOYD, R.B., SABATH, M.D., 1981, "Distribution records of the marine toad (*Bufo marinus*). Part 3, The Caribbean", Working paper No. 5/81, Queensland, School of Australian Environmental Studies, Griffith University.

EVANS, P., 1989, "Herpetofauna of the Commonwealth of Dominica (Windward I., Lesser Antilles), West Indies", *British Herpetological Society Bulletin*, No. 28, 5-7.

EVERARD, C.O.R., SULZER, C.R., BHAGWANDIN, L.J., FRASER-CHAMPONG, G.M., JAMES, A.C., 1980, "Pathogenic *Leptospira* isolates from the Caribbean islands of Trinidad, Grenada and St. Vincent", *International Journal of Zoonoses*, vol. 7, 90-100.

EVERARD, C.O.R., FRASER-CHAMPONG, G.M., BHAGWANDIN, L.J., RACE, M.W., JAMES, A.C., 1983, "Leptospire in wildlife from Trinidad and Grenada", *Journal of Wildlife Diseases*, vol. 19, 192-199.

EVERARD, C.O.R., CARRINGTON, D., KORVER, H., EVERARD, J.D., 1988, "Leptospire in the marine toad (*Bufo marinus*) on Barbados", *Journal of Wildlife Diseases*, vol. 24, 334-338.

EVERARD, C.O.R., CARRINGTON, D.G., KORVER, H., BURKE, R., EVERARD, J.D., GRAVEKAMP, C., 1990, "Leptospire in the whistling frog (*Eleutherodactylus johnstonei*) on Barbados", *Journal of Tropical Medicine and Hygiene*, vol. 93, 140-145.

FEILDEN, H.W., 1889, "The reptiles of Barbados", *Zoologist*, vol. 1889, 298.

FEILDEN, H.W., 1903, "The reptiles of Barbados", *Agricultural News*, No. 2: 365, 381 (reprint of 1889 article).

FIELDS, A., HORROCKS, J.A., 2009, "An annotated checklist of the herpetofauna of Barbados", *Journal of*



the Barbados Museum and Historical Society, vol. 55, 263-283.

FLÄSCHENDRÄGER, A., 2010, "Cuban Brown Anoles (*Anolis sagrei*) in St. Maarten", *Reptiles & Amphibians*, vol. 17, 121-122.

FORDE, A., 2005, "Diet of the cane toad *Bufo marinus* in Barbados", *The Zoologist*, vol. 13, 352-353.

FOSBERG, F.R., 1983, "The human factor in the biogeography of oceanic islands", *Comptes Rendus Séances de la Société Biogéographique*, vol. 59, 147-190.

FRITZ, U., 1991, "Contribution to the knowledge of the Hispaniolan slider *Trachemys decorata* (Barbour & Carr 1940)", *Sauria*, vol. 1, 11-14.

GARCIA, G., CUNNINGHAM, A.A., HORTON, D.L., GARNER, T.W.J., HYATT, A., HENGSTBERGER, S., LOPEZ, J., OGRODOWCZYK, A., FENTON, C., FA, J.E., 2007, "Mountain chickens *Leptodactylus fallax* and sympatric amphibians appear to be disease free on Montserrat", *Oryx*, vol. 41, 398-401.

GARDENER, M.R., ATKINSON, R., RENTERÍA, J.L., 2010, "Eradications and people: lessons from the plant eradication program in Galapagos", *Restoration Ecology*, vol. 18, 20-29.

GERMANO, J.M., SANDER, J.M., HENDERSON, R.W., POWELL, R., 2003, "Herpetofaunal communities in Grenada: a comparison of altered sites, with an annotated checklist of Grenadian amphibians and reptiles", *Caribbean Journal of Science*, vol. 39, 68-76.

GIANNASI, N., THORPE, R.S., MALHOTRA, A., 1997, "Introductions of *Anolis* species to the island of St. Lucia, West Indies: testing for hybrids using multivariate morphometrics", *Journal of Herpetology*, vol. 31, 586-589.

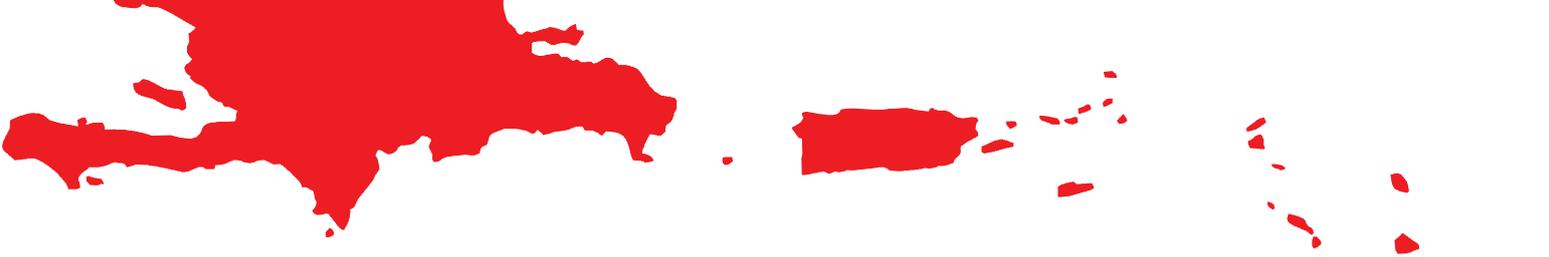
GOLDBERG, S.R., BURSEY, C.R., KAISER, H., 1998, "Gastrointestinal helminthes of five species of *Eleutherodactylus* (Anura: Leptodactylidae) from the West Indies", *Caribbean Journal of Science*, vol. 34, 146-149.

GORMAN, G.C., 1976, "Observations on the distribution of *Anolis extremus* (Sauria: Iguanidae) on St. Lucia — a colonizing species", *Herpetologica*, vol. 32, 184-188.

GORMAN, G.C., KIM, Y.J., YANG, S.Y., 1978, "The genetics of colonization: loss of variability among introduced populations of *Anolis* lizards (Reptilia, Lacertilia, Iguanidae)", *Journal of Herpetology*, vol. 12, 47-51.

GOSSE, P.H., 1851, *A naturalist's sojourn in Jamaica*, London, Longman, Brown, Green, and Longmans.





GRANT, C., 1937, "Two early Puerto Rican herpetologists", *Journal of Agriculture, University of Puerto Rico*, vol. 21, 491-501.

GRANT, C., 1958, "A new *Gymnophthalmus* (Reptilia, Teiidae) from Barbados, B.W.I.", *Herpetologica*, vol. 14, 227-228.

GRANT, C., 1959, "*Herpetology of Barbados, B.W.I.*", *Herpetologica*, vol. 15, 97-101.

GREENE, B.T., YORKS, D.T., PARMERLEE, J.S., JR., POWELL, R., HENDERSON, R.W., 2002, "Discovery of *Anolis sagrei* in Grenada with comments on its potential impact on native anoles", *Caribbean Journal of Science*, vol. 38, 270-272.

GREENE, B.T., POWELL, R., HENDERSON, R.W., 2003, "*Mastigodryas bruesi*", *Catalogue of American Amphibians and Reptiles*, No. 777, 1-3.

GROOME, J.R., 1970, *A natural history of the island of Grenada, West Indies*, Trinidad, Caribbean Printers.

HARDY, J.D., Jr., 1982, "Biogeography of Tobago, West Indies, with special reference to amphibians and reptiles: a review", *Bulletin of the Maryland Herpetological Society*, vol. 18, 37-142.

HARDY, J.D., Jr., 1985, "Frog mountain: preliminary comments on the genus *Eleutherodactylus* on the island of Guadeloupe, West Indies", *Bulletin of the Maryland Herpetological Society*, vol. 21, 27-33.

HARDY, J.D., JR., HARRIS, H.S., JR., 1979, "Occurrence of the West Indian frog, *Eleutherodactylus johnstonei*, in South America and on the island of Curaçao", *Bulletin of the Maryland Herpetological Society*, vol. 15, 124-133.

HARDY, J.D., JR., HEYER, W.R., HEDGES, S.B., POWELL, R., 2004, "*Leptodactylus validus*", in IUCN 2010, 2010 IUCN *Red List of Threatened Species*: www.iucnredlist.org.

HARDY, L.M., COLE, C.J., TOWNSEND, C.R., 1989, "Parthenogenetic reproduction in the Neotropical unisexual lizard, *Gymnophthalmus underwoodi* (Reptilia: Teiidae)", *Journal of Morphology*, vol. 201, 215-234.

HEDGES, S.B., 1996, "The origin of West Indian amphibians and reptiles", in Powell, R., Henderson, R.W. (eds.), *Contributions to West Indian herpetology: a tribute to Albert Schwartz*, Contributions to Herpetology, vol. 12. Ithaca, New York, Society for the Study of Amphibians and Reptiles.

HEDGES, S.B., 2008, "At the lower size limit in snakes: two new species of threadsnakes (Squamata: Leptotyphlopidae: *Leptotyphlops*) from the Lesser Antilles", *Zootaxa*, No. 1841, 1-30.

HENDERSON, R.W., BERG, C.S., 2005, "*Thecadactylus rapicauda*. Diet", *Herpetological Review*, vol. 36, 454.

HENDERSON, R.W., BERG, C.S., 2006, "The herpetofauna of Grenada and the Grenada Grenadines: conservation concerns", *Applied Herpetology*, vol. 3, 197-213.

HENDERSON, R.W., BERG, C.S., 2011, "The herpetofauna of Grenada and the Grenada Grenadines: conservation concerns", in Hailey, A., Wilson, B.S., Horrocks, J.A. (eds.), *Conservation of Caribbean island herpetofaunas*, vol. 2, Leiden, Brill.

HENDERSON, R.W., POWELL, R., 2001, "Responses by the West Indian herpetofauna to human-influenced resources", *Caribbean Journal of Science*, vol. 37, 41-54.

HENDERSON, R.W., POWELL, R., 2005, "Geographic distribution: *Anolis sagrei*", *Herpetological Review*, vol. 36, 467.

HENDERSON, R.W., POWELL, R., 2006, "Geographic distribution: *Tantilla melanocephala*", *Herpetological Review*, vol. 37, 501.

HENDERSON, R.W., POWELL, R., 2009, *Natural history of West Indian reptiles and amphibians*, Gainesville, University Press of Florida.

HENDERSON, R.W., DAUDIN, J., HAAS, G.T., MCCARTHY, T.J., 1992, "Significant distribution records for some amphibians and reptiles in the Lesser Antilles", *Caribbean Journal of Science*, vol. 28, 101-103.

HENDERSON, R.W., DELATTE, A., MCCARTHY, T.J., 1993, "*Gekko gekko* (Sauria: Gekkonidae) established on Martinique, French West Indies", *Caribbean Journal of Science*, vol. 29, 128-129.

HODGE, K.V.D., CENSKY, E.J., POWELL, R., 2003, *The reptiles and amphibians of Anguilla*, British West Indies, The Valley, Anguilla, British West Indies, Anguilla National Trust.

HODGE, K.V.D., POWELL, R., CENSKY, E.J., 2011, "Conserving the herpetofauna of Anguilla", in Hailey, A., Wilson, B.S., Horrocks, J.A. (eds.), *Conservation of Caribbean Island herpetofaunas*, vol. 2, Leiden, Brill.

HORROCKS, J.A., FIELDS, A., 2011, "The herpetofauna of Barbados: anthropogenic impacts and conservation status", in Hailey, A., Wilson, B.S., Horrocks, J.A. (eds.), *Conservation of Caribbean Island herpetofaunas*, vol. 2, Leiden, Brill.

HOWARD, K.G., PARMERLEE, J.S., JR., POWELL, R., 2001, "Natural history of the edificarian geckos *Hemidactylus mabouia*, *Thecadactylus rapicauda*, and





Sphaerodactylus sputator on Anguilla”, *Caribbean Journal of Science*, vol. 37, 285-288.

IVERSON, J.B., 1992, *A revised checklist with distribution maps of the turtles of the world*, Richmond, Indiana, privately printed.

JONES, A.G., 1999, The evolutionary history of *Sphaerodactylus fantasticus*. Unpublished Ph.D. Thesis. Bangor, UK, University of Wales.

JOURDANE, J., THERON, A., 1975, “Le cycle biologique de *Gorgoderina rochalimai* Pereira et Cuocolo, 1940, digène parasite de *Bufo marinus* en Guadeloupe”, *Annals de Parasitologie*, vol. 50, 439-445.

KAISER, H., 1992, “The trade-mediated introduction of *Eleutherodactylus martinicensis* (Anura: Leptodactylidae) on St. Barthélémy, French Antilles, and its implications for Lesser Antillean biogeography”, *Journal of Herpetology*, vol. 26, 264-273.

KAISER, H., 1997, “Origins and introductions of the Caribbean frog, *Eleutherodactylus johnstonei* (Leptodactylidae): management and conservation concerns”, *Biodiversity and Conservation*, vol. 6, 1391-1407.

KAISER, H., HARDY, J.D., 1994, “*Eleutherodactylus johnstonei*”, *Catalogue of American Amphibians and Reptiles*, No. 581, 1-5.

KAISER, H., HENDERSON, R.W., 1994, “The conservation status of Lesser Antillean frogs”, *Herpetological Natural History*, vol. 2, No. 2, 41-56.

KAISER, H., WAGENSEIL, R., 1995, “Colonization and distribution of *Eleutherodactylus johnstonei* Barbour (Anura: Leptodactylidae) on Dominica, West Indies”, *Caribbean Journal of Science*, vol. 31, 341-344.

KLUGE, A.G., 1969, “The evolution and geographical origin of the New World *Hemidactylus mabouia-brookii* complex (Gekkonidae, Sauria)”, *Miscellaneous Publications of the Museum of Zoology, University of Michigan*, No. 138, 1-78.

KOLAR, C.S., LODGE, D.M., 2001, “Progress in invasion biology: predicting invaders”, *Trends in Ecology and Evolution*, vol. 16, 199-204.

KOLBE, J.J., GLOR, R.E., RODRIGUEZ-SCHETTINO, L., CHAMIZO-LARA, A., LARSON, A., LOSOS, J.B., 2004 “Genetic variation increases during biological invasion by a Cuban lizard”, *Nature*, vol. 431, 177-181.

KRAUS, F., 2009, *Alien reptiles and amphibians: a scientific compendium and analysis*, *Invading Nature: Springer Series in Invasion Biology 4*, New York, Springer.



KRAUS, F., CAMPBELL, E.W. ALLISON, A., PRATT, T., 1999, “*Eleutherodactylus* frog introductions to Hawaii”, *Herpetological Review*, vol. 30, 21-25.

LAZELL, J., 1972, “The anoles (Sauria, Iguanidae) of the Lesser Antilles”, *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, vol. 143, 1-115.

LAZELL, J., 1994, “A new *Sphaerodactylus* (Sauria: Gekkonidae) from Bequia, Grenada Bank, Lesser Antilles”, *Breviora*, No. 496, 1-20.

LAZELL, J., SINCLAIR, T., 1990, “Geographic distribution: *Eleutherodactylus johnstonei*”, *Herpetological Review*, vol. 21, 95.

LEMON, R.E., 1971, “Vocal communication by the frog *Eleutherodactylus martinicensis*”, *Canadian Journal of Zoology*, vol. 49, 211-217.

LESCURE, J., 1966, “Le comportement social des batraciens”, *Revue du Comportement Animal*, vol. 2, 1-33.

LESCURE, J., 1979, “Singularité et fragilité de la faune en vertébrés des Petites Antilles”, *Compte Rendu des Séances de la Société de Biogéographie*, vol. 48, 93-109.

LESCURE, J., 1983, “Introductions passives et actives de reptiles et d’amphibiens dans les Antilles et les Guyanes”, *Compte Rendu des Séances de la Société de Biogéographie*, vol. 59, 59-70.

LESCURE, J., 2000, “Répartition passée de *Leptodactylus fallax* Müller, 1923 et d’*Eleutherodactylus johnstonei* Barbour, 1914 (Anoures, Leptodactylidés)”, *Bulletin de la Société Herpétologique de France*, No. 94, 13-23.

LESCURE, J., MARTY, C., 1996, “Repartition d’*Eleutherodactylus johnstonei* Barbour (Anoure, Leptodactylidés), introduction en Guyane Française”, *Biogeographica* (Paris), vol. 72, 121-125.

LEVER, C., 2001, *The cane toad: the history and ecology of a successful colonist*, Otley, Yorkshire, England, Westbury Publishing.

LEVER, C., 2003, *Naturalized reptiles and amphibians of the world*, New York, Oxford University Press.

LONG, E.G., 1974, *The serpent’s tale. Reptiles and amphibians of St. Lucia*. Iounaloo Series No. 2. The Morne, St. Lucia, University of the West Indies Extra Mural Department.

LORVELEC, O., PASCAL, M., PAVIS, C., FELDMANN, P., 2007, “Amphibians and reptiles of the French West Indies: inventory, threats and conservation”, *Applied Herpetology*, vol. 4, 131-161 (note that this and the following chapter are compilations





of previously published reports and contain some erroneous information; readers should consult the original references).

LORVELEC, O., PASCAL, M., PAVIS, C., FELDMANN, P., 2011, "Amphibians and reptiles of the French West Indies: inventory, threats and conservation", in Hailey, A., Wilson, B.S., Horrocks, J.A. (eds.), *Conservation of Caribbean island herpetofaunas*, vol. 2, Leiden, Brill.

LOSOS, J.B., 2009, *Lizards in an evolutionary tree: ecology and adaptive radiation of Anoles*, Berkeley and Los Angeles, University of California Presses.

LYNN, W.G., 1940, "The herpetology of Jamaica. I. Amphibians", *Bulletin of the Institute of Jamaica, Science Series*, No. 1, 1-60.

LYNN, W.G., 1957, "Notes on a collection of reptiles and amphibians from Antigua, B.W.I.", *Herpetologica*, vol. 13, 53-56.

MALHOTRA, A., THORPE, R.S., 1999, *Reptiles and amphibians of the eastern Caribbean*, London, MacMillan Education.

MALHOTRA, A., THORPE, R.S., HYPOLITE, E., JAMES, A., 2007, "A report on the status of the herpetofauna of the Commonwealth of Dominica, West Indies", *Applied Herpetology*, vol. 4, 177-194.

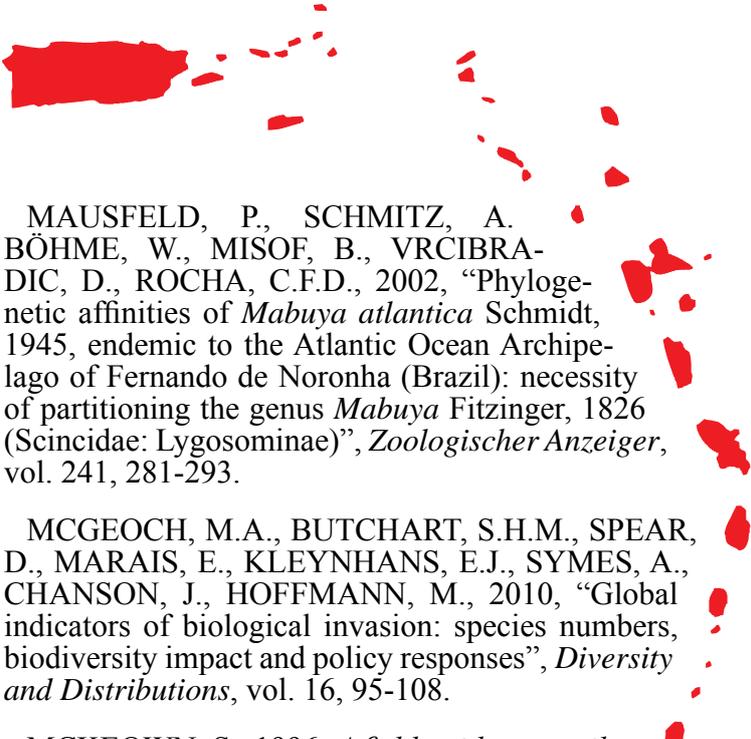
MALHOTRA, A., THORPE, R.S., HYPOLITE, E., JAMES, A., 2011, "A report on the status of the herpetofauna of the Commonwealth of Dominica, West Indies", in Hailey, A., Wilson, B.S., Horrocks, J.A. (eds.), *Conservation of Caribbean island herpetofaunas*, vol. 2, Leiden, Brill.

MALLERY, C.S., JR., MARCUM, M.A., POWELL, R., PARMERLEE, J.S., JR., HENDERSON, R.W., 2007, "Herpetofaunal communities of the leeward slopes and coasts of St. Vincent: a comparison of sites variously altered by human activity", *Applied Herpetology*, vol. 4, 313-325.

MALONE, C.L., DAVIS, S.K., 2004, "Genetic contributions to Caribbean iguana conservation", in Alberts, A., Carter, R., Hayes, W., Martins, E. (eds.), *Iguanas: biology and conservation*, Berkeley, University of California Presses.

MARCHETTI, M.P., MOYLE, P.B., LEVINE, R., 2004, "Alien fishes in California watersheds: characteristics of successful and failed invaders", *Ecological Applications*, vol. 14, 587-596.

MARSH, R.E., 1983, "Unquestionable evidence that the whistling frog of Barbados is indigenous", *Journal of the Barbados Museum and Historical Society*, vol. 37, 68-71.



MAUSFELD, P., SCHMITZ, A. BÖHME, W., MISOF, B., VRCIBRADIC, D., ROCHA, C.F.D., 2002, "Phylogenetic affinities of *Mabuya atlantica* Schmidt, 1945, endemic to the Atlantic Ocean Archipelago of Fernando de Noronha (Brazil): necessity of partitioning the genus *Mabuya* Fitzinger, 1826 (Scincidae: Lygosominae)", *Zoologischer Anzeiger*, vol. 241, 281-293.

MCGEOCH, M.A., BUTCHART, S.H.M., SPEAR, D., MARAIS, E., KLEYNHANS, E.J., SYMES, A., CHANSON, J., HOFFMANN, M., 2010, "Global indicators of biological invasion: species numbers, biodiversity impact and policy responses", *Diversity and Distributions*, vol. 16, 95-108.

MCKEOWN, S., 1996, *A field guide to reptiles and amphibians in the Hawaiian Islands*, Los Osos, California, Diamond Head Publishing.

MESHAKA, W.E., Jr., 2001, *The Cuban Treefrog in Florida. Life history of a successful colonizing species*, Gainesville, University Press of Florida.

MESHAKA, W.E., Jr., Butterfield, B.P., Hauge, J.B., 2004, *The exotic amphibians and reptiles of Florida*, Malabar, Florida, Krieger.

MESHAKA, W.E., JR., POWELL, R., 2009, "Diets of the native Southern Toad (*Anaxyrus terrestris*) and the exotic Cane Toad (*Rhinella marina*) from a single site in south-central Florida", *Florida Scientist*, vol. 73, 173-177.

MILLS, J.H., WAITE, T.A., 2009, "Economic prosperity, biodiversity conservation, and the environmental Kuznets curve", *Ecological Economics*, vol. 68, 2087-2095.

MURPHY, J.C., HENDERSON, R.W., RUTHERFORD, M., 2010, "*Amphisbaena fuliginosa* (Reptilia: Squamata: Amphisbaenidae) in the Lesser Antilles", *Reptiles & Amphibians*, vol. 17, 181-183.

NASSI, H., DUPOUY, J., 1988, "Étude expérimentale du cycle biologique d'*Echinostoma parvocirrus* n. sp. (Trematoda: Echinostomatidae), parasite larvaire de *Biomphalaria glabrata* en Guadeloupe", *Annales de Parasitologie du Humaine et Comparee*, vol. 63, 103-118.

NATHAN, R., PERRY, G., CRONIN, J.T., STRAND, A.E., CAIN, M.L., 2003, "Methods for estimating long-distance dispersal", *Oikos*, vol. 103, 261-273.

NORVILLE, A., 2005, "The diet of *Bufo marinus* in Barbados", Unpublished research project, Cave Hill, University of the West Indies.

ORCHARD, K., 2010, "*Gymnophthalmus underwoodi* (Smooth-scaled Worm



Lizard), distribution”, *Caribbean Herpetology*, vol. 1, no. 12.

OVASKA, K., 1991a, “Reproductive phenology, population structure, and habitat use of the frog *Eleutherodactylus johnstonei* in Barbados, West Indies”, *Journal of Herpetology*, vol. 25, 424-430.

OVASKA, K., 1991b, “Diet of the frog *Eleutherodactylus johnstonei* (Leptodactylidae) in Barbados, West Indies”, *Journal of Herpetology*, vol. 25, 486-488.

OVASKA, K., 1992, “Short- and long-term movements of the frog *Eleutherodactylus johnstonei* in Barbados, West Indies”, *Copeia*, vol. 1992, 569-573.

OVASKA, K., HUNTE, W., 1992, “Male mating behavior of the frog *Eleutherodactylus johnstonei* in Barbados, West Indies”, *Herpetologica*, vol. 48, 40-49.

OWEN, J.L., 2005, The Cuban tree frog (*Osteopilus septentrionalis*): distribution, diet, and reproduction of an invasive species in the British Virgin Islands. Unpublished M.S. Thesis. Lubbock, Texas Tech University.

PAICE, M.R., 2005, “Geographic distribution: *Bufo marinus*”, *Herpetological Review*, vol. 36, 331-332.

PERRY, G., POWELL, R., WATSON, H., 2006, “Keeping invasive species off Guana Island, British Virgin Islands”, *Iguana*, vol. 13, 272-277.

PERRY, G., BUCHANAN, B.W., FISHER, R.N., SALMON, M., WISE, S.E., 2008, “Effects of artificial night lighting on reptiles and amphibians in urban environments”, in Jung, R.E., Mitchell, J.C. (eds.), *Urban herpetology*, Herpetological conservation, vol. 3, Salt Lake City, Utah, Society for the Study of Amphibians and Reptiles.

PINCHON, R., 1967, *Quelques aspects de la nature aux Antilles*, Fort-de-France, Martinique, Impression Caen.

POWELL, R., 1990, “*Hemidactylus palaichthus*”, *Catalogue of American Amphibians and Reptiles*, No. 468, 1.

POWELL, R., 2003, “Exploitation of reptiles in the West Indies: a long history”, *Iguana*, vol. 10, 67-70.

POWELL, R., 2004a, “Species profile: Asian House Gecko (*Hemidactylus frenatus*)”, *Iguana*, vol. 11, 20.

POWELL, R., 2004b, “Conservation of iguanas (*Iguana delicatissima* and *I. iguana*) in the Lesser Antilles”, *Iguana*, vol. 11, 238-246.

POWELL, R., 2006, “Conservation of the herpetofauna on the Dutch Windward Islands: St. Eustatius, Saba, and St. Maarten”, *Applied Herpetology*, vol. 3, 293-306.

POWELL, R., 2007, “Geographic distribution: *Osteopilus septentrionalis*”, *Herpetological Review*, vol. 38, 215.

POWELL, R., 2011, “Conservation of the herpetofauna on the Dutch Windward Islands: St. Eustatius, Saba, and St. Maarten”, in Hailey, A., Wilson, B.S., Horrocks, J.A. (eds.), *Conservation of Caribbean island herpetofaunas*, vol. 2, Leiden, Brill.

POWELL, R., HENDERSON, R.W., 2003, “A second set of addenda to the checklist of West Indian amphibians and reptiles”, *Herpetological Review*, vol. 34, 341-345.

POWELL, R., HENDERSON, R.W., 2005, “Conservation status of Lesser Antillean reptiles”, *Iguana*, vol. 12, 62-77.

POWELL, R., HENDERSON, R.W., 2007, “The St. Vincent (Lesser Antilles) herpetofauna: conservation concerns”, *Applied Herpetology*, vol. 4, 295-312.

POWELL, R., HENDERSON, R.W., 2008, “Urban herpetology in the West Indies”, in Jung, R.E., Mitchell, J.C. (eds.), *Urban herpetology*, Herpetological conservation, vol. 3, Salt Lake City, Utah, Society for the Study of Amphibians and Reptiles.

POWELL, R., HENDERSON, R.W., 2011, “The St. Vincent (Lesser Antilles) herpetofauna: Conservation concerns”, in Hailey, A., Wilson, B.S., Horrocks, J.A. (eds.), *Conservation of Caribbean island herpetofaunas*, vol. 2, Leiden, Brill.

POWELL, R., LINDSAY, K., 1999, “Geographic distribution. *Gymnophthalmus underwoodi*”, *Herpetological Review*, vol. 30, 110.

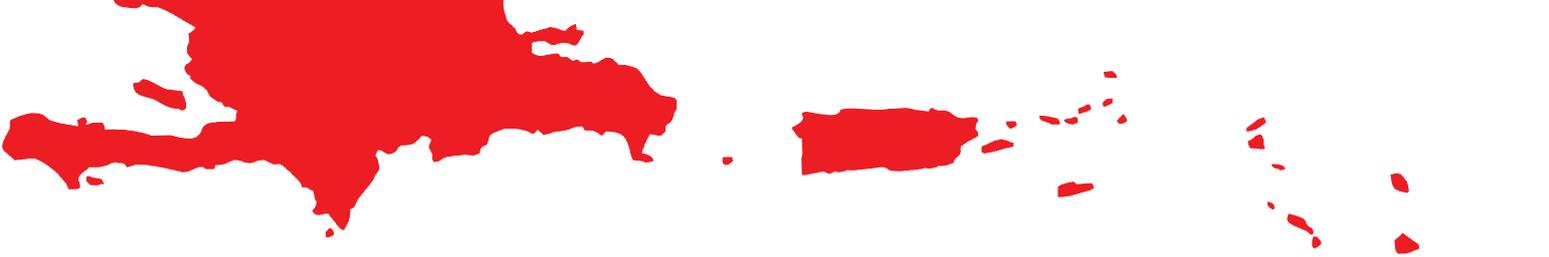
POWELL, R., PASSARO, R.J. HENDERSON, R.W., 1992, “Noteworthy herpetological records from Saint [sic] Maarten, Netherlands Antilles”, *Caribbean Journal of Science*, vol. 28, 234-235.

POWELL, R., CROMBIE, R.I., BOOS, H.E.A., 1998, “*Hemidactylus mabouia*”, *Catalogue of American Amphibians and Reptiles*, No. 674, 1-11.

POWELL, R., HENDERSON, R.W., PARMERLEE, J.S., Jr., 2005, *Reptiles and amphibians of the Dutch Caribbean: St. Eustatius, Saba, and St. Maarten*, Gallows Bay, St. Eustatius, Netherlands Antilles, St. Eustatius National Parks Foundation.

POWELL, R., HENDERSON, R.W., FARMER, M.C., BREUIL, M., ECHTERNACHT, A.C., VAN BUURT, G., ROMAGOSA, C.M., PERRY, G., 2011, “Introduced amphibians and reptiles in the Greater Caribbean”, in Hailey, A., Wilson, B.S., Horrocks, J.A. (eds.),





Conservation of Caribbean island herpetofaunas, vol. 1, Leiden, Brill.

PREGILL, G.K., STEADMAN, D.W., WATTERS, D.R., 1994, "Late Quaternary vertebrate faunas of the Lesser Antilles: historical components of Caribbean biogeography", *Bulletin of the Carnegie Museum of Natural History*, vol. 30, 1-51.

PRITCHARD, P.C.H., TREBBAU, P., 1984, *The turtles of Venezuela*, Contributions to herpetology, vol. 2. Ithaca, New York, Society for the Study of Amphibians and Reptiles.

REED, R.N., KRYSKO, K.L., SNOW, R.W., RODDA, G.H., 2010, "Is the Northern African Python (*Python sebae*) established in southern Florida?", *Reptiles & Amphibians*, vol. 17, 52-54.

RICHARDSON, D.M., PYŠEK, P., 2006, "Plant invasions: merging the concepts of species invasiveness and community invisibility", *Progress in Physical Geography*, vol. 30, 409-431.

RÖDDER, D., WEINSHEIMER, F., 2010, "Will future anthropogenic climate change increase the potential distribution of the alien invasive Cuban treefrog (*Anura: Hylidae*)?", *Journal of Natural History*, vol. 43, 1207-1217.

ROUGHGARDEN, J., PACALA, S., RUMMEL, J., 1984, "Strong present-day competition between the *Anolis* lizard populations of St. Maarten (Neth. Antilles)", *Evolutionary Ecology*, vol. 23, 203-220.

SANDER, J.M., GERMANO, J.M., POWELL, R., HENDERSON, R.W., 2003, "Colour and pattern polymorphism in *Eleutherodactylus johnstonei* on Grenada", *Herpetological Bulletin*, No. 83, 22-25.

SCANTLEBURY, D., NG, J., LANDESTOY, M., GLOR, R.E., 2010, "*Hemidactylus frenatus* and *Gymnophthalmus underwoodi* in the Dominican Republic", *Reptiles & Amphibians*, vol. 17, 180-181.

SCHOMBURGK, R.H., 1848, *The history of Barbados*, London, Frank Cass (reprint 1971).

SCHWARTZ, A., 1967, "Frogs of the genus *Eleutherodactylus* in the Lesser Antilles", *Studies on the Fauna of Curaçao and Other Caribbean Islands*, vol. 24, 1-62.

SCHWARTZ, A., HENDERSON, R.W., 1988, "West Indian amphibians and reptiles: a check-list", Milwaukee Public Museum Contributions in Biology and Geology, No. 74, 1-264.

SCHWARTZ, A., HENDERSON, R.W., 1991, *Amphibians and reptiles of the West Indies: descriptions, distributions, and natural history*, Gainesville, University of Florida Press.

SCHWARTZ, A., THOMAS, R., 1975, "A checklist of West Indian amphibians and reptiles", *Carnegie Museum of Natural History Special Publication*, No. 1, 1-216.

SCHWARTZ, A., THOMAS, R., OBER, L.D., 1978, "First supplement to a check-list of West Indian amphibians and reptiles", *Carnegie Museum of Natural History Special Publication*, No. 5, 1-35.

SEIDEL, M.E., 1988, "Revision of the West Indian emydid turtles (Testudines)", *American Museum Novitates*, No. 2918, 1-41.

SEIDEL, M.E., 1996, "Current status of biogeography of the West Indian turtles in the genus *Trachemys* (Emydidae)", in Powell, R., Henderson, R.W. (eds.), *Contributions to West Indian herpetology: a tribute to Albert Schwartz*, Contributions to herpetology, vol. 12, Ithaca, New York, Society for the Study of Amphibians and Reptiles.

SEIDEL, M.E., ADKINS, M.D., 1987, "Biochemical comparisons among West Indian *Trachemys* (Emydidae: Testudines)", *Copeia*, vol. 1987, 485-489.

SEMENTELLI, A., SMITH, H.T., MESHAKA, W.E., JR., ENGEMAN, R.M., 2008, "Just green iguanas: the associated costs and policy implications of exotic invasive wildlife in south Florida", *Public Works Management & Policy*, vol. 12, 599-606.

SERVAN, J., ARVY, C., 1997, "Introduction de la tortue de Floride *Trachemys scripta* en France: un nouveau compétiteur pour les espèces de tortues d'eau douce européennes", *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, vol. 344/345, 173-177.

SNOW, R.W., KRYSKO, K.L., ENGE, K.M., OBERHÖFER, L., WARREN-BRADLEY, A., WILKINS, L., 2007, "Introduced populations of *Boa constrictor* (Boidae) and *Python molurus bivittatus* (Pythonidae) in southern Florida", in Henderson, R.W., Powell, R. (eds.), *Biology of the boas and pythons*, Eagle Mountain, Utah, Eagle Mountain Publishing.

STRAUSS, S.Y., WEBB, C.O., SALAMIN, N., 2006, "Exotic taxa less related to native species are more invasive", *Proceedings of the National Academy of Sciences*, vol. 103, 5841-5845.

THORPE, R.S., JONES, A.G., MALHOTRA, A., SURGET-GROBA, Y., 2008, "Adaptive radiation in Lesser Antillean lizards: molecular phylogenetics and species recognition in the Lesser Antillean dwarf gecko complex, *Sphaerodactylus fantasticus*", *Molecular Ecology*, vol. 17, 1489-1504.

TOLSON, P.J., HENDERSON, R.W., 2011, "An overview of snake conservation in the West Indies", in Hailey, A., Wilson, B.S., Horrocks, J.A. (eds.), *Conservation of Caribbean island herpetofaunas*, vol. 1, Leiden, Brill.



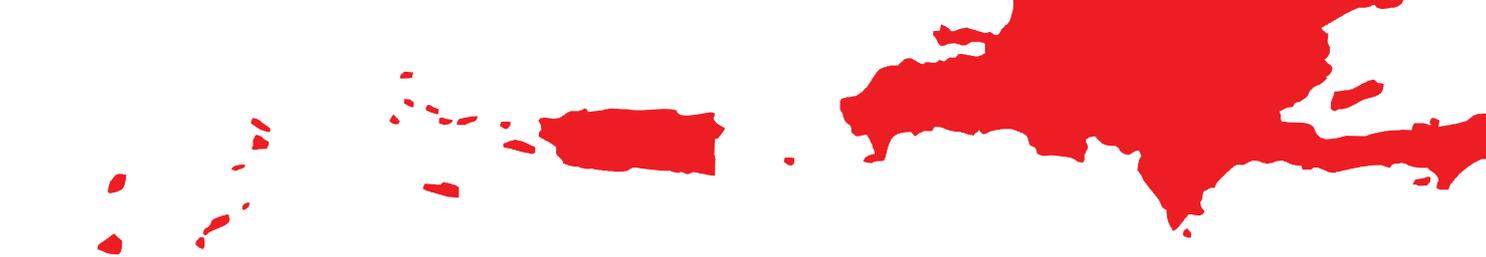
- 
- TOWNSEND, J.H., EATON, J.M., POWELL, R., PARMERLEE, J.S., JR., HENDERSON, R.W., 2000, "Cuban Treefrogs (*Osteopilus septentrionalis*) in Anguilla, Lesser Antilles", *Caribbean Journal of Science*, vol. 36, 326-328.
- TRAKHTENBROT, A., NATHAN, R., PERRY, G., RICHARDSON, D.M., 2005, "The importance of long-distance dispersal in conservation", *Diversity and Distributions*, vol. 11, 173-181.
- TREGLIA, M.L., 2006, "An annotated checklist of the amphibians and reptiles of St. Vincent, West Indies", *Iguana*, vol. 13, 251-262.
- TREGLIA, M.L., MUENSCH, A.J., POWELL, R., PARMERLEE, J.S., Jr., 2008, "Invasive *Anolis sagrei* on St. Vincent and its potential impact on perch heights of *Anolis trinitatis*", *Caribbean Journal of Science*, vol. 44, 251-256.
- TUCKER, R.W.E., 1940, "*Bufo marinus* L. in Barbados", *Agricultural Journal*, vol. 8, 145-150.
- TURK, P.A., WYSZYNSKI, N.N., POWELL, R., HENDERSON, R.W., 2010, "Population densities and water-loss rates of *Gymnophthalmus pleii*, *Gymnophthalmus underwoodi* (Gymnophthalmidae), and *Sphaerodactylus fantasticus fuga* (Sphaerodactylidae) on Dominica, West Indies", *Salamandra*, vol. 46, 125-130.
- UNDERWOOD, G., 1959, "The anoles of the eastern Caribbean (Sauria, Iguanidae). Part III. Revisionary notes", *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, vol. 121, 191-226.
- UNDERWOOD, G., 1962, "Reptiles of the eastern Caribbean", *Caribbean Affairs*, new series, vol. 1, iv + 192 p.
- UNDERWOOD, G., HORROCKS, J.A., DALTRY, J.C., 1999, "A new snake from Barbados", *Journal of the Barbados Museum and Historical Society*, vol. 45, 67-75.
- VAN BUEL, H., POWELL, R., 2006, "Geographic distribution: *Gymnophthalmus underwoodi*", *Herpetological Review*, vol. 37, 494.
- VAN BUURT, G., 2007, "Breeding population of *Osteopilus septentrionalis* in Curaçao", *Applied Herpetology*, vol. 4, 390-391.
- VANZOLINI, P.E., 1978, "On South American *Hemidactylus*", *Papéis Avulsos de Zoologia, São Paulo*, vol. 31, 307-343.
- VENCES, M., VIEITES, D.R., GLAW, F., BRINKMANN, H., KOSUCH, J., VEITH, M., MEYER, A., 2003, "Multiple overseas dispersal in amphibians", *Proceedings of the Royal Society B*, vol. 270, 2435-2442.
- WAGNER, M., 2008, "The carbon Kuznets curve: a cloudy picture emitted by bad econometrics?", *Resource and Energy Economics*, vol. 30, 388-408.
- WAITE, F.C., 1901, "*Bufo aquia* in the Bermudas", *Science*, vol. 13, 342-343.
- WATSON, K., 2008, "Natural history observations for 2008", *Journal of the Barbados Museum and Historical Society*, vol. 54, 261-268.
- WEISS, A.J., HEDGES, S.B., 2007, "Molecular phylogeny and biogeography of the Antillean geckos *Phyllodactylus wirshingi*, *Tarentola americana*, and *Hemidactylus haitianus* (Reptilia, Squamata)", *Molecular Phylogenetics and Evolution*, vol. 45, 409-416.
- WILLIAMS, E.E., 1969, "The ecology of colonization as seen in the zoogeography of anoline lizards on small islands", *Quarterly Review of Biology*, vol. 44, 345-389.
- WILLIAMSON, K.E., POCHE, A.J., Jr., GREENE, B.T., HARRIS, B.R., GERMANO, J.M., SIMMONS, P.M., YORKS, D.T., POWELL, R., PARMERLEE, J.S., Jr., HENDERSON, R.W., 2002, "Herpetofauna of Hog Island, Grenada", *Herpetological Bulletin*, No. 82, 26-29.
- WILSON, B.S., KOENIG, S.E., VAN VEEN, R., MIERSMA, E., RUDOLPH, D.C., 2010, "Cane Toads a threat to West Indian wildlife: Mortality of Jamaican boas attributable to toad ingestion", *Biological Invasions*, vol. 13, 55-60.
- WILSON, S.M., 2001, "The prehistory and early history of the Caribbean", in Woods, C.A., Sergile, F.E. (eds.), *Biogeography of the West Indies: patterns and perspectives*, Boca Raton, Florida, CRC Press.
- WITTENBERG, R., COCK, M.J.W., Eds., 2001, *Invasive alien species: a toolkit of best prevention and management practices*, Wallingford, Oxfordshire, UK, CAB International.
- WOLCOTT, G.N., 1937, "What the giant Suriname Toad, *Bufo marinus* L., is eating now in Puerto Rico", *Journal of Agriculture, University of Puerto Rico*, vol. 21, 79-84.
- YANEK, K., HEYER, W.R., DE SA, R.O., 2006, "Genetic resolution of the enigmatic Lesser Antillean distribution of the frog *Leptodactylus validus* (Anura, Leptodactylidae)", *South American Journal of Herpetology*, vol. 1, 192-201.



Table 1. Species of amphibians and reptiles introduced in the Lesser Antilles. Status: W = widespread (likely to be encountered within a few minutes of searching), L = localized (likely to be encountered at most sporadically, even in appropriate habitat, although possibly abundant within a few small areas), E = presumably extirpated or failed introduction, S = stray (no indication of a breeding population ever becoming established). Question marks (?) indicate uncertainty about a published record or, in the case of *Eleutherodactylus johnstonei*, the native range. * = at least some individuals probably introduced intentionally. ** = source almost certainly was populations introduced into Florida or other southeastern US states (although some might be secondary introductions from populations established from Florida stock). Most of the following records are included in the database of introductions in Kraus (2009) and are listed in Schwartz and Henderson (1991) and Henderson and Powell (2009). References cited are those that document or confirm an introduction; all references pertaining to introduced populations are not necessarily listed.

Species (Native Range)	Introduced (Status)	Pertinent Reference(s)
FROGS		
Amphibia: Anura: Bufonidae		
<i>Rhinella marina</i> ¹ (Neotropical mainland)	Anguilla (S) Antigua* (W) Barbados* (W)	Hodge <i>et al.</i> , 2003 Clark, 1916; Lynn, 1957; Esteal, 1981; Esteal <i>et al.</i> , 1981 Schomburgk, 1848; Gosse, 1851; Waite, 1901; Clark, 1916; Tucker, 1940; Bayley, 1950; Grant, 1959; Esteal, 1981; Esteal <i>et al.</i> , 1981; Everard <i>et al.</i> , 1988; Forde, 2005; Norville, 2005; Fields and Horrocks, 2009; Horrocks and Fields, 2011 Daudin and de Silva, 2007, 2011
Canouan (Grenadines) (S)		Lever, 2001, 2003; Daudin and de Silva, 2007, 2011
Carriacou (Grenadines) (S)		Esteal, 1981; Esteal <i>et al.</i> , 1981b; Lever, 2001
Dominica (E)		Barbour, 1914; Esteal, 1981; Esteal <i>et al.</i> , 1981; Everard <i>et al.</i> , 1980, 1983; Germano <i>et al.</i> , 2003
Grenada* (W)		Jourdane and Theron, 1975; Schwartz and Thomas, 1975; Esteal, 1981; Esteal <i>et al.</i> , 1981; Nassi and Dupouy, 1988; Breuil, 2002
Guadeloupe* (W)		Gosse, 1851; Waite, 1901; Barbour, 1937; Esteal, 1981; Esteal <i>et al.</i> , 1981; Breuil, 2009
Martinique* (W)		Barbour, 1914, 1937; Esteal, 1981; Esteal <i>et al.</i> , 1981
Montserrat* (W)		Paice, 2005; Daudin and de Silva, 2007, 2011
Mustique (Grenadines) (L)		Barbour, 1914, 1937; Esteal, 1981; Esteal <i>et al.</i> , 1981; Lever, 2001
Nevis* (W)		Barbour, 1914, 1937; Esteal, 1981; Esteal <i>et al.</i> , 1981
St. Christopher* (W)		Barbour, 1914, 1937; Esteal, 1981; Esteal <i>et al.</i> , 1981
St. Lucia* (W)		Barbour, 1914, 1937; Esteal, 1981; Esteal <i>et al.</i> , 1981
St. Vincent* (W)		Clark, 1916; Esteal, 1981; Esteal <i>et al.</i> , 1981; Censky and Kaiser, 1999; Lever, 2001; Treglia, 2006; Mallery <i>et al.</i> , 2007; Powell and Henderson, 2007, 2011
Union (Grenadines) (S)		J. Daudin, pers. comm.
Amphibia: Anura: Eleutherodactylidae (formerly assigned to the family Leptodactylidae)		
<i>Eleutherodactylus johnstonei</i> (Antigua Bank?)	Anguilla (L)	Censky, 1989; Kaiser and Hardy, 1994; Hodge <i>et al.</i> , 2003

¹ Some insular populations might have become established via natural over-water dispersal.

Species (Native Range)	Introduced (Status)	Pertinent Reference(s)
Barbados (W) ²		Feilden, 1889, 1903; Bayley, 1950; Grant 1959; Schwartz, 1967; Lemon, 1971; Marsh, 1983; Everard <i>et al.</i> , 1990; Ovaska, 1991a, 1991b, 1992; Ovaska and Hunte, 1992; Kaiser and Hardy, 1994; Kaiser, 1997; Fields and Horrocks, 2009; Horrocks and Fields, 2011 Kaiser, 1997
Barbuda (L)		Lazell and Sinclair, 1990; Kaiser and Hardy, 1994; Lazell, 1994; Daudin and de Silva, 2007, 2011
Bequia (Grenadines)*(L)		Daudin and de Silva, 2007, 2011
Canouan (Grenadines) (L)		Daudin and de Silva, 2007, 2011
Carriacou (Grenadines) (L)		Bullock and Evans, 1990; Corke, 1992; Kaiser, 1992, 1997; Kaiser and Hardy, 1994; Kaiser and Wagenseil, 1995; Daniells <i>et al.</i> , 2008
Dominica (E ³)		Barbour, 1914; Schwartz, 1967; Kaiser and Hardy, 1994; Kaiser and Henderson, 1994; Kaiser, 1997; Goldberg <i>et al.</i> , 1998; Williamson <i>et al.</i> , 2002; Germano <i>et al.</i> , 2003; Sander <i>et al.</i> , 2003; Henderson and Berg, 2005, 2006, 2011
Grenada (W)		Schwartz <i>et al.</i> , 1978; Hardy and Harris, 1979; Hardy, 1985; Henderson <i>et al.</i> , 1992; Kaiser and Hardy, 1994; Kaiser and Henderson, 1994; Kaiser, 1997; Breuil, 2002; Breuil <i>et al.</i> , 2009
Les Îles des Saintes (W)		Breuil, 2002
Marie-Galante (W)		Henderson <i>et al.</i> , 1992; Kaiser and Hardy, 1994; Breuil, 2002; Breuil <i>et al.</i> , 2009
Martinique (W)		Lescure, 1966; Kaiser and Henderson, 1994; Lescure and Marty, 1996; Kaiser, 1997; Breuil, 2009; Breuil <i>et al.</i> , 2009
Montserrat (?)		Kaiser and Hardy, 1994
Mustique (Grenadines) (L)		Henderson <i>et al.</i> , 1992; Kaiser and Hardy, 1994; Daudin and de Silva, 2007, 2011
Nevis (?)		Kaiser and Hardy, 1994
Petit St. Vincent (Grenadines) (L)		Daudin and de Silva, 2007, 2011
Saba (W)		Kaiser and Hardy, 1994; Powell <i>et al.</i> , 2005; Powell, 2006
St.-Barthélemy (L)		Kaiser, 1992; Breuil, 2002; Lorvelec <i>et al.</i> , 2007, 2011; Breuil <i>et al.</i> , 2009
St. Christopher (?)		Kaiser and Hardy, 1994
St. Eustatius (L)		Kaiser and Hardy, 1994; Powell <i>et al.</i> , 2005; Powell, 2006
St. Lucia (L)		Lescure and Marty, 1996; Lescure, 2000
St.-Martin/St. Maarten (L)		Kaiser and Hardy, 1994; Breuil, 2002; Powell <i>et al.</i> , 2005; Powell, 2006
St. Vincent (W)		Lescure, 2000; Treglia, 2006; Mallery <i>et al.</i> , 2007; Powell and Henderson, 2007, 2011
<i>Eleutherodactylus martinicensis</i> (Antigua, Guadeloupe, Dominica, Martinique)	St.-Barthélemy (L) St.-Martin/St. Maarten (L)	Kaiser, 1992; Breuil <i>et al.</i> , 2009 Breuil, 2002; Breuil <i>et al.</i> , 2009

² Marsh (1983) indicated that this species was native to Barbados.

³ See Daniells *et al.* (2008) and Carter *et al.* (2009).

Species (Native Range)	Introduced (Status)	Pertinent Reference(s)
<i>Eleutherodactylus planirostris</i> (Cuba, Bahamas)	Grenada (S ⁴)	Kaiser, 1992; Kraus <i>et al.</i> , 1999
<i>Eleutherodactylus</i> sp. (?)	Guadeloupe (S) Union Island (Grenadines) (L ⁵)	Breuil, 2002 Henderson <i>et al.</i> , 1992; Kaiser and Hardy, 1994; Kaiser and Wagenseil, 1995; Kaiser, 1997; Daudin and de Silva, 2007, 2011
Amphibia: Anura: Hylidae		
<i>Osteopilus septentrionalis</i> (Cuba, Bahamas, Cayman Islands)	Anguilla** (W) Antigua** (W) Dominica** (S) Nevis** (S) Saba** (S) St.-Barthélemy** (W) St.-Martin/St. Maarten** (W)	Townsend <i>et al.</i> , 2000; Hodge <i>et al.</i> , 2003 Daltry, 2007, 2011 Malhotra <i>et al.</i> , 2007, 2011 Lever, 2003 Powell, 2006, 2007 Breuil, 2002; Hodge <i>et al.</i> , 2003; Breuil <i>et al.</i> , 2009 Powell <i>et al.</i> , 1992 ⁶ , 2005; Kaiser and Henderson, 1994; Townsend <i>et al.</i> , 2000; Breuil, 2002; Hodge <i>et al.</i> , 2003; Breuil <i>et al.</i> , 2009; Lorvelec <i>et al.</i> , 2011
<i>Scinax ruber</i> (Neotropical mainland)	Martinique (W) St. Lucia (L)	Breuil, 2002, 2009; Breuil <i>et al.</i> , 2009; Breuil, 2011 Boulenger, 1891; Barbour, 1914, 1937; Corke, 1992; Kaiser and Henderson, 1994; Censky and Kaiser, 1999
<i>Scinax x-signatus</i> (Neotropical mainland)	Guadeloupe (W) Marie-Galante (L) La Désirade (L) Martinique (L)	Breuil, 2004; Lorvelec <i>et al.</i> , 2011; Breuil and Ibéné, 2008; Breuil <i>et al.</i> , 2009 Breuil and Ibéné, 2008; Lorvelec <i>et al.</i> , 2011 Breuil and Ibéné, 2008 Breuil <i>et al.</i> , 2009; Breuil, 2011
Amphibia: Anura: Leptodactylidae		
<i>Leptodactylus fallax</i> (Dominica, Montserrat)	Grenada* (E) Martinique* (E)	Groome, 1970 Lescure, 1983
<i>Leptodactylus validus</i> ⁷ (Northern SA)	Bequia (Grenadines) (L) Grenada (W) St. Vincent (W)	Hardy <i>et al.</i> , 2004; Yanek <i>et al.</i> , 2006; Camargo <i>et al.</i> , 2009 Hardy <i>et al.</i> , 2004; Yanek <i>et al.</i> , 2006; Camargo <i>et al.</i> , 2009 Hardy <i>et al.</i> , 2004; Treglia, 2006; Yanek <i>et al.</i> , 2006; Camargo <i>et al.</i> , 2009
LIZARDS		
Reptilia: Squamata: Gekkonidae		

⁴ Until recently, this species was thought to be native to the Grenada and St. Vincent banks, but Yanek *et al.* (2006) suggested that the Lesser Antillean populations might have arrived with human mediation.

⁵ This is almost certainly a spurious record based on an unpublished observation promulgated in the literature.

⁶ This frog usually is represented in the literature as *Eleutherodactylus johnstonei*.

⁷ Previously listed by Schwartz and Henderson (1991), but misidentified as *Scinax rubra*.

Species (Native Range)	Introduced (Status)	Pertinent Reference(s)
<i>Gekko gecko</i> (Southeastern Asia)	Guadeloupe (L) Martinique* (L)	Breuil, 2004, 2009; Breuil and Ibéné, 2008; Breuil <i>et al.</i> , 2010; Lorgelec <i>et al.</i> , 2011 Henderson <i>et al.</i> , 1993; Breuil, 2009; Breuil <i>et al.</i> , 2010
<i>Hemidactylus palaichthus</i> (Northeastern SA)	Maria Island (off St. Lucia) (L)	Kluge, 1969; Powell, 1990
Reptilia: Squamata: Gymnophthalmidae		
<i>Gymnophthalmus underwoodi</i> ⁸ (Neotropical mainland)	Antigua (L) Barbados ⁹ (W) Barbuda (?) Bequia (Grenadines) (?) Dominica (L) Grenada (L) Guadeloupe (W) La Désirade (W) Marie-Galante (W) Martinique ¹⁰ (L) St.-Martin/St. Maarten (L)	Powell and Lindsay, 1999; Daltry, 2007, 2011 Grant, 1958; Fields and Horrocks, 2009 Censky and Lindsay, 1997 Lazell and Sinclair, 1990 Brooks, 1983 (as "G. pleei"); Daniells <i>et al.</i> , 2008 Hardy, 1982 Schwartz and Thomas, 1975; Breuil, 2002; Breuil <i>et al.</i> , 2010 Breuil, 2002 Breuil, 2002; Breuil <i>et al.</i> , 2010 Breuil, 2002, 2009; Breuil <i>et al.</i> , 2010 van Buel and Powell, 2006; Breuil, 2009; Breuil <i>et al.</i> , 2010; Lorgelec <i>et al.</i> , 2011 Powell, 2011
Reptilia: Squamata: Iguanidae		
<i>Iguana iguana</i> ¹¹ (Neotropics)	St. Vincent (W) Union Island (Grenadines) (L) Anguilla ¹² (L) Antigua (S) Barbuda (S) Guadeloupe ¹³ (W) Les Îles des Saintes ¹⁴ (W) Marie Galante ¹⁵ (L)	Schwartz and Thomas, 1975; Treglia, 2006 RP, RWH, pers. obs. Censky <i>et al.</i> , 1998, Hodge <i>et al.</i> , 2003, 2011; Powell, 2004b Powell, 2004b; Powell <i>et al.</i> , 2005 Powell, 2004b; Powell <i>et al.</i> , 2005 Day and Thorpe, 1996; Breuil, 2002; Day <i>et al.</i> , 2000; Powell, 2004b; Breuil <i>et al.</i> , 2007, 2010 Breuil, 2000, 2002; Powell, 2004b; Breuil <i>et al.</i> , 2007, 2010 Breuil, 2002; Powell, 2004b; Breuil <i>et al.</i> , 2007, 2010; Lorgelec <i>et al.</i> , 2007 ¹⁶

⁸ Some insular populations might have become established via natural over-water dispersal.

⁹ Horrocks and Fields (2011) implied that the population on Barbados is native.

¹⁰ Also Rocher du Diamant (MB).

¹¹ Iguanas might have reached many islands via natural over-water dispersal, but populations might also have become established as a consequence of relocations by Amerindians or early European colonists or, more recently, as a result of escaped or released pets. Extant populations might include descendants of individuals that arrived there by all three mechanisms (Powell, 2004).

¹² Anguillian populations include released/escaped pets (Hodge *et al.*, 2003) and descendants of animals that arrived via natural rafting (Censky *et al.*, 1998).

¹³ The population might or might not be introduced or may consist of descendants of animals that arrived naturally and of others that were introduced.

¹⁴ The population might or might not be introduced or may consist of descendants of animals that arrived naturally and of others that were introduced.

¹⁵ The population might or might not be introduced or may consist of descendants of animals that arrived naturally and of others that were introduced.

¹⁶ This paper is cited here and elsewhere despite the fact that some of the authors' data are suspect; for example, they indicate that extant populations of Iguana delicatissima remain on St.-Martin/St. Maarten, Les Îles de Saintes, and Grande-Terre (Guadeloupe) and they suggest that I. delicatissima and invasive I. iguana are no longer competing or hybridizing.

Species (Native Range)	Introduced (Status)	Pertinent Reference(s)
	Martinique ¹⁷ (W)	Breuil, 2000, 2002, 2009; Powell, 2004b; Breuil <i>et al.</i> , 2007, 2010; Lorvelec <i>et al.</i> , 2007
	St.-Barthélemy (S)	Breuil, 2009; Breuil <i>et al.</i> , 2010; Lorvelec <i>et al.</i> , 2011
	St.-Martin/St. Maarten (W)	Breuil, 2002; Powell, 2004b; Powell <i>et al.</i> , 2005; Breuil <i>et al.</i> , 2007, 2010; Lorvelec <i>et al.</i> , 2007; Powell and Henderson, 2008
	St. Lucia (S)	Morton, 2008
Reptilia: Squamata: Polychrotidae		
<i>Anolis bimaculatus</i> (St. Christopher Bank)	Dominica (S) St.-Martin/St. Maarten (E)	A. James, pers. comm. Powell <i>et al.</i> , 1992, 2005
<i>Anolis carolinensis</i> (Southeastern US)	Anguilla (L)	Eaton <i>et al.</i> , 2001; Hodge <i>et al.</i> , 2003
<i>Anolis cristatellus</i> (Puerto Rico Bank)	Dominica (L) St.-Martin/St. Maarten (L)	Powell and Henderson, 2003; Malhotra <i>et al.</i> , 2007, 2011; Daniells <i>et al.</i> , 2008; Ackley <i>et al.</i> , 2009 Breuil <i>et al.</i> , 2010
<i>Anolis extremus</i> (Barbados)	St. Lucia (L)	Underwood, 1962; Lazell, 1972; Gorman, 1976; Gorman <i>et al.</i> , 1978; Corke, 1992; Giannasi <i>et al.</i> , 1997
<i>Anolis sagrei</i> (Cuba, Bahamas, Lesser Cayman Islands)	Barbados** (L) Canouan (Grenadines) (L) Grenada** (L) St.-Martin/St. Maarten** (L) St. Vincent** (L)	Fields and Horrocks, 2009; Horrocks and Fields, 2011 M. de Silva, pers. comm. Greene <i>et al.</i> , 2002; Germano <i>et al.</i> , 2003; Kolbe <i>et al.</i> , 2004 Fläschendräger, 2010 Henderson and Powell, 2005; Treglia, 2006; Mallery <i>et al.</i> , 2007; Powell and Henderson, 2007, 2011; Treglia <i>et al.</i> , 2008
<i>Anolis wattsi</i> (Antigua)	St. Lucia (L)	Underwood, 1959, 1962; Lazell, 1972; Gorman, 1976; Corke, 1992
Reptilia: Squamata: Sphaerodactylidae		
<i>Gonatodes vittatus</i> (Neotropics, Aruba?)	Dominica (E)	Malhotra <i>et al.</i> , 2007, 2011
<i>Sphaerodactylus microlepis</i> (St. Lucia)	Dominica (S)	Evans, 1989; Malhotra and Thorpe, 1999

¹⁷ The population might or might not be introduced or may consist of descendants of animals that arrived naturally and of others that were introduced.

Species (Native Range)	Introduced (Status)	Pertinent Reference(s)
Reptilia: Squamata: Teiidae		
<i>Ameiva ameiva</i> (Trinidad?)	Barbados (L)	Corrie, 2001; Watson, 2008; Fields and Horrocks, 2009; Horrocks and Fields, 2011
AMPHISBAENIANS		
Reptilia: Squamata: Amphisbaenidae		
<i>Amphisbaena fuliginosa</i> (Neotropics)	Grenada (S?) St. Lucia (S?)	Murphy <i>et al.</i> , 2010 Murphy <i>et al.</i> , 2010
SNAKES		
Reptilia: Squamata: Boidae		
<i>Boa constrictor</i> (Neotropics)	Guadeloupe* ¹⁸ (S) Martinique (S) St.-Martin/St. Maarten (S)	Barré <i>et al.</i> , 1997; Breuil, 2002; Breuil <i>et al.</i> , 2010 Breuil, 2009; Breuil <i>et al.</i> , 2010 Powell <i>et al.</i> , 2005
<i>Epicrates cenchria</i> (Neotropics)	Martinique (S) St.-Martin/St. Maarten (S)	Breuil and Ibéné, 2008; Breuil, 2009; Breuil <i>et al.</i> , 2010 Powell <i>et al.</i> , 2005
Reptilia: Squamata: Colubridae		
<i>Mastigodryas bruesi</i> (Grenada or St. Vincent bank)	Barbados (L)	Underwood <i>et al.</i> , 1999; Greene <i>et al.</i> , 2003; Powell and Henderson, 2007, 2011; Fields and Horrocks, 2009; Horrocks and Fields, 2011
<i>Pantherophis alleghaniensis</i> ¹⁹ (Eastern US)	Martinique (S)	Breuil and Ibéné, 2008; Lorgelec <i>et al.</i> , 2011
<i>Pantherophis guttatus</i> (Southeastern US)	Anguilla (S) Antigua (S) Martinique (S) St.-Barthélemy (S) St.-Martin/St. Maarten (S)	Hodge <i>et al.</i> , 2003 Powell and Henderson, 2003 Breuil, 2009; Breuil <i>et al.</i> , 2010 Breuil, 2002; Hodge <i>et al.</i> , 2003; Breuil <i>et al.</i> , 2010 Powell <i>et al.</i> , 2005; Breuil <i>et al.</i> , 2010
<i>Tantilla melanocephala</i> (Trinidad, SA)	Carriacou (Grenadines) (S) Grenada (L) Mustique (Grenadines) (S) Union (Grenadines) (S)	J. Boone and D. Scantlebury, pers. comm. Berg <i>et al.</i> , 2009; Tolson and Henderson, 2011 Henderson and Powell, 2006; Berg <i>et al.</i> , 2009; Tolson and Henderson, 2011 Berg <i>et al.</i> , 2009; Tolson and Henderson, 2011

¹⁸ This record might pertain to *Boa nebulosa* (Lorgelec *et al.*, 2011).

¹⁹ This species also has been assigned to the genus *Scotophis*.

Species (Native Range)	Introduced (Status)	Pertinent Reference(s)
Reptilia: Squamata: Dipsadidae		
<i>Alsophis rufiventris</i> (Saba, St. Eustatius)	St.-Martin/St. Maarten (S)	Powell <i>et al.</i> , 2005
Reptilia: Squamata: Natricidae		
<i>Natrix natrix</i> (Europe)	Martinique (S)	Breuil and Ibéné, 2008; Breuil, 2009; Breuil <i>et al.</i> , 2010; Lorvelec <i>et al.</i> , 2011
<i>Thamnophis sirtalis</i> (Eastern US)	St.-Barthélemy (S)	Breuil <i>et al.</i> , 2010
Reptilia: Squamata: Pythonidae		
<i>Morelia amethistina</i> (Indonesia, Papua New Guinea, Australia)	Guadeloupe ²⁰ (S)	Breuil and Ibéné, 2008; Breuil <i>et al.</i> , 2010; Breuil, 2011
<i>Python bivittatus</i> (Southeastern Asia)	St.-Barthélemy (S)	Breuil <i>et al.</i> , 2010
<i>Python curtus group</i> (Malaya, Indonesia)	St.-Martin/St. Maarten (S)	Powell <i>et al.</i> , 2005
<i>Python regius</i> (West-central Africa)	Martinique (S) St.-Martin/St. Maarten (S) St. Barthélemy (S)	Breuil, 2009; Breuil <i>et al.</i> , 2010 Powell <i>et al.</i> , 2005; Breuil <i>et al.</i> , 2010 Breuil <i>et al.</i> , 2010
Reptilia: Squamata: Typhlopidae		
<i>Ramphotyphlops braminus</i> (Southeastern Asia)	Anguilla** (L) Barbados** (W) Guadeloupe** (L) Mustique (Grenadines)** (?) St.-Barthélemy** (L) St. Christopher** (L) St. Eustatius** (L)	Censky and Hodge, 1997; Hodge <i>et al.</i> , 2003 Hedges, 2008; Fields and Horrocks, 2009; Horrocks and Fields, 2011 Breuil and Ibéné, 2008; Breuil, 2009; Breuil <i>et al.</i> , 2010; Lorvelec <i>et al.</i> , 2011 M. de Silva, in litt., 2009 Breuil, 2002; Hodge <i>et al.</i> , 2003; Breuil <i>et al.</i> , 2010 Orchard, 2010 Powell, 2011
	St.-Martin/St. Maarten** (L)	Breuil, 2002; Hodge <i>et al.</i> , 2003; Powell <i>et al.</i> , 2005; Breuil <i>et al.</i> , 2010

²⁰ This stray found on Basse-Terre was identified on the basis of a shed skin in February 2008 (Breuil and Ibéné, 2008). It was captured by a agent the Office National des Forêts (ONF) on 25 March 2010 in the same place. The snake was 3.5 m long and died from injuries the following day (F. Mazeas, in litt., March 2010).

Species (Native Range)	Introduced (Status)	Pertinent Reference(s)
TURTLES		
Reptilia: Testudines: Chelidae		
<i>Phrynops geoffroanus</i> (SA)	Anguilla (S)	Hodge <i>et al.</i> , 2011
Reptilia: Testudines: Emydidae		
<i>Graptemys pseudogeographica</i> (Central US)	Martinique (S)	Breuil, 2009; Breuil <i>et al.</i> , 2010
<i>Terrapene carolina</i> (Eastern US)	Martinique (S)	Breuil, 2009; Breuil <i>et al.</i> , 2010
<i>Trachemys scripta</i> (Eastern US)	Barbados (S) Guadeloupe (S)	Horrocks and Fields, 2011 Schwartz and Thomas, 1975; Lescure, 1979; Schwartz and Henderson, 1988, 1991; Breuil, 2002; Breuil <i>et al.</i> , 2010
	Marie-Galante (S) Martinique (S) St. Eustatius (S) St.-Martin/St. Maarten (W)	Breuil, 2002 Servan and Arvy, 1997; Breuil, 2002 Powell <i>et al.</i> , 2005 Powell <i>et al.</i> , 2005
<i>Trachemys stejnegeri</i> (Turks & Caicos, Hispaniola, Puerto Rico)	Dominica (E) Guadeloupe (S) Les Îles des Saintes* (L) Marie-Galante (L)	Fritz, 1991; Seidel, 1996 Breuil, 2002, 2003; Breuil <i>et al.</i> , 2010 Breuil, 2002 Seidel and Adkins, 1987; Seidel, 1988; Ernst and Barbour, 1989; Breuil, 2002, 2003; Breuil <i>et al.</i> , 2010
	Martinique (S)	Breuil, 2011
Reptilia: Testudines: Pelomedusidae		
<i>Pelusios castaneus</i> ²¹ (Western Africa)	Guadeloupe (L)	Pinchon, 1967; Lescure, 1979, 1983; Schwartz and Henderson, 1991; Iverson, 1992; Breuil, 2002, 2003; Breuil <i>et al.</i> , 2010
Reptilia: Testudines: Testudinidae		
<i>Centrochelys sulcata</i> (Northern Africa)	Martinique (S)	Breuil, 2009; Breuil <i>et al.</i> , 2010

²¹ Previously misidentified as *Pelusios subniger*.

Species (Native Range)	Introduced (Status)	Pertinent Reference(s)
<i>Chelonoidis carbonaria</i> ²² (Neotropics)	Barbados (L) Saba (S) St.-Barthélemy* (W) St. Eustatius* (S)	Fields and Horrocks, 2009; Horrocks and Fields, 2011 Powell <i>et al.</i> , 2005 Breuil, 2004; Devaux, 2010 Powell <i>et al.</i> , 2005
<i>Chelonoidis denticulata</i> (Neotropical mainland)	Guadeloupe (L)	Pritchard and Trebbau, 1984; Breuil, 2002; Breuil <i>et al.</i> , 2010
<i>Kinixys erosa</i> * (Western Africa)	Guadeloupe (E)	Breuil, 2002, 2003
<i>Kinixys homeana</i> * (Western Africa)	Guadeloupe (E)	Breuil, 2002, 2003
CROCODILIANS		
Reptilia: Crocodylia: Alligatoridae		
<i>Caiman crocodilus</i> (Neotropics)	Carriacou (Grenadines) (S)	Devas, 1964; Groome, 1970
Reptilia: Crocodylia: Crocodylidae		
<i>Crocodylus intermedius</i> (SA)	Grenada (S)	Groome, 1970

²² These tortoises might have reached many islands via natural over-water dispersal, but populations may also have become established as a consequence of relocations by Amerindians or early European colonists or, more recently, as a result of escaped or released pets (Censky, 1988). Extant populations may include descendants of individuals that arrived there by all three mechanisms (Powell and Henderson, 2005; Powell *et al.*, 2005).

Table 2. Species of amphibians and reptiles introduced in the Lesser Antilles for research or conservation (including restorations). Status: W = widespread (likely to be encountered within a few minutes of searching), L = localized (likely to be encountered at most sporadically, even in appropriate habitat, although possibly abundant within a few small areas), E = presumably extirpated or failed introduction. Most of the following records are included in the database of introductions in Kraus (2009) and listed in Henderson and Powell (2009). References cited are those that document or confirm an introduction; all references pertaining to introduced populations are not necessarily listed.

Species (Native Range)	Introduced (Status)	Pertinent Reference(s)
LIZARDS		
Reptilia: Squamata: Iguanidae		
<i>Iguana delicatissima</i> (Îlet Chancel, Martinique)	Îlet à Ramiers (Martinique) (L)	Breuil, 2009
Reptilia: Squamata: Polychrotidae		
<i>Anolis pogus</i> (Anguilla Bank)	Anguillita (E)	Roughgarden <i>et al.</i> , 1984
Reptilia: Squamata: Teiidae		
<i>Cnemidophorus vanzoi</i> (Maria Major, St. Lucia)	Praslin Island (W)	Dickinson and Fa, 2000
SNAKES		
Reptilia: Squamata: Dipsadidae		
<i>Alsophis sajdaki</i> (Great Bird Island, Antigua)	Green and Rabbit islands (L)	Daltry, 2007, 2011

Table 3. Species exported from the US to the countries indicated. Those marked with an asterisk (*) do not occur (native or introduced) in the country to which it is being exported (USFWS LEMIS database). Those marked with a double-asterisk (**) do not occur in the Lesser Antilles. A&B = Antigua and Barbuda, NA = Netherlands Antilles.

Species	Country	1998	1999	2000	2001	2002	2003	2004	2005	2006	2007	2008	2009	Total
<i>Bombina orientalis</i> **	NA	—	—	—	—	150	—	—	—	—	—	—	—	150
<i>Cryptophyllobates azureiventris</i> **	NA	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	30	—	30
<i>Dendrobates auratus</i> **	NA	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	15	—	15
<i>Dendrobates azureus</i> **	NA	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	105	—	105
<i>Dendrobates imitator</i> **	NA	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	6	—	6
<i>Dendrobates tinctorius</i> **	NA	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	80	—	80
<i>Dendrobates ventrimaculatus</i> **	NA	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	20	—	20
<i>Phyllobates terribilis</i> **	NA	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	15	—	15
<i>Hyla cinerea</i> **	NA	12	—	—	—	25	—	—	—	—	—	—	—	37
<i>Ceratophrys cranwelli</i> **	NA	—	—	—	—	25	—	—	—	—	—	—	—	25
<i>Hymenochirus curtipes</i> **	Barbados	—	—	—	—	—	—	—	50	—	—	—	—	50
<i>Xenopus laevis</i> **	Barbados	—	—	—	—	200	—	—	20	—	—	—	—	200
<i>Necturus maculosus</i> **	Barbados	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	20
<i>Cynops pyrrhogaster</i> **	Barbados	—	—	—	—	—	30	—	—	—	20	—	—	50
<i>Cynops sp.</i> **	Barbados	—	—	—	—	—	—	—	—	40	—	—	—	40
<i>Paramesotriton hongkongensis</i> **	Barbados	—	—	—	—	—	—	—	—	20	100	—	—	100
<i>Taricha torosa</i> **	Barbados	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	20
<i>Furcifer pardalis</i> **	Dominica	—	—	—	—	—	—	6	—	—	—	—	—	6
<i>Coleonyx mitratus</i> **	NA	—	—	—	—	6	—	—	—	—	—	—	—	6
<i>Eublepharis macularius</i> **	Barbados	—	—	—	—	—	—	—	12	—	—	—	—	12
<i>Gekko gekko</i> *	NA	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	12
<i>Gekko sp.</i> **	Barbados	—	—	—	—	—	1	—	24	—	—	—	—	25
<i>Hemidactylus sp.</i>	NA	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	100
<i>Ptychozoon sp.</i> **	NA	—	—	—	—	12	—	—	—	—	—	—	—	12
<i>Basiliscus plumifrons</i> **	NA	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1
<i>Basiliscus vittatus</i> **	NA	—	—	—	—	12	—	—	—	—	—	—	—	12
<i>Corytophanes cristatus</i> **	NA	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2
<i>Iguana iguana</i>	NA	—	—	—	—	25	—	—	—	45	20	—	—	90
<i>Sceloporus malachiticus</i> **	NA	—	—	—	—	12	—	—	—	—	—	—	—	12
<i>Sceloporus olivaceus</i> **	NA	—	—	—	—	4	—	—	—	—	—	—	—	4
<i>Sceloporus variabilis</i> **	NA	—	—	—	—	12	—	—	—	—	—	—	—	12
<i>Takydromus sp.</i> **	NA	—	—	—	—	100	—	—	—	—	—	—	—	100
<i>Anolis carolinensis</i> *	NA	—	—	—	—	100	—	—	—	—	—	—	—	100

Species	Country	1998	1999	2000	2001	2002	2003	2004	2005	2006	2007	2008	2009	Total
<i>Anolis equestris</i> **	NA	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2
<i>Anolis sagrei</i>	NA	—	—	—	—	100	—	—	—	—	—	—	—	100
<i>Anolis</i> sp.	NA	—	—	—	—	6	—	—	—	—	—	—	—	6
<i>Novoeumeces (= Eumeces) schneideri</i> **	NA	—	—	—	—	12	—	—	—	—	—	—	—	12
<i>Ameiva ameiva</i> *	NA	—	—	—	—	12	—	—	—	—	—	—	—	12
<i>Cnemidophorus lemniscatus</i> **	Dominica	—	—	—	—	12	8	—	—	—	—	—	—	12
<i>Boa constrictor</i> *	NA	—	—	—	—	—	—	—	—	5	—	—	—	5
<i>Corallus caninus</i> **	Barbados	—	—	—	3	—	—	—	—	—	—	—	—	3
<i>Corallus hortulanus</i> **	Barbados	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	1
<i>Elaphe quadrivirgata</i> **	Barbados	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	1
<i>Epicrates cenchria</i> *	A&B	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2
<i>Eunectes murinus</i> **	Barbados	—	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2
<i>Pantherophis guttatus</i> *	Barbados	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1
<i>Pantherophis obsoletus</i> *	Barbados	—	—	—	—	—	—	—	6	—	—	—	—	6
<i>Pantherophis vulpinus</i> **	NA	—	—	—	—	6	—	—	—	—	—	—	—	6
<i>Lampropeltis calligaster</i> **	Barbados	—	—	—	—	—	—	—	3	—	—	—	—	3
<i>Lampropeltis getula</i> **	NA	—	—	—	—	11	—	—	1	—	—	—	—	11
<i>Lampropeltis</i> sp.**	Barbados	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1
<i>Lampropeltis triangulum</i> **	NA	—	—	—	—	—	—	—	—	—	4	—	—	4
<i>Lampropeltis fuliginosus</i> **	Barbados	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	1
<i>Opheodrys aestivus</i> **	NA	—	—	—	—	—	—	—	4	—	—	—	—	5
<i>Spilotes pullatus</i> **	Barbados	—	—	—	—	—	—	—	2	—	—	—	—	4
<i>Thamnophis sirtalis</i> *	Barbados	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2
<i>Morelia spilota</i> **	NA	—	—	—	—	12	—	—	—	—	—	—	—	12
<i>Python molurus</i> (probably <i>P. bivittatus</i>)**	Barbados	—	—	—	—	3	—	—	—	—	—	—	—	3
<i>Python regius</i> *	NA	—	—	—	—	11	—	—	—	—	—	—	—	11
<i>Chrysemys</i> sp.**	A&B	5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5
<i>Cuora amboinensis</i> **	Barbados	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	2
<i>Graptemys geographica</i> **	NA	—	—	—	—	2	—	—	—	4	—	—	—	8
<i>Graptemys nigrinoda</i> **	A&B	500	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	500
	NA	—	—	—	—	1	—	25	—	8	4	—	—	13
	Barbados	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	25
	NA	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1075
	Barbados	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	20
	NA	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	10
	Barbados	—	—	—	—	—	—	—	—	10	—	—	—	10
	NA	50	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	50

Species	Country	1998	1999	2000	2001	2002	2003	2004	2005	2006	2007	2008	2009	Total
<i>Graptemys pseudogeographica</i> **	NA	—	—	—	—	—	—	—	—	—	925	—	—	925
<i>Pseudemys floridana</i> **	NA	100	—	—	—	—	100	—	—	—	—	—	—	200
<i>Pseudemys nelsoni</i> **	NA	200	—	—	—	—	1000	—	—	—	—	—	—	1200
<i>Pseudemys sp.</i> **	Barbados	—	—	—	—	—	—	—	—	505	—	—	—	505
<i>Trachemys scripta</i>	NA	5000	—	1000	1500	—	500	1000	1000	1200	1100	—	—	12300
<i>Trachemys sp.</i>	Barbados	—	—	—	—	—	100	100	—	70	49	—	—	319
<i>Apalone ferox</i> **	Grenada	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	1
<i>Chelonoidis carbonaria</i>	NA	850	500	—	—	200	2000	—	—	550	1200	4500	—	9800
Non-CITES entry (reptiles)	Dominica	8	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	8
	Grenada	—	—	—	—	100	—	—	—	—	—	—	—	100
	NA	100	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	100
	Barbados	—	—	41	—	—	—	—	—	—	—	—	—	41
	NA	—	—	—	—	4	—	—	—	—	—	—	—	4

Table 4. Species imported into the US from the countries indicated (USFWS LEMIS database). Those marked with an asterisk (*) do not occur (native or introduced) in the country of origin. Those marked with a double-asterisk (**) do not occur in the Lesser Antilles. NA = Netherlands Antilles.

Species	Country	1998	1999	2000	2001	2002	2003	2004	2005	2006	2007	2008	Total
<i>Rhinella marina</i>	Barbados	—	—	—	—	—	80	—	—	35	—	285	400
<i>Eleutherodactylus</i> sp.	Barbados	—	—	—	—	50	—	—	—	484	—	—	534
	Grenada	—	—	—	—	—	—	—	20	—	—	—	20
<i>Leptodactylus fallax</i>	Dominica	—	—	—	7	—	—	—	—	—	—	—	7
<i>Lithobates catesbeianus</i> **	Dominica	—	6280	—	—	5000	—	—	—	—	—	—	11280
<i>Non-CITES entry (amphibian)</i>	Barbados	—	—	—	—	—	—	—	—	7	—	—	7
<i>Gekko</i> sp.*	Barbados	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	1
<i>Hemidactylus mabouia</i>	Barbados	—	—	—	—	12	—	—	—	5	—	—	17
<i>Hemidactylus</i> sp.	Barbados	—	—	—	—	—	—	—	—	12	—	—	12
<i>Anolis equestris</i> **	Barbados	—	—	—	—	—	—	—	—	75	—	—	75
<i>Anolis</i> sp.	Barbados	—	—	—	—	20	22	—	—	100	—	—	142
<i>Lacerta</i> sp.**	NA	—	9	—	—	—	—	—	—	—	—	—	9
<i>Ameiva ameiva</i>	Barbados	—	—	—	—	—	—	—	—	22	—	1	23
<i>Bothrops</i> sp.	St. Lucia	—	—	—	2	—	—	—	—	—	—	—	2
<i>Terrapene</i> sp.**	NA	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2
<i>Chelonoidis carbonaria</i>	Barbados	98	—	20	451	20	40	—	—	8	1	25	663
<i>Pyxis arachnoides</i> **	Martinique	—	—	—	—	—	—	2	—	—	—	—	2
<i>Non-CITES entry (reptile)</i>	Barbados	—	—	—	—	—	—	—	—	9	—	—	9

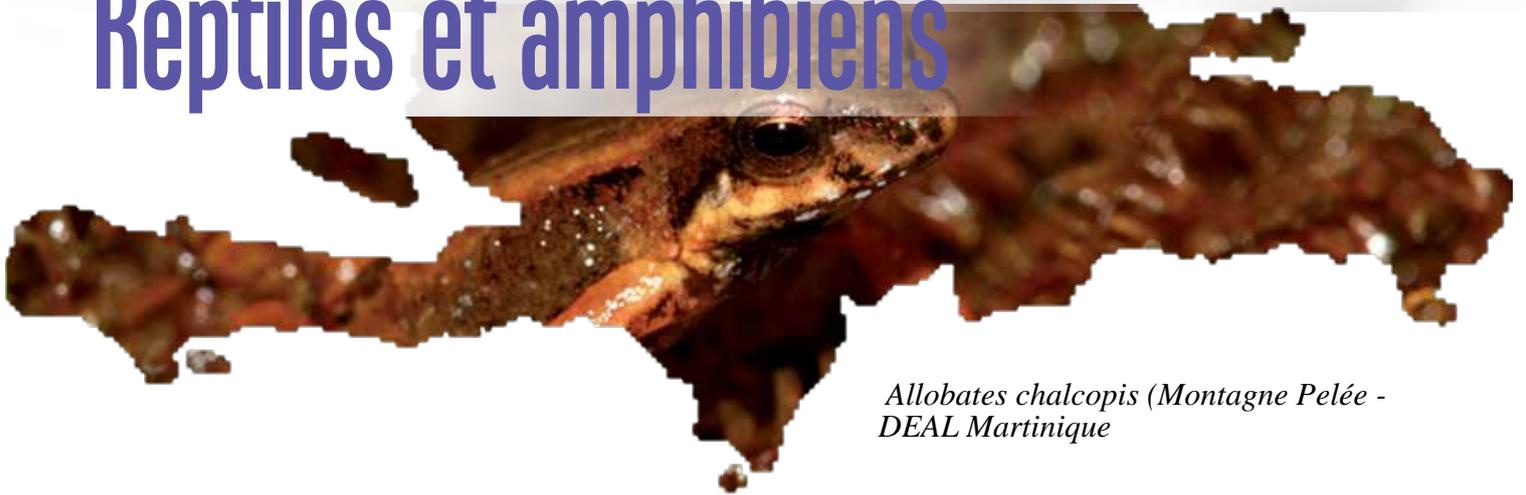
Table 5. Species exported from the shown country, imported to the US, then re-exported mostly to European, Canadian, some Asian markets, and a few are re-exported to countries in the Greater Caribbean (USFWS LEMIS database). Those marked with an asterisk (*) do not occur (native or introduced) in the country of origin. Those marked with a double-asterisk (**) do not occur in the Lesser Antilles. NA = Netherlands Antilles.

Species Exported to the US	Country	1999	2000	2001	2002	2003	2004	2005	2006	2007	2008	Total
<i>Rhinella marina</i>	Barbados	—	—	—	—	—	—	—	—	—	6	6
<i>Pseustes poecilonotus</i> **	NA	—	—	—	—	—	2	—	—	—	—	2
<i>Terrapene carolina</i> *	Montserrat	—	—	—	—	—	—	—	—	3	—	3
<i>Terrapene ornata</i> **	Montserrat	—	—	—	—	—	—	—	—	2	—	2
<i>Chelonoidis carbonaria</i>	Barbados	—	—	10	—	—	—	2	—	—	—	12
<i>Testudo horsfieldii</i> **	Montserrat	—	—	—	—	—	—	—	—	5	—	5
Species Re-exported to the Greater Caribbean												
<i>Cynops orientalis</i> **	St. Lucia	—	—	100	—	—	—	—	—	—	—	100
<i>Chelonoidis carbonaria</i>	Barbados	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	1
Non-CITES entry (reptile?)	NA	—	—	—	—	13	—	—	—	—	—	13



*Anoli - Eric STERKERS
(Concours photo DIREN Biodiversité)*

Reptiles et amphibiens



*Allobates chalcopis (Montagne Pelée -
DEAL Martinique)*

Pristimantis euphronides, observations in the field and captivity: conservation implications

Craig S. BERG, Billie C. HARRISON, Robert W. HENDERSON

The southernmost of the main islands in the Lesser Antilles, Grenada is situated 140 km north of Venezuela. The island has had a long history of human activity with dramatic effects on the ecology of its flora and fauna. For the vast majority of that time, the impact of humans has probably been negligible. The past five centuries, however, have witnessed tremendous growth of the human population coupled with widespread habitat destruction or alteration. Studying the ecology of any member of Grenada's flora and fauna without taking into account the impact of human activity is virtually impossible (Germano *et al*, 2003). Although one of the authors (RWH) has been conducting fieldwork work in Grenada since 1988, our intensive studies with Grenada's anurans commenced in 2004. Together, we have witnessed many changes to the island's landscape and its fauna (Henderson and Berg, 2005).

Mt. St. Catherine is a low depression, and beyond it the land rises again into a long, system of curving ridges, extending to the south and northeast. This chain contains a number of peaks and high points [Fedon's Camp (840 m), Mt Qua Qua (735 m), Mt. Sinai (701 m), and Southeast Mountain (219 m)] and embraces several old crater basins. One of these craters holds the largest freshwater body on the island, known as Grand Etang, which lends its name to the national forest preserve surrounding it. From these central mountains the land descends gradually to the sea. Grenada lacks a true coastal plain, but lowlands occur in the northeast at Levera and in the southwest, where a long, low peninsula runs out to Pointe Salines. Except at extreme elevations, Grenada's slopes are not excessively steep, allowing for large portions of the island to be cleared for cultivation. Orchards form the bulk of the cultivations. Due to the effects of rain shadow, the leeward southern portion of the island is comprised of rough grazing land covered by Acacia scrub. In the interior, nearly all of the land to the mountaintops was sold to estates, and cultivations were pushed to the highest practicable limit in most cases (Beard, 1949). Due to a long and varied history of cultivation it has been estimated that more than 50% of Grenada's plant species have arrived since Columbus's discovery of Grenada in 1498 (Hawthorn *et al*, 2004). It has been estimated that up to 95% of Grenada's landmass has been subjected to cultivation and or logging at one time or another.

Grenada is home to four amphibian species. The Grenada Frog, *Pristimantis euphronides*, is the only frog species endemic to the island. It is listed as "Endangered" on the IUCN Red List because of its limited range and competition with Johnstone's Whistling Frog (*Eleutherodactylus johnstonei*) [<http://www.iucnredlist.org>]. *Eleutherodactylus johnstonei* (Barbour, 1914), Windward Island Ditch Frog (*Leptodactylus validus*) (Yanek, 2006; Camargo *et al*, 2009), and the Marine Toad (*Rhinella marina*) (Germano *et al*, 2003), are believed to have been introduced either by intent or accident.

Once considered to be a member of the family Lep-
todactylidae, *Pristimantis euphronides*
is one of two West Indies endemics that
belong to the recently erected family Stra-
bomantidae (Hedges *et al*, 1999; Hedges
et al, 2008) although the family is widely

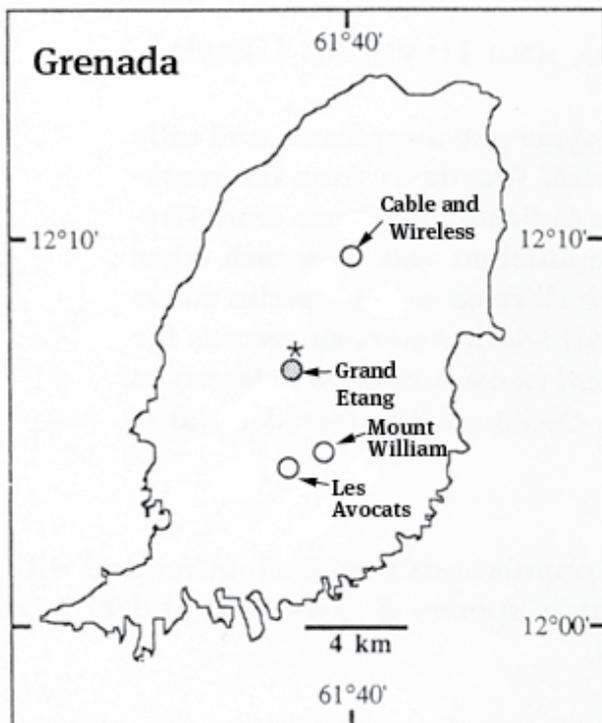
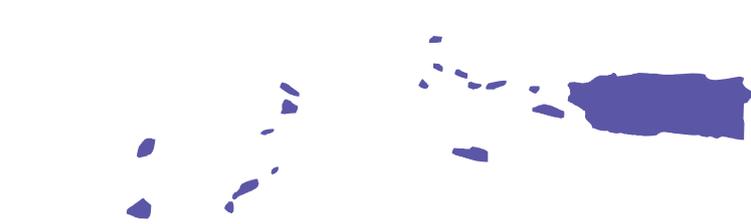


Figure 1 : Localisation of 5 sites have been surveyed

Grenada is approximately 34 km long and 19 km wide, and has an area of 311 km² (Figure 1) and is volcanic in origin. The highest peak, Mount St. Catherine (839 m), rises in the northern half of the island as the center of a massif surrounded by lesser peaks and ridges. South of





distributed in South America. It is a relatively small frog; males attain a maximum snout-vent-length (SVL) of 27 mm, with an average SVL of 22.7mm. Females grow substantially larger, measuring as much as 39.4 mm SVL with an average of 28.3mm (Kaiser *et al*, 1994). It is likely that *P. euphronides* was once widespread on the island. *Pristimantis euphronides* is a frog is restricted to cool, damp forests (Kaiser *et al*, 1994). During the past 8000 years the forested area of Grenada shrank by 70% due mostly to anthropogenic changes (www.earthtrends.wri.org). *Pristimantis euphronides* is reported to inhabit forests at altitudes that exceed 300 meters (Henderson and Berg, 2005). Since 2004, we have surveyed six sites for the presence *P. euphronides*. To date, we have never encountered this frog at an elevation below 400m. However, this may be due to the fact that our sites are accessible by road and therefore have been subjected to disturbance, both today and in the past. It is believed that the distribution of it is now limited to an area of 16 km² (Hedges, 1999) or less, due to land use patterns, competition with the invasive *E. johnstonei* (Sander *et al*. 2003; Schwartz 1967), and the result of Hurricane Ivan in 2004.

In February of 2004, we began to survey several sites in an attempt to understand the relative dynamics of *P. euphronides* and *E. johnstonei* frog populations. In September of 2004, Hurricane Ivan devastated the forest home of the Grenada frog. Since 2004, we have monitored population fluctuations of these frogs in different habitat types that were the direct result of dissimilarities in the amount of deforestation that they experienced as the result of Hurricane Ivan.

Because conservation is an important component of the mission of most contemporary zoos, we were also hopeful that we would be able to detect the arrival of the fungal pathogen *Batrachochytrium dendrobatidis* (aka Bd or chytrid) and be positioned to be able to mount a timely response. Towards that end, in 2005, nine Grenada frogs were brought into captivity to develop captive management protocols that could be used in Grenada if a captive assurance colony became necessary.

Surveys: Materials and Methods

Established survey sites are monitored by walking timed transects. We conducted 30 minute searches along 100 m transects. Each 100 meter transect is divided into ten 10 m sections to facilitate a near constant survey pace. All surfaces within 2 meters of the transect are scanned for frogs. Species, age class, sex (if known), perch type and height, and section number within the transect are recorded. This protocol has been used since February 2004. It allows for

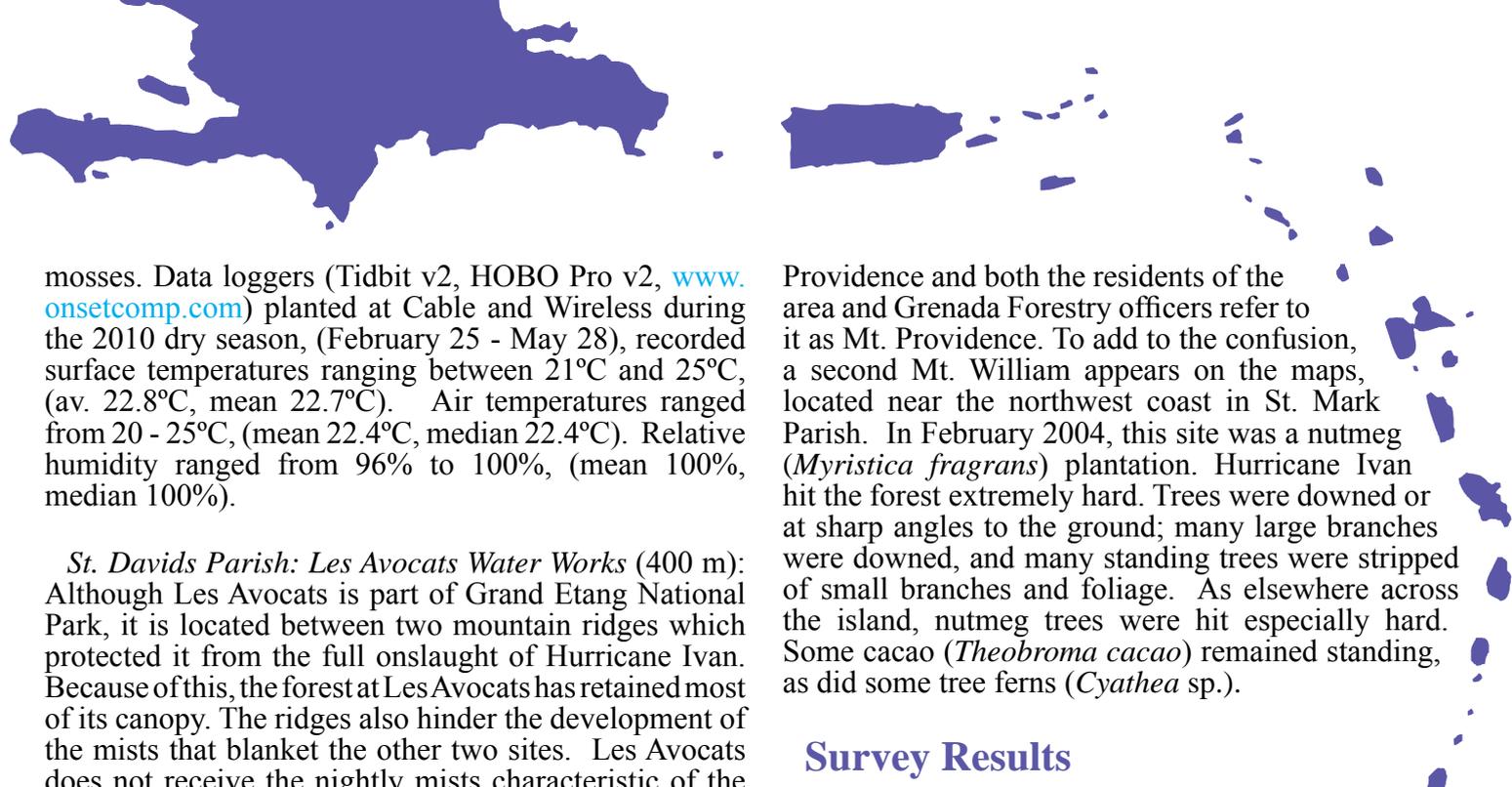


the comparison of frog numbers and species ratios at different sites. It also permits same-site comparisons on a year-to-year basis. Data loggers are planted to record soil surface temperature (Tidbit v2, www.onsetcomp.com), and air temperature/relative humidity (HOBO Pro v2, www.onsetcomp.com) at our survey sites. To date, 5 sites have been surveyed following this protocol. The locations of these sites are indicated in *Figure 1*. Only three sites are currently being regularly monitored, as they are the only sites that currently possess both species. These sites are Grand Etang, Les Avocats, and Cable and Wireless. Monitoring at a fourth site, Mt. William, was terminated after our March 2007 observations because, by the time of our March 2008 visit, the site had been clear-cut for agriculture.

St. Andrew Parish: Grand Etang National Park (525 m): Grand Etang is the type locality of the Grenada frog. Hurricane Ivan devastated the forest along the mountain crest. Trees were snapped off at their trunks or completely uprooted. What was once a closed-canopy forest with many trees and tree ferns (*Cyathea* sp.) attaining heights of 30 m (Beard, 1949) was now an open and sun-drenched landscape. Ferns and tree ferns are to this day a major component of the flora but razor and saber grasses (*Scleria* sp.), which were rare prior to Hurricane Ivan, now cover substantial portions of the forest floor. This site is frequently bathed by a mist formed by condensation as warm, moist, trade winds emanating from the Atlantic Ocean move up slope into the cool night air of Grenada's mountain ranges. Rain is also very common and can be expected almost daily during the rainy season. Because this site now lacks a canopy, it is frequently buffeted by strong winds. Data loggers (Tidbit v2, HOBO Pro v2, www.onsetcomp.com) planted at Grand Etang during the 2010 dry season (February 28 - May 28), recorded surface temperatures ranging between 21°C and 26°C, (mean 23.1°C, median 23.1°C). Air temperatures ranged from 20° - 28°C, (mean 23.4°C, median 23.1°C). Relative humidity ranged from 72% to 100%, (mean 95.5%, median 97%). Relative humidity readings below 90% only occurred during daylight hours.

St. Andrew Parish: Cable and Wireless Station (705 m): Cable and Wireless was considered to be a Grenada frog stronghold and one of a few places on the island where the topography is too treacherous to be cleared for agriculture (Kaiser, 1994; Sander, 2003). Prior to Hurricane Ivan the flora was composed of broadleaf trees and shrubs, tree ferns (*Cyathea* sp.), and other fern species. Today the vegetation is predominantly saber grass (*Sclera* sp.) and ferns. Because the elevation of this site is 175 m greater than Grand Etang, the air is cooler and mist and/or rain is almost a nightly event. This site also currently lacks a canopy, and is buffeted by strong winds. The substrate at this site is composed of a rich layer of decaying plant material overlain by





mosses. Data loggers (Tidbit v2, HOBO Pro v2, www.onsetcomp.com) planted at Cable and Wireless during the 2010 dry season, (February 25 - May 28), recorded surface temperatures ranging between 21°C and 25°C, (av. 22.8°C, mean 22.7°C). Air temperatures ranged from 20 - 25°C, (mean 22.4°C, median 22.4°C). Relative humidity ranged from 96% to 100%, (mean 100%, median 100%).

St. Davids Parish: Les Avocats Water Works (400 m): Although Les Avocats is part of Grand Etang National Park, it is located between two mountain ridges which protected it from the full onslaught of Hurricane Ivan. Because of this, the forest at Les Avocats has retained most of its canopy. The ridges also hinder the development of the mists that blanket the other two sites. Les Avocats does not receive the nightly mists characteristic of the area immediately surrounding Grant Etang. Tree ferns (*Cyathea* sp.) are rare; bamboo (*Bambusa vulgaris*) and *Heliconia* sp. are common. Razor and saber grasses (*Scleria* sp.) are absent. Because it has retained its canopy, the air is relatively still in the forest even on the breeziest nights. The soil at Les Avocats is well-leached, hard-pack clay covered by a thin layer of fallen leaves that gather in depressions. Soil surface temperatures at Les Avocats during the 2010 dry season (February 27 - May 30), ranged between 21° - 26°C, (mean 23.7°C, median 23.7°C).

St. Davids Parish: Mt. William (400 m) (= Mt. Providence?) This site does not appear on a 1958 map, but does appear on a 1985 map (both maps by Directorate of Overseas Surveys). It is located above the town of

Providence and both the residents of the area and Grenada Forestry officers refer to it as Mt. Providence. To add to the confusion, a second Mt. William appears on the maps, located near the northwest coast in St. Mark Parish. In February 2004, this site was a nutmeg (*Myristica fragrans*) plantation. Hurricane Ivan hit the forest extremely hard. Trees were downed or at sharp angles to the ground; many large branches were downed, and many standing trees were stripped of small branches and foliage. As elsewhere across the island, nutmeg trees were hit especially hard. Some cacao (*Theobroma cacao*) remained standing, as did some tree ferns (*Cyathea* sp.).

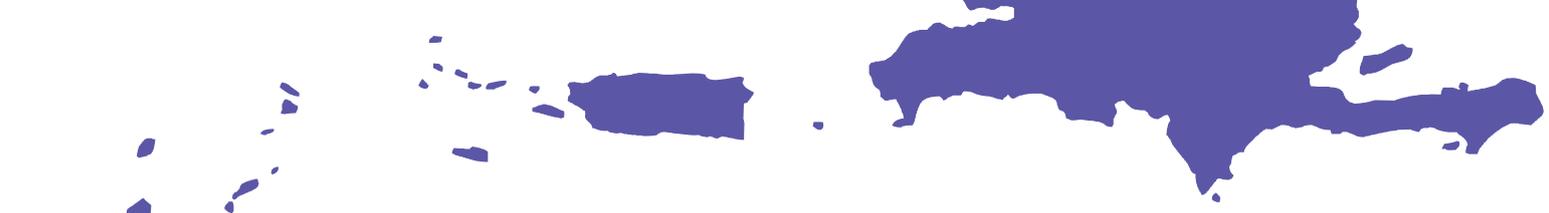
Survey Results

Results of our surveys are presented in Table 1. There are two especially noteworthy trends in the surveys: (1) The immediate impact of Hurricane Ivan (November 2004 - February 2006), and (2) the impact of chytrid and/or climate fluctuations (February 2006-2010 present).

Table 1. This table presents the number of *P. euphronides* / *E. johnstonei* observed at each site per observer hour. As an example, if two observers surveyed for one hour (two survey hours) and their counts totaled three *P. euphronides* and ten *E. johnstonei* the data would be presented as 1.5/5.

	Feb.'04	Nov.'04	Feb.'05	Feb.'06	Mar.'07	Mar.'08	Feb.'09	May'09	Nov.'09	Feb.'10	May'10
Grand Etang	3.3/19.5	3.4/21	6.3/35.3	2.7/22.7	0.4/18.5	0.2/14.4	0.2/6.3	0.8/22.8	0.8/19	6/25.5	0.8/20
Les Avocats				6 / 27	1.3/20.5	1.7/16	0/2.7	2 / 4.5	0.5 / 9	0.5/1.7	1.2/5.2
Cable & Wireless			36.7/3.3	17/0.7	24/0.8	23.5/0.2	12.5/0	9.2/0.8	0.7/0.2	3.5/0.2	3 / 1.8
Mount William	3/42.7	2.3/26.3	5.0/34.2	3.4/57	1.2/50						





The Effects of Hurricane Ivan

The highest encounter rates for *P. euphronides* and *E. johnstonei* occurred in February 2006, 17 months after Hurricane Ivan made landfall. Although one would speculate that the removal of canopy cover would be devastating to forest frogs the opposite is true. During violent hurricanes (Ivan was a category 5 hurricane) the biomass of the canopy comes crashing to the ground. Woody debris and a deep layer of fallen leaves form a moist, insulating layer perfect for diurnal retreats and brooding sites. Additionally, the debris is the foodstuff of ants, termites and other small insects that frogs feed upon. In short, the hurricane provides a windfall for both frogs and their prey. This leads to an increase in frog numbers until the debris and prey items are reduced to pre-hurricane levels. This pattern was also observed with *Eleutherodactylus* species in Puerto Rico following Hurricane Hugo (Woolbright, 1991) and Hurricane Georges (Vilella and Jarrod, 2005).

Post-2006 Population Trends

There are three hypotheses for the data presented in *Table 1*: (1) The results are due to random fluctuations between three populations: the two populations within Grand Etang National Forest (Grand Etang and Les Avocats) and the population associated with Mt. St. Catherine (Cable and Wireless). (2) Grenada's frogs are responding to climatic fluctuations. (3) Chytrid arrived on Grenada sometime after Hurricane Ivan and is spreading across the island.

Hypothesis 1 – Random Population Fluctuations

Amphibian population numbers are notoriously stochastic (Lande, 1993; Whiteman, Wissinger, 2005). This hypothesis is unlikely as the trends are the same across species, sites, and populations.

Hypothesis 2 – Response to Climatic Fluctuations

Climate models indicate that Grenada can expect to experience warmer and drier conditions. Grenada's dry season occurs between December and May, Grenada the dry seasons of 2007, 2008, and 2010, were extremely dry. Grenada governmental news services reported that 2010 was the most severe dry season on record. Grenadians were urged to conserve water as reservoirs were exceedingly low (pers. obs. Berg, 2010). During first six weeks of 2010 more than 116 forest fires were reported. This total exceeded the yearly total for 2009, although the first three months of the 2009 dry season were exceptionally wet, residents stated

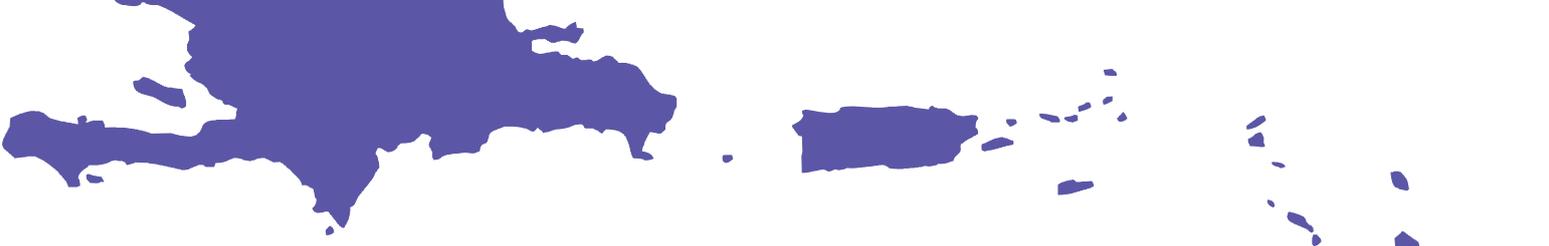
that a true wet season never arrived. Forest fires were observable from any viewpoint on the island. Fires could be seen burning in the rainforests of Grand Etang Forest Reserve (per. obs. Berg, 2010). Although both *P. euphronides* and *E. johnstonei* brood their eggs on land, both species rely upon a moist environment for mating and egg development. During the four-year sequence (2007-2010), as described, one would expect to see frog declines during dry periods (2007, 2008 and 2010) and an increase in numbers during wet periods 2009 (Stewart, 1995). However, this was not the observed pattern as frog numbers decreased during 2007, 2008, and 2009 and increased during severe drought in 2010. Once again, this hypothesis does not explain our data.

Hypothesis 3 – Population Decline Due to Chytrid

This hypothesis best explains our data. The fact that frog populations continued to crash during a very wet year, alerted us to the possibility that a pathogen may be involved in the observed decline. In May 2009, 80 swab samples were obtained from *P. euphronides*, *E. johnstonei*, and *Leptodactylus validus*. The samples were taken at Grand Etang, Les Avocats, Cable and Wireless, and the port city of St. George's. The samples were analyzed for the presence of Bd using PCR amplification at the Molecular Diagnostic Laboratory in Dominica. Positive samples were identified from all four sites and all three frog species. Chytrid was infecting frogs from sea level to mountaintop.

An interesting pattern also emerges. Evidence of frog declines first emerge at Grand Etang (2007), followed by a decline at Les Avocats (2008), and finally at Cable and Wireless (2009). This pattern would be expected of a pathogen arriving at a Grenadian port, as the road that runs past our survey site at Grand Etang is the thoroughfare connecting Grenada's two major ports, St. George's and Grenville. This road also brings busloads of tourists from cruise ships to view Grand Etang and walk along its forest trails. Thus, chytrid arriving via inter-island commerce (horticultural specimens, hitch-hiking frogs, construction materials, etc.) or in the mud-caked boots of ecotourists would quickly be transported up to and through Grand Etang. The frogs at Grand Etang and Les Avocats belong to the same meta-population so any pathogen infecting animals at Grand Etang would later appear at Les Avocats. Eventually, chytrid would make its way to Cable and Wireless.





Observations of captive frogs

In February 2005, eleven *E. johnstonei* and nine *P. euphronides* were captured and taken to the Milwaukee County Zoo with the purpose of developing captive management protocols. A site was chosen in the Aquatic and Reptile Center that maintained temperatures similar to the mountain regions of Grenada (20-22° C). Lighting was provided by fluorescent fixtures programmed to provide a 12 h light/ 12 h dark cycle. Pairs were housed in individual 40-liter aquariums. The aquariums were misted twice daily by an automatic misting system equipped with programmable timers to maintain high humidity within the enclosures. Holes drilled in the aquarium bottoms allowed flushing of the enclosure substrate (Eco Earth, www.zoomed.com). Coconut shells, plastic leaves, and plastic plants were provided to serve as retreats and perches.

During the day, *E. johnstonei* would typically be found hiding amongst the plastic plants provided as perching material or hiding in the upper corners of their enclosures. *Pristimantis euphronides*, however, concealed themselves beneath cover objects placed on the substrate. Frequently, they would also burrow into the substrate beneath the cover objects. The ability to burrow into friable substrates may have important implications during the dry season or periods following hurricanes when the canopy has been stripped bare of foliage (Harrison *et al.*, was not submitted).

Two clutches of eggs were produced, one in September 2006 and another in April 2007. Both clutches were laid during the passage of severe storm fronts that produced a sharp drop in barometric pressure. Members of the genus *Pristimantis* produce eggs that undergo direct development. Juveniles emerging from the egg resemble miniature replicas of the adult frog. The female covered the clutch with her body and remained with the eggs. She was never observed feeding while protecting her clutch. These brooding behaviors are similar to those reported for other direct developing frogs, *Eleutherodactylus coqui* (Michael 1995; Townsend *et al.*, 1984) and *Eleutherodactylus cochranae* (Michael 1995). The eggs absorbed water and swelled as the embryos developed. The female remained on the clutch for four weeks then abandoned them. None of the clutch hatched successfully despite the fact that fully formed froglets were seen inside of the eggs two days prior to their abandonment.

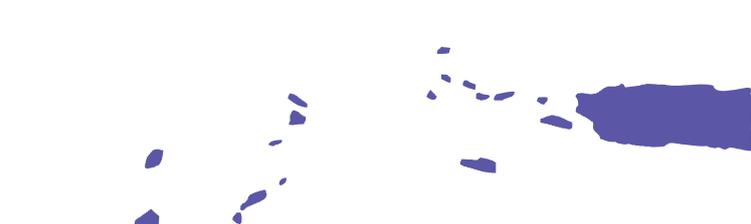
Twenty-eight days is a lengthy brooding period for direct developing frogs. Because of this, and the fact that temperatures affect the rate of development of most (if not all) species of ectotherms, we hypothesized that the temperature in our enclosures might have been either too high or low for normal development. To test this hypothesis, we radio-tracked *P. euphronides* to their diurnal retreats and planted data loggers to record the retreat temperatures over the course of one year.

Results of Radio-tracking

In 2007, radio tracking was conducted at Les Avocats water works (400 m; St. David Parish) and in 2008 near Cable and Wireless (750 m; St. Andrew Parish). We tracked frogs using LB-2NT temperature sensitive transmitters weighing 0.41 g (Holohil Systems Ltd, Carp, Ontario). Transmitters were secured to test subjects by external waist belts. Frogs (n = 3) were located during the day to determine their diurnal retreats and at night to document their nocturnal perches. Our original study design called for attaching transmitters to animals weighing more than 4.0 grams. Large individuals were not exceedingly rare in previous years and *P. euphronides* may attain a mass in excess of 5.0 grams (pers. obs. CSB). Unfortunately, animals of this size could no longer be found. We attached transmitters to frogs that weighed 2.8, 2.9 and 3.5 grams, with transmitters being 14.6%, 14.1% and 11.1% of their mass, respectively.

On 18 March 2007, we attached a transmitter to the frog weighing 3.5 grams. This frog was visually located the following day. It was found beneath the leaf litter within 3 m of its original capture site. That night it was found 8 m from its original capture location. We believe that this movement was a direct response to our disturbance of its retreat earlier that day. On March 20 and March 21 the animal was again located during the day and night. On these dates, every location was within 1.5 m of its original capture site. Visual observations were only made during the night in order to minimize disturbance to the frog. During our nighttime encounters with the frog, it was found resting on vegetation in a position typical of an animal without a transmitter, indicating the transmitter was having little apparent adverse effect. Subsequent efforts to locate it were thwarted due to the premature death of the transmitter.





In March 2008, attempts were made to radio-track animals at Les Avocats. Unfortunately, we were unable to locate frogs of suitable size. Large *P. euphronides* were becoming rare on Grenada. We then moved our focus to Cable and Wireless in St. Andrew Parish. On March 18, 2008, we attached transmitters to two frogs weighing 2.8 and 2.9 grams. The transmitter weighed 14.6% and 14.1% of their body mass respectively. These frogs were tracked to their diurnal resting sites and nocturnal perches. No extraordinary efforts were made to visually locate the frogs, as it was our goal to minimize disturbance to the animals. When located on March 19 and 20, neither frog had moved more than 2.5 m from the site where they were captured. Although several days of observation may not be adequate to definitively describe the home range of *P. euphronides*, our results are similar to other terrestrial-brooding anurans (Woolbright, 1985; Ovaska, 1992). During the day the frogs retreated into small holes in the moss covered the substrate. These holes may have been formed naturally or they may have been sculpted by the frogs, as per our observations of captive specimens. A temperature logger (Tidbit v2, www.onsetcomp.com) was placed in one of these holes and recovered one year later. Temperatures recorded at this site ranged from 17 – 24 °C but seldom varied by more than 1 °C from 24 °C. These temperatures did not differ significantly from the temperatures that were maintained at the Milwaukee County Zoo. Therefore it is our conclusion that the egg clutches that were laid in our enclosures did not fail due to abnormally high or low temperatures. We now believe that the probable cause of the clutch failures at the Milwaukee County Zoo was predation upon the eggs by springtails (Collembola). Collembola had been intentionally added our enclosures to provide food for the *P. euphronides* hatchlings.

Discussion

Pristimantis euphronides faces an uncertain future on Grenada. Much of the forest that it requires has fallen before the axe and plow. Throughout much of its current habitat, it must compete with *E. johnstonei*. It now faces yet another challenge, chytrid. *Pristimantis euphronides* is the only frog on Grenada that is likely to be severely threatened by chytrid. It is the only species that is restricted to cool, damp forests that are ideal for chytrid (Berger *et al.*, 2004; Krieger and Hero, 2007; Piotrowski *et al.*, 2004) Whether or not *P. euphronides* will be able to survive is a matter of conjecture. However, there is hope. *Pristimantis euphronides* will breed in captivity in relatively small enclosures and many institutions are developing successful propagation programs for terrestrial-breeding frogs. The ability to return captive frogs to a chytrid filled environment may no longer be a matter of fancy. Species of bacteria

have been identified that drastically reduce the death rate of frogs infected with *Batrachochytrium dendrobatidis*. However, continued monitoring will be needed to determine if assurance colonies will be required to secure its future.

Acknowledgments

We thank the Grenada Forestry and Parks Department for their continued support of our efforts; Dr. Clare Morrall and E. Marie Rush, D.V.M. of St. Georges University, Grenada for assistance in the field, Jean Mano for translations, and the Lazy Lagoon, St. George's, Grenada for providing "a home away from home". Fieldwork on Grenada has been funded by the Milwaukee County Zoological Garden (CSB), Zoological Society of Milwaukee (CSB), the Thomas Torhorst Foundation (BH), the Milwaukee Public Museum (RWH), and the Windway Foundation (RWH).

Literature Cited

- BARBOUR T., 1914, "A contribution to the zoogeography of the West Indies, with especial reference to amphibians and reptiles", *Memoirs of the Museum of Comparative Zoölogy* vol.44, 209-359.
- BEARD J.S., 1949, "Natural vegetation of the Windward and Leeward islands" *Oxford Forestry Memoirs*, vol. 21.
- BERGER L., SPEARE R., HINES H., MARANTELLI G., 2004, "Effect of season and temperature on mortality in amphibians due to chytridiomycosis", *Australian Veterinary Journal*, vol. 82, 31-36.
- CAMARGO A., HEYER W.R., de Sá R.O., 2009. "Phylogeography of the frog *Leptodactylus validus* (Amphibia: Anura): Patterns and timing of colonization events in the Lesser Antilles", *Molecular Phylogen. Evol.*, vol.53, 571-579.
- GERMANO J.M., SANDER J.M., HENDERSON R.W., POWELL R., 2003, "Herpetological communities in Grenada: A comparison of altered sites, with an annotated checklist of Grenadian amphibians and reptiles", *Caribbean Journal of Science*, vol.39, 68-76.
- GOLDBERG C.S., GOODE M. J., SCHWALBE C.R., JARCHOW J.L., 2002, "External and implanted methods of radio transmitter attachment to a terrestrial anuran (*Eleutherodactylus augusti*)", *Herpetological Review* 33:191-194.
- HAWTHORNE W. D., JULES D., MARCELLE G., WISE R., 2004, *Caribbean Spice Island Plants*, Oxford, Oxford Forestry Institute.



HEDGES S.B., 1999, "Distribution patterns of amphibians in the West Indies" in: Duellman W.E. (ed.), *Patterns of Distribution of Amphibians: A Global Perspective*.

HEDGES S.B., DUELLMAN W.E., HEINICKE M.P., 2008, "New World direct-developing frogs (Anura: Terrarana): Molecular phylogeny, classification, biogeography, and conservation", *Zootaxa* vol.1737, 1-182.

HENDERSON R.W., BERG C.S., 2005, "A post-Hurricane Ivan assessment of frog and reptile populations on Grenada", *West Indies Herpetological Bulletin*, vol.91, 4-9.

HEINICKE M.P., DUELLMAN W.E., HEDGES S.B., 2007. "Major Caribbean and Central American frog faunas originated by ancient oceanic dispersal", *Proceedings of the National Academy of Sciences*, vol.104, 100092-10097.

KAISER H., HARDY J. E., GREEN D. M., 1994, "Taxonomic status of Caribbean and South American frogs currently ascribed to *Eleutherodactylus urichi* (Anura: Leptodactylidae)" *Copeia*, No.3, 780 –796.

KRIGER K.M., HERO J.M., 2007, "The chytrid fungus *Batrachochytrium dendrobatidis* is non-randomly distributed across amphibian breeding habitats", *Diversity and Distribution*, vol. 13, 781-788.

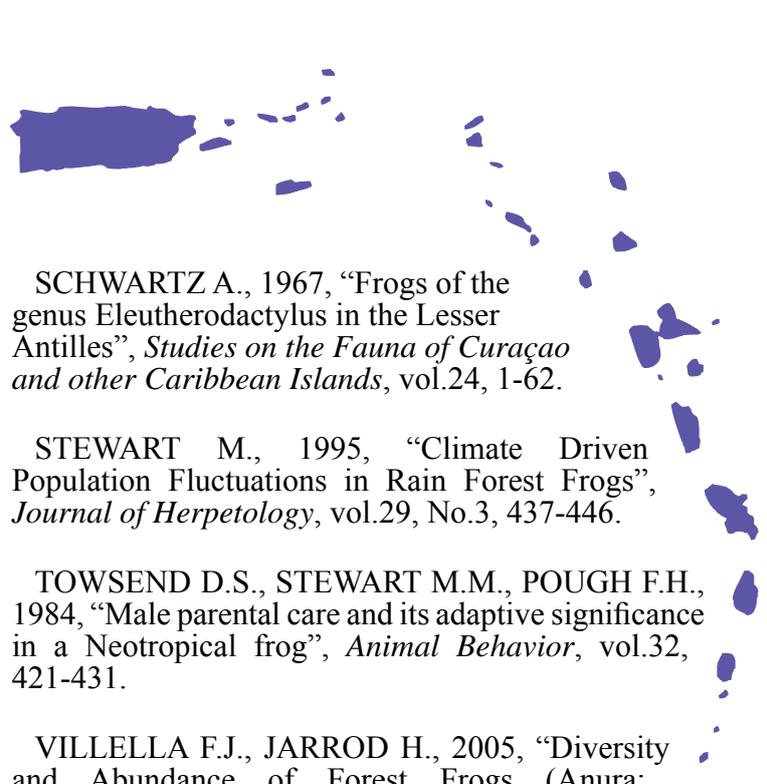
LANDE R., 1993, "Risks of population extinction from demographic and environmental stochasticity and random catastrophes", *American Naturalist*, vol.142, 911-927.

MICHAEL S.F., 1995, "Captive breeding of Two Species of *Eleutherodactylus* (Anura: Leptodactylidae) from Puerto Rico, with Notes on Behavior Captivity", *Journal of Herpetology*, vol. 26, No.1, 27-29.

OVASKA, K., 1992, "Short-and long-term movements of the frog *Eleutherodactylus johnstonei* in Barbados, West Indies", *Copeia*, 1992, No.2, 149-152.

PIOTROWSKI J.S., ANNIS S.L., Longcore J.F., 2004, "Physiology of *Batrachochytrium dendrobatidis*, a chytrid pathogen of amphibians", *Mycologia*, vol. 96, 9-15.

SANDER J.M, KAISER H., POWELL R., 2003. "Eleutherodactylus euphronides", *Catalog of American Amphibians and Reptiles*, No.764,1-3.



SCHWARTZ A., 1967, "Frogs of the genus *Eleutherodactylus* in the Lesser Antilles", *Studies on the Fauna of Curaçao and other Caribbean Islands*, vol.24, 1-62.

STEWART M., 1995, "Climate Driven Population Fluctuations in Rain Forest Frogs", *Journal of Herpetology*, vol.29, No.3, 437-446.

TOWNSEND D.S., STEWART M.M., POUGH F.H., 1984, "Male parental care and its adaptive significance in a Neotropical frog", *Animal Behavior*, vol.32, 421-431.

VILLELLA F.J., JARROD H., 2005, "Diversity and Abundance of Forest Frogs (Anura: Leptodactylidae) before and after Hurricane Georges in the Cordilla Central of Puerto Rico", *Caribbean Journal of Science*, vol. 41, No.1, 157-162.

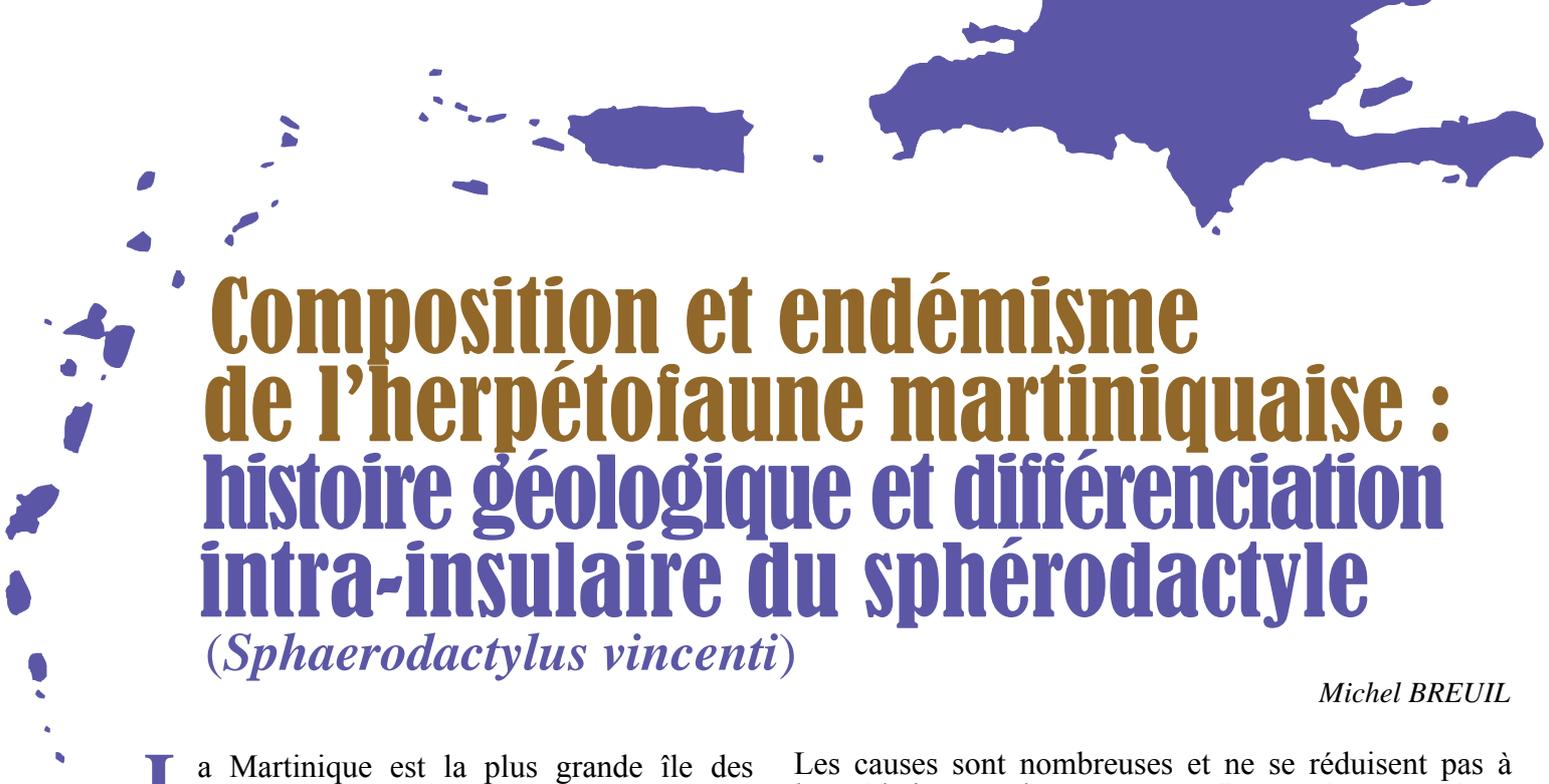
WHITEMAN H.H., WISSINGER S.A., 2005. "Amphibian population cycles and long-term data sets", in Lannoo W. (ed.), *Amphibian Declines: The Conservation Status of United States Species*, London, University of California Press, Ltd., 177-184.

WOOLBRIGHT L.L., 1985, "Patterns of nocturnal movement and calling by the tropical frog *Eleutherodactylus coqui*", *Herpetologica*, vol. 41, 1-9.

WOOLBRIGHT L.L., 1991, "The impact of Hurricane Hugo on forest frogs in Puerto Rico", *Biotropica* 23:462-467

YANEK K., HEYER W.R., DE SA R.O., 2006, "Genetic resolution of the enigmatic Lesser Antillean distribution of the frog *Leptodactylus validus* (Anura, Leptodactylidae)", *South American Journal of Herpetology*, vol.1, 192-201





Composition et endémisme de l'herpétofaune martiniquaise : histoire géologique et différenciation intra-insulaire du sphérodactyle (*Sphaerodactylus vincenti*)

Michel BREUIL

La Martinique est la plus grande île des Petites Antilles (1080 km²). Sa géologie est bien connue à la suite du remarquable travail du Bureau de Recherches Géologiques et Minières (BRGM) (Andreieff *et al.*, 1988, 1989 ; Westercamp *et al.*, 1989). Elle s'est formée à la suite de l'agglomération d'îles qui sont des plus anciennes aux plus récentes : 22 Ma (péninsule de Sainte-Anne et péninsule de la Caravelle reliées entre elles par la chaîne sous-marine de Vauclin-Pitault il y a 7 Ma), îles issues de la remontée progressive de la chaîne (Rivière Pilote, montagne du Vauclin, 15-10 Ma), île du morne Pavillon (péninsule du Sud-Ouest), 8,5-7 Ma et nord de la Baie Fort-de-France, massif du morne Jacob (4 Ma), ces différentes îles formant il y a quelque 2 Ma une île unique. Au nord, des éruptions sous-marines débutées il y a moins de 1 Ma ont donné l'île du mont Conil vers 0,5 Ma qui a été reliée à la partie nord de l'ancienne Martinique par la formation de la montagne Pelée débutée il y a 0,2 Ma.

Composition de l'herpétofaune martiniquaise

Les îles des Petites Antilles constituent, en raison de leur nombre, de leurs diversités écologiques liées à leurs natures géologiques, de leurs éloignements des continents, de leurs altitudes, de leurs âges et de leurs histoires géologiques un laboratoire unique pour étudier l'évolution des espèces. Les grandes îles centrales, de Sainte-Lucie à la Guadeloupe, possèdent la plus grande diversité et un plus fort taux d'endémisme que les îles proches des continents. La biodiversité insulaire résulte des colonisations à partir de propagules d'Amérique du Sud et des Grandes Antilles, de la colonisation d'île en île après des phénomènes de spéciations insulaires et intra-insulaires, du déplacement volontaire ou involontaire d'espèces par les premiers habitants, des arrivées récentes d'espèces dont certaines à fort pouvoir invasif et des disparitions d'origines anthropiques ou non anthropiques. Les îles françaises, à l'exception de Saint-Barthélemy, sont celles qui ont perdu le plus d'espèces dont de nombreuses espèces endémiques.

Les causes sont nombreuses et ne se réduisent pas à la prédation par la mangouste. Les espèces exogènes devenues invasives sont, soit par la compétition soit par la prédation, à l'origine de nombreux désastres. Le racoon (*Procyon lotor*) et le manicoü (*Didelphis marsupialis*), considérés comme endémiques et donc en équilibre avec leurs proies potentielles sont en fait de redoutables prédateurs introduits qui ont fragilisé les populations d'amphibiens et de reptiles bien avant l'arrivée de la mangouste qui s'est contentée des restes de l'herpétofaune en Guadeloupe et en Martinique.

Les espèces d'amphibiens et de reptiles présentes en Martinique appartiennent à quatre groupes biogéographiques : dix espèces endémiques de l'île dont certaines se sont diversifiées à l'intérieur d'une île au cours des étapes de sa formation ; cinq espèces endémiques de quelques îles de la Caraïbe ; sept espèces à large distribution en Amérique du Sud et dans les Antilles et deux espèces originaires de l'Ancien Monde. L'usage de la systématique moléculaire bouleverse en partie les conclusions apportées par les études morphologiques classiques fondées sur l'analyse du phénotype qui résulte de l'histoire évolutive, de l'adaptation aux différents milieux induisant des phénomènes de convergence et à la plasticité phénotypique.

Dix taxons sont endémiques stricts de Martinique :

- ▶ Boa (*Boa* sp.) ;
- ▶ Couresse de la Martinique (*Liophis cursor*) ;
- ▶ Trigonocéphale de la Martinique (*Bothrops lanceolatus*) ;
- ▶ Holotropide de L'Herminier (*Leiocephalus herminieri*) ;
- ▶ Scinque mabouya de la Martinique (*Mabuya mabouya*) ;
- ▶ Scinque à petite tête de la Martinique (*Capitellum metallicum*)
- ▶ Allobate à œil de bronze (*Allobates chalcopis*) ;
- ▶ Anolis roquet (*Dactyloa roquet*) ;
- ▶ Sphérodactyle de Saint-Vincent (*Sphaerodactylus vincenti*) ;



- ▶ Sténostome à deux raies (*Tetracheilostoma bilineatum*).

Quatre voire cinq de ces espèces ont disparu (Boa sp., *Leiocephalus herminieri*, *Mabuya mabouya*, *Capitellum metallicum*). La couresse (*Liophis cursor*) n'a pas été revue au Rocher du Diamant depuis les années 60. L'allobate est peut-être une espèce introduite et le trigonocéphale est en danger. Les taxons endémiques (anolis, sphérodactyles et sténostomes) qui ont donné naissance à plusieurs lignées, dont certaines constituent peut-être des vraies espèces, sont abondants et largement distribués. Toutefois, certaines lignées sont très localisées et donc particulièrement vulnérables comme celles qui habitent le Rocher du Diamant, le mont Conil ou la montagne du Vauclin.

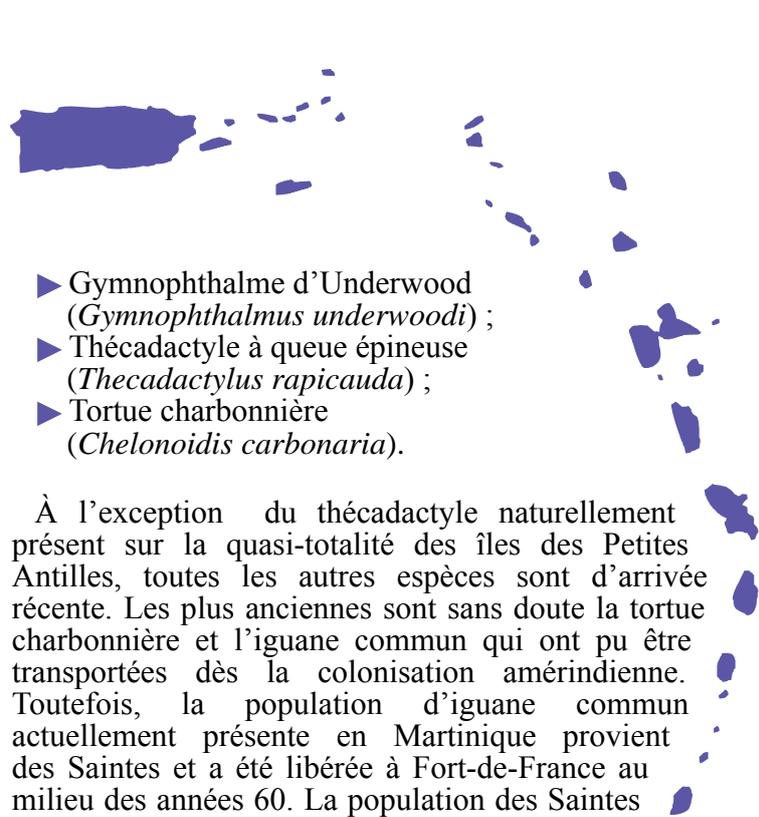
Cinq taxons sont présents au moins sur une autre île :

- ▶ Hylode de la Martinique (*Eleutherodactylus martinicensis*) ;
- ▶ Hylode de Johnstone (*Eleutherodactylus johnstonei*) ;
- ▶ Crapaud de la Dominique (*Leptodactylus fallax*) ;
- ▶ Gymnophthalme de Plée (*Gymnophthalmus pleii*) ;
- ▶ Iguane des Petites Antilles (*Iguana delicatissima*).

La formation de ces espèces à partir des espèces ancestrales sud-américaines s'est réalisée sur une seule île. Par la suite, d'autres îles ont été colonisées et des disparitions ont pu survenir sans que ces premières colonisations ne laissent de traces. Les études génétiques sur le crapaud de la Dominique et l'iguane des Petites Antilles montrent leur homogénéité quelle que soit l'île dont proviennent les individus étudiés, il devait en être de même pour le crapaud de la Martinique aujourd'hui disparu. Cette particularité est classiquement interprétée comme résultant d'un transport par les Amérindiens. Les hylodes de la Martinique sont considérés comme homogènes de la Martinique à la Guadeloupe. Toutefois, il est étonnant que la Martinique ne possède pas une espèce endémique d'hylodes. L'hylode de Johnstone est une espèce de plus en plus invasive qui menace les espèces endémiques et indigènes. Les îles d'origine de ces espèces ne sont pas connues. Le gymnophthalme de Plée, qui n'a jamais été étudié de manière approfondie, pourrait se révéler être une juxtaposition de plusieurs espèces (chaque île ayant sa propre espèce endémique) ou tout au moins former une lignée distincte.

Sept taxons sud-américains sont présents en Martinique :

- ▶ Rainette des maisons (*Scinax ruber*) ;
- ▶ Rainette x-signée (*Scinax* cf. *x-signatus*) ;
- ▶ Crapaud bœuf (*Rhinella marina*) ;
- ▶ Iguane commun (*Iguana iguana*) ;



- ▶ Gymnophthalme d'Underwood (*Gymnophthalmus underwoodi*) ;
- ▶ Thécadactyle à queue épineuse (*Thecadactylus rapicauda*) ;
- ▶ Tortue charbonnière (*Chelonoidis carbonaria*).

À l'exception du thécadactyle naturellement présent sur la quasi-totalité des îles des Petites Antilles, toutes les autres espèces sont d'arrivée récente. Les plus anciennes sont sans doute la tortue charbonnière et l'iguane commun qui ont pu être transportées dès la colonisation amérindienne. Toutefois, la population d'iguane commun actuellement présente en Martinique provient des Saintes et a été libérée à Fort-de-France au milieu des années 60. La population des Saintes provient vraisemblablement de Guyane ; des individus d'autres origines sont venus la renforcer. Le crapaud bœuf a été introduit au XIX^{ème} siècle pour lutter contre des insectes phytophages. Son action sur la faune est inconnue, mais en tant que porteur sain du chytride, les dégâts qu'il pourra occasionner seront sans doute considérables. Le gymnophthalme d'Underwood est un arrivant des années 90 et il devient de plus en plus abondant aux dépens de l'espèce locale, le gymnophthalme de Plée, avec laquelle il est probable qu'il s'hybride. Les deux espèces de rainettes, signalées en 1997 pour celle des maisons et en 2010 pour l'x-signée, sont des candidats potentiels à la colonisation des autres îles à partir de leurs implantations comme le montre la situation dans l'archipel Guadeloupéen. Des arrivées régulières du Brésil, dont l'une est issue, sont à craindre.

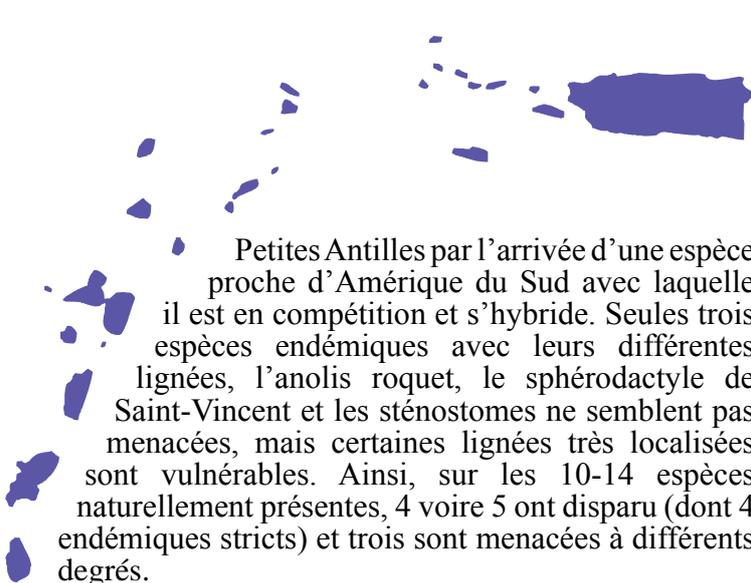
Deux taxons de l'Ancien Monde sont présents en Martinique :

- ▶ Tockay (*Gekko gecko*) ;
- ▶ Hémidactyle commun (*Hemidactylus mabouia*).

Le tockay a été introduit volontairement alors que l'hémidactyle mabouia est arrivé au début du commerce triangulaire, son extension à toutes les îles et îlets montre à quel point cette espèce se dissémine facilement par l'action de l'homme sans pourtant exclure un passage naturel d'île en île.

La Martinique abrite 24 espèces qui se reproduisent ou se sont reproduites depuis la colonisation dont 8 ou 10 ont été introduites par l'homme. Quatre ont disparu, le boa, l'holotropide, le scinque mabouya, le crapaud de la Dominique. La couresse fait peut-être partie de cette liste. Deux sont fortement menacées, le trigonocéphale et l'iguane des Petites Antilles. Le gymnophthalme de Plée, qui constitue peut-être un taxon endémique, est menacé, tout comme l'iguane des





Petites Antilles par l'arrivée d'une espèce proche d'Amérique du Sud avec laquelle il est en compétition et s'hybride. Seules trois espèces endémiques avec leurs différentes lignées, l'anolis roquet, le sphérodactyle de Saint-Vincent et les sténostomes ne semblent pas menacées, mais certaines lignées très localisées sont vulnérables. Ainsi, sur les 10-14 espèces naturellement présentes, 4 voire 5 ont disparu (dont 4 endémiques stricts) et trois sont menacées à différents degrés.

Différenciation des sphérodactyles martiniquais

Compte tenu de cette longue et complexe histoire géologique, de la diversité des climats et des conditions écologiques, la Martinique est l'île des Petites Antilles la plus adaptée pour étudier les phénomènes de divergence génétique et morphologique au sein d'une espèce. Il est intéressant de constater que, parmi les îles des Petites Antilles, seules les grandes îles, Martinique, Guadeloupe (Basse-Terre et Grande-Terre) ont vu leurs anolis (Lazell, 1962 1964, 1972) et leurs sphérodactyles (Thomas, 1964 ; Schwartz, 1964) séparés en plusieurs sous-espèces sur des critères morphologiques. Les anolis de Dominique ont aussi donné lieu à la description de plusieurs sous-espèces (Lazell, 1972) ; en revanche, ce n'est pas le cas des sphérodactyles de cette île. Ainsi, la Martinique était un archipel à l'image des Saintes aujourd'hui qui possèdent ses propres espèces endémiques : *Alsophis sanctonum*, *Ctenonotus terraaltae*, *Sphaerodactylus phyzacinus* avec des sous-espèces différentes entre Terre-de Haut et Terre-de-Bas pour la couleuvre et l'anolis (Breuil, 2002a). On admet que la spéciation apparaît avec un isolement géographique suivi par des effets de fondation, de dérive génique et d'adaptation sous l'effet de la sélection naturelle. Il est classique de considérer des populations de la même espèce comme des sous-espèces différentes quand elles habitent des îles proches dont l'isolement est plus récent comme ceux ayant fait suite à la remontée du niveau des mers il y a quelque 12 000 ans.

Les sous-espèces d'anolis (Lazell, 1962, 1964, 1972) et de sphérodactyles (Schwartz, 1964 ; Thomas, 1964) ont été décrites, uniquement sur des critères morphologiques et géographiques, à une époque où la géologie des grandes îles n'était pas connue. Ces différences morphologiques sont le résultat de l'histoire géologique qui a produit des lignées indépendantes évoluant sur chaque paléo-île qui, en fonction de la fraction du pool génétique qu'elles emportaient, ont divergé sous l'effet des phénomènes aléatoires, de la sélection naturelle et de la plasticité phénotypique. Quand ces différentes morphes sont géographiquement isolées, il est facile d'y reconnaître un groupe monophylétique.



En revanche, quand ces différentes morphes sont en contact avec des formes intermédiaires, la situation est nettement plus complexe et les causes des divergences ou des convergences multiples. Ainsi, pour qu'une sous-espèce ou une espèce soit un taxon valide, il faut qu'il représente un groupe monophylétique. Le séquençage de gènes permet de retrouver facilement les lignées alors que les données morphologiques représentent à la fois des caractères ancestraux hérités du taxon initial et des caractères plus ou moins adaptatifs acquis depuis la séparation. Les travaux de Breuil (2002a), de Stenson *et al.* (2004) et de Thorpe *et al.* (2008a) sur le groupe *Ctenonotus bimaculatus* (archipel guadeloupéen), de Breuil (2002a), et de Thorpe *et al.* (2008b) sur *Sphaerodactylus fantasticus* (archipel guadeloupéen) et de Thorpe *et al.* (2010) sur Anolis roquet montrent que la situation n'est pas aussi simple. Il est dommage que l'équipe de Thorpe n'ait pas échantillonné toutes les îles de l'archipel des Saintes et qu'elle n'ait pas disposé de plusieurs localités par îles notamment pour Terre-de-Bas.

Les espèces de grande taille, à grande capacité locomotrice, comme le trigonocéphale de la Martinique (*Bothrops lanceolatus*), l'iguane des Petites Antilles (*Iguana delicatissima*), la couresse de Martinique (*Liophis cursor*) et le crapaud de la Dominique (*Leptodactylus fallax*) n'ont pas donné lieu à la description de sous-espèces, il en est de même pour les éléuthérodactyles. Toutefois, il est clair que les éléuthérodactyles des Antilles françaises ont été sous-étudiés et qu'il reste de nouveaux taxons à décrire (Breuil, 2002a). Il existe deux espèces de trigonocéphale (Martinique : *Bothrops lanceolatus*, Sainte-Lucie : *Bothrops caribbaeus*) et deux espèces de boa constricteur (Dominique : *Boa nebulosa*) Sainte Lucie : *Boa orophias*), le taxon de Martinique, connu simplement de la description du Père Labat sous le nom de couleuvre, ayant disparu (Breuil, 2009). La réinterprétation des textes de Labat (1724) et de Moreau de Jonnés (1818) suggère qu'en plus du *Boa*, de la couresse (*Liophis cursor*) et du trigonocéphale, la Martinique abritait un autre serpent de grande taille dont les descriptions données font penser à un clibro (*Clelia* sp.). L'iguane des Petites Antilles est monomorphe pour les gènes nucléaires et mitochondriaux testés sur l'ensemble de son aire de répartition, soit de la Martinique à Anguilla (Malone et Davis, 2004 ; Breuil et Cherbonel, inédits). Il en est de même pour le mountain chicken pour les deux populations restant sur les îles de Montserrat et de la Dominique (Hedges et Heinicke, 2007). Pour ces deux espèces, les transports amérindiens seraient à l'origine de la répartition actuelle.

Les sphérodactyles habitant la Martinique sont considérés comme appartenant à l'espèce *Sphaerodactylus vincenti* (King, 1962 ; Schwartz, 1964 ; Schwartz et Henderson, 1991). Neuf sous-espèces ont été décrites, parmi lesquelles 6 sont endémiques de Martinique : *S. v. pheristus*, *S. v. ronaldi*, *S. v. festus dans le Nord* et *S. v. josephinae*, *S. v. psammius*, *S. v.*

adamus dans le Sud. Les sous-espèces *S. v. vincenti* (Sainte-Lucie), *S. vincentimonilifer* (Dominique) et *S. v. diasmesus* (Sainte-Lucie) ne sont pas traitées dans ce travail. Ces sphérodactyles sont rattachés à ceux des Grandes Antilles par Haas (1991).

Selon Schwartz (1965) : *In Martinique, geckos were some what more common locally, but in many areas appeared to be absent, notably on the western slopes of Montagne Pelée.* Selon Schwartz (1964) et Schwartz et Henderson (1991), dans le nord de la Martinique, les sphérodactyles ne se rencontreraient qu'entre Morne Rouge et Ajoupa Bouillon. Ces derniers ont été décrits comme une sous-espèce *Sphaerodactylus vincenti pheristus* qui se différencie de toutes les autres par sa grande taille et la présence de carènes sur les écailles ventrales. La synthèse de Steinberg *et al.* (2008) présente une aire de répartition en Martinique conforme à celles des travaux antérieurs.

Au cours d'un travail de prospection herpétologique réalisé dans la réserve biologique domaniale de la Montagne Pelée pour le compte de l'Office National des Forêts, nous avons découvert, en février 1997, sur le massif du mont Conil, une population de sphérodactyle d'un type tout particulier.

Devant l'originalité de cette population, nous avons entrepris en partenariat avec le Parc naturel régional de Martinique (PNRM), la Direction régionale de l'Environnement (DIREN) et l'Office National des Forêts (ONF) de la Martinique un inventaire herpétologique de cette île, notamment, dans les zones qui n'ont été que peu prospectées, voire délaissées. Les résultats de ce travail (Breuil 1997, 1999, 2000, 2002b), devraient donner lieu à la publication d'une Histoire naturelle des amphibiens et reptiles terrestres de la Martinique équivalente à celle écrite pour l'archipel Guadeloupéen (Breuil, 2002a), malheureusement ce projet est pour l'instant bloqué faute d'un partenariat efficace entre les différentes administrations impliquées. Une synthèse des principaux résultats a été donnée dans Breuil (2009). L'étude des sphérodactyles du nord de la Martinique, la découverte de plus de 250 localités pour cette espèce et l'histoire géologique de l'île nous ont convaincu que cette population du mont Conil ne pouvait être rattachée à aucune des sous-espèces décrites. Cette nouvelle sous-espèce est nommée :

Sphaerodactylus vincenti paulmarinae nov. ssp.

Type : MNHN 2000.6368, une femelle adulte collectée par Michel Breuil le 15 février 1997 à 100 m au sud du Point de vue de l'Anse Galet à 150 m d'altitude.

Etymologie : C'est lors du premier séjour de mes enfants, Paul et Marine, en Martinique que nous avons prospecté le mont Conil et, en souvenir de cette prospection, nous leur dédions ce taxon.

Diagnose

Une sous-espèce de sphérodactyle caractérisée par : une grande taille où les femelles atteignent 36 mm de longueur corporelle (extrémité du museau à la fente cloacale, SVL) pour une longueur totale maximale de 71 mm ; un nombre élevé d'écailles dorsales et ventrales ; des écailles dorsales, gulaires et pectorales carénées alors que les ventrales sont lisses, à bord postérieur arrondi ; la présence d'ocelles noirs souvent fusionnés en une barre transversale



Figure 1. *Sphaerodactylus vincenti paulmarinae* ssp. nov., type MNHN 2000-6268, mont Conil.

située au-dessus de la ceinture scapulaire, ces ocelles possèdent une tache de forme plus ou moins variable, parfois deux petites, en général blanches, parfois grises ; une tête réticulée de noir sur fond gris bleuté ou une tête marron, légèrement mouchetée de taches beiges sans bandes ; un tronc marron-rougeâtre en général rayé de 4 à 10 bandes transversales, parfois un peu ondulées beige-ocre, un V ou un Y beige en arrière de la ceinture postérieure dont la pointe est tournée vers la queue.

Description du type (femelle : MNHN 2000.6368 mont Conil) : *figure 1*

Longueur corporelle (mesure sur l'animal frais) : LT : 65 mm, SVL = 31, LQ : 34 ; écailles gulaires juxtaposées et carénées ; écailles du cou imbriquées, circulaires et carénées ; écailles de la poitrine à bord postérieur plutôt arrondi, carénées et imbriquées pour les rangs latéraux et lisses pour les rangs centraux ; écailles ventrales à bord postérieur arrondi, lisses et imbriquées, écailles caudales lisses. Coloration (vivant) : dos marron foncé avec quatre bandes transversales beiges



s'étendant sur les deux tiers antérieurs et deux bandes discontinues sur le tiers postérieur, ces bandes se prolongeant plus ou moins sur les flancs ; tête marron rougeâtre avec des petites taches de la même couleur que les bandes transversales ; barre scapulaire provenant de la fusion des deux ocelles noirs dont les centres présentent deux taches blanches allongées, queue avec le même pattern de coloration que le dos, à sa base un V beige dont la pointe est tournée vers l'arrière ; le ventre est gris-rosé, la gorge présente quelques lignes obliques sur un fond gris, le dessous de la queue est orange-jaune. L'iris est gris bleu.



Figure 2. Mâle de *Sphaerodactylus vincenti paulmarinae*. La coloration de la tête n'est pas un caractère dimorphique comme chez certaines espèces de sphérodactyle.

Paratypes : *Sphaerodactylus vincenti paulmarinae* : 2000.6301-6306 mont Conil, Rivière des Galets ; 2000.6307-6311, 2000.6313 mont Conil ; 2000.6321-6328 mont Conil, Rivière des Galets ; 2000.6369 mont Conil.

Nous avons retenu 21 paratypes collectés dans la zone comprise entre le point de vue de l'Anse des Galets, la Rivière des Galets et la crête partant du morne à Lianes et allant jusqu'à la côte 557 du piton mont Conil. Nous avons exclus des paratypes les individus de la population de la rivière à Trois-Bras en raison de légères traces d'intergradation secondaire avec *S. v. pheristus*. Sur les 21 paratypes, 19 sont des femelles, un est un mâle (figure 2) et l'autre un juvénile. Pour les adultes, la longueur museau-cloaque (SVL) varie de 26 à 36 mm.

La coloration dorsale, observée sur des sphérodactyles vivants, est marron-rougeâtre, plus ou moins foncée. Les dessins dorsaux sont des bandes transversales beige-bronze, plus ou moins larges et plus ou moins parallèles descendant sur les flancs.



Leur nombre varie de 4 à 10. Sur les 21 paratypes, 16 présentent les bandes transversales. Chez les 5 autres paratypes, elles sont estompées chez les individus fixés alors qu'elles étaient plus apparentes en vie. Il n'y a aucune rosette dans les dessins dorsaux et cette absence, associée à la présence des bandes transversales, rend le pattern de coloration dorsale unique parmi toutes les sous-espèces de *S. vincenti*. Il existe un Y ou un V sacré, beige, dont la base, plus ou moins courte, voire absente, est tournée vers la queue. La coloration dorsale de la queue est comme celle du dos et des flancs avec des lignes transversales plus ou moins marquées.

Toutes ces caractéristiques de coloration dorsales se retrouvent à la fois chez les mâles et les femelles. Les dessins de la tête sont de deux types avec de nombreux intermédiaires. La tête est marbrée en gris bleuté et noir (9/21) aussi bien sur le dessus que sur les côtés. La gorge présente un pattern de coloration comparable, avec des marques noires obliques sur un fond gris bleuté. Le dessus et les côtés de la tête sont marron-jaune (6/21), avec parfois quelques petites taches claires, la gorge est alors unie. Les intermédiaires (6/21) présentent une tête gris-marron avec des marques gulaires obliques estompées.

La coloration de la face ventrale, à l'exception de la gorge est gris rosâtre, plus ou moins foncée, avec des parties pigmentées de jaune sale et de rougeâtre. Chez tous les individus observés le dessous de la queue est jaune rougeâtre. La gorge est grise et plus ou moins ponctuée de petites taches noires qui, chez certains d'entre eux, dessinent de vagues bandes obliques.

Chez les deux sexes, les écailles du menton et de la gorge sont carénées jusqu'à la base des membres antérieurs alors que celles de la poitrine et du ventre ne le sont pas, à l'exception des rangs les plus périphériques. Il n'y a pas de dimorphisme sexuel de coloration.

Comparaison avec les sous-espèces nord-martiniquaises

Le sphérodactyle du mont Conil se caractérise par la présence sur la ceinture scapulaire d'ocelles noirs marqués de blanc voire de gris clair. Cette caractéristique se retrouve, parfois estompée, chez les sous-espèces de *Sphaerodactylus vincenti* au nord de la ligne passant approximativement par le Robert et Fort-de-France. Toutefois, certaines populations du sud de la Martinique possèdent des ocelles comme celle qui habite sur la montagne du Vauclin et dont la coloration dorsale n'est pas du type maculé comme ronaldi. Cette population coincée entre les sous-espèces *ronaldi*, *psammius* et *josephinae* pourrait aussi constituer un nouveau taxon, mais faute de plusieurs individus, il ne sera pas décrit dans ce travail.

Par ses écailles ventrales non carénées et à bord postérieur arrondi, la sous-espèce du mont Conil se rapproche de la sous-espèce *ronaldi* et s'éloigne de la sous-espèce *pheristus* qui possède des écailles pectorales et ventrales fortement carénées et à bord postérieur plutôt triangulaire. La longueur museau-fente cloacale (SVL) du plus grand individu de *S. v. paulmarinae* mesuré est de 36 mm pour une femelle. La grande taille des femelles rend la sous-espèce du mont Conil intermédiaire entre d'une part *festus* (31 mm) et *ronaldi* (32 mm) qui sont des sous-espèces de taille moyenne et *pheristus* d'autre part qui apparaît comme un géant parmi les autres sphérodactyles avec une longueur (SVL), aussi bien chez les mâles que chez les femelles, de 40 mm. La coloration dorsale de *S. v. paulmarinae*, avec ses barres transversales, est unique parmi toutes les sous-espèces de *vincenti* de même que le pattern de coloration céphalique (gris bleuté, rayé de noir). Toutefois, Schwartz (1964) a mentionné un individu de *S. v. pheristus*, capturé entre Ajoupa Bouillon et Morne Rouge, qui possède une tête ayant cette caractéristique. Nous l'interprétons (voir ci-dessous) comme la trace d'une intergradation secondaire avec *S. v. paulmarinae*. Ce type de coloration céphalique se rencontre dans le secteur d'Ajoupa Bouillon et vers Grand-Rivière (figure 3).



Figure 3. *Sphaerodactylus vincenti ronaldi*. Presqu'île de la Caravelle (haut). *Sphaerodactylus vincenti pheristus* localité type entre Ajoupa Bouillon et Morne Rouge (milieu). *Sphaerodactylus vincenti festus* Schœlecher-Fond Lahaye (bas).

Les sous-espèces *festus* (côte caraïbe du nord de Fort-de-France au Prêcheur et ouest des pitons du Carbet), *ronaldi* (côte atlantique du Robert à Anse Charpentier), *pheristus* (massif du morne Jacob et des pitons du Carbet) et *paulmarinae* (mont Conil) se distinguent des sous-espèces du sud *adamus* (rocher du Diamant), *josephinae* (péninsule du Sud-Ouest) et *psammius* (extrême Sud-Est) par la présence de deux ocelles scapulaires noirs dont le centre est orné d'une tache blanche à grise. Ces ocelles peuvent être considérés comme une synapomorphie et hérités des premiers sphérodactyles ayant habité la proto-Martinique du Nord (péninsule de la Caravelle). L'absence de ce caractère pourrait avoir été une caractéristique des sphérodactyles de la proto-Martinique du sud (Péninsule de Sainte-Anne) bien qu'il reste à expliquer la présence de sphérodactyles ocellés à la Montagne du Vauclin et dans quelques localités voisines.

Écologie

Le sphérodactyle du mont Conil habite la forêt méso-hygrophile et hygrophile. Il fréquente la litière, se cache sous des pierres, des troncs dans des milieux particulièrement humides. Dans ces cachettes, il se dissimule en compagnie d'hylodes de Johnstone (*Eleutherodactylus johnstonei*) et d'hylodes de la Martinique (*E. martinicensis*), mais aussi de scorpions (*Didymocentrus* sp.) qui sont probablement des prédateurs potentiels. Ce sphérodactyle est actif le jour et, il est possible d'en observer traversant des espaces découverts au milieu de la journée ou en train de chasser dans la litière. Ils consomment des arthropodes (araignées, diptères, larves en tout genre), mais aussi des petits escargots. Les densités sont parfois assez élevées (0,5 à 1/m²), particulièrement en forêt méso-hygrophile où la litière est abondante. À la rivière des Galets et à la rivière à Trois-Bras, il se cache dans les amas de feuilles amoncelées par l'eau entre les blocs de lave, mais aussi sous les pierres perfusées par un peu d'eau. Il est présent du niveau de la mer (embouchure de la rivière des Galets) à 550 m d'altitude sur les pentes ouest du mont Conil. Il est probable qu'il atteigne des altitudes plus élevées. La nuit, il est possible d'en observer, immobiles sur des feuilles à un mètre au-dessus du sol probablement en train de dormir. Ce comportement pourrait constituer un moyen de protection contre des prédateurs nocturnes comme les scorpions et les millepattes qui sont particulièrement abondants dans certains secteurs et qui sont incapables de monter sur des plantes à tiges de faibles diamètres.

Les femelles pondent aussi bien durant le Carême (février-mars-avril) que durant l'Hivernage (juillet-août), mais nous ne disposons pas de données pour les autres mois de l'année. L'observation de l'œuf



unique au travers de la paroi abdominale montre que pour chacune de ces saisons, tous les stades de la vitellogenèse coexistent en même temps. La reproduction doit donc avoir lieu tout au long de l'année et deux pontes annuelles sont envisageables, particulièrement dans les milieux les plus humides, moins touchés par les variations d'hygrométrie.

Les densités élevées rencontrées sont comparables à celles trouvées pour d'autres sous-espèces, 0,82/m² pour *ronaldi* à la Caravelle (Leclair, 1978), 5625/ha (Steinberg *et al.*, 2007) pour *vincenti* à Saint-Vincent. Toutefois, ces densités sont extrêmement variables même dans des habitats favorables du mont Conil. Des prospections dans une litière de forêt sèche d'arrière-plage (*psammius*) que nous suivons régulièrement, montrent que l'on passe de densités de 0,5 à 1/m² en saison humide à des valeurs inférieures à 1/100 m² au mois de mars (Carême). Toutefois, des facteurs météorologiques sont aussi à prendre en compte comme les houles cycloniques dont les effets sur la litière des forêts sèches d'arrière plage sont spectaculaires (Breuil, 2009). Ces variations de densité pourraient s'expliquer par une faible résistance à la déshydratation qui varie selon les populations et au sein d'une même sous-espèce (Steinberg *et al.*, 2007 ; Henderson et Powell, 2010). Pendant la saison sèche, ces sphérodactyles se dissimulent dans les anfractuosités du sol qui demeurent humides. Les sphérodactyles de petite taille qui vivent à basse altitude sont plus résistants à la déshydratation que les gros sphérodactyles qui habitent des milieux plus humides comme les sous-espèces *paulmarinae* et *pheristus*. Cette adaptation à la déshydratation est un élément clé de la diversité des sphérodactyles de la Martinique. Les caractéristiques de l'écaillage de ces différentes sous-espèces et leurs variations au sein d'un même taxon devraient être étudiées en liaison avec la conservation de l'eau. En raison d'un rapport surface/volume défavorable, on devrait trouver les petits sphérodactyles dans les milieux plus humides et les gros dans les milieux les plus secs, c'est la situation inverse qui est observée.

Répartition des différentes sous-espèces martiniquaises

1. *S. v. paulmarinae* est présent sur le massif du mont Conil avec des zones d'intergradations secondaires au sud-est avec *S. v. pheristus* et à l'est avec *S. v. ronaldi*. La présence d'une zone d'intergradation secondaire entre *S. v. pheristus* et *S. v. paulmarinae* à l'est d'Ajoupa-Bouillon, à Leyritz, Malakoff (*figure 4*) et rivière à Trois-Bras. Dans ces deux dernières localités, les traits de *pheristus* (écailles ventrales

carénées) sont moins prononcés et ne se rencontrent que chez quelques individus. Une intergradation secondaire avec *S. v. festus* est envisageable au sud-ouest dans la région de Balata (Schwartz, 1964).

2. *S. v. pheristus* est réparti sur l'ensemble formé par le volcan-bouclier du morne Jacob qui comprend aussi les pitons du Carbet et la montagne du Lorrain. Il est présent en altitude au sommet du morne Jacob (880 m) et à au plateau du Palmistes (1200 m) (*figure 5*) sur le flanc sud de la Pelée, toutefois certains individus de la Pelée ne présentent pas les ocelles caractéristiques, mais présentent bien les écailles ventrales carénées. Cette sous-espèce était considérée comme restreinte au secteur entre Morne-Rouge et Ajoupa Bouillon sur le flanc sud-est de la montagne Pelée (Schwartz 1964, Steinberg *et al.*, 2008). Cette sous-espèce centrale s'hybride sur la côte atlantique avec *S. v. ronaldi* et *S. v. paulmarinae* à l'est d'Ajoupa Bouillon. Les traces de l'hybridation avec *S. v. paulmarinae* sont attestées par des colorations céphaliques gris-bleuté (*figure 4*). *S. v. pheristus* hybride probablement avec *S. v. festus* sur les flancs est des pitons du Carbet (Schwartz 1964).



Figure 5. *Sphaerodactylus vincenti* cf. *pheristus*, plateau du palmiste, montagne Pelée, 1200 m. Cet individu bien que ne possédant pas de barres scapulaires présente des écailles ventrales carénées.



Figure 4. Deux sphérodactyles de Grand-Rivière (Malakoff-Fond Lottère) présentant des caractères intermédiaires plus ou moins prononcés entre *Sphaerodactylus vincenti paulmarinae* et *S. vincenti pheristus*.

3. *S. v. ronaldi* est particulièrement abondant dans la péninsule de la Caravelle et s'étend sur la côte atlantique jusqu'à Sainte-Marie et au Robert (*figure 3*). Il existe une zone d'intergradation secondaire entre *S. v. ronaldi* et *S. v. pheristus* qui débute à Anse Charpentier. Les individus sont identifiables par les écailles ventrales légèrement carénées (caractère de *pheristus*) et la présence de taches bien délimitées sur le dos (caractère de *ronaldi*), elle s'étend plus au nord jusqu'à Grand-Rivière. Au sud, une zone d'intergradation s'est formée entre *S. v. ronaldi* (atlantique) et *S. v. psammius* (péninsule de Sainte-Anne) identifiable par la présence d'ocelles scapulaires chez quelques rares individus de Petit Macabou et de morne Bellevue à moins qu'il ne s'agisse d'un contact entre les sphérodactyles de la montagne du Vauclin et de ceux de la péninsule de Sainte-Anne. Des prospections supplémentaires et l'observation d'un plus grand nombre d'individus sont nécessaires.

4. *S. v. festus* est présent sur la façade caraïbe, au nord-ouest, il atteint Anse Céron et au sud-est il est présent jusqu'à l'est de Fort-de-France, il occupe aussi le flanc ouest des pitons du Carbet (*figure 3*). Il semble absent de tout le secteur qui a été dévasté par l'éruption de 1902 de la montagne Pelée. Une intergradation secondaire avec *S. v. pheristus* sur les flancs est du piton du Carbet est probable.

5. *S. v. psammius* occupe toute la péninsule de Sainte-Anne jusqu'à Grand-Macabou. À l'ouest il s'étend jusqu'à Sainte-Luce (*figure 6*).



Figure 6. *Sphaerodactylus vincenti psammius*, Les Salines.

6. La présence d'une population ocellée sur la montagne du Vauclin et sur la montagne de Régale dont le pattern de coloration dorsale ne ressemble à aucune autre sous-espèce demande une analyse plus approfondie (*figure 7*).

7. *S. v. josephinae* habite toute la péninsule du sud-ouest à l'est de la dépression Rivière Salée Trois-Rivières.

8. *S. v. adamas* est limité au seul rocher du Diamant d'une superficie de 5,6 ha (*figure 8*).



Figure 7. *Sphaerodactylus vincenti* ssp. Montagne du Vauclin, taxon probablement endémique de cette île émergée depuis quelque 10 Ma.



Figure 8. *Sphaerodactylus vincenti adamas*, Rocher du Diamant.



Histoire géologique de la Martinique et différenciation des sphérodactyles

Selon Andreieff *et al.* (1988, 1989), Westercamp et Andreieff (1989), la péninsule de la Caravelle et celle de Sainte-Anne étaient deux paléo-îles et ce depuis au moins 20 Ma (figure 9). Elles ont donc été les portes d'entrée de la faune et de la flore dans la future Martinique.

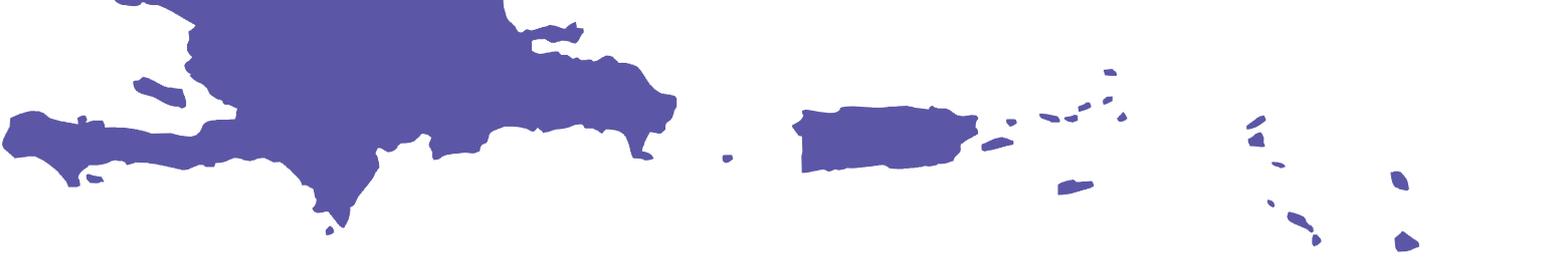
Ces deux paléo-îles ont été colonisées par des propagules issues d'une île plus ancienne. Les îles calcaires du banc d'Anguilla étaient déjà formées à cette époque ; les populations de sphérodactyles se seraient différenciées soit à la suite d'une colonisation successive en deux ensembles à l'origine des sphérodactyles ocellés du nord et ceux non ocellés du sud, soit en deux vagues différentes issues de l'île initiale. Toutefois, les trajets des courants transportant des bois flottés n'impliquent pas qu'ils échouent sur l'île la plus proche. Ainsi, une bouteille (contenant un message avec les coordonnées du lanceur que nous avons contacté) a été jetée à la mer au cours d'une croisière quelque part entre les Grandes Antilles et les Bahamas a été retrouvée sur une plage de Sainte-Lucie par Marine Breuil. La péninsule de la Caravelle abrite deux endémiques strictes, un raisinier endémique (*Coccoloba caravellae*) et une sous-espèce endémique du moqueur gorge blanche (*Ramphocinclus brachyurus brachyurus*). Thorpe et Stenson (2003) ont montré que les anolis de la Péninsule de Sainte-Anne, décrits par Lazell sous le nom d'*Anolis roquet salinei* forment une lignée particulièrement bien différenciée.

Il y a 22 Ma, l'étendue de ces paléo-îles était plus importante qu'elles ne le sont actuellement (Andreieff *et al.*, 1988). La date de leur connexion (Westercamp *et al.*, 1989) est difficile à préciser sachant que les événements volcaniques ayant donné naissance à la chaîne volcanique sous-marine de Vauclin-Pitault ont duré d'environ 17 à 11,5 Ma. La phase effusive de Rivière Pilote (11,3 à 10,2 Ma) est associée à un soulèvement et à l'émersion de quelques sommets qui constituent des petites îles (Andreieff *et al.*, 1988). Selon Bouysson et Westercamp (1988), la surrection de quelques centaines de mètres de cette chaîne volcanique sous-marine aurait eu lieu avant la fin du volcanisme de la moitié sud et sud-ouest de la Martinique (8,5-6,8 Ma). Toutefois, ce processus a d'abord conduit à la formation d'un chapelet d'îles comme le suggèrent les lacunes de sédimentation. Cet arrêt du volcanisme de Vauclin-Pitault correspondrait à l'arrivée de la ride cachée de Sainte-Lucie à la verticale de la ligne volcanique qui serait aussi à l'origine de ce soulèvement il y a quelque 7 Ma. On ne peut donc considérer comme le font Thorpe et Stenson (2003) et Thorpe *et al.* (2008, 2010) que le soulèvement de la région centrale est récent (1 Ma).

Toutefois, les deux histoires géologiques présentées successivement par Thorpe *et al.* (2008, 2010) sont sensiblement différentes. Par exemple, le secteur des pitons du Carbet, de la Pelée et du mont Conil sont déjà présents entre 8 et 6 Ma (Thorpe *et al.*, 2008) alors qu'ils n'apparaissent qu'il y a 2 Ma dans Thorpe *et al.* (2010) alors que les données géologiques indiquent que tout le secteur au nord du morne Jacob date de moins d'un million d'année (Andreieff *et al.*, 1988, Westercamp *et al.*, 1989 ; Maury *et al.*, 1990). Les sphérodactyles ocellés de la montagne du Vauclin pourraient aussi tirer leur origine de l'« île de la montagne du Vauclin » et ce d'autant plus que ce sommet abrite un microendémique, le cerisier montagne (*Eugenia gryposperma*, Mélostomatacées). La montagne du Vauclin pourrait être l'île à partir de laquelle le groupe monophylétique des anolis centraux de Thorpe et Stenson (2003) se serait différencié.

Thorpe et Stenson (2003) ont montré que les anolis roquets de la péninsule du Sud-Ouest forment un groupe monophylétique subdivisé en deux sous-groupes, un centré sur le volcanisme de Ducos, l'autre sur le volcanisme plus récent de Trois-Îlets et du morne Pavillon. Lazell (1972) n'a reconnu aucune sous-espèce dans cette péninsule. Passé 7 Ma, les trois îles principales ont été connectées par la surrection de la chaîne sous-marine de Vauclin-Pitault (Andreieff *et al.*, 1988). Une ligne passant par Sainte-Marie et Fort-de-France marque la limite septentrionale des reliefs émergés volcaniques et des hauts-fonds qui se sont édifiés entre l'Oligocène supérieur et le Miocène (Westercamp *et al.*, 1989). Toutefois, selon Thorpe et Stenson (2003), les îles précurseurs de la Martinique (Sainte-Anne, Caravelle, Nord-Ouest, Sud-Ouest et Centrale) existaient toutes (peut-être sous forme d'îles séparées) à peu près au moment de la colonisation à partir du sud il y a quelque 7,8 Ma. Selon Thorpe *et al.* (2010), ces îles n'existent que depuis 4 Ma.

Selon (Westercamp et Andreieff, 1989), la dépression tectonique de la Baie de Fort de France et la dépression occupée actuellement par la plaine du Lamentin se sont formées entre la fin des éruptions du morne Pavillon (6,8 Ma) et l'apparition du volcanisme de Gros-Îlet parfaitement daté à 6,5 Ma. La présence de lave aérienne du morne Pavillon de l'autre côté de la Baie de Fort-de-France a permis de dater cet événement. Il est donc possible que cette portion de coulée du morne Pavillon ait constitué une petite île pendant au moins un million d'années avant d'être englobée dans les laves sous-marines issues des éruptions du morne Jacob. Cette île pourrait avoir été la région de différenciation de *S. v. festus*. Thorpe et Stenson (2003) ne trouvent pas de groupe monophylétique dans cette région, en revanche, ils en établissent un pour toute la zone s'étendant de l'ouest de Fort-de-France au Prêcheur et qui s'étend sur le versant ouest des pitons du Carbet et de la montagne Pelée. Cette aire de répartition correspond à celle de *S. v. festus* et en plus grand à celle de la sous-espèce *A. roquet zebrillus* de Lazell. La présence de cette île



formée au nord de la dépression tectonique de Fort-de-France pourrait correspondre au secteur S-NW de Thorpe *et al.* (2010) colonisé il y a quelque 5 Ma.

Après une période de repos d'environ un million d'années qui marque la limite entre le Miocène et le Pliocène, l'activité volcanique martiniquaise s'est alors déplacée vers le nord et a donné naissance au plus grand système volcanique de l'île : le volcan bouclier du morne Jacob (Westercamp *et al.*, 1989). Son édification a débuté par une phase sous-marine entre 5,87-5,5 et 4,2-4 Ma (Andreieff *et al.* 1988 ; Westercamp *et al.*, 1989), suivie par une brève phase effusive aérienne entre 2,8-2,7 et 2,25-2,2 Ma (Andreieff *et al.* 1988 ; Westercamp *et al.*, 1989). Selon Andreieff *et al.* (1976), le morne Jacob aurait constitué une île formant le cœur montagneux de la Martinique. Cette île a pu être colonisée soit à partir de la population de la Caravelle soit à partir de celle située au nord de la baie de Fort-de-France (coulée du morne Pavillon). Cette colonisation par une forme ocellée aurait donné naissance à *S. v. pheristus*. Au cours de sa formation, l'ensemble de l'île du morne Jacob a été soulevé de plusieurs dizaines à plusieurs centaines de mètres suivant les secteurs (Andreieff *et al.*, 1988), ce qui a sans doute eu pour effet de connecter cet ensemble montagneux à la partie sud de la Martinique délimitée par une ligne passant approximativement par Sainte-Marie et Fort-de-France. Selon Thorpe et Stenson (2003), le massif du morne Jacob est occupé par trois groupes monophylétiques *Dactyloa roquet* alors que pour Lazell (1972), le morne Jacob, les pitons du Carbet et la montagne Pelée sont occupés par la sous-espèce *A. roquet summus*.

Au sud-ouest du morne Jacob, la mise en place des pitons du Carbet (Carbet ancien) a débuté, en mer, il y a environ 2-1,9 Ma (Andreieff *et al.* 1988 ; Westercamp *et al.*, 1989). Cette phase initiale, plutôt explosive, a été suivie par l'émission de coulées de lave vers 1,9 Ma, puis d'autres vers 1 Ma. Au cours de la dernière phase éruptive des pitons du Carbet (0,9 Ma), à l'origine des dômes, (Westercamp *et al.*, 1989) des coulées de lave de direction sud et sud-est ont été émises et ont ainsi isolé un secteur défini approximativement par les pitons du Carbet, Schœlcher, Saint-Joseph, et l'est du Lamentin. Ces coulées de lave, comme celle qui a emprunté la Vallée Blanche (SE), avaient au moins 10 km de longueur, 500 m de largeur et 80 m de hauteur (Westercamp *et al.*, 1989). Une autre hypothèse que celle proposée au paragraphe précédent pour expliquer la différenciation de *festus* est, qu'enfermés entre de tels murs, des populations de *S. v. pheristus* établies sur les pitons du Carbet ont pu se différencier et donner *S. v. festus* dans un contexte écologique plus sec que les forêts mésophiles d'altitude. Les pitons du Carbet possèdent aussi des végétaux endémiques (Sastre et Breuil, 2007) comme les araliées-montagne (*Schefflera urbaniana*, *Oreopanax ramosissimus*, Araliacées).

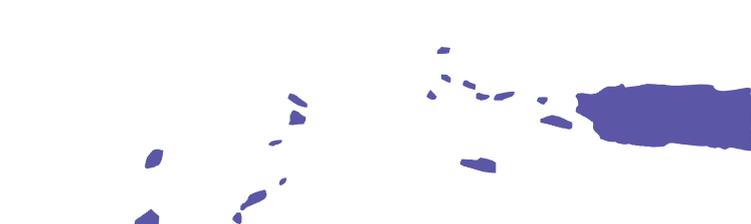
Dans le Sud-Ouest, un volcanisme important est apparu. Il concerne, la formation de l'extrémité occidentale de la presqu'île des Trois-Ilets avec des éruptions comprises entre 3,5 et 2,5 Ma. Ce volcanisme s'est poursuivi selon l'axe Pointe Burgos, morne Larcher rocher du Diamant entre 1 et 0,5 Ma (Andreieff *et al.* 1988). Le rocher du Diamant est un dôme interne de dacite, massif dont les brèches d'explosion ont été dégagées par l'érosion (Westercamp *et al.*, 1989). Le rocher du Diamant a pu être à l'époque une île qui a été colonisée ou son isolement est plus récent et date de la remontée des eaux il y a quelque 12 000 ans. Cet isolement a conduit à la différenciation de *S. v. adamas*.

En parallèle avec la phase finale de la mise en place des pitons du Carbet, l'activité volcanique s'est développée en mer au nord du morne Jacob. Les reliefs situés entre l'anse Céron et Grand-Rivière résultent d'un volcanisme dont les premières manifestations datent d'environ un million d'années. Selon Westercamp *et al.* (1989), trois phases éruptives principales sont responsables des reliefs du nord de la Martinique. Au cours de la première phase, entre 1 Ma et 0,7 Ma, il y a eu édification d'un massif d'abord sous-marin donnant naissance au morne Citron (604 m) qui a été séparé du reste de la Martinique (morne Jacob, piton du Carbet) par un bras de mer. Puis, vers 0,5 Ma, à l'intérieur de ce massif apparaît l'appareil volcanique du mont Conil (895m). La troisième et dernière phase prépeléenne, vers 0,4 Ma, met en place le piton Marcel (1017 m). Le massif du mont Conil a constitué une île (Andreieff *et al.*, 1976) entre 0,5 et 0,15 Ma. Cette île a donc pu être colonisée par quelques sphérodactyles issus du morne Jacob voire de la péninsule de la Caravelle qui se sont différenciés rapidement en *S. v. paulmarinae*. Thorpe et Stenson (2003), reconnaissent un groupe monophylétique d'anolis sur un secteur qui englobe le mont Conil et le flanc est-sud-est de la montagne Pelée. Cette zone correspond approximativement à l'aire de répartition de *paulmarinae* et à celle de l'intergradation secondaire avec *pheristus*.

L'activité de la montagne Pelée, d'abord sous-marine, a débuté il y a environ 400 000 ans. Vers 150 000 ans, la montagne Pelée a augmenté de volume à la suite de ses éruptions et a connecté le massif du mont Conil à ceux du morne Jacob et des pitons du Carbet, puis l'activité a cessé. La Pelée possède aussi une espèce végétale endémique, le cré-crê des hauts (*Clidemia latifolia*).

À la suite, de la connexion peléenne entre le massif du morne Jacob et le mont Conil, les sphérodactyles du morne Jacob (*pheristus*) ont colonisé la Pelée, directement par le nord, mais cette sous-espèce est aussi très abondante dans la région de Morne-Rouge et d'Ajoupa-Bouillon. Sur la côte Est, vers Basse-Pointe et Macouba, *pheristus* s'hybride avec *ronaldi*. À Ajoupa-Bouillon et à





Leyritz, certains individus présentent des caractères intermédiaires entre *S. v. pheristus*, *S. v. ronaldi* et *S. v. paulmarinae*. Sur le mont Conil, dans le secteur est (Malakoff, Rivière à Trois Bras), quelques individus possèdent des traces de carènes sur les écailles ventrales ce qui est un signe d'intergradation secondaire avec *pheristus*.

L'absence apparente de sphérodactyles entre Le Carbet et Anse Céron reflète la rareté des habitats favorables, des prospections peut-être insuffisantes mais surtout les effets des éruptions de la Pelée. Cette zone a été touchée par l'éruption poncéeuse P1 de 650 +/- 20 ans BP (Westercamp et Traineau, 1983 ; Bardintzeff, 1998) qui l'a recouverte de 50 cm à 200 cm de retombées poncées. Il est peu probable que des sphérodactyles aient pu survivre à de tels événements. L'éruption de 1902 a entraîné des dégâts considérables et il est envisageable qu'aucun sphérodactyle de cette région n'ait survécu à ce cataclysme. Selon Lacroix (1904), dans la région centrale de la nuée ardente qui s'est abattue sur Saint-Pierre " tous les êtres vivants ont été anéantis ". Les milieux actuels de cette région semblent peu propices à ces lézards et ne semblent pas avoir été recolonisés.

Devant les différences spectaculaires de taille et de patterns de coloration entre les populations du sud et du nord de la Martinique, il serait envisageable de considérer que les populations de sphérodactyles de Martinique correspondent à deux espèces différentes. Néanmoins, la découverte dans le sud de la Martinique (Petit Macabou et de morne Bellevue) de quelques rares individus présentant des ocelles typiques des sous-espèces du Nord et des taches dorsales arrondies typiques de *ronaldi* montrent l'existence d'un flux de gènes, probablement limité, entre ces deux ensembles. Un autre point qui pose problème est l'absence apparente de sphérodactyles dans la partie centrale de l'île qui est la partie la plus cultivée. Des populations relictuelles de sphérodactyles s'y maintiennent peut-être et pourraient modifier ce schéma.

Les sphérodactyles de Martinique se prêtent bien à une confrontation entre les données géochronologiques et les phénomènes de différenciation. En effet, ces animaux sont confinés aux milieux boisés dont les arbres sont à l'origine d'une litière importante et secondairement à la végétation d'altitude. Ces sphérodactyles se rencontrent aussi bien dans les litières de forêts sèches où ils cohabitent le plus souvent avec *Gymnophthalmus pleii* et parfois aussi avec l'espèce parthénogénétique *Gymnophthalmus underwoodi* en Martinique (Breuil, 2009). En forêt humide, les sphérodactyles montent au moins jusqu'à 880 m d'altitude où ils habitent dans la litière, mais aussi dans les Broméliacées épiphytes comme sur le morne Jacob ou sur la montagne Pelée (1200 m). De plus, *S. v. cf. pheristus* habite la strate cryptogamique sur la montagne Pelée (plateau des Palmistes).



Les milieux herbacés, de basse altitude, aux arbres rares sont des barrières écologiques à l'extension des sphérodactyles. La répartition des sphérodactyles que l'on observe actuellement correspond à une distribution relictuelle. Les champs de canne à sucre, les bananeraies et les champs d'ananas sont autant de milieux, jadis forestiers, d'où les sphérodactyles ont disparu. Néanmoins, dans les bananeraies, quelques sphérodactyles persistent. Ces lézards s'établissent secondairement à partir des populations périphériques. L'usage intensif des pesticides et les pratiques culturales limitent de manière conséquente leur nombre. L'absence ou la relative rareté des sphérodactyles dans le centre-sud de la Martinique (région de Vauclin-Pitault) est sans doute liée à la très forte dégradation de l'habitat dans cette région (culture, élevage, habitations...). Quelques rares populations de sphérodactyles se maintiennent dans les rares secteurs boisés qui ont échappé à une agriculture et un défrichement pour l'habitat.

Les résultats génétiques de Thorpe et Stenson (2003) et Thorpe *et al.* (2008a, 2010) montrent qu'il y a de plus nombreux échanges de gènes entre lignées isolées depuis longtemps sur les paléo-îles qu'entre populations adjacentes issues de la même paléo-île vivant dans des milieux différents. Ces auteurs insistent sur le point qu'une barrière écologique constitue un mécanisme d'isolement aussi efficace qu'une barrière géographique. Leur travail repose sur la mise en évidence de plusieurs lignées associées aux anciennes îles de la Martinique. Toutefois, si deux lignées sont parfaitement associées à deux paléo-îles (Sainte-Anne, péninsule du Sud-Ouest), les deux autres ne le sont pas. L'histoire géologique qui est proposée ne correspond pas à celle qui a été établie par les géologues du BRGM (Andreieff *et al.*, 1988, 1989 ; Westercamp *et al.*, 1989). Par exemple, à 2 Ma le mont Conil et la montagne Pelée sont représentés alors que le morne Jacob est absent, la connexion entre la Caravelle et Sainte-Anne est achevée depuis au moins 7 Ma, mais elle n'apparaît qu'à 1 Ma sur leur schéma. Le calibrage temporel est fondé sur une horloge moléculaire avec 1,4 % de substitution par million d'année sur un seul gène. L'incertitude, compte tenu de la courte période de temps considérée, rend les datations des séparations discutables. Pour réaliser un tel travail, il faut échantillonner conformément aux sous-espèces reconnues sur des critères phénotypiques, mais aussi sur les populations d'un même taxon habitant différents milieux et sur les différentes paléo-îles reconnues par les géologues. Les taux de divergence obtenus pour d'autres espèces dans d'autres contextes doivent être confrontés à ceux obtenus à partir des âges des îles comme Thorpe *et al.* (2008b) l'ont calculé pour *Sphaerodactylus fantasticus*. Par ailleurs, en cas de divergence entre les données géologiques et les données génétiques, l'hypothèse *ad hoc* qui consiste soit à postuler l'existence d'une île bien avant les dates proposées par les géologues, soit que la différenciation ait eu lieu avant la colonisation est à prendre avec beaucoup de précaution. Cette « géochronologie moléculaire »

ne doit pas masquer les incertitudes des modèles ainsi élaborés et les conclusions auxquelles ils conduisent.

Notre modèle phylogéographique repose sur les hypothèses suivantes :

- ▶ les deux parties les plus anciennes de la Martinique à avoir été exondées sont les péninsules de la Caravelle et de Sainte-Anne (22 Ma) ;

- ▶ des îles comme la montagne du Vauclin sont apparues au cours de la surrection de la chaîne volcanique sous-marine de Vauclin-Pitault (15-10 Ma) ;

- ▶ la péninsule du Sud-Ouest a constitué une ou plusieurs îles indépendantes (phase effusive de Ducos 10 Ma, morne Pavillon) 7 Ma ;

- ▶ la coulée du morne Pavillon coupée par le fossé de Fort-de-France a constitué une île progressivement englobée par la croissance du morne Jacob (5,5 à 2, 2 Ma) qui a formé une île avant de se connecter à la partie sud de l'île ;

- ▶ naissance de l'île du mont Conil au nord du massif Jacob-Carbet il y a quelque 0,5 Ma suivie de sa connexion par la montagne Pelée il y a 0,2 Ma ;

- ▶ une île nouvellement formée devient habitable, pour des lézards, en quelques dizaines d'années et peut être colonisée très rapidement ;

- ▶ la présence des ocelles scapulaires est une synapomorphie définissant le groupe Nord par rapport à son absence qui définit le groupe Sud. Ce caractère n'est pas une convergence liée à une adaptation quelconque au milieu, on le trouve aussi bien chez des sous-espèces vivant à basse altitude que chez des sous-espèces de milieux humides sur la côte atlantique comme sur la côte caraïbe, ou des sous-espèces vivant le long d'un gradient altitudinal important.

Une étude moléculaire serait nécessaire pour comparer le scénario proposé ici avec celui issu des divergences établies sur le niveau de différenciation génétique. Les différences morphologiques entre les sous-espèces du Nord de grande taille et les petites sous-espèces du Sud plaident en faveur de lignées n'échangeant que peu de gènes. La situation complexe dans le Sud (Vauclin, Macabou, Régale) demande des études

complémentaires. Selon Steinberg *et al.* (2008), ces recherches devraient conduire à la reconnaissance de plusieurs espèces dans ce qui est actuellement connu sous le nom de *S. vincenti* qui s'étend au nord à la Dominique et au Sud à Sainte-Lucie, mais surtout Saint-Vincent.

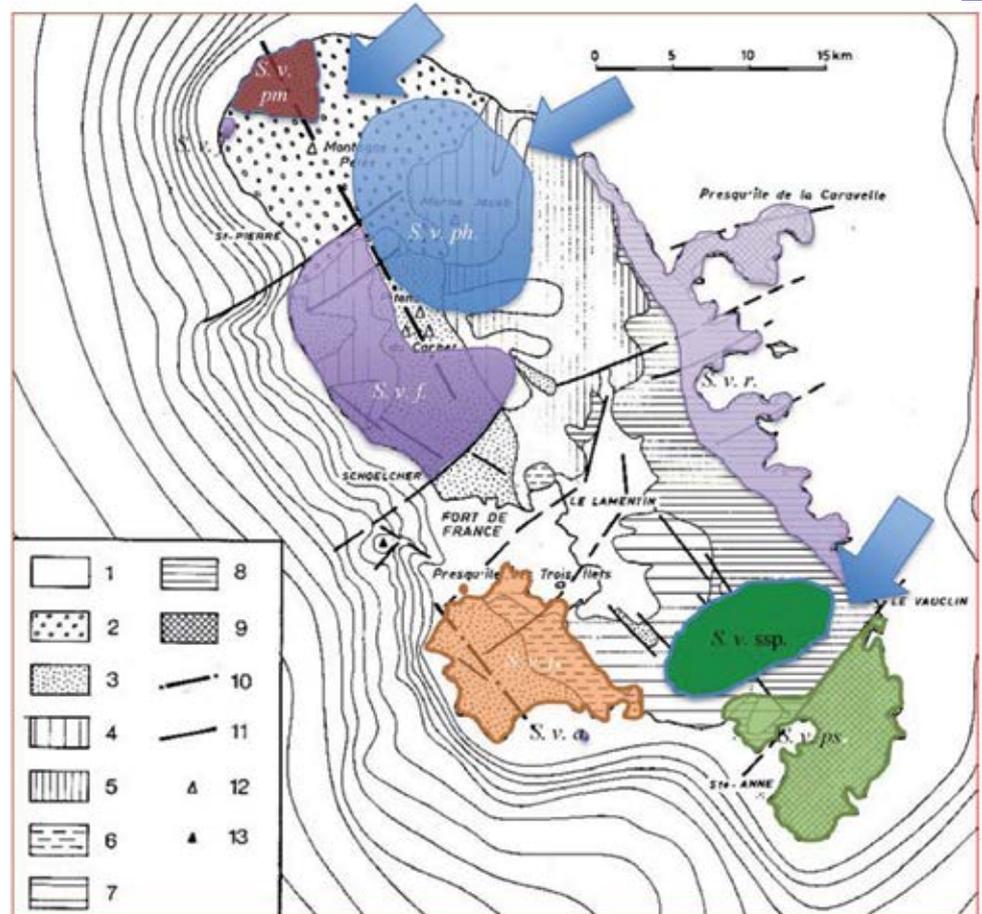


Fig. 9. Grands ensembles volcaniques d'après Andreieff *et al.*, (1988) et Westercamp *et al.* (1989) et répartition des sous-espèce de sphérodactyles.

1. Plaine alluviale quaternaire du Lamentin se prolongeant par le fossé de Fort-de-France. 2. Volcanisme et écoulement pyroclastiques de la Pelée (0,2 Ma). 3. Volcanisme récent Pliocène terminal (2,2 Ma)- Pléistocène (0,3 Ma) (explosif et effusif). 4. Coulées de lave de la seconde phase d'activité aérienne andésitique du morne Jacob. 5. Coulées basiques et hyaloclastiques essentiellement sous-marine. L'ensemble de ces phases correspond au premier cycle volcanique. 6. Volcanisme effusif aérien du morne Pavillon (8,-6,5 Ma) dont une coulée se situe au nord de la dépression de Fort-de-France. 7. Volcanisme effusif en partie aérien de Ducos, Rivière-Pilote et Rivière-Salée, Sainte-Luce (12-9 Ma). 8. Chaîne volcanique sous-marine de Vauclin-Pitault (16-12 Ma) avec des émerisions comme celle de la montagne du Vauclin (10 Ma). L'ensemble de ces phases correspond au premier cycle. 9. Complexe volcanique de base (< 24 Ma). 10. Front volcanique pléistocène à l'origine de la moitié ouest de la Martinique. 11. Accidents tectoniques majeurs. 12. Principaux sommets. 13. Volcan sous-marin éteint de Schœlcher.

S. v. pm., *Sphaerodactylus vincenti paulmarinae*; *S. v. ph.*, *Sphaerodactylus vincenti pheristus*; *S. v. f.*, *Sphaerodactylus vincenti festus*; *S. v. r.*, *Sphaerodactylus vincenti ronaldi*; *S. v. j.*, *Sphaerodactylus vincenti josephinae*; *S. v. a.*, *Sphaerodactylus vincenti psammius*; *S. v. a.*, *Sphaerodactylus vincenti adamas*; *S. v. ps.*, *Sphaerodactylus vincenti psammius*; *S. v. ssp.*, *Sphaerodactylus* de la montagne du Vauclin et des zones voisines. Les flèches indiquent des zones de contact avérées entre deux ou trois sous-espèces.



Références bibliographiques

- ANDREIEFF P., BAUBRON J.-C., & WESTERCAMP D., 1988. Histoire géologique de la Martinique, (Petites Antilles) : biostratigraphie (foraminifères), radiochronologie (potassium-argon), évolution volcano-structurale. *Géologie de la France*. 2/3:39-70.
- ANDREIEFF P., BELLON H. & WESTERCAMP D., 1976. Chronométrie et stratigraphie comparée des édifices volcaniques et formations sédimentaires de la Martinique (Antilles françaises). *Bull. BRGM*. (2), IV, 4:335-346.
- ANDREIEFF P., BOUYASSE P. & WESTERCAMP D., 1989. Géologie de l'arc insulaire des Petites Antilles et évolution géodynamique de l'est Caraïbe. *Documents Bureau de Recherches Géologiques et Minières, Orléans*. 171:1-385.
- BARDINTZEFF J.-M., 1998. Volcanologie. Dunod, Paris, 1-284.
- BOUYASSE P. & WESTERCAMP D., 1988. Effets de la subduction de rides océaniques sur l'évolution d'un arc insulaire : l'exemple des Petites Antilles. *Géologie de la France*. 2/3:2-38.
- BREUIL M., 1997. L'herpétofaune de la réserve biologique de la Montagne Pelée (Martinique). *Office National des Forêts (Fort-de-France)- Association des Amis du Laboratoire des Reptiles et Amphibiens du Muséum National d'Histoire naturelle*, Paris:1-26.
- BREUIL M., 1999. Atlas des Amphibiens et Reptiles de la Martinique : illustration et cartographie provisoires. *Parc nature régional Martinique, DIREN Martinique, Association des Amis du Laboratoire Amphibiens-Reptiles du MNHN* : 1-21.
- BREUIL M., 2000. Atlas des Amphibiens et Reptiles de la Martinique : illustration et cartographie provisoires. *Parc nature régional Martinique, DIREN Martinique, Association des Amis du Laboratoire Amphibiens-Reptiles du MNHN* : 1-13.
- BREUIL M., 2002a. Histoire naturelle des Amphibiens et des Reptiles terrestres de l'Archipel Guadeloupéen. Guadeloupe, Saint-Martin, Saint-Barthélemy. Patrimoines Naturels, IEGB, SPN, MNHN, 54, 1-339.
- BREUIL M., 2002b. Atlas des Amphibiens et Reptiles de la Martinique : illustration et cartographie provisoires (IIIème partie). *Parc naturel régional Martinique. Association des Amis du Laboratoire Amphibiens-Reptiles du MNHN* : 1-10.
- BREUIL M., 2009. The terrestrial herpetofauna of Martinique: past, present, future. *Applied Herpetology*, vol. 6, 123-149.
- HAAS C., 1991. Evolution and biogeography of West Indian *Sphaerodactylus* (Sauria: Gekkonidae): a molecular approach. *Journal of Zoology*, 225: 525-561.
- HEDGES S.B & HEINICKE M.P. 2007 - Molecular phylogeny and biogeography of West Indian frogs of the genus *Leptodactylus* (Anura, Leptodactylidae). *Mol. Phylog. Evol.*, 44 : 308-314.
- HENDERSON R. W. & POWELL R., 2010. Natural History of West Indian Reptiles and Amphibians. Univ. Press. Florida., Gainesville, i-xxiv + 1-496.
- KING W., 1962. Systematics of the Lesser Antillean Lizards of the Genus *Sphaerodactylus*. *Bull. Florida State Mus.* 7:1-52.
- LABAT J.B. 1714. Voyage du Père Labat, aux isles de l'Amérique contenant : une exacte description de toutes ces isles ; des arbres, plantes, fleurs et fruits qu'elles produisent ; des animaux, oiseaux, reptiles et poissons qu'on y trouve ; des habitants, de leurs moeurs et coutumes, des manufactures et du commerce qu'on y fait etc. La Haye, P. Luson *et al.* (éd. en 2 volumes de l'édition de 1722 en 6 volumes), T. 1 : i-viii + 1 - 168 + 1-360, cartes et figures ; T. 2 : i-iv + 1 - 540, cartes et figures.
- LACROIX A., 1904. La Montagne Pelée et ses éruptions. Masson, Paris, i-xxii + 1-654 + pls I-XXX.
- LAZELL J. D., 1962. The Anoles of the eastern Caribbean (Sauria, Iguanidae) : V. Geographic Differentiation in *Anolis oculatus* on Dominica. *Bull. Mus. Comp. Zool.* 127:466-478, pls. I-II.
- LAZELL J. D., 1964. The Anoles (Sauria, Iguanidae) of the guadeloupéen Archipelago. *Bull. Mus. Comp. Zool.* 131:361-401.
- LAZELL J. D., 1972. The Anoles (Sauria, Iguanidae) of the Lesser Antilles. *Bull. Mus. Comp. Zool.* 143:1-115.
- LECLAIR R. JR., 1978. Water loss and microhabitats in three sympatric species of lizards (Reptilia, Lacertilia) from Martinique, West Indies. *Journal of Herpetology* 12:177-182.
- MALONE, C. & DAVIS, S.K. 2004. Genetic contributions to caribbean iguana conservation. In: *Iguanas Biology and Conservation*, p. 45-57. Alberts A., Carter R., Hayes W., Martins E., Eds, Iguanas Biology and Conservation. Univ. California. Press.
- MAURY R. C., WESTBROOK G. K., BAKER P. E., BOUYASSE P. & WESTERCAMP, D. 1990. Geology of the Lesser Antilles. In : *Geology of North America*, vol H., The Caribbean Region. DENG G. & CASE J. E. Eds, 141-166. Geological Society of America, Boulder, Colorado.



MOREAU DE JONNÈS A. 1816. Monographie de la Couleuvre couresse des Antilles *Coluber cursor* de Lacépède. *Journal de Physique*. 87 : 193-200.

SASTRE C. & BREUIL A., 2007. Plantes, milieux et paysages des Antilles françaises. Écologie, biologie, identification, protection et usages. Biotope, Mèze, Collection Parthénope, 1-672.

SCHWARTZ A. & HENDERSON R. W., 1991. Amphibians and Reptiles of the West Indies. Descriptions, Distributions and Natural History. Univ. Florida Press, Gainesville, i-xvi, 1-720.

SCHWARTZ A. 1964. A review of *Sphaerodactylus vincenti* on the southern Windward Islands. *Caribbean Journal of Science* 4:391-409.

STEINBERG D. S., POWELL S. D., POWELL R., PARMERLEE JR J. S. & HENDERSON R. W., 2007. Population Densities, Water-Loss Rates, and Diets of *Sphaerodactylus vincenti* on St. Vincent, West Indies. *Journ. Herpetol.*, 41: 330-336.

STEINBERG D. S., HITE J. L., POWELL R. & HENDERSON R. W., 2008. *Sphaerodactylus vincenti*. CAAR, 853: 1-6.

STENSON A. G. THORPE, R. S. & MALHOTRA A., 2004. Evolutionary differentiation of bimaculatus group anoles based on analysis of mtDNA and microsatellite data. *Mol. Phylo. Evol.*, 32: 1-10.

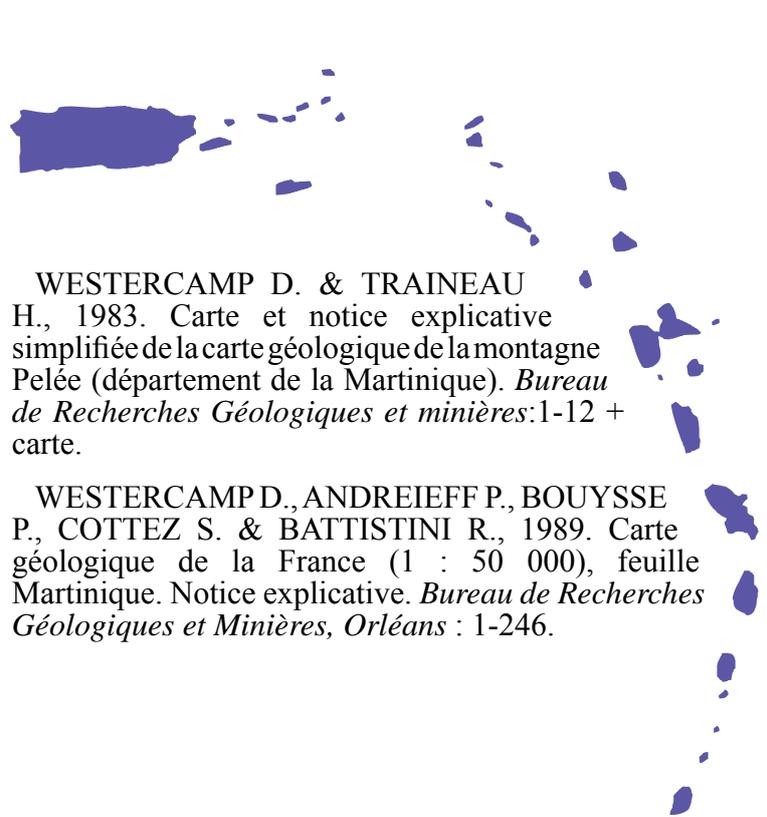
THOMAS R., 1964. The races of *Sphaerodactylus fantasticus* Duméril & Bibron in the Lesser Antilles. *Carib. J. Sci.* 4:373-390.

THORPE R. S. & STENSON A. G. 2003. Phylogeny, paraphyly and ecological adaptation of the colour and pattern in the *Anolis roquet* complex on Martinique. *Mol. Ecol.* 12, 117-132.

THORPER, S., SURGET-GROBA Y. & JOHANSSON H., 2008a. The relative importance of ecology and geographic isolation for spéciation in anoles. *Phil. Trans. R. Soc B.*, 363:3071-3081.

THORPE R. S., JONES A. G., MALHOTRA A. & SURGET-GROBA Y. 2008b. Adaptive radiation in Lesser Antillean lizards: molecular phylogenetics and species recognition in the Lesser Antillean dwarf gecko complex, *Sphaerodactylus fantasticus*. *Mol. Ecol.* 17, 1489-1504.

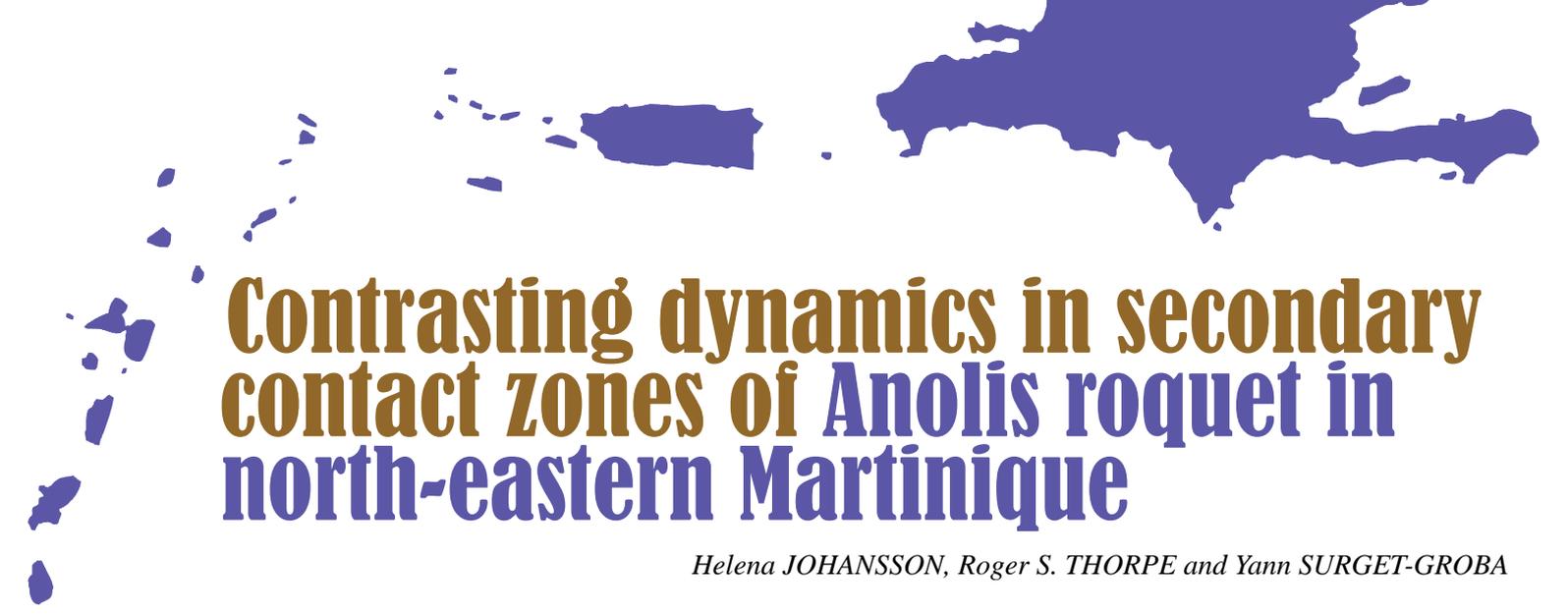
THORPE R. S., SURGET-GROBAY Y. & JOHANSSON H., 2010. Genetics Tests for Ecological Allopatric Speciation in Anoles on an Island Archipelago. *PLoS Genetics*, 6(4): 1-10.



WESTERCAMP D. & TRAINÉAU H., 1983. Carte et notice explicative simplifiée de la carte géologique de la montagne Pelée (département de la Martinique). *Bureau de Recherches Géologiques et minières*:1-12 + carte.

WESTERCAMP D., ANDREIEFF P., BOUYSSÉ P., COTTEZ S. & BATTISTINI R., 1989. Carte géologique de la France (1 : 50 000), feuille Martinique. Notice explicative. *Bureau de Recherches Géologiques et Minières, Orléans* : 1-246.





Contrasting dynamics in secondary contact zones of *Anolis roquet* in north-eastern Martinique

Helena JOHANSSON, Roger S. THORPE and Yann SURGET-GROBA

Introduction

The fate of divergent geographically isolated populations that attain secondary contact has received considerable theoretical (Endler 1977; Barton 1983; Barton and Hewitt 1985) and empirical attention (Harrison and Rand 1989; Szymura and Barton 1986; Dasmahapatra *et al.* 2002; Brumfield *et al.* 2001; Babik *et al.* 2003; Vines *et al.* 2003; Sequeira *et al.* 2004; Leache and Cole 2007) because of the potential insights that may be gained into the process of speciation (Harrison 1991; Nurnberger *et al.* 1995). At initial secondary contact, genetic and phenotypic characters frequently form steep clines between the two forms. In the absence of selection against hybrids, or with only weak selection, free movement between populations produces flat and discordant character clines (Endler 1977; Barton and Hewitt 1985). On the contrary, a balance between dispersal and strong selection against hybrids can maintain steep clines long after initial secondary contact, and in this case multiple character clines will share centres and width (Barton 1983; Barton and Hewitt 1985; Phillips *et al.* 2004). Moreover, if there is strong selection against hybrids continued divergence is a possibility. Strong selection can effectively impede the spread of selectively neutral or negative alleles, however, positively selected alleles may be able to spread through a hybrid zone (Pialek and Barton 1997; Brumfield *et al.* 2001). The spread of positive alleles is often rapid and may therefore not be detected. Nevertheless, some studies of secondary contact zones have shown evidence of positively selected traits (Parsons *et al.* 1993; Rohwer *et al.* 2001; Brumfield *et al.* 2001; Uy and Stein 2007).

Secondary contact between previously isolated populations may occur during climatic oscillations when populations from different refugia recolonise previously unoccupied habitats (Hewitt 2001), or when vicariant events connect two previously isolated areas. The island of Martinique in the Lesser Antilles is a good example of the latter. Four peripheral precursor islands were joined by the uplifting of a central region some 1-1.5 million years ago, forming the present-day island of Martinique (Andreieff *et al.*

1976; Bouysse 1983; Maury *et al.* 1990; Sigurdsson and Carey 1991; Thorpe *et al.* 2008). The phylogeographic structuring of mtDNA in an endemic species of lizard, *Anolis roquet*, complements geological data, and suggests that precursor islands were colonised by lizards that had evolved in allopatry for a significant period of time (6-8 million years) at the time of the merging (Thorpe and Stenson 2003; Thorpe *et al.* 2008). The phylogeographic pattern in this species remains strong, and currently four major *A. roquet* mtDNA lineages and three major secondary contact zones are recognised on the island (Thorpe and Stenson 2003).

There is pronounced environmental zonation on mountainous Lesser Antillean islands (Beard 1948), with short geographic distances between coastal habitat and rainforest-covered mountains. The Martinique anole, like the anoles on the other mountainous Lesser Antillean islands, shows marked geographic variation in colour pattern and hue, as well as scalation and body dimensions (Lazell 1972; Thorpe and Malhotra 1996; Thorpe and Stenson 2003; Thorpe *et al.* 2004). The geographic variation in quantitative traits in anoles from Martinique, and other similar Lesser Antillean islands, is generally associated with environmental zonation rather than phylogeographic lineage (Malhotra and Thorpe 2000; Thorpe and Stenson 2003). This is interpreted as natural selection for current conditions, and recently it has been suggested that natural selection may be the main force driving differentiation in *A. roquet* (Ogden and Thorpe 2002; Thorpe *et al.* 2008). However, there are exceptions to these general patterns (Thorpe and Stenson 2003; Johansson *et al.* 2008a), and the secondary contact zones between *A. roquet* lineages on Martinique hence provides a natural setting to study how allopatric divergence and natural selection act on different traits.

A trait that may be particularly sensitive to selective forces in some species of *Anolis* lizards is the dewlap hue. Almost all adult male anoles possess a dewlap, which is a specialized thin, flat, often colourful and retractable skin fold that is exclusively used for signalling (Losos and Chu 1998; Nicholson *et al.* 2007). Dewlap hue has also been shown to exhibit considerable interspecific, and in some anoles intraspecific, variation in hue (Thorpe 2002; Thorpe and Stenson 2003; Nicholson *et al.* 2007). One interpretation of this variation is that it is



a result of sensory drive (Leal and Fleishman 2004). The sensory drive hypothesis assumes that natural selection favours effective signals, hence signalling traits may readily diverge in order to increase their effectiveness in local habitat. In particular, sexual selection acting on signalling traits has been invoked to explain signal diversification and speciation in African cichlid fish (Maan *et al.* 2006), and in divergence and speciation of sticklebacks (Boughman 2001). Dewlap hue varies in *A. roquet* (Thorpe and Stenson 2003), and a recent study of montane and xeric coastal areas of Martinique with documented strong and convergent natural selection pressure suggested that dewlap hue variation, similar to quantitative traits variation, is shaped by strong natural selection for habitat type (Thorpe *et al.* 2008).

The central (C) and the northwestern (NW) lineage of *A. roquet* belong to the two most divergent clades (7.9% uncorrected divergence) (Thorpe *et al.* 2008). They come into secondary contact along a geographical boundary that bisects the north of Martinique (*Figure 1*) (Thorpe *et al.* 2008; Johansson *et al.* 2008a). Along this boundary there is considerable bioclimatic change with the habitat changing from more xeric conditions on the coast to montane rainforest via transitional forest. The two transects run perpendicular to this geological boundary; one in the coastal habitat, and one in the transitional forest habitat (*Figure 1*). In a recent study of bioclimatic change, quantitative traits pattern and mtDNA variation along these two transects we showed that different selection regimes are in place in the transitional forest and on the coast. In the transitional forest the habitat either side of the boundary is relatively similar and convergent selection appears strong enough to homogenize variation in quantitative traits, erasing any effects of allopatric lineage (Johansson *et al.* 2008a). This also occurs in the montane rainforest (Ogden and Thorpe 2002; Thorpe *et al.* 2008). However, on the coast there is a slight difference in habitat either side of the lineage boundary, hence the selection regime either side of the boundary appeared to be comparatively more divergent. Coastal populations show marked clinal differences in quantitative traits, that coincide with both geological and lineage boundary. Here, a narrow hybrid zone has formed, which appears to be maintained by a combination of endogenous and exogenous selection, and which further suggests that allopatry may play a role in divergence of *A. roquet* where natural selection pressure permits (Johansson *et al.* 2008a). These results were surprising considering the geographic proximity and shared geological history of the transects (Johansson *et al.* 2008a).

Here we use nine polymorphic microsatellites to infer the extent of nuclear genetic exchange between the lineages that are in secondary contact and consider the role of sexual selection on dewlap hue. We predict that dewlap hue will reflect the more similar natural selection pressure in the transitional forest,

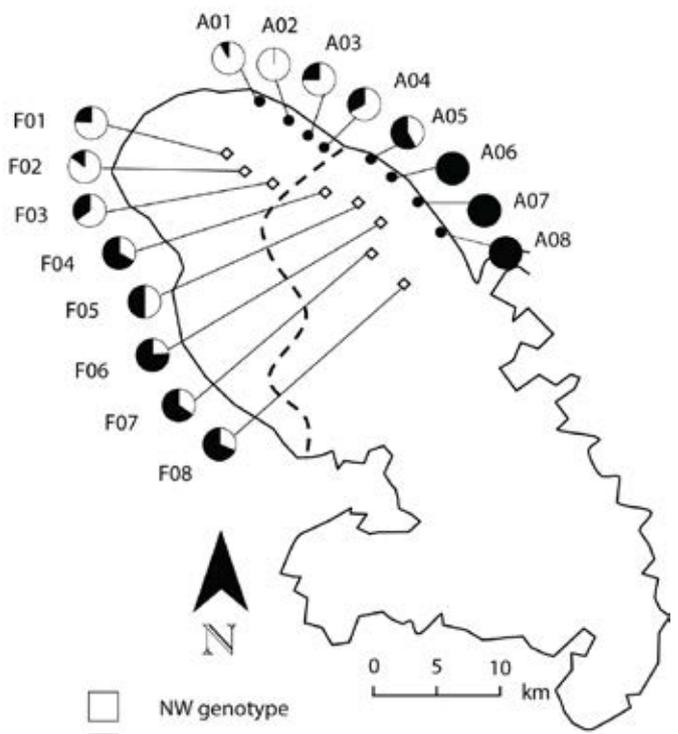
and therefore be similar along the transitional forest transect. However, if dewlap hue is under selection for increased detectability, a relatively more divergent selection regime on the coast may allow for the retention of the genetic signal of past allopatry and/or for positive selection of dewlap hue to shape its variation across the zone.

Materials and Methods

Sampling and DNA extraction

Forty-eight lizards were hand caught and tail biopsies collected at 16 localities distributed over two linear transects (one on the coast and one in the transitional forest) that traversed the lineage boundary (*Figure 1*). The tail biopsies were stored in 100% ethanol until DNA extraction. A total of 765 DNA samples were extracted from tail tips using either Qiagen DNEasy Blood and Tissue kit (Qiagen, Germany) following the manufacturers instructions, or the Chelex method outlined by Estoup *et al.* (1996).

Figure 1: Map of Martinique, showing the sampling localities on the two transects. The mitochondrial DNA lineage boundary between the northwestern and central lineage is indicated by the dashed line. Pie charts show the Structure nuclear genotype assignment for two putative clusters from the separate analyses of the two transects (see text for details).



Microsatellite genotyping and analysis

All DNA samples were genotyped at nine microsatellite loci (primer concentrations 1a :

0.05 μM for ARO-035, ARO-062, ARO-065 and ARO-HJ2, 0.1 μM , for ARO-120 and 0.2 μM for ABO-P4A9, AAE-P2F9 and ALU-MS06) (Ogden *et al.* 2002; Gow *et al.* 2006; Johansson *et al.* 2008b) in 5 μl multiplex PCR reactions using Qiagen Multiplex PCR kit (Qiagen, U.S.A.). The manufacturers recommendations for multiplex amplification were followed, with the exception of an annealing temperature of 55°C. Amplified PCR products were analysed on an ABI 3130xl genetic analyser with the internal size standard LIZ-600, and the resultant genotypes scored using the software Genemapper v4.0 (Applied Biosystems, U.S.A.).

Microsatellite data were analysed independently for each transect. Exact tests for conformity to Hardy-Weinberg equilibrium (HWE) (Guo and Thompson 1992) and linkage disequilibrium (Slatkin and Excoffier 1996) were performed with the software program Arlequin v3.1. (Schneider *et al.* (2000): <http://lgb.unige.ch/arlequin/>). A Bonferroni correction was applied to control for Type I errors as a result of multiple testing.

We analysed genetic structure with the software Structure v2.1 (Pritchard *et al.* (2000): <http://pritch.bsd.uchicago.edu/structure.html>). Structure is a Bayesian clustering software that uses a genetic inheritance model to minimise HWE and linkage within a number of optimal clusters. Hence, underlying population substructure can be detected without *a priori* definition of the populations. We set number of populations (K) from 1 to N + 1 (where N represented the number of sampled populations), and performed 10 independent runs using the default admixture model with a burn-in of 100,000 followed by 400,000 post burn-in iterations. We used the individual q-values to assign individuals to: i) two putative populations ii) plot the individual q for two putative source populations, to graphically represent the amount of admixture on each transect. The optimal number of clusters was determined from the posterior probabilities generated by Structure and confirmed using the method of Evanno *et al.* (2005), which applies an ad hoc statistic ΔK , that is based on the rate of change between successive K-values.

Phi (Φ) test between geological region and genetic markers

We used microsatellite data and geological precursor island region to calculate phi (Φ), a goodness of fit test. Phi is found by dividing chi-square by n

(the overall sample size) and taking the square root. Chi-square is derived from a two-by-two contingency table of geological origin (north vs. south of the transect) against membership of microsatellite cluster derived from Structure, where K = 2. For transect A sites 1-4 are from the north-west precursor region and sites 5-8 are from the central precursor region, whereas for transect F sites 1-3 are from the NW and sites 4-8 are central in origin (Johansson *et al.* 2008a and references therein). If there is panmixia $\phi = 0$, while complete reproductive isolation from allopatric speciation would result in $\phi = 1$.

Spectrophotometrical analyses of dewlap hue

We used spectrophotometrical methods to measure *A. roquet* dewlap hue (Macedonia 2001; Thorpe 2002; Macedonia *et al.* 2003; Leal and Fleishman 2004). A 200 μm receptor fibre was held at a 45° angle to the surface of the dewlap and the diffuse reflectance from the surface was recorded as a percentage of a WS-2 white reflectance standard, using an AvaSpec-2048 spectrometer with an AvaLight-Xe xenon pulsed lightsource (Avantes, Netherlands). For each locality, three recordings from each of the anterior and posterior regions of the dewlap were taken from ten adult male lizards. The recordings produce data on hue and intensity that can be extracted using the matrix-algebraic procedure described in Thorpe (2002), a method that aims to extract independent wavelength segments that can be compared across large samples of individuals at numerous localities (Thorpe 2002; Thorpe and Stenson 2003). The protocol by Thorpe *et al.* (2008) was followed. An average of the three readings taken from each dewlap region (anterior and posterior dewlap) was used for analyses. Transects were analysed separately, by inputting the colour segments into a canonical variate analysis (CVA) with locality as grouping variable (Thorpe and Stenson 2003; Thorpe *et al.* 2008) using BMDP. The CV scores were also inputted into one-way ANOVAs with localities contrasted according to precursor island (see above).

Cline fitting

Clines were fitted to the centroids from the CVAs of dewlap hue, and to microsatellite data. The centroids from the CVAs were rescaled between 0-1 (Brumfield *et al.* 2001; Leache and Cole 2007), and clines fitted as described below. For the microsatellite data we used the individual assignment probabilities (q-values) produced by Structure (for K = 2) to partition individuals into one of the two putative populations with a probability of 0.5 or more. For each locality the number of individuals belonging to either population were summed up, transformed to proportions and scaled from 0-1 (Babik *et al.* 2003; Yannic *et al.* 2008). Clines were fitted to the genotype frequencies (Babik *et al.* 2003; Yannic *et al.* 2008) and to the CV centroids (Leache and Cole 2007)



using the software Analyse v 1.3 (Barton and Baird (1999):<http://www.biology.ed.ac.uk/research/institutes/evolution/software/Mac/Analyse/Version1.3>). Allowing centre and width to vary, we used fixed values for Pmin and Pmax (where Pmin and Pmax denote minimum and maximum character frequencies in the tail end of a cline) and searched for the best fit over 2000 iterations, as indicated by the generated log likelihood value. The support values option in Analyse 1.3 was used to generate support limits within 2 likelihood units, which is equivalent to 95% confidence limits. Significant coincidence and concordance between different clines were determined if centre and width values from one cline could be found within 95% confidence limits (two units of likelihood) of the other cline and vice versa (Dasmahapatra *et al.* 2002).

Results

Coastal Transect

There were no departures from HWE after Bonferroni correction. All loci were in linkage equilibrium except for ABO-P4A9 and AEX-P1H11 in population A08. The best likelihood value from the Structure analysis was obtained for $K = 2$, similarly, Evanno *et al.* (2005)'s ad-hoc test for the correct number of subpopulations supported $K \leq 2$. The genotype partitioning for $K = 2$ showed that most individuals in localities A01-A03 were classified into one cluster with a probability of 0.5 or more, and that all individuals in localities A06-A08 were classified into a second cluster. Locality A04 and A05 represented the changeover between assignment of individuals predominantly into either of the two populations (Figure 1). The q-values from the Structure analysis revealed that there was a high proportion of mixed genotypes across the transect, particularly in the central localities (A03-A05), however the high occurrence of parental genotypes ($q < 0.1$ and $q > 0.9$, Pritchard *et al.* (2000)) at either end of the transect suggested the existence of distinct NW and Central genotypes (Figure 2). The corresponding cline of the microsatellite data took on a sigmoid shape with a width of 6704 m and a centre at 6767 m from the transect start (Figure 3a, Table 1). The phi on the coastal

transect was 0.68, suggesting restricted genetic exchange between previously allopatric lineages.

The canonical variate scores for dewlap hue showed a cline across the transect, where there was considerable total change across the transect, amounting to over five pooled within-group standard deviations (Figure 4a). Although there was some overlap of scores along the transect, the contrast ANOVA of the CV scores (A01-A04 vs A05-A08) was highly significant with a high F-value ($F 47.0 P < 0.001$). Qualitatively, anterior dewlaps in the northern extreme of the transect had a more focal reflection at medium wavelengths (500-590nm), whereas anterior dewlaps at the southern extreme of the transect relatively reflected longer wavelengths ($>600\text{nm}$). Posterior dewlaps at the southern extreme had greater reflection of short and medium wavelengths (340-530nm) than in the north (Figure 5a). The cline in dewlap hue took on a sigmoid shape with a width of 6112 m and a centre at 4721 m from the transect start (Figure 3a, Table 1). The centres of the dewlap hue and nDNA clines did not coincide, the dewlap hue being centred 2046 m closer to the transect start than the nDNA cline, and the widths between the two clines did not concur, the microsatellite cline being 592 m wider than the dewlap hue.

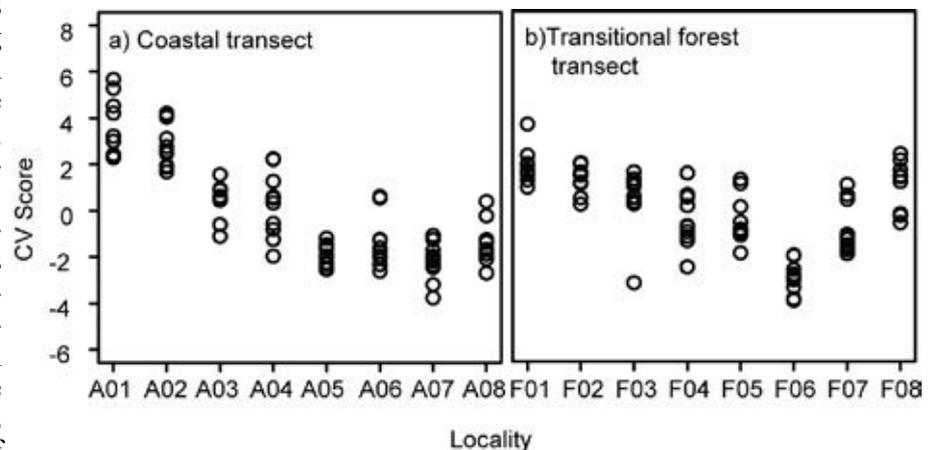


Figure 4. Canonical variate scores for the dewlap hue. a) Coastal transect: there is a clinal pattern in the data. b) Transitional forest transect: no directional pattern is discernable, and scores overlap along the transect.

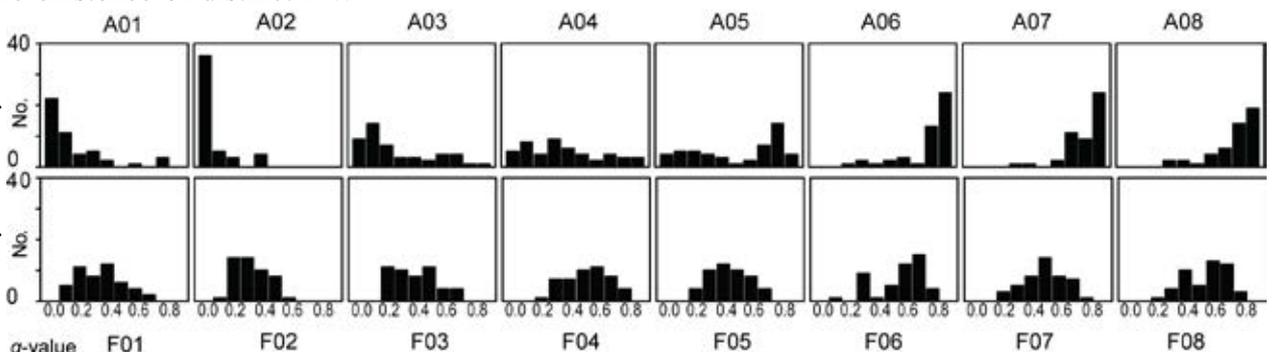


Figure 2. q-values from the Structure analysis, for $K = 2$. The top row represents the coastal transect and the bottom row represent the transitional forest transect. The Bayesian assignment shows that there are predominantly parental genotypes ($q < 0.1$ or $q > 0.9$ Pritchard *et al.* 2000) at each end of the coastal transect and mixed ancestry in the centre. In contrast, there are no parental genotypes at any locality in the transitional forest transect.



Transitional forest transect

There were no departures from HWE after Bonferroni correction. All loci were in linkage equilibrium, except for AAE-P2F9 and ARO-HJ2 in population F07. The Structure genotype assignment (probability > 0.5) for $K = 2$ suggested that there was very little substructure in this sample (Figure 1). The q-values revealed that there were no genotypes that were classified as parental, hence all individuals had mixed ancestry (Figure 2). The best likelihood value was obtained for $K = 1$, similarly Evanno *et al.* (2005)'s ad-hoc test for the correct number of subpopulations supported $K \leq 2$. The corresponding nDNA cline was flat and wide, with a width of 23835 m, and a centre at 8030 m from the start of the transect (Figure 3b, Table 1). Assuming $K = 2$ for comparative purposes, phi on the transitional forest transect was 0.40, hence there was greater genetic exchange on the transitional forest transect than on the coast.

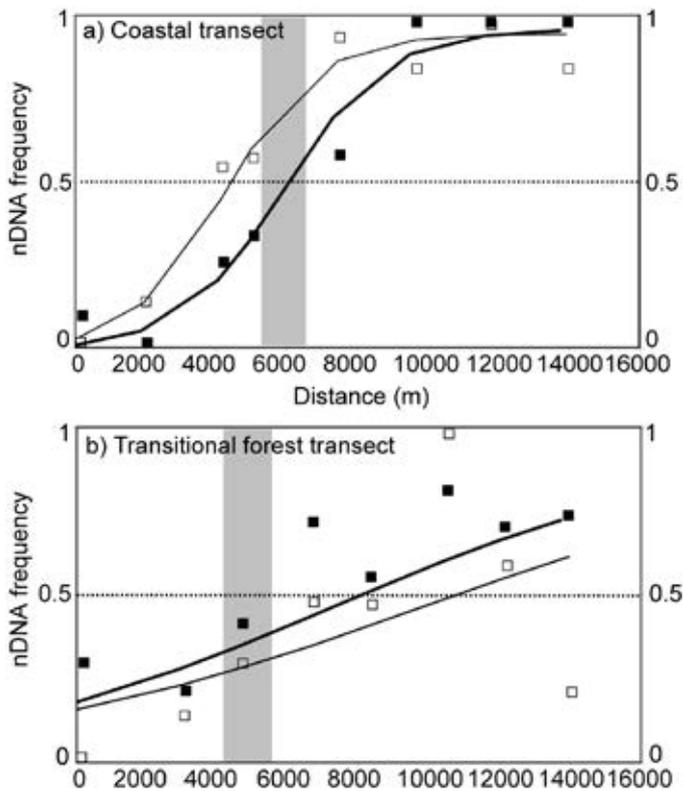


Figure 3. Nuclear DNA and dewlap colour clines for both transects. Closed squares and thick line = nDNA, open squares and thin line = dewlap. Cline centres (frequency = 0.5) can be found where the clines intersect the central dotted line. a) Coastal transect: both clines are sigmoid, but do not share centres and widths. The nDNA cline centre coincides with the geological boundary (indicated by the grey shading), whereas the dewlap cline is displaced approximately 2 km north of the nDNA centre. b) Transitional forest transect: both clines are flat, and do not share centres or widths. Neither cline centre coincides with the geological boundary (indicated by the grey shading).

Table 1. Cline widths and centre positions (metres from transect starts) are given for both transects, with best log likelihood for the estimations. Support limits are in parenthesis.

	Width	Centre	Log likelihood
Coastal transect			
nDNA	6704 (5659-8174)	6767 (6227-7314)	-13.47
Dewlap hue	6112 (5606-6672)	4721 (4603-4845)	-1.01
Transitional forest transect			
nDNA	23835 (18231-31564)	8030 (6744-9363)	-10.57
Dewlap hue	28354 (27504-29161)	10841 (10688-10990)	-20.02

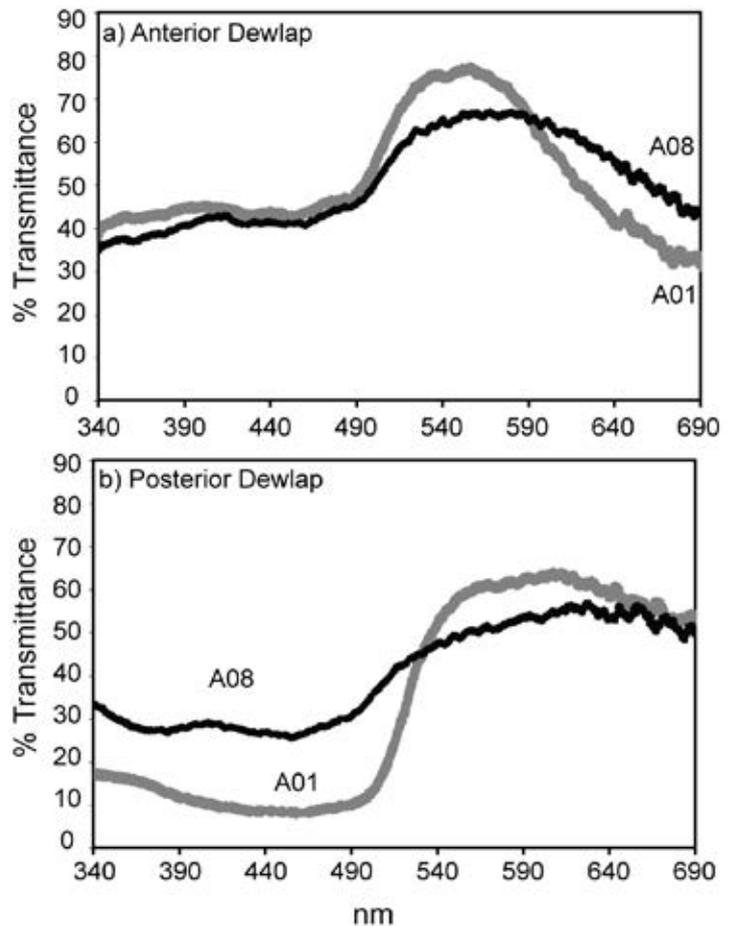


Figure 5. Dewlap hue on the coastal transect. a) the trace from a typical anterior dewlap from locality A01 peak at medium wavelengths compared to the trace of the typical dewlap from locality A08 which transmit relatively longer wavelengths. b) the trace from a typical posterior dewlap from locality A01 reflect more medium and long wavelengths compared to the shorter wavelengths that are reflected by posterior dewlaps from locality A08.

There was no strong pattern in the dewlap hue data in the transitional forest transect (Figure 4b). Locality scores overlapped extensively and the change between extreme ends of the transect amounted to less than one pooled within-group standard deviation. The contrast ANOVA of the CV scores (F01-F03 vs. F04-F08) was significant, but produced a considerably lower F-value (22.38) than that on the coastal transect. A low CV score predominately indicated low wavelength reflectance in the anterior dewlap (Figure 6). The cline from this data was wide and flat with a width of 28354 and a centre 10841 m from the start of the transect (Figure 3b, Table 1). Microsatellite and dewlap hue clines did not coincide, the microsatellite cline centre being located 2811 m to the north, and widths did not concur, the dewlap hue being 4519 m wider (Figure 3b, Table 1).

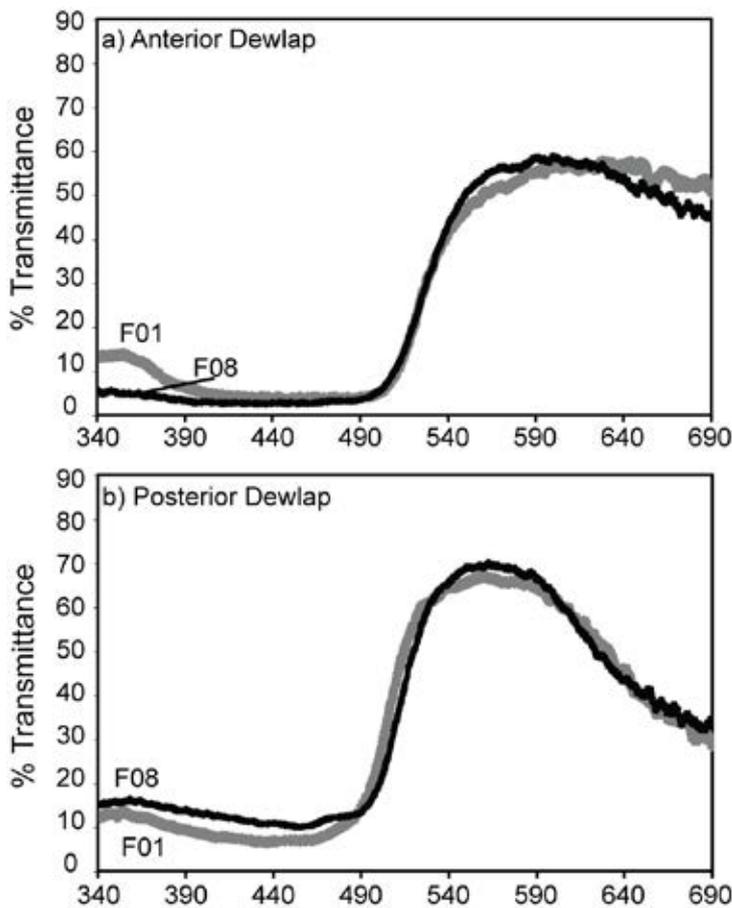


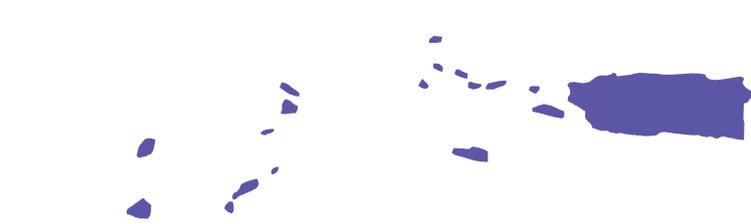
Figure 6. Dewlap hue on the transitional forest transect. a) the traces from typical anterior dewlaps are similar at each end of the transect, with slightly more UV at locality F01. b) the typical traces from posterior dewlaps are indistinguishable between the two extreme localities (F01 and F08).

Discussion

When geographically isolated populations come into secondary contact, they can either already be reproductively isolated, continue to evolve reproductive isolation, form stable hybrid zones or simply fuse (Harrison 1991). In this study, the transitional forest transect appears to be an example of a fusing hybrid zone; we found that neither nuclear genetic data, nor dewlap hue demonstrated strong evidence of past allopatry and selection against hybrids on this particular transect. In addition to the nDNA and dewlap hue, clines have previously been fitted to mtDNA and quantitative traits (Johansson *et al.* 2008a). Of these four characters only one (mtDNA) forms a sigmoid cline along the transitional forest transect, and none of the cline centres coincide, nor do their widths concur (Johansson *et al.* 2008a). The persistence of the mtDNA cline may be attributed partly to female philopatry (Johansson *et al.* 2008c), and partly to the small effective population size of the marker that allows for a stronger geographical structure to be maintained (Funk and Omland 2003). The results here are hence consistent with a previous study by Johansson *et al.* (2008a) of the same transitional forest transect, that suggested that convergent natural selection has largely eradicated the effects of allopatric divergence, leading effectively to neutral diffusion of genes between the previously isolated populations. This also occurs where these lineages meet in the rainforest, and contributes to the evidence for the important role of natural selection in shaping geographical variation and population divergence in Lesser Antillean anoles (Ogden and Thorpe 2002; Thorpe *et al.* 2008).

In contrast, nuclear genetic data support the existence of restricted genetic exchange on the coast, indicating that this may be a stable hybrid zone, or one where reproductive isolation may have an opportunity to evolve (Harrison 1991). The assignment analysis shows that there are distinct NW and C nDNA parental genotypes at either end of the transect with extensive hybridisation in the central localities. Furthermore, the nDNA cline centre coincided with the geological boundary, and therefore with the mtDNA and quantitative trait clines (mtDNA centre: 6715, 95% confidence 6344-7155, QT centre 6450, 95% confidence 6193-6767), however the nDNA cline was wider (mtDNA width: 3016, 95% confidence limit 2549-3587, QT width 2990, 95% confidence 2057-4044) (Johansson *et al.* 2008a). Coincidence of multiple character clines suggest selection against hybrids, and this part of the contact zone fits the description of a tension zone that is maintained by a balance of selection and dispersal (Barton and Hewitt 1985). Furthermore, the patterns are consistent with an allopatric model of divergence; three of the clines coincide with a





geological boundary (Johansson *et al.* 2008a).

Moreover, on the coastal transect the dewlap hue cline takes on a sigmoid shape, suggesting that this cline, similar to the QT cline (Johansson *et al.* 2008a), is maintained by selection. Furthermore, the CVA and ANOVA shows that there is considerable difference in dewlap hue between the north and south of the transect. The width and shape of the cline is similar to that of nDNA, however, the centre of the dewlap hue cline is displaced a significant distance north of the other cline centres. Non-coincident clines have been reported in a number of hybrid zones, and are classified into two categories by their spatial pattern.

The first category, staggered clines, is typified by a series of individual character clines that are spaced approximately one cline width apart from each other (Jaarola *et al.* 1997). This type of pattern has mainly been observed between mtDNA and/or chromosomes in shrews or mice, and has been attributed to zonal raiation and heterozygote disadvantage (Searle 1991; Searle *et al.* 1993; Harrison 1991). In the second category, clines are non-coincident due to asymmetrical introgression. In this case the cline centre of one or a few characters is displaced far outside a main cluster of clines, as occurs in this study. Hybrid zone movement, due to environmental change (Dasmahapatra *et al.* 2002) or into areas of low population densities (Barton and Hewitt 1985), neutral introgression and founder events (Butlin and Neems 1994), genetic dominance of a trait (Brumfield *et al.* 2001; Rohwer *et al.* 2001), or selective advantage (Brumfield *et al.* 2001; Rohwer *et al.* 2001) have been invoked to explain observed patterns of discordant clines due to asymmetrical introgression.

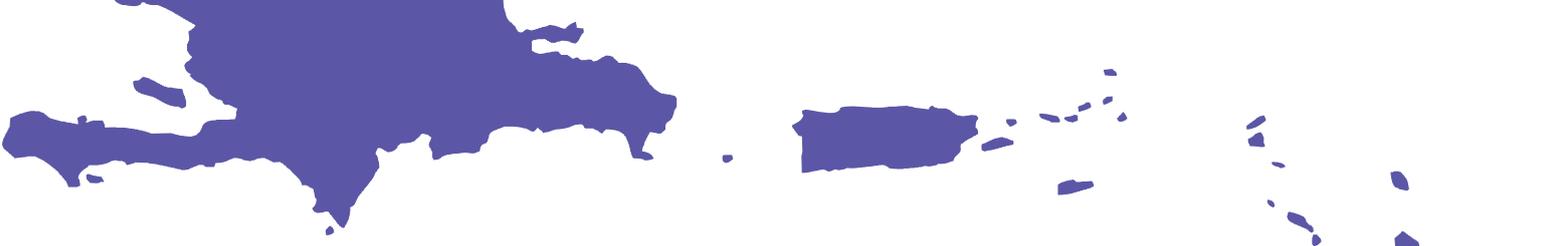
Of these possibilities, it seems unlikely that this hybrid zone has moved substantially, considering the close association between three of the four clines and a particular geological boundary. This same geological boundary is also associated with mtDNA pattern in the transitional forest transect (Johansson *et al.* 2008a), and in the montane rainforest (Ogden and Thorpe 2002; Thorpe *et al.* 2008). However, hybrid zone movement can never be fully excluded if long term historical data of distribution is absent, as it is here. Neutral drift (Butlin and Neems 1994), including founder effects (Gyllensten and Wilson 1987; Barton 1983) may produce non-coincident clines. However, the substantial cline shift (13.3% of transect length) and the high selection pressure at the centre of the cline (indicated by the slope) suggest that the cline shift most likely have a different cause.

We propose that selective advantage of dewlap hue may have caused the cline shift. The dewlap is a signalling organ, and the effectiveness of its signal appears to be dependent on the light conditions of the habitat. For example, a recent study of *Anolis cristatellus* found an



association between dewlap intensity and specific habitat light conditions; from this study a role for sensory drive in anolis lizards was suggested (Leal and Fleishman 2004). Moreover, a behavioural study examined the impact of the contrast between the background and the dewlap on inter-sexual responses in *A. carolinensis* (Sigmund 1983). This study suggested that in those conditions where the dewlap contrasts sharply against the background (e.g. red dewlap against a green background) a stronger response was elicited in females (Sigmund 1983). We suggest that males from the south, or hybrids with southern dewlap traits, may have relatively high mating success in the southern localities and along the transect to where the centre of the dewlap cline is located. Positively selected alleles may spread rapidly through hybrid zones, but can be impeded if local habitat is such that the alleles are rendered neutral or negatively selected (Brumfield *et al.* 2001). The existence of a bioclimatic gradient and habitat change from southern xeric to northern mesic littoral woodland along the coastal transect (Johansson *et al.* 2008a) may create such a barrier. Selective advantage has rarely been observed in hybrid zones, however it has been shown to occur with the collared manakins, *Manacus vitulinus* and *M. candei* (Brumfield *et al.* 2001; Rohwer *et al.* 2001). Secondary sexual plumage traits associated with *M. vitulinus* are found deep within the geographical area occupied by *M. candei* populations, and *M. candei* males carrying these plumage traits (but which have otherwise an *M. candei* phenotype) are thought to gain mating advantage through frequency-dependent selection (Stein and Uy 2006a, b; Uy and Stein 2007). Although the dewlap hue has been invoked numerous times as a potential sexual selection cue for females anoles, evidence for female choice in anoles remains equivocal (Tokarz 1995 and references therein). Moreover, dominance of southern dewlap traits may result in the same pattern of asymmetric introgression, which can be investigated with crossing trials.

This study shows contrasting dynamics between closely related populations of *A. roquet* coming into secondary contact in different habitats. In the transitional forest the nuclear genetic and dewlap hue data confirmed that there is relatively free movement of genes between populations. In contrast, nuclear genetic data suggested that stronger partial reproductive barriers exist on the coast, and that these barriers may be permeable for signalling traits. Different secondary contact dynamics in different areas of the same zone of secondary contact have been observed in other organisms, e.g. the *Bombina* *bombina* and *B. variegata* hybrid zone in Romania is mosaic (Vines *et al.* 2003), whereas in Poland, Croatia and Ukraine there are narrow clines with extensive pure populations on either side of the zone of contact (Szymura and Barton 1986, 1991; MacCallum *et al.* 1998). In this study, the difference between patterns is very pronounced considering the short distances that separate the two transects. Natural selection for habitat is most likely responsible for the contrasting patterns



and dynamics between the transects. The contact zone studied here travels through montane rainforest, to the coastal habitat, via transitional forest. On the coast the habitat differs either side of the contact zone, in the transitional forest there is comparatively less difference (Johansson *et al.* 2008a), and where the lineages meet in the rainforest the habitat is very similar (Ogden and Thorpe 2002; Thorpe *et al.* 2008).

The different patterns on the transect are most likely contingent on strong and similar selection regimes either side of the secondary contact in the transitional forest, and relatively weaker selection and dissimilar selection regimes either side of the zone of secondary contact on the coast (Johansson *et al.* 2008a). These results strongly suggest that whether or not allopatric divergence plays a significant role in divergence and speciation of Lesser Antillean anoles is contingent on the impact of differential natural selection.

Acknowledgements

The authors wish to thank the DIREN (France) for permissions to carry out this work on Martinique. This work was funded by BBSRC grant BB/C500544/1 to RST, EC award MEIF-CT-2005-009981 to YSG & RST, and NERC studentship NER/S/A/2004/12449 to HJ (supervised by RST). Jennifer L. Gow and Owen F. Rowe assisted in the field.

References

ANDREIEFF P, BELLON H, WESTERCAMP, D (1976) Chronométrie and stratigraphie comparée des édifices volcaniques et formations sédimentaires de la Martinique (Antilles Françaises): p 345-356 In: 7th Conf. Géol. Caraïbes, Saint-François, Guadeloupe.

BABIK W, SZYMURA M, RAFINSKI J (2003) Nuclear markers, mitochondrial DNA and male secondary sexual traits variation in a newt hybrid zone, *Triturus vulgaris* x *T. montandoni*. *Molecular Ecology*, 12, 1913-1930.

BARTON NH (1983) Multilocus clines. *Evolution*, 37, 454-471.

BARTON NH, Baird SJE (1999) Analyse: Software for analysis of geographic variation and hybrid zones. Tech. rep, University of Edinburgh.

BARTON NH, HEWITT GM (1985) Analysis of hybrid zones. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 16, 113-148.

BEARD JS (1948) The natural vegetation of the Windward and Leeward islands. Clarendon, Oxford.

BOUGHMAN JW (2001) Divergent sexual selection enhances reproductive isolation in sticklebacks. *Nature*, 411, 944-948.

BOUYASSE P (1983) The Lesser Antilles island arc: structure and geodynamic evolution. Vol. 78A of Initial reports. DSDP. U.S. Government Printing Office, Washington.

BRUMFIELD RT, JERNIGAN RW, MACDONALD DB, BRAUN MJ (2001). Evolutionary implications of divergent clines in an avian (*Manacus: aves*) hybrid zone. *Evolution*, 55, 2070-2087.

BUTLIN RK, NEEMS RM (1994) Hybrid zones and sexual selection. *Science*, 265, 122.

DASMAHAPATRA KK, BLUM MJ, AIELLO A, HACKWELL S, DAVIES N, BERMINGHAM E (2002) Inferences from a rapidly moving hybrid zone. *Evolution*, 56, 741-753.

ENDLER JA (1977) Geographic variation, speciation, and clines. Princeton University Press, Princeton, U.S.A.

ESTOUPA, LAGARDIER CR, PERROTE, CHOURROUT D (1996). Rapid one-tube extraction for reliable PCR detection of fish polymorphic markers and transgenes. *Molecular Marine Biotechnology*, 20, 295-298.

EVANNO G, REGNAUT S, GOUDET J (2005) Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: a simulation study. *Molecular Ecology*, 14, 2611-2620.

FUNK DJ, OMLAND KE (2003) Species-level paraphyly and polyphyly: frequency, causes, and consequences, with insight from animal DNA. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 34, 397-423.

GOW JL, JOHANSSON H, SURGET-GROBA Y, THORPE RS (2006) Ten polymorphic tetranucleotide microsatellite markers isolated from the *Anolis roquet* series of Caribbean lizards. *Molecular Ecology Notes* 6, 873-876.

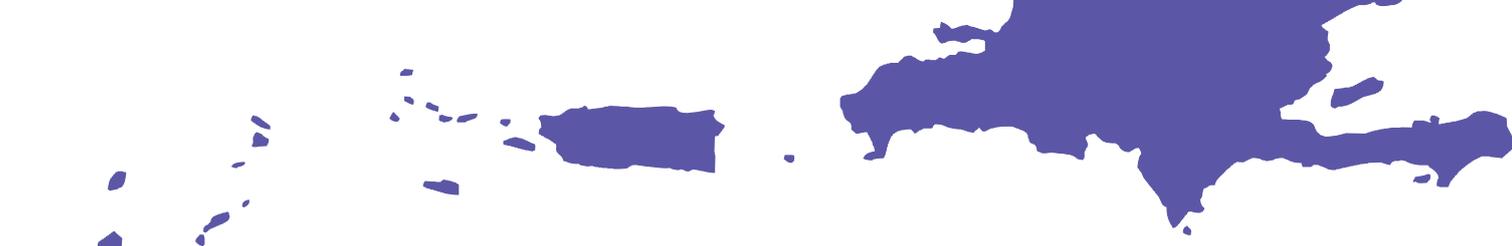
GUO S, THOMPSON E (1992) Performing the exact test of Hardy-Weinberg proportion for multiple alleles. *Biometrics*, 48, 361-372.

GYLLENSTEN U, WILSON AC (1987) Interspecific mitochondrial DNA transfer and the colonisation of Scandinavia by mice. *Genetic Research*, 49, 25-29.

HARRISON RG (1991) Molecular changes at speciation. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 22, 281-308.

HARRISON RG, Rand DM (1989) Mosaic hybrid zones and the nature of species boundaries. Sinauer Associates.





HEWITT GM (2001) Speciation, hybrid zones and phylogeography - or seeing genes in space and time. *Molecular Ecology*, 10, 537-549.

JAAROLA M, TEGELSTROM H, FREDGA K (1997) A contact zone with noncoincident clines for sex-specific markers in the field vole *Microtus agrestis*. *Evolution* 51, 241-249.

JOHANSSON H, SURGET-GROBA Y, THORPE RS (2008a) The roles of allopatric divergence and natural selection in quantitative trait variation across a secondary contact zone in the lizard *Anolis roquet*. *Molecular Ecology*, 17, 5146-5156.

JOHANSSON H, SURGET-GROBA Y, THORPE RS (2008b) Development of microsatellite markers in the St Lucia anole, *Anolis luciae*. *Molecular Ecology Resources*, 8, 1408-1410.

JOHANSSON H, SURGET-GROBA Y, THORPE RS (2008c) Microsatellite data show evidence for male-biased dispersal in the Caribbean lizard *Anolis roquet*. *Molecular Ecology*, 17, 4425-4432.

LAZELL JD (1972) The anoles (Sauria: Iguanidae) of the Lesser Antilles. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, 131, 359-401.

LEACHE AD, COLE CJ (2007) Hybridization between multiple fence lizard lineages in an ecotone: locally discordant variation in mitochondrial DNA, chromosomes and morphology. *Molecular Ecology*, 16, 1035-1054.

LEAL M, FLEISHMAN LJ (2004) Differences in visual signal design and detectability between allopatric populations of *Anolis* lizards. *The American Naturalist*, 163, 26-39.

LOSOS JB, CHU L-R (1998) Examination of factors potentially affecting dewlap size in Caribbean anoles. *Copeia*, 1998, 430-438.

MAAN ME, HOFKER K, VAN ALPHEN J, SEEHAUSEN O (2006) Sensory drive in cichlid speciation. *The American Naturalist*, 167, 947-954.

MACCALLUM CJ, NURNBERGER B, BARTON NH, SZYMURA JM (1998) Habitat preference in the *Bombina* hybrid zone in Croatia. *Evolution*, 52, 227-239.

MACEDONIA JA (2001) Habitat light colour variation, and ultraviolet reflectance in the Grand Cayman anole, *Anolis conspersus*. *Biological Journal of the Linnean Society*, 73, 299-320.

MACEDONIA JA, ECHTERNACHT AC, WALGUARNERY JW (2003) Color variation, habitat light and background contrast in *Anolis carolinensis* along a geographical transect in Florida. *Journal of Herpetology*, 37, 467-478.

MALHOTRA A, THORPE RS (2000) The dynamics of natural selection and vicariance in the Dominican anole: patterns of within island molecular and morphological divergence. *Evolution*, 54, 245-258.

MAURY RC, WESTBROOK GK, BAKER PE, BOUYASSE P, WESTERCAMP D (1990) Geology of the Lesser Antilles. In: *The Geology of North America, Vol. H. The Caribbean Region* (Eds Dengo J, Case JE) pp.141.166. The Geological Society of America, Boulder Colorado.

NICHOLSON KE, HARMON LJ, LOSOS JB (2007) Evolution of *Anolis* lizard dewlap diversity. *Public Library of Science: Biology*, 3, 1-12.

NURNBERGER B, BARTON NH, MACCALLUM CJ, GILCHRIST J, APPLEBY M (1995) Natural selection on quantitative traits in the *Bombina* hybrid zone. *Evolution*, 49, 1224-1238.

OGDEN R, THORPE RS (2002) Molecular evidence for ecological speciation in tropical habitats. *Proceedings of the National Academy of Sciences, U.S.A.*, 99, 13612-13615.

OGDEN R, GRIFFITHS TJ, THORPE RS (2002) Eight microsatellite loci in the Caribbean lizard, *Anolis roquet*. *Conservation genetics*, 3, 345-346.

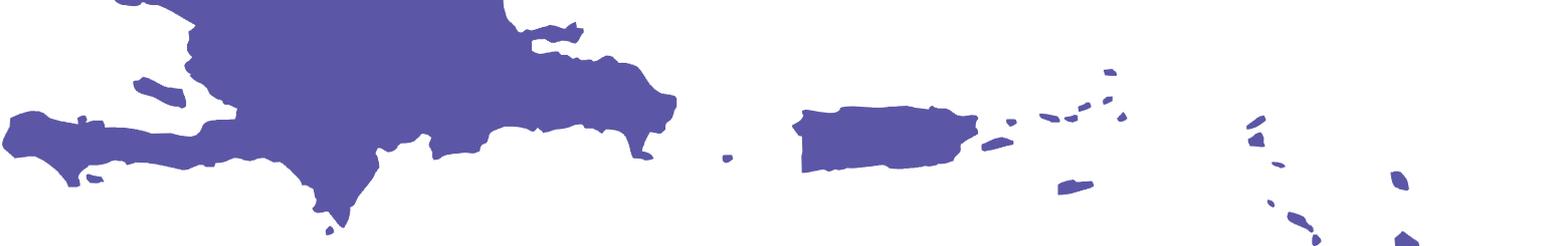
PARSONS TJ, OLSON SL, BRAUN MJ (1993) Unidirectional spread of secondary sexual plumage traits across an avian hybrid zone. *Science*, 260, 1643-1646.

PHILLIPS B, BAIRD SJE, MORITZ C (2004) When vicars meet: a narrow contact zone between morphologically cryptic lineages of the rainforest skink *Carlia rubrigularis*. *Evolution*, 58, 1536-1528.

PIALEK J, BARTON NH (1997) The spread of an advantageous allele across a barrier: the effects of random drift and selection against heterozygotes. *Genetics*, 145, 495-504.

PRITCHARD JK, STEPHENS M, DONNELLY P (2000). Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics*, 155, 945-959.





ROHWER S, BERMINGHAM E, WOOD C (2001) Plumage and mitochondrial DNA haplotype variation across a moving hybrid zone. *Evolution*, 55, 405-422.

SCHNEIDER S, ROESSLI D, EXCOFFIER L (2000) Arlequin: A software for population genetic data analysis. University of Geneva.

SEARLE JB (1991) A hybrid zone comprising staggered chromosomal clines in house mice *Mus musculus domesticus*. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, 246, 47-52.

SEARLE JB, NAVARRO YN, GANEM G (1993) Further studies of a staggered hybrid zone in *Mus musculus domesticus* (the house mouse). *Heredity*, 71, 523-531.

SEQUEIRA F, ALEXANDRINO J, ROCHA S, ARNTZEN JW, FERRAND N (2004) Genetic exchange across a hybrid zone within the Iberian golden-striped salamander *Chioglossa lusitanica*. *Molecular Ecology*, 14, 245-254.

SIGMUND WR (1983) Female preference for *Anolis carolinensis* male as a function of dewlap colour and background coloration. *Journal of Herpetology*, 17, 137-143.

SIGURDSSON H, CAREY SN (1991) Caribbean volcanoes: a field guide. In Geological Association of Canada, Society for Economic Geologists, Joint Annual Meeting. Vol. Field trip B1 Toronto.

SLATKIN M, EXCOFFIER L (1996) Testing for linkage disequilibrium in genotype data using the EM algorithm. *Heredity*, 76, 349-358.

STEIN AC, Uy JAC (2006a) Plumage brightness predicts male mating success in the lekking golden-collared manakin. *Behavioural Ecology*, 14, 41-47.

STEIN AC, Uy JAC (2006b) Unidirectional introgression of a sexually selected trait across an avian hybrid zone: a role for sexual selection? *Evolution*, 60, 1476-1485.

SZYMURA JM, BARTON NH (1991) The genetic structure of the hybrid zone between the fire-bellied toads *Bombina bombina* and *Bombina variegata*: comparisons between transects and between loci. *Evolution*, 45, 237-261.

SZYMURA JM, BARTON NH (1986) Genetic analysis of a hybrid zone between the fire-bellied toads *Bombina bombina* and *Bombina variegata*, near Cracow in Southern Poland. *Evolution*, 40, 1141-1159.

THORPE RS (2002) Analysis of color spectra in comparative evolutionary studies: molecular phylogeny and habitat adaptation in the St. Vincent Anole (*Anolis trinitatis*). *Systematic Biology*, 51, 554-569.

THORPE RS, MALHOTRA A (1996) Molecular and morphological evolution within small islands. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B*, 351, 815-822.

THORPE RS, MALHOTRA A, STENSON AG, REARDON J (2004) Adaptation and speciation in Lesser Antillean anoles. Cambridge University Press.

THORPE RS, STENSON AG (2003) Phylogeny, paraphyly and ecological adaptation of the colour and pattern in the *Anolis roquet* complex on Martinique. *Molecular Ecology*, 12, 117-132.

THORPE RS, SURGET-GROBA Y, JOHANSSON H (2008) The relative importance of geographic isolation for speciation in anoles. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, 363, 3017-1081.

TOKARZ RR (1995) Mate choice in lizards: A review. *Herpetological Monographs*, 9, 17-40.

Uy JAC, STEIN AC (2007) Variable visual habitats may influence the spread of colourful plumage across an avian hybrid zone. *Journal of Evolutionary Biology*, 20, 1847-1858.

VINES TH, KOHLER SC, THIEL M, SANDS TS, MACCALLUM CJ, BARTON NH, NURNBERGER B (2003) The maintenance of reproductive isolation in a mosaic hybrid zone between the fire-bellied toads *Bombina bombina* and *Bombina variegata*. *Evolution*, 57, 1876-1888.

YANNIC G, BASSET P, HAUSSER J (2008) A hybrid zone with coincident clines for autosomal and sex-specific markers in the *Sorex araneus* group. *Journal of Evolutionary Biology*, 21, 658-667.





*Yohan BONTÉ
(Concours photo DIREN Biodiversité)*

Mammifères et oiseaux



Manicou - DEAL Martinique



Biological invasion assessment: The case of House Sparrow in West Indies

Philippe CLERGEAU, Anthony LEVESQUE

The House Sparrow *Passer domesticus* which is originated from the Palearctic zone, is now probably the most cosmopolitan invasive bird species through the world. It is considered as a pest in several parts of its actual range, for agriculture but also for biodiversity conservation (hybridizing, competition or displacement of native species)(Summers-Smith 1988, Williamson 1996). It was first introduced into the USA in 1850. It rapidly invaded a large part of North America including southern Canada and most of Mexico (Sibley 2000). Today, it is also present in South America, presumably introduced directly from the Old World (Ridgely and Greenfield 2001), from western Colombia to Chile and from eastern Brazil to Paraguay and Argentina (AOU 1998). Recently it has also been expanding its range rapidly in Central America (Fleischer 1982).

In the West Indies, the House Sparrow first appeared in Cuba in 1865 and next in Jamaica in 1903 and on Grand Bahama and New Providence Islands in the Bahamas shortly thereafter. More recently it appeared for the first time on Hispaniola (1976), Puerto Rico (1978) and on St. Thomas in the Virgin Islands in the early 1950's (Raffaele *et al.* 1998; see also the bibliographical summary in Wiley 2000). So, in 1990's, it can be more or less common in the majority of Greater Antilles Islands but it was considered not established on the Lesser Antilles. Some observations in 1999 and 2000 of several House Sparrows in two islands of Lesser Antilles, Saint Martin and Guadeloupe, can suggest that propagation within Lesser Antilles was begun. The Regional Direction of Environment, official authorities of French West Indies, wants to choose rapidly the management to apply at this bird invasion, especially in the new European Biodiversity lawn context.

Methods

Our main goal in this study was to evaluate the risk of natural propagation and the possibility to eradicate some populations to protect Lesser Antilles to the invasion by the House Sparrow. To look at relationships between new colonies and distance from more installed populations, we focussed on the location of the different colonies of reproduction and/or the number of House Sparrows between islands and within islands. We used

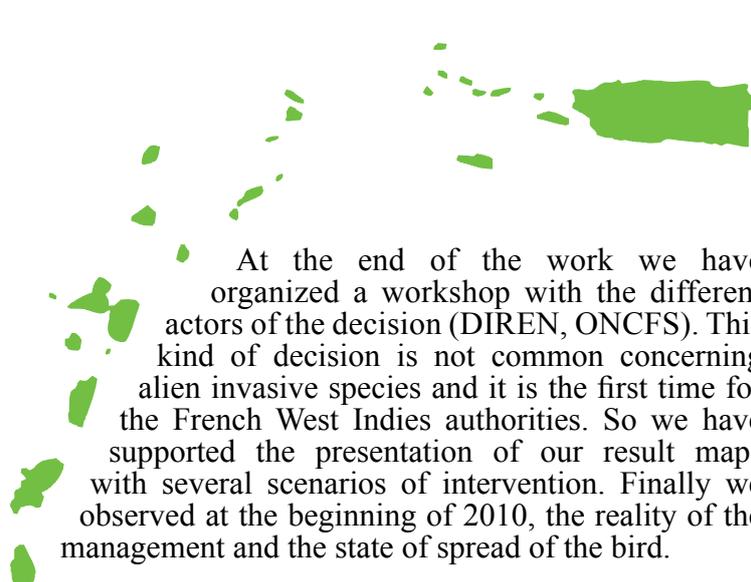
a multi-scale approach to construct different maps for help the decision making. At a large Regional scale, we assessed the level of distribution of the House Sparrow in West Indies and the distance of islands from the species source. At a Island scale, we assessed the number of reproductive colonies in islands recently invaded. At a local scale, we assessed the number of bird within the colony and the main behaviours like the more used roosting and feeding sites.

To assess the distribution of the House Sparrow at the Regional scale, firstly, we reviewed studies on West Indies birds, using especially the synthesis of Wiley (2000). Secondly, we contacted ornithologist associations of the different countries of West Indies to obtain recent state of the House Sparrow distribution. The result was traduced in one simple map, with the House Sparrow propagation in West Indies, and with the quality of recent observations (only one individual or several individuals with nests).

At Island scale, we focussed on Guadeloupe where reproduction was previously noted. We assessed the propagation of the bird within this island using census in a grid system. We divided island into squares of 5x5 km (55 squares). In each square, we selected three points of favorable habitat (village, town suburb, chicken farm, etc.) and at each point we performed 10-minute point counts for House Sparrows. In 11 squares in northern Guadeloupe, the more favorable sector for House Sparrow, we increased the number of observation points to one point per kilometer. A total of 249 point counts were conducted. We also sent a message asking for locations of the sparrows to the whole human population of Guadeloupe in April 2002 using daily newspapers.

At Local scale, we focussed on the colonies recorded by grid census or by human contact following the press call. We tried to estimate the number of House Sparrows, the number of nests, the main site of roosting and its characteristics, if a principal feeding site existed and if there were other small colonies just around the main colony. To obtain these elements we worked (2 observers) at least 6 hours during diurnal activities and 3 hours during evening activities at each colony.





At the end of the work we have organized a workshop with the different actors of the decision (DIREN, ONCFS). This kind of decision is not common concerning alien invasive species and it is the first time for the French West Indies authorities. So we have supported the presentation of our result maps with several scenarios of intervention. Finally we observed at the beginning of 2010, the reality of the management and the state of spread of the bird.

Results and discussion

Biological data

At Regional scale, we have corroborated the distribution of the House Sparrow through the Greater Antilles. At the extreme east, Raffaele *et al.* (1998) noted it on Virgin and St Thomas islands but not on Anegada island. We can draw the approximate limit of the House Sparrow distribution in 1990's. The first publications of House Sparrow in Lesser Antilles were from Levesque (1999, 2001) who observed some bird families on Saint Martin and Guadeloupe. Our requests to ornithologists permitted to add the establishment (several nests) on Sainte Croix (1999-2002; Neville Trimm and Floyd Hayes, pers. com.). Only one observation without reproduction was reported on Barbuda (1989; John Mussington, pers. comm.), Barbados (1997; Martin Frost, pers. com.), Sainte Lucia (1999; Allan Keith, pers. com.), and Saba (2001; Martha Walsh-Mc Gehee, pers. com.). House Sparrow was never checked on the other islands of Lesser Antilles. Sainte Croix is near the distribution area that we have previously defined: minor than 100 km from Puerto Rico or Virgin Island. Guadeloupe is located respectively at more than 400 km from these islands.

At Island scale, results of 10 min-census were 2 points on Guadeloupe (1 and 7 birds at Campêche village). Responses to our newspaper requests call gave one point on Guadeloupe (at Sainte Anne village). They were controlled and added to construct the map of House Sparrow presence. The participation of birdwatchers but also of people to a rapid work appears clearly as an important point of methodology.

At local scale, we have tried to determinate the number of birds and nests. On Guadeloupe, about 20 House Sparrows were observed at Sainte Anne, but we have not found nests (The time of 6 hours appeared *a posteriori* short to find all the nests); a breeding colony at Sainte Anne was not confirmed. At Campêche, we found 12 nests with breeding birds. The roost, with majority of young, and the feeding places were located within the village. We estimated on this site at least 40 individuals. So about 80 to 100 birds



could be the size of the House Sparrow population on Guadeloupe; we can estimate that House Sparrows just begin its installation on this island.

Source of invaders

The origin of House Sparrows present on Lesser Antilles is today impossible to give without a complete genetic analysis of birds from all surrounding regions. Indeed several means of 'transportation' of propagule were known and could involved several origin locations. The introduction could be link to

-(1) natural propagation between close islands, but House Sparrow is not a good flight bird and our islands is very distant from Greater Antilles where this bird is now settled.

-(2) to voluntary introduction by Human, but this bird is not a very nice bird. However some people had tell their choice to introduce this bird on Saint Martin! (Jim Stevenson, pers. comm.). In this case the birds can come from any place.

-(3) to hurricane action that could move some birds from island to another. Although apparition of House Sparrows were first noted just after hurricane Hugo at Sainte Croix (Floyd Hayes, pers. comm.), this process seemed doubtful for Guadeloupe that is located largely in south of colonised islands.

-(4) to transportation by boat between islands or between USA and West Indies. Both cereal and tourist boats can permit the feeding during several days and, so, the link from species sources. House Sparrows are easily able to travel with the help of feeders on ship cruising. This appeared as a main origin of introduction for this bird.

Steps of decision-making

The previous biological-data assessment was conducted by experts at island, French West Indies and Lesser Antilles scales. These different scales corresponded at different levels of ecological organisation and expert competence. The same sharing between several levels is needed in collective decision-making for other actors, affected populations, territorial authorities and executive organisations. However in the case of precautionary process, affected population not existed. For the House Sparrow problem, collective decision-making was conducted at French West Indies level with DIREN ('Direction Régionale de l'Environnement') as territorial authority and ONCFS ('Office Nationale de la Chasse et de la Faune sauvage') as authority and executive organisation. It is clear that an efficacy and sustainability of management involve a supplementary level, at Lesser Antilles or West Indies scale, for territorial authorities and executive organisations. During a workshop, first results were presented by experts to DIREN and ONCFS' actors in three steps:



1. Presentation of the House Sparrow species and potential risks. We have explained the main patterns of the biology of the House Sparrows (reproductive rate, habitat, diet, etc.) and its capacity to become a successful colonizer in many temperate, tropical and subtropical habitats where it has been deliberately or accidentally introduced. We have underlined its impacts on production (crop, fruit, flower, etc.), on food given to cattle, on urban environment (harmful effect), and on other species (competition for cavity and food). Although only some papers referred to competition with small woodpeckers, swallows or small granivorous birds, this last point appeared very important for DIREN that want to follow IUCN guidelines (2000) in prevention of biodiversity loss.

2. Presentation of House Sparrow range in West Indies. Even if biological data can be considered not complete for the bird distribution, we have presented maps to explain both the state of the propagation of the bird through the West Indies, and the possible role of Guadeloupe if this island became a source of House Sparrows for other Lesser Antilles islands.

3. Suggestion of possible management strategies: (i) no action on House Sparrow populations, data on effective damage being not available; (ii) rapid eradication of birds to suppress all future problems; (iii) some population reductions to limit the invasion. To help the decision we have presented the different tools to catch and kill the birds (traps, nets, rifles...) and the difficulty to suppress directly House Sparrow nests (very high locations on houses or electrical poles). Whatever the choice may be, we have also underlined the necessity to put into place surveillance of House Sparrow dispersion.

The result of the collective negotiation was first to construct a network of House Sparrow surveillance through the French West Indies (conducted both by gamekeepers of ONCFS and birdwatcher associations) and, second, to eradicate this bird on Guadeloupe where it was not really spreaded (no more than 2 colonies, with less than 100 birds). Immediately some 'reduction tools' were tested on the Guadeloupe colony and the use of air rifle was selected (17 House Sparrows killed during 5 hours).

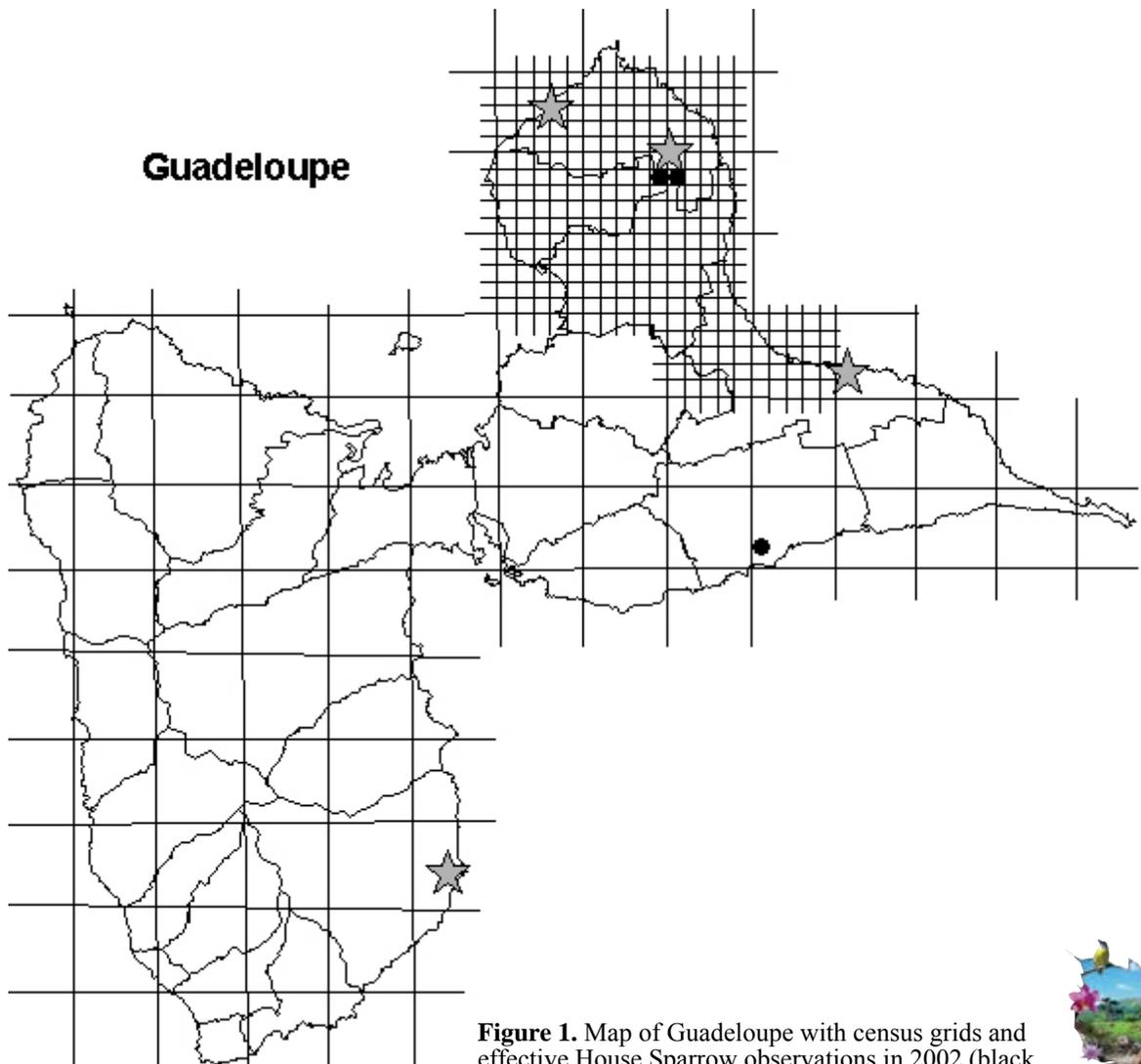


Figure 1. Map of Guadeloupe with census grids and effective House Sparrow observations in 2002 (black point) and in 2010 (grey star).





Conclusions

House Sparrow seems to continue its propagation through West Indies. However this spread was not a wave from one island to another, but large jumps probably involving human transports. The installation of House Sparrow in West Indies islands seems to be more a source of damage than a source of advantage. So, following a precautionary principle, both in biodiversity conservation and human activity preservation, a decision-making has to support the choice of eradication, or no, of this alien bird. This decision-making was based on collective negotiation, as in very numerous cases, there are not consensus. To become this process more effective, we recommend an efficient tool applied to ecological assessment, map of risk, actor system and information program: the multiple scale methodology.

Result of this study and previous similar works on other introduced birds (Clergeau 1995, Clergeau *et al.* 2002) suggest that the multiple scale methodology is effectively an interesting tool for the wildlife diagnostic and the wildlife management. For example, West Indies were an obvious regional level of ecological organization of House Sparrow distribution. Actors have also to be considered at this same level. In our collective decision, territorial authority and executive organization at regional level were lacking, whereas sustainability of French West Indies decisions is depending of more large territory relationships.

In the same way, information programs have to be implanted in maximum of islands to avoid new introductions by city dwellers and tourists. Communications with shipping companies and tourism operators were the base of precautionary program in West Indies.

In 2010, we can observe that no management of this bird has been conducted and that our suggestions have not followed by the administration. The House Sparrow has been observed in 2004-2006 in several points such as La Désirade or Petite-Terre where this bird not seems to be settled. However colonies of House Sparrow are now noted in new sites in Anse-Bertrand, Le Moule and Capesterre Belle-Eau.



Literature cited

AOU. 1998. The A. O. U. Check-List of North American Birds. Seventh edition. Published by The American Ornithologists' Union, Washington, D.C.

CLERGEAU, P. 1995. Importance of multiple scale analysis for understanding distribution and for management of an agricultural bird pest. *Landscape and Urban Planning* 31:281-289.

CLERGEAU, P. 1997. Oiseaux à risques en ville et en campagne, vers une gestion intégrée des populations. INRA ed., Paris.

CLERGEAU, P., and I. Mandon-Dalger (2001). Fast colonization of introduced bird: the case of *Pycnonotus jocosus* on Mascarene Islands. *Biotropica* 33:542-546.

CLERGEAU, P., I. Mandon-Dalger, and S. Georger. 2002. Mise en place d'une gestion intégrée d'un oiseau ravageur des cultures à la Réunion. *Ingénieries* 30:71-80.

CONOVER, M.R. 1997. Wildlife management by metropolitan residents in the United States: practices, perceptions costs, and values. *Wildl. Soc. Bull.* 25:306-311.

FEARE, C. J. 1991. Control of bird pest populations. pages 463-478 In C. M. Perrins, J. D. Lebreton, and G. J. M. Hirons ed. Bird population studies, relevance to conservation and management. Oxford University Press, Oxford.

FLEISCHER, R.C. 1982. Clutch size in Costa Rican House Sparrows. *J. Field Ornithol.* 53:3.

GODARD, O. 1997. Le principe de précaution. INRA – Maison des Sciences de l'Homme ed., Paris.

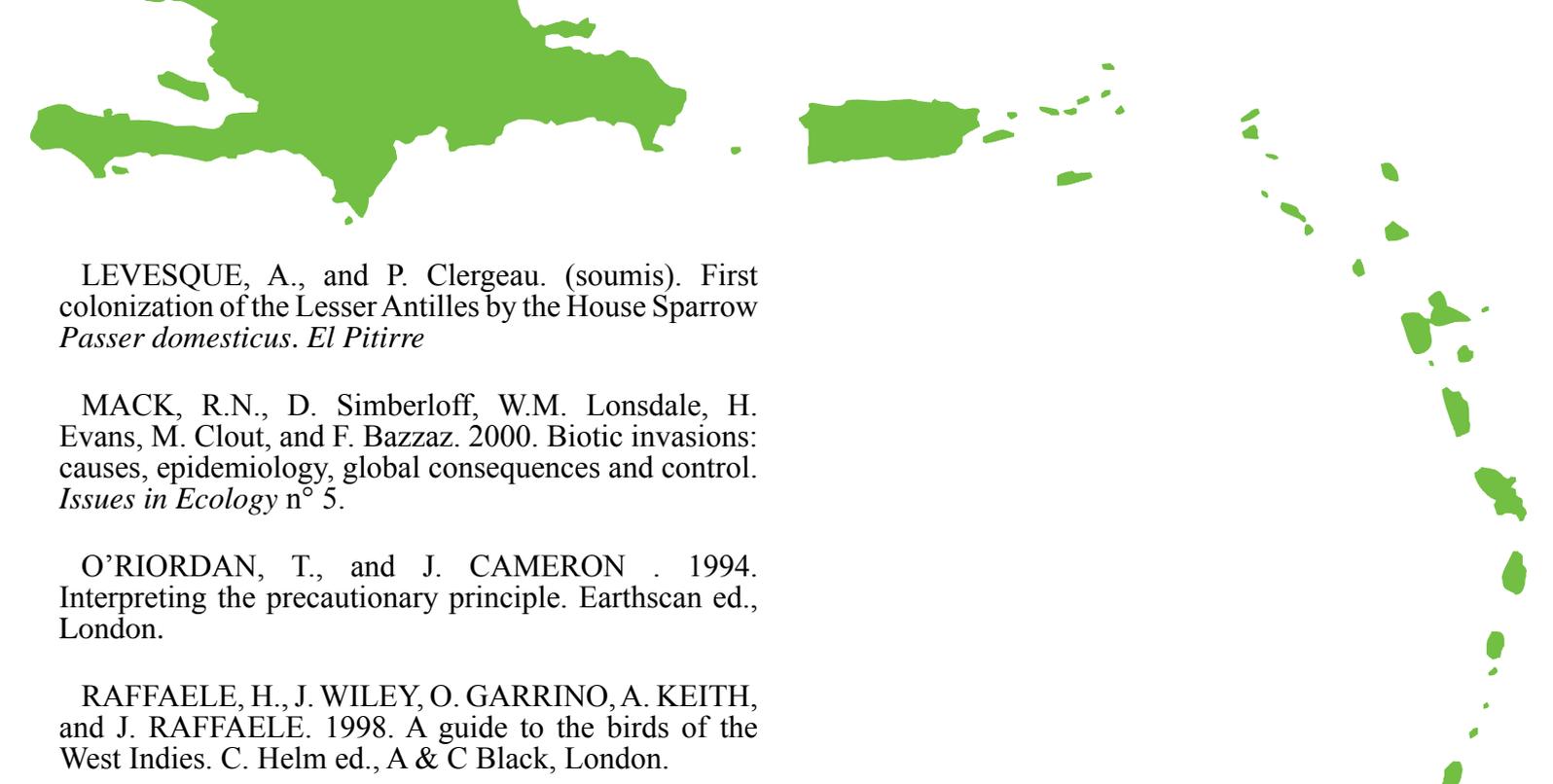
IUCN 2000. IUCN guidelines for the prevention of biodiversity loss due to biological invasion. IUCN, Gland, Switzerland.

JOHNSON, R. F., and K. L. GARRET. 1994. Population trends of introduced birds in western north America. pages 221-231 In J. R. Jehl, and N. K. Johnson ed. A century of avifaunal change in western North America, Studies in Avian Biology 15, C.O.S. publ., CA.

LEVESQUE, A. 1999. Oiseaux : observations remarquables en 1999. *Le Toto bois* 6:6.

LEVESQUE, A. 2001. Kronik Ornitho. *Le Toto-Bois* 9:4.





LEVESQUE, A., and P. Clergeau. (soumis). First colonization of the Lesser Antilles by the House Sparrow *Passer domesticus*. *El Pitirre*

MACK, R.N., D. Simberloff, W.M. Lonsdale, H. Evans, M. Clout, and F. Bazzaz. 2000. Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences and control. *Issues in Ecology* n° 5.

O'RIORDAN, T., and J. CAMERON . 1994. Interpreting the precautionary principle. Earthscan ed., London.

RAFFAELE, H., J. WILEY, O. GARRINO, A. KEITH, and J. RAFFAELE. 1998. A guide to the birds of the West Indies. C. Helm ed., A & C Black, London.

REITER, K.D., M.W. BRUNST, and R.H.SCHMIDT. 1999. Public attitudes toward wildlife damage management and policy. *Wildlife Society Bulletin* 27:746-758.

RIDGELY, R.S., and P.J. GREENFIELD. 2001. The bird of Ecuador. Cornell Univ. Press, New York.

SIBLEY, D.A. 2000. The Sibley Guide to Birds. Alfred A. Knopf ed., New York.

SOULE, M.E. 1990. The onslaught of alien species and other challenges in the coming decades. *Conserv. Biol.* 4:233-239.

SUMMERS-SMITH J.D. 1988. The Sparrows. Poyser, Calton.

WILEY, J.W. 2000. A bibliography of ornithology in the West Indies. *Proceedings of the Western Foundation of vertebrate Zoology* 7:1-187, California.

WILLIAMSON, M. 1996. Biological invasions. Chapman and Hall, London.





Evidence that eradicating black rats has boosted the recovery of rare reptiles and seabirds on Antiguan islands

Jennifer C. DALTRY, Karron J. JAMES, Andrea OTTO, Toby N. ROSS

Introduction

Survey area

The Lesser Antillean nation of Antigua and Barbuda is an archipelago of more than 50 islands, most of which are smaller than 10 hectares and situated less than three kilometres off the Northeast and East coast of Antigua. These coralline islands represent a number of globally threatened ecosystems, including Leeward Islands Dry Forests, Leeward Islands Xeric Shrub and Lesser Antilles Mangroves (nomenclature follows http://www.worldwildlife.org/wildworld/profiles/terrestrial_nt.html). Together, the offshore islands are internationally recognised as an Important Bird Area (Prosper *et al.*, 2009), Alliance for Zero Extinction site, and a CEPF Key Biodiversity Area (Wege *et al.* 2010) due to their important populations of endemic and globally threatened species.

More than one hundred species of birds have been recorded on Antigua's offshore islands, including breeding populations of West Indian whistling duck (*Dendrocygna arborea*, globally Vulnerable), white-crowned pigeon (*Patagioenas leucocephala*, globally Near-threatened), Caribbean brown pelican (*Pelecanus occidentalis occidentalis*, regionally Endangered), West Indian red-billed tropic bird (*Phaethon aethereus mesonauta*, regionally Vulnerable), and Least Tern (*Sterna antillarum*, regionally Vulnerable) (IUCN, 2010; Schreiber & Lee, 2000, for regional status assessments).

The biodiversity of the offshore islands also includes all of Antigua's endemic reptiles, including the Antiguan racer (*Alsophis antiguae*, Critically Endangered, now entirely restricted to the offshore islands), Antiguan ground lizard (*Ameiva griswoldi*, qualifying as Endangered), Antiguan spotted anole (*Anolis leachi*), and Antiguan dwarf gecko (*Sphaerodactylus elegantulus*). The islands' beaches provide a regionally important nesting area for hawksbill turtles (*Eretmochelys imbricata*, Critically Endangered), green turtles (*Chelonia mydas*, Endangered) and leatherback turtles (*Dermochelys coriacea*, Critically

Endangered). Known plants include a unique gold race of *Talinum cf. fruticosum*, endemic to the offshore islands, and lignum vitae (*Guaiacum officinale*, Endangered). There have been limited studies of the invertebrates, but an estimated 80% of non-flying insects are endemic to Antigua and Barbuda (Prof. Michael Ivie, Montana State University, pers. comm.). A rapid snail survey discovered a number of species on the offshore islands that were rare or absent from the main island of Antigua (Dr Paul Craze, University of Sussex, pers. comm.; Craze, 2002). The islands have no native terrestrial mammals and while bats may forage around the islands, no roosts have been confirmed here.

The offshore islands have suffered less from the deforestation and development that have eliminated many species on mainland Antigua. However, all but the smallest islets have been colonised by alien black or ship rats (*Rattus rattus*). Black rats are believed to have been accidentally transported to Antigua on European ships several centuries ago (Daltry, 2007).

Eradication of rats from selected islands

Efforts to eradicate black rats from some of the offshore islands began in 1995, when only 50 Antiguan racers remained, more than half of which had wounds consistent with rat bites (Daltry, 2006a). The racers, which had historically been distributed throughout Antiguan archipelago, survived only on Great Bird Island (8.4 hectares). The lead author and colleagues from Antigua, Europe and the USA formed the Antiguan Racer Conservation Project to save the lizard-eating snake from extinction.

Having identified the black rats as a threat to the snakes, the project team eradicated the rodents from Great Bird Island and the neighbouring Galley Islands at the end of 1995. To facilitate the re-introduction of Antiguan racers (ARCP, 1999), a further eight islands were cleared of rats in 1998 (Rabbit, Redhead, Lobster, Little Lobster, Codrington), 1999 (Maiden), 2001 (Green) and 2006 (York). In all 11 cases, the rats were removed using brodifacoum briquettes (Talon™ or Klerat™), distributed by hand at regular intervals across

the islands. Of the 11 islands, all but two (Maiden and Codrington) have been kept free of rats with permanent bait stations and regular monitoring. The methods for eradicating rats and the use of bait stations are described in more detail by Varnham *et al.* (1998) and Varnham (2005).

Both the removal of rats, and the present study, were conducted under the auspices of the Antiguan Racer Conservation Project, also called the Offshore Islands Conservation Programme (OICP). The programme's goal is to conserve the offshore island ecosystems of Antigua and Barbuda. The OICP is co-managed by the Environmental Awareness Group (which serves as the programmatic headquarters and employs the OICP Project Coordinator), Black Hills State University, Durrell Wildlife Conservation Trust, Fauna & Flora International, Government of Antigua & Barbuda, and Island Resources Foundation. For more information, see <http://www.eco-index.org/search/results.cfm?ProjectID=1418>

Within a few years of the rat removal programme commencing, OICP field workers and members of the public began reporting conspicuous changes in the ecology of the islands that had been cleared of rats. This paper will examine some of the evidence for these changes, using (1) a comparative study of the seabirds

and whistling ducks on offshore islands where rats are present versus those without rats, and (2) an analysis of historical data to detect changes over time in seabirds, whistling ducks, white-crowned pigeons, and snakes on restored islands. The aim of this preliminary analysis is to shed more light on the impacts that rats have on Lesser Antillean island biodiversity.

Methods

Comparative study of seabirds and whistling ducks on islands with rats and without rats

A rapid assessment of the seabirds nesting on the offshore islands was conducted by biologists Toby Ross and Susan Tallarico between 9 and 29 June 2010, timed to coincide with the summer breeding season for terns, noddies, and other seabirds. Twenty-four islands were selected – almost all of the uninhabited islands off the Northeast and East coast of Antigua – including islands with and without rats (Table 1). The island land areas were measured by Matthew Morton (Durrell Wildlife Conservation Trust) using ArcView™.

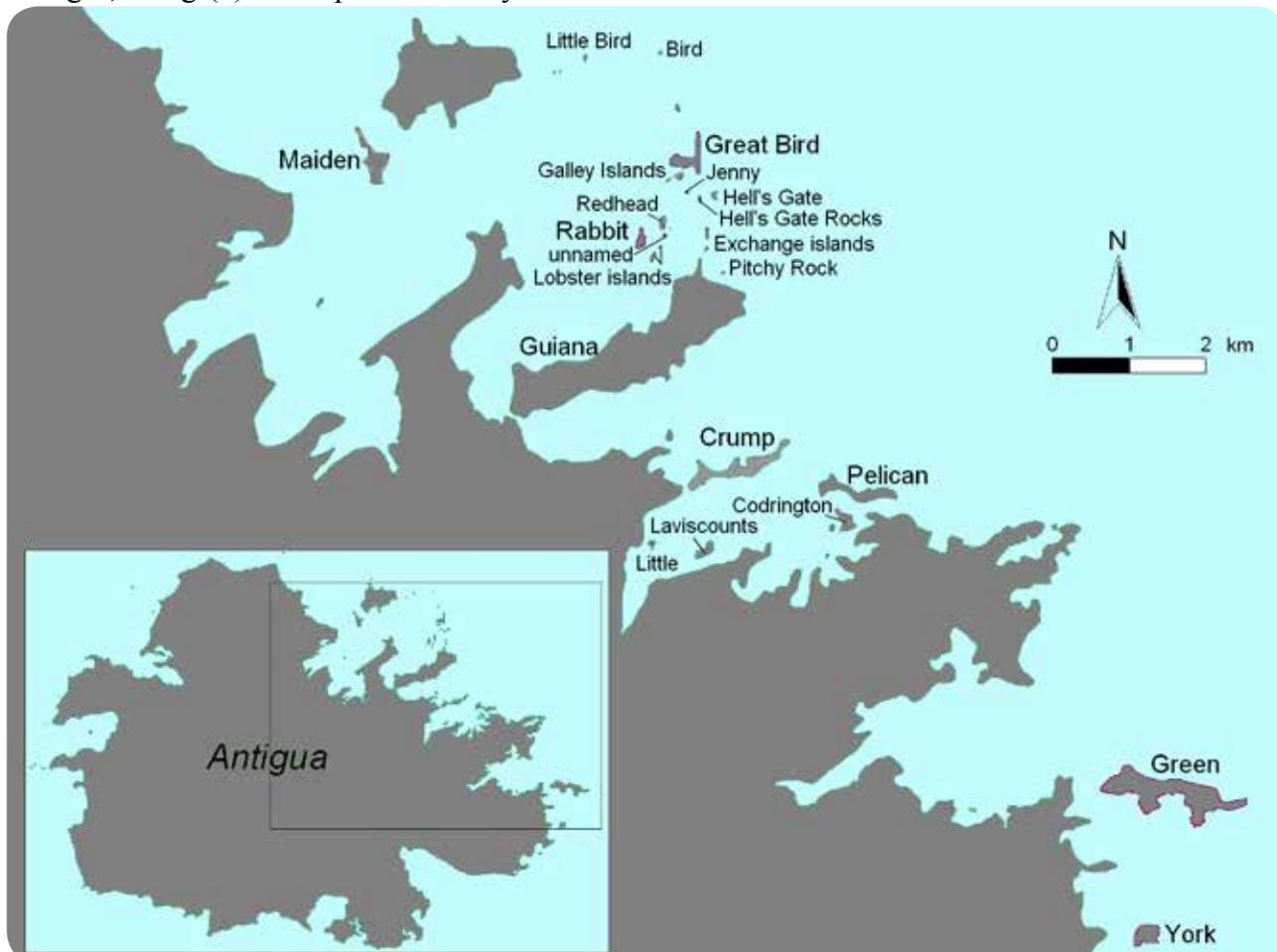
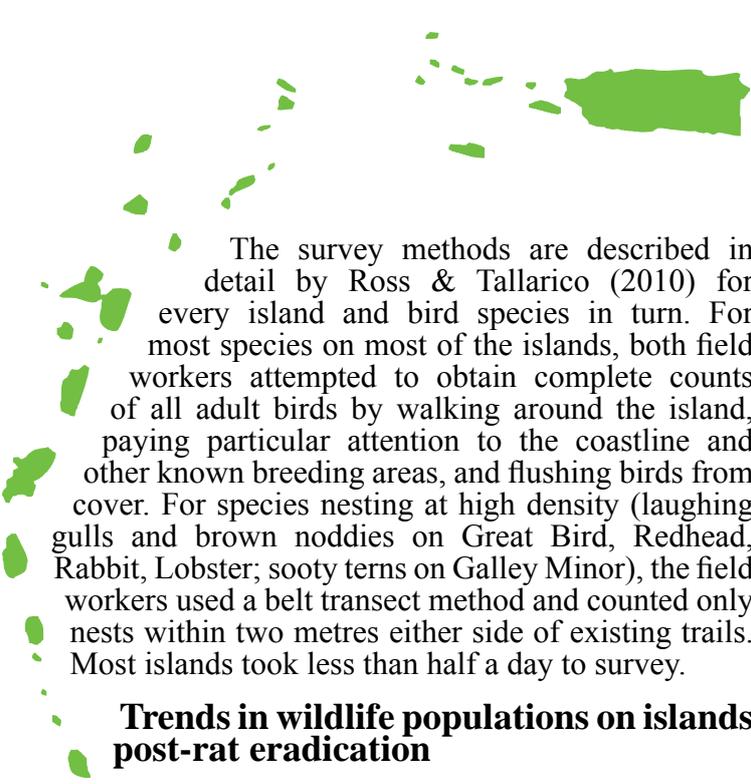


Figure 1. Map of the study area





The survey methods are described in detail by Ross & Tallarico (2010) for every island and bird species in turn. For most species on most of the islands, both field workers attempted to obtain complete counts of all adult birds by walking around the island, paying particular attention to the coastline and other known breeding areas, and flushing birds from cover. For species nesting at high density (laughing gulls and brown noddies on Great Bird, Redhead, Rabbit, Lobster; sooty terns on Galley Minor), the field workers used a belt transect method and counted only nests within two metres either side of existing trails. Most islands took less than half a day to survey.

Trends in wildlife populations on islands post-rat eradication

This component of the study focused exclusively on islands in Group B (i.e. islands that had been populated by black rats until OICP eradicated them) and considers the two main taxonomic groups for which data are available over ten years or more: birds and snakes. While some data exist for the offshore island snails (Craze, 2002), plants (Varnham, unpub. data) and lizards (e.g. Smith & Baum, 2000; Smith *et al.*, 2001; Smith & Colbert, 2002), these do not cover a sufficient time span to detect trends.

Birds

Contemporary and historical data on birds were collated by the authors from three main sources:

(i) The rapid survey of seabirds and West Indian whistling ducks conducted by Ross & Tallarico (2010) on all Group B islands in June 2010 (see previous section);

(ii) Multiple systematic surveys of seabirds conducted by Victor Joseph and co-workers on five islands (Great Bird, Green, Rabbit, Redhead, Lobster) between May and September, from 2004 and 2009. Every island was visited up to five times per year to obtain complete population counts or, for densely packed colonies, transect-based samples (see Sylvester & Joseph, 2004, and Joseph *et al.*, 2006, for further explanation of methods);

(iii) Opportunistic counts of West Indian whistling ducks, white-crowned pigeons and seabirds by other OICP field biologists (including Jenny Daltry, Andrea Otto and Junior Prosper) during hundreds of visits to the Group B islands between 1995 and 2010.

The highest confirmed counts for breeding species on every island every year were compiled on an Excel spreadsheet. Species for which data were available for fewer than four years on any given island were excluded from further analysis. For species for which both complete island counts and transect-

based samples were obtained, we used only the complete counts.

Snakes

The total number of Antiguan racer snakes on Great Bird Island was calculated almost every year between 1995 (shortly before the rats were eradicated) and 2010 by OICP researchers using a standardized mark-recapture method. Population sizes, with error margins, were calculated using Begon's weighted mean method (Begon, 1979). The census methods are described in detail by Daltry (2006b) and Daltry *et al.* (2003), and counts published for the period 1995-2007 (Daltry, 2007).

Antiguan racers were reintroduced to Rabbit (1999), Green (2002) and York (2008) after eradicating the black rats. Here, population sizes have been estimated annually using Vortex software (Morton, in prep.), corroborated by rapid surveys to assess relative abundance (number seen per unit time spent searching).

Since 1995, every racer captured by OICP personnel during surveys on Great Bird, Rabbit, Green and York has been measured, examined for signs of injury, and individually marked with a passive integrated transponder tag (AVID™). The OICP maintains a comprehensive database of all the snake tag numbers, biometrics and capture records. No Antiguan racers are known to occur on any of the other islands.

Results

Comparative study of seabirds and whistling ducks on islands with rats and without rats

Rapid surveys were conducted on 24 islands, listed in Table 1. They were divided into three categories: A: islands that have never been confirmed to have black rats ($n = 9$); B: islands that were cleared of black rats by the OICP and are currently rat-free ($n = 9$); and C: islands that currently have black rats present ($n = 6$). Eight species of seabirds were observed, together with West Indian whistling ducks. Table 1 shows the number of bird breeding pairs recorded on each island surveyed.

The most striking finding was that zero seabirds or whistling ducks were detected on any of the islands that currently have rats, despite Group C containing the greatest diversity of island sizes and being widely spread throughout the survey area. Conversely, seabirds and/or whistling ducks were observed on all nine islands in Group B and all but three of the (very small) islets in Group A. The variation between the total number of breeding pairs recorded on islands in Groups A, B and C is statistically significant (one-way ANOVA: $df = 2$, $F = 3.62$, $p = <0.045$).

Within the rat-free Groups A and B, the distribution of different species was uneven. Brown boobies were recorded only on Great Bird, for example, while the majority of brown pelicans were on Rabbit. The islands with the greatest numbers of birds were Great Bird, Rabbit and Lobster, all in Group B. Relative to

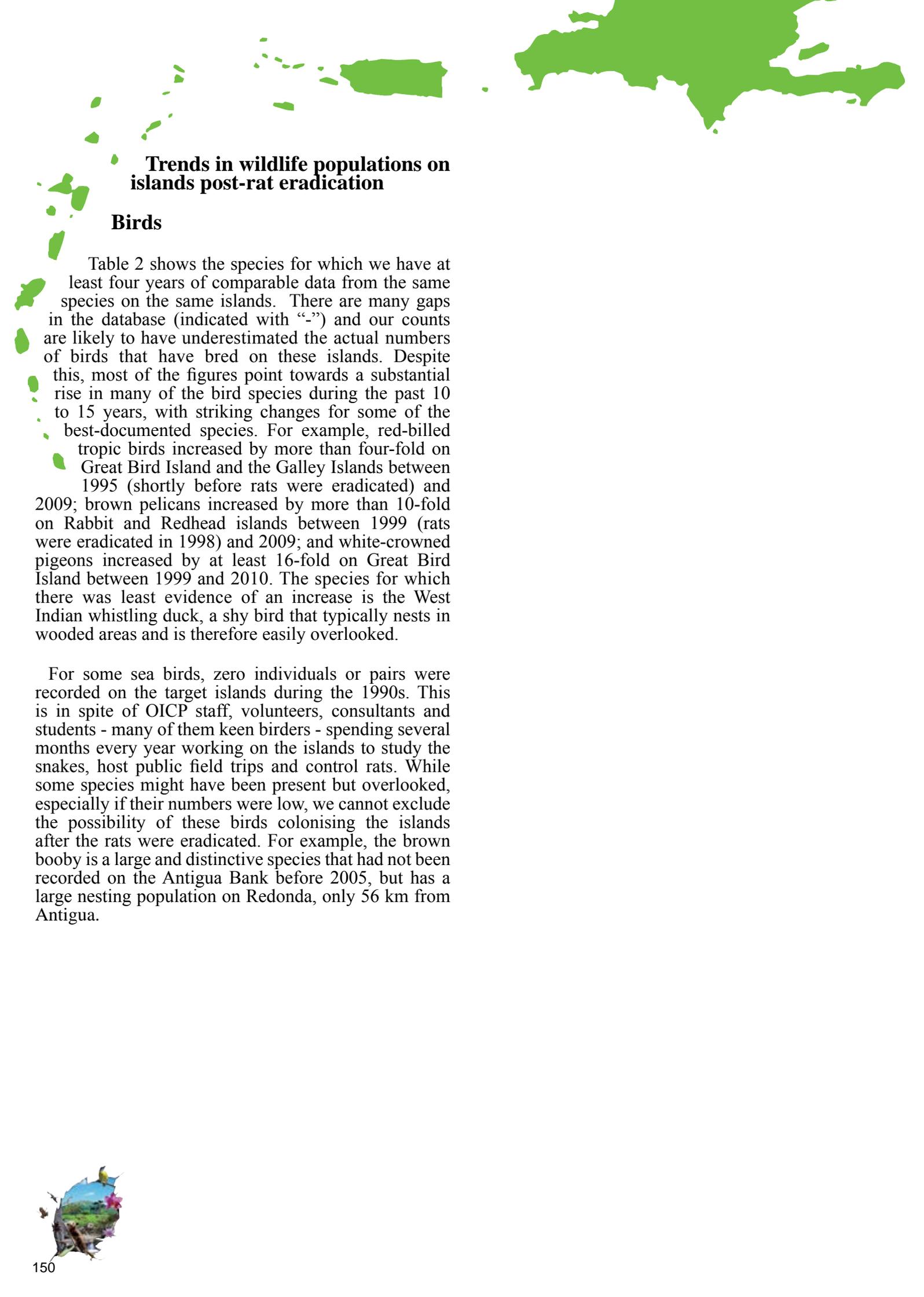
their size, islands that were cleared of rats most recently, Green and York, had the fewest birds (equivalent to 0.1 and 1.9 pairs of seabirds per hectare, respectively).

Table 1. Seabirds and whistling ducks recorded on offshore islands off the Northeast and East coast of Antigua in June 2010.

For Group B islands, years in square brackets denote when black rats were eradicated. The bird counts show number of breeding pairs. Code names were provided by the Institute for Bird Populations (www.birdpop.org): RBTR – red-billed tropic bird; LAGU – laughing gull; BRPE – brown pelican; BRNO – brown noddy; BRBO – brown booby; BRTE – bridled tern; SOTE – sooty tern; ROTE – royal tern; WIWD – West Indian whistling duck.

Island	Area (ha)	Bird species								
		RBTR	LAGU	BRPE	BRNO	BRBO	BRTE	SOTE	ROTE	WIWD
A – ISLANDS NEVER RECORDED TO HAVE RATS										
Bird	0.58	BRPE	0	0	0	0	0	0	0	0
Exchange Major	0.49	BRNO	0	0	2	0	1	0	1	1
Exchange Minor	0.19	BRBO	0	0	0	0	2	10	5	0
Jenny	0.07	BRTE	1	0	8	0	3	0	0	0
Hells Gate	0.36	SOTE	9	0	28	0	3	0	0	0
Hells Gate Rocks	<0.1	ROTE	0	0	0	0	0	0	0	0
Little Bird	0.15	WIWD	8	0	15	0	15	0	0	0
Pitchy Rock	<0.1	0	0	0	0	0	1	0	2	0
Unnamed	<0.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Sub-total A	<2.14	0	18	0	53	0	25	10	8	1
B – ISLANDS FROM WHICH RATS WERE ERADICATED										
Galley Major [1995]	0.59	3	27	0	24	0	5	0	0	0
Galley Minor [1995]	0.17	0	0	0	0	0	1	5	0	0
Great Bird [1995]	8.40	2	56	0	3	37	0	180	0	1
Green [2001]	45.19	4	0	0	0	0	0	0	0	0
Little Lobster [1998]	0.06	0	6	0	0	0	0	0	0	0
Lobster [1998]	0.40	0	68	0	0	0	1	0	0	0
Rabbit [1998]	2.14	0	73	20	37	0	0	6	0	3
Redhead [1998]	0.91	0	41	6	14	0	0	0	0	0
York [2006]	6.99	1	0	1	0	0	11	0	0	0
Sub-total B	64.85	10	271	27	78	37	18	191	0	4
C – ISLANDS WHICH CURRENTLY HAVE RATS										
Codrington	4.48	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Crump	20.58	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Guiana	184.00	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Laviscounts	3.66	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Maiden	8.33	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pelican	13.36	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Sub-total C	234.41	0	0	0	0	0	0	0	0	0
GRAND TOTAL	301	10	289	27	131	37	43	201	8	5





Trends in wildlife populations on islands post-rat eradication

Birds

Table 2 shows the species for which we have at least four years of comparable data from the same species on the same islands. There are many gaps in the database (indicated with “-”) and our counts are likely to have underestimated the actual numbers of birds that have bred on these islands. Despite this, most of the figures point towards a substantial rise in many of the bird species during the past 10 to 15 years, with striking changes for some of the best-documented species. For example, red-billed tropic birds increased by more than four-fold on Great Bird Island and the Galley Islands between 1995 (shortly before rats were eradicated) and 2009; brown pelicans increased by more than 10-fold on Rabbit and Redhead islands between 1999 (rats were eradicated in 1998) and 2009; and white-crowned pigeons increased by at least 16-fold on Great Bird Island between 1999 and 2010. The species for which there was least evidence of an increase is the West Indian whistling duck, a shy bird that typically nests in wooded areas and is therefore easily overlooked.

For some sea birds, zero individuals or pairs were recorded on the target islands during the 1990s. This is in spite of OICP staff, volunteers, consultants and students - many of them keen birders - spending several months every year working on the islands to study the snakes, host public field trips and control rats. While some species might have been present but overlooked, especially if their numbers were low, we cannot exclude the possibility of these birds colonising the islands after the rats were eradicated. For example, the brown booby is a large and distinctive species that had not been recorded on the Antigua Bank before 2005, but has a large nesting population on Redonda, only 56 km from Antigua.



Table 2. Number of breeding pairs of birds recorded on Great Bird, Galley Major and Galley Minor islands.

Rats were eradicated in 1995. Column headings indicate years from 1995 to 2010. Figures show complete or near-complete island counts only (transect samples are not shown). No surveys were carried out during or before 1994. Years for which no comparable data are available are indicated with ‘-’.

Species	Year										Comments						
	1995	1996	1997	1998	1999	2000	2001	2002	2003	2004		2005	2006	2007	2008	2009	2010
Red-billed tropic bird	5	-	6	12	16	15	20	-	16	-	-	-	-	21	23	-	Winter counts only
Laughing gull	-	-	-	-	0	-	40	-	-	75	-	-	-	200	-	>160	Summer counts only
Brown noddy	-	-	-	0	0	-	0	-	-	0	-	0	-	9	-	17	Summer counts only
Brown booby	-	-	-	0	0	-	0	-	-	0	5	11	18	>4	-	37	Summer counts only
Bridled tern	-	-	-	-	0	-	50	-	-	>5	-	78	180	-	-	>150	Summer counts only
Sooty tern	-	-	-	-	-	-	100	-	-	>10	-	430	>400	-	-	500	Summer counts only
White-crowned pigeon	-	-	-	-	5	-	20	-	-	28	-	89	273	>100	-	>82	Summer counts only
West Indian whistling duck	-	-	-	2	3	2	2	-	1	-	-	4	2	4	-	3	Summer counts only





Table 3. Number of breeding pairs of birds recorded on Rabbit, Redhead and Lobster islands, 1999-2009.

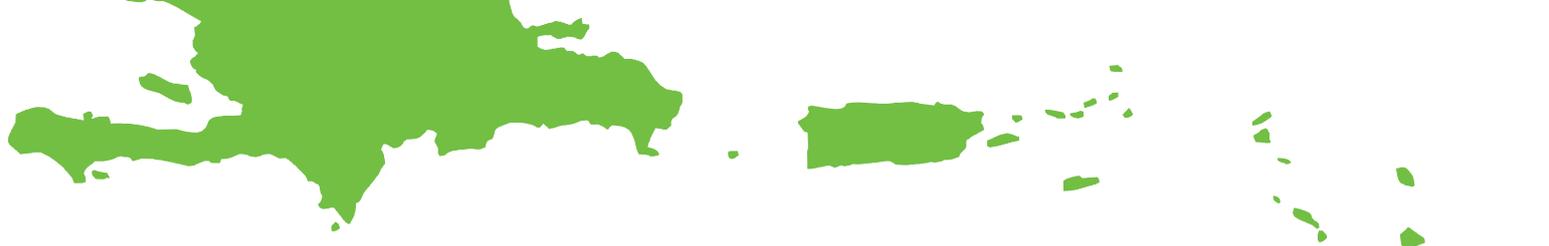
Rats were eradicated from these islands in 1998. Figures show complete or near-complete island counts only (transect samples are not shown). No surveys were carried out during or before 1997. Gaps in data are indicated with '-':

Species	Year											Comments		
	1998	1999	2000	2001	2002	2003	2004	2005	2006	2007	2008		2009	
Laughing gull	-	18	-	>10	30	-	-	-	335	425	549	-	-	Winter counts only
Brown pelican	2	4	-	5	-	-	-	41	56	61	-	-	>49	Summer counts only
Brown noddy	-	5	-	8	-	-	-	198	255	321	-	-	-	Summer counts only
Brown booby	-	0	-	0	-	-	-	7	-	0	-	-	0	Summer counts only
Bridled tern	-	0	-	0	-	-	-	36	39	40	-	-	-	Summer counts only
Sooty tern	-	0	-	0	-	-	>8	131	329	510	-	-	-	Summer counts only
White-crowned pigeon	-	0	-	-	-	-	-	126	190	211	-	-	-	Summer counts only
West Indian whistling duck	-	3	-	0	-	-	6	-	1	-	-	-	3	Summer counts only

Table 4. Number of breeding pairs of birds recorded on Green Island (rats eradicated 2001)

Rats were eradicated from this island in 2001 and no surveys were conducted in 2000 or earlier. Gaps in data are indicated with '-':

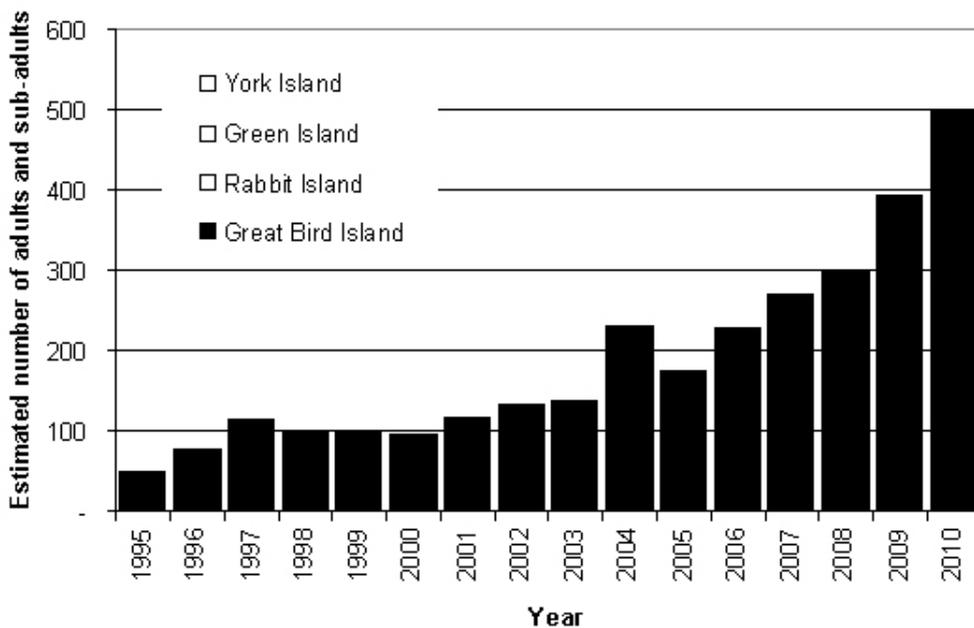
Species	Year										Comments	
	2001	2002	2003	2004	2005	2006	2007	2008	2009			
Red-billed tropic bird	11	5	-	-	-	-	23	23	>40	-	-	Winter counts only
Roseate tern	0	-	10	-	-	9	13	13	-	-	-	Summer counts only
West Indian whistling duck	3	-	-	-	-	6	1	1	2	-	-	Summer counts only



Snakes

Figure 2 shows changes in the number of Antiguan racers from 1995 to 2010. These figures include a census conducted on Great Bird Island in 1995 shortly before rats were eradicated, which found only 50 ± 7 individuals remained. While the number of racers has fluctuated on Great Bird, this population has never returned to its pre-rat eradication low point. In 2010, the island population reached a record high of 161 ± 39 . This rise is in spite of the fact that 70 racers were removed from Great Bird between 1999 and 2010 to re-establish the species on Rabbit, Green and York islands. All three re-introductions have been successful in the absence of rats, and the estimated total population on all four rat-free islands exceeded 500 adults and subadults in 2010.

Figure 2. Changes in the populations of Antiguan racers on the offshore islands
The census in 1995 was conducted before the rat eradication programme began.



The body condition and survival rates of the Antiguan racers has also improved significantly since 1995. The maximum recorded snout-vent length of Antiguan racers captured on Great Bird Island has increased steadily from 71.1 cm in 1995 (Daltry & Day, 1996) to 105.5 cm in 2010 (pers. obs.), a clear sign that some snakes are attaining a greater age. One female tagged as a young adult in 1997 was recaptured in 2010, proving she had reached at least 15 years of age. Conversely, all of the individuals observed before rats were eradicated were small and none were inferred to have been more than four or five years of age. During the same period, the percentage of captured individuals with the ends of their tails missing (an indicator of predation pressure) fell from 42% in 1995 ($n = 43$, Daltry, 2006a) to 3.6% in 2010 ($n = 83$). Snakes cannot regenerate their tails, but the wound heals to form a rounded end. The majority of

such wounds observed in the population after 1995 were in older individuals, fully healed and probably originated when rats were present.

Discussion

This preliminary assessment of wildlife data gathered by OICP over 15 years has yielded strong circumstantial evidence that the presence of black rats has a highly negative impact on native birds and snakes. Not only do rat-free islands support significantly more birds and Antiguan racers than islands with rats, but the numbers of snakes and most bird species increase after rats are removed. While this study focused chiefly on seabirds and Antiguan racers, for which

we have quantitative population data, OICP personnel and other regular visitors to the offshore islands have perceived that a variety of land birds, lizards and butterflies have also become more abundant on islands cleared of rats.

Other factors affecting spatial and temporal variation in wildlife populations

Are there any other factors that could account for the patterns observed? In spite of their close proximity, the offshore islands of Antigua are naturally diverse in terms of size, topography and species composition, and there are many variables acting on the seabirds and other wildlife. For example, several islands receive large numbers of human visitors, who could potentially

have a highly detrimental effect upon nesting seabirds and other wildlife. However, the most popular island, Great Bird (which has seen visitor numbers rise from 17,000 in the mid 1990s to over 40,000 in 2010), has also shown some of the best improvements in bird and racer population sizes during the study period.

In addition to controlling rats, the OICP has taken a number of actions to conserve the offshore islands. The translocation of racers from Great Bird to Rabbit, Green and York islands to reintroduce the species, for example, has clearly been a key factor in enabling the total racer population to increase (Daltry *et al.*, 2010). This programme also has a long history of education and awareness activities to encourage more responsible behaviour among the islands' many



users (e.g. McCauley 1999a,b). Thanks to this work, and to other environmental education initiatives in Antigua, more people have become sensitised to the importance of the offshore islands, and cases of deliberate abuses of wildlife (e.g., taking seabird eggs, killing snakes, cutting trees) have become scarce. Improvements in public awareness could have facilitated the recovery of wildlife on the Group B islands, but cannot explain why the rat-infested islands persist in having low biodiversity, especially as most of those are rarely visited by people.

Climate is another possible cause of temporal variation in wildlife populations. A number of hurricanes have taken place during the survey period, for example, including Hurricanes Luis (1995), Georges (1998), Jose (1999), and Earl (2010), which could have affected wildlife numbers. The population of Antiguan racers dropped by 20% during Hurricane Georges, for example, probably due to the lower parts of Great Bird Island being inundated by storm surges (Cooper *et al.*, 1998). Climatic factors can hardly account for the lack of birds on the (rat-infested) Group C islands, however, which experience exactly the same weather conditions as Groups A and B (*Table 1*).

Potentially the most important complicating variable in this study is the presence of other alien invasive species on the offshore islands that could affect birds and snakes directly or indirectly. For example, York Island had feral goats (*Capra hircus*) until 2009, Guiana Island still has feral sheep (*Ovis aries*), fallow deer (*Dama dama*) and small Asian mongooses (*Herpestes javanicus*), while Codrington Island had feral llamas (*Lama glama*) until 1996 and is close enough to the main of Antigua for mongooses to swim across. Small Asian mongooses have been implicated in the decline of many species of birds (Hays & Conant, 2007) and West Indian colubrid snakes (Henderson & Sajdak, 1986), but have colonised only three of the offshore islands. Therefore, while mongooses and other alien species undoubtedly present a threat to native biodiversity, their distribution cannot account fully for the patterns we have observed.

How black rats affect native birds and reptiles

While we cannot wholly dismiss the influence of other variables above, our inference that black rats have a severe impact on native birds and reptiles is not surprising. Black rats have been strongly implicated in the decline and even extinction of a wide range of native species around the world, especially on islands (Townsend *et al.*, 2006; Varnham, 2010, and references therein). High densities of rats can exert various forms of pressure on birds and reptiles, including preying on eggs, young and even adults, depleting the native animals' food supply, and reducing the quality of their habitat.

On Antiguan islands with black rats, OICP staff and volunteers have observed eggs of birds and marine turtles that have been gnawed into, including entire clutches of West Indian whistling duck eggs (J. Daltry, pers. obs.). Before rats were eradicated from Great Bird Island, approximately half of the Antiguan racer population exhibited injuries consistent with rodent bites, and none had attained old age. (Whether the rats were motivated by hunger or fear to attack the snakes is unknown. Studies of the racers' diet found no evidence of the snakes eating the rats: Daltry & Day, 1996). The presence of a high density of black rats could also suppress the racer's prey base, both by feeding on lizard eggs and young, and preying on the invertebrates that support the lizard populations. Paul Craze (2002 and pers. comm.), for example, observed that the Antiguan islands cleared of rats supported a greater diversity and density of snails than islands with rats present.

Although we lack quantitative data on the flora of the offshore islands, photographs of the offshore islands provide evidence of a significant increase in plant biomass after rats are eradicated. One of the most striking examples of this is Great Bird, the first Antiguan island to be cleared of rats. Figures 3a and 3b show there has been a marked decrease in the amount of exposed sand and an increase in trees and large bushes.

Figure 3. Fixed point photographs of Great Bird Island before rats were eradicated in 1995 (a) and 15 years later (b).



a) 1995 (Mark Day, FFI)



b) 2010 (Jenny Daltry, FFI-OICP)



Similar effects have been observed on vegetation on other islands following the removal of rats that feed on seeds, shoots and roots (e.g. Varnham, 2010, and references therein). Such gross changes to the habitat could affect native wildlife populations, positively or negatively. White-crowned pigeons, for example, favour taller shrubs and trees for nesting (pers. obs.).

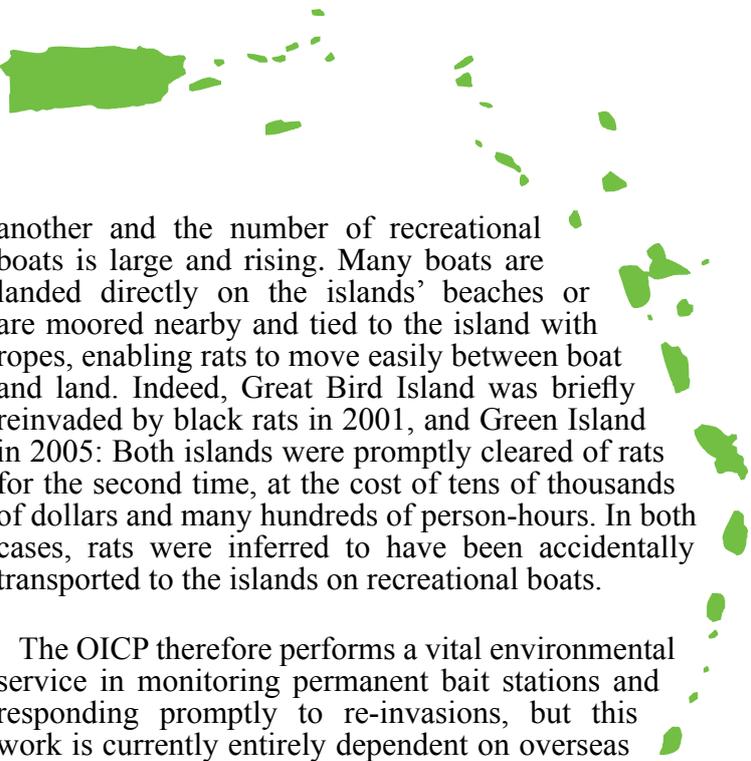
It is tempting to assume that by removing rats, the subsequent increases in bird populations can be attributed to increased fledgling survival alone. The true picture is probably more complicated than this, because rat-free islands can draw in birds from adjoining areas (Prof. Michael Brooke, Cambridge University, pers. comm.). In support of this hypothesis, Tables 2-4 show zero breeding pairs of certain species when records began (e.g. white crowned pigeon, laughing gull and brown booby on Great Bird Island), which indicates these species colonised the islands after rats were removed. Such immigration could account in part for both the rising numbers of birds seen on rat-free islands (Group B) and the lack of birds on islands that still have rats (Group C).

Next steps in Antigua

One of the obvious design weaknesses in the present study is that we have few data on the abundance of native animals and plants on the Group B islands before rats were eradicated. Most of our island data sets begin the same year that rats were removed. Furthermore, we failed to ensure a wide range of species were monitored. Our bird records during the 1990s were somewhat ad-hoc, because most of the islands appeared to be largely devoid of birdlife. It did not occur to OICP members that this might change dramatically after rats were removed!

One lesson we must draw from this is that before restoring any more islands, a more comprehensive monitoring programme should be established and data collected at regular intervals, before and after rats are removed. The monitoring protocols should address a variety of taxa, including reptiles, land birds, seabirds, invertebrates, and plants, using whole island counts (for large species) or random stratified sampling with quadrats, transects and/or point counts. Ideally, the same monitoring system should be applied to rat-infested islands nearby, to serve as controls. This approach would allow for a more robust and holistic analysis of the impacts of rats on the offshore island ecosystems, and the changes that take place after rats are removed.

Despite its shortcomings, the present study confirms that removing black rats is highly beneficial to Antigua's native biodiversity. To maintain robust populations of birds and racers, it is imperative to keep the offshore islands rat-free. The risk of re-invasion is worryingly high because the islands are in close proximity to one



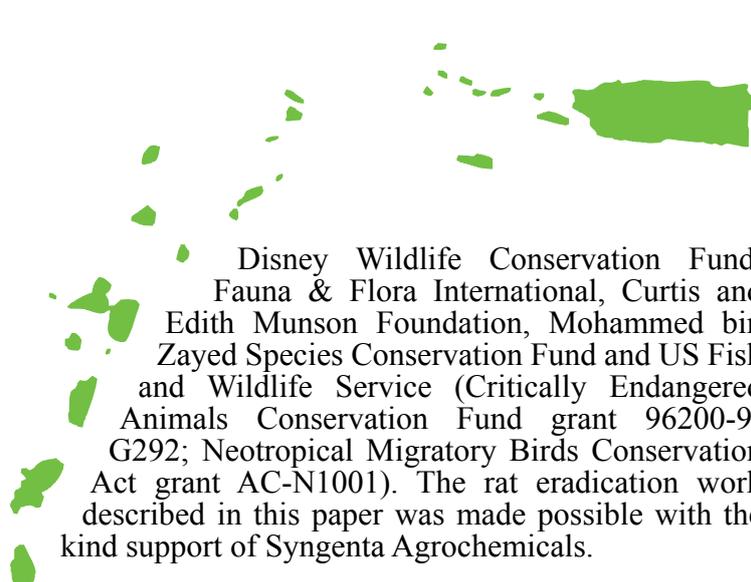
another and the number of recreational boats is large and rising. Many boats are landed directly on the islands' beaches or are moored nearby and tied to the island with ropes, enabling rats to move easily between boat and land. Indeed, Great Bird Island was briefly reinvaded by black rats in 2001, and Green Island in 2005: Both islands were promptly cleared of rats for the second time, at the cost of tens of thousands of dollars and many hundreds of person-hours. In both cases, rats were inferred to have been accidentally transported to the islands on recreational boats.

The OICP therefore performs a vital environmental service in monitoring permanent bait stations and responding promptly to re-invasions, but this work is currently entirely dependent on overseas funding, which cannot be guaranteed to continue. It is hoped that funding to sustain this service could be recouped from the tourism industry that takes paying visitors to enjoy the restored islands, either through voluntary donations or passing on a small charge (e.g. 50 cents) to each customer. The recent establishment of the North East Marine Management Area, a 3,100-hectare multiple-use marine protected area that encompasses all of the islands in this study, could provide the framework for establishing entry fees and ensure that a portion of the revenue is invested in controlling alien invasive species.

Acknowledgements

The Antiguan Racer Conservation Project forms part of the Offshore Islands Conservation Programme, co-managed by the Forestry Unit (Ministry of Agriculture, Lands, Housing and Environment), Environmental Awareness Group, Durrell Wildlife Conservation Trust, Island Resources Foundation, Fauna & Flora International and Black Hills State University. The authors thank everyone who have contributed their valuable time to planning, implementing and monitoring the conservation of the offshore islands over many years, including Donald Anthonyson, Mike Appleton, Steve Ashton, Quentin Bloxam, Kevin Buley, Mykl Clovis, Dr Brian Cooper, Gillian Cooper, Mark Day, Kim Derrick, Kelvin Drew, Calvin Fenton, Joanne Ford, the Fuller family, Carole-Faye George, Collie Gardner, Richard Gibson, Algernon Grant, Harmony Hall, John Hartley, McRonnie Henry, Philmore James, Victor Joseph, Florita Kentish, Ato Lewis, Kevel Lindsay, Trisha Lovell, Cortright Marshall, Carole McCauley, Lucia Mings, the Mill Reef Club, Matthew Morton, Dr Reg Murphy, Aldrick and Ruth Nicholas, Lia Nicholson, Sean Peters, Polly Phillipot, Kohylah Piper, Junior Prosper, Dr Brian Smith, Tahambay Smith, Ingrid Sylvester, Susan Tallarico, Adriel Thibou, Everette Williams, Karen Varnham and Richard Young. Fieldwork and the preparation of this manuscript were supported by





Disney Wildlife Conservation Fund, Fauna & Flora International, Curtis and Edith Munson Foundation, Mohammed bin Zayed Species Conservation Fund and US Fish and Wildlife Service (Critically Endangered Animals Conservation Fund grant 96200-9-G292; Neotropical Migratory Birds Conservation Act grant AC-N1001). The rat eradication work described in this paper was made possible with the kind support of Syngenta Agrochemicals.

References

ARCP - Antigua Racer Conservation Project (1999) *Re-introduction of the Antigua Racer (Alsophis antiguae)*. Proposal to the IUCN/SSC Re-introduction Specialist Group from the Antigua Racer Conservation Project, Fauna & Flora International, Cambridge, UK.

BEGON, M. (1979) *Investigating Animal Abundance*. Edward Arnold, London.

COOPER, G., DERRICK, F., DERRICK, K., MCCAULEY, C., LINDSAY, K. & COOPER, B. (1998) *Post-Hurricane Georges Assessment*. Report to the Antigua Racer Conservation Project, Environmental Awareness Group, St Johns, Antigua.

CRAZE, P. (2002) Antigua land snails benefit from snake conservation. *Tentacle (Newsletter of the IUCN/SSC Mollusc Specialist Group)*, 10, 15-16.

DALTRY J.C. (2006a) Control of the black rat *Rattus rattus* control for the conservation of the Antigua racer snake *Alsophis antiguae* on Great Bird Island, Antigua. *Conservation Evidence* (2006), 3, 28-29.

DALTRY J.C. (2006b) The effect of black rat *Rattus rattus* control on the population of the Antigua racer snake *Alsophis antiguae* on Great Bird Island, Antigua. *Conservation Evidence* (2006), 3, 30-32.

DALTRY, J.C. (2007) An introduction to the herpetofauna of Antigua, Barbuda and Redonda, with some conservation recommendations. *Journal of Applied Herpetology*, 4, 97-130.

DALTRY, J.C. & DAY, M.L. (1996) *The Status, Distribution and Natural History of the Antigua Racer (Alsophis antiguae): Findings of the First Field Study*. Antigua Racer Conservation Project Report No. 1., Fauna & Flora International, Cambridge, UK.



DALTRY, J.C., BLOXAM, Q., COOPER, G., DAY, M.L., HARTLEY, J., HENRY, M., LINDSAY, K. & SMITH, B.E. (2001) Five years of conserving the 'world's rarest snake', the Antigua racer *Alsophis antiguae*. *Oryx*, 35, 119-127.

DALTRY, J.C., MORTON, M., SMITH, B.E., & SYLVESTER, I. (2003) 2003 *Antigua Racer Census and Reintroduction*. Antigua Racer Conservation Project, St John's, Antigua & Barbuda.

HAYS, W.S.T. & CONANT, S. (2007) Biology and impacts of Pacific island invasive species 1: a worldwide review of effects of the small Indian mongoose, *Herpestes javanicus* (Carnivora: Herpestidae) *Pacific Science*, 61, 3-16.

HENDERSON, R.W. & SAJDAK, R.A. (1986) West Indian racers: a disappearing act or a second chance? *Lore* 36, 13-18.

IUCN (2010) *IUCN Red List of Threatened Species. Version 2010.3*. <<http://www.iucnredlist.org>>. Downloaded on 02 September 2010.

JOSEPH, V., PROSPER, J. & OTTO, A. (2006) *Report on Seabird Surveys 2006: North Sound Islands, Green Island and Redonda of Antigua West Indies*. Antigua Racer Conservation Project, Environmental Awareness Group, St John's, Antigua.

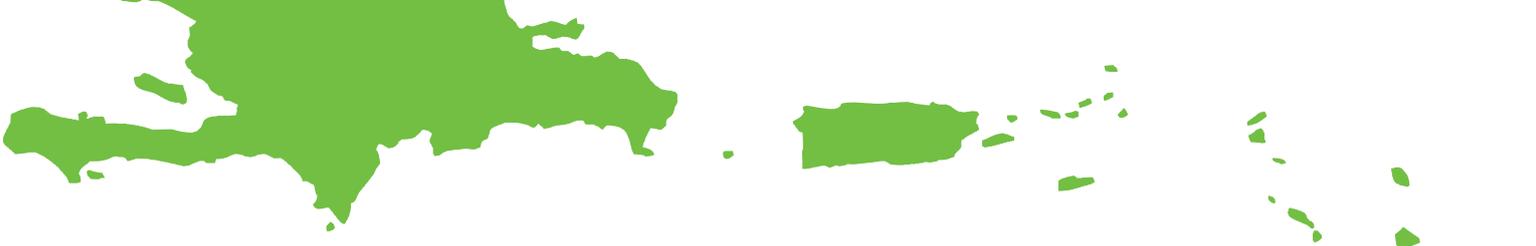
MCCAULEY, C. (1999a) *Environmental Education Status Report*. Antigua Racer Conservation Project, Report No. 6. Environmental Awareness Group, St John's, Antigua.

MCCAULEY, C. (1999b) *Report on Offshore Island Workshop for Tour Operators*. Antigua Racer Conservation Project, Environmental Awareness Group, St John's, Antigua.

PROSPER, J., JOSEPH, V., OTTO, A. & PROSPER, S. (2009) Antigua and Barbuda. In (D.C. Wege and V. Anadon-Irizarry, eds) *Important Bird Areas in the Caribbean: Key Sites for Conservation*, pp. 35-46. BirdLife International, Cambridge, UK.

ROSS, T. & TALLARICO, S. (2010) *Antigua Offshore Island Seabird Surveys*. Report to the Offshore Islands Conservation Programme, Environmental Awareness Group, St John's, Antigua.





SCHREIBER, E.A. & LEE, D.S. (eds) (2000) *Status and Conservation of West Indian Seabirds*. Society of Caribbean Ornithology Special Publication 1, Ruston, Louisiana, USA.

SMITH, B.E. & BAUM, R.E. (2000) *Surveys of the Lizards Anolis wattsi and Ameiva griswoldi on Antigua Offshore Islands I. Summer 1999*. Antigua Racer Conservation Project. Report No. 5, Black Hills State University, Spearfish, USA.

SMITH, B.E. & COLBERT, P.L. (2002) *Surveys of the Lizard Anolis wattsi on Antigua Offshore Islands III: Summer 2001*. Antigua Racer Conservation Project Report No. 7. Black Hills State University, Spearfish, USA.

SMITH, B.E., BAUM, R.E., MASSIE, J.L., & DAVIS, O. (2001) *Surveys of the Lizards Anolis wattsi and Ameiva griswoldi on Antigua Offshore Islands*. Antigua Racer Conservation Project Report No. 6, St John's, Antigua.

SYLVESTER, I. & JOSEPH, V. (2004) *Seabird Colony Status Report for Antigua, Barbuda and Selected Offshore Islands of Antigua, West Indies*. Offshore Islands Conservation Programme, Environmental Awareness Group, St John's, Antigua.

TOWNS, D.R., ATKINSON, I.A.E. & DAUGHERTY, C.H. (2006). Have the harmful effects of introduced rats on islands been exaggerated? *Biological Invasions*, 8, 863-891.

VARNHAM, K.J. (2005) Rats and the Antigua racer snake. *Biological Sciences Review*, 18, 7-10.

VARNHAM, K. (2010) *Invasive Rats on Tropical Islands: Their History, Ecology, Impacts and Eradication*. RSPB Research Report No. 41. Royal Society for the Protection of Birds, Sandy, Bedfordshire, UK.

VARNHAM, K., ROSS, T., DALTRY, J., DAY, M., COOPER, G. & LINDSAY, K. (1998) Recovery of the Antigua racer. *Aliens (Journal of the IUCN/SSC Invasive Species Specialist Group)*, 8, 21.

WEGE, D.C., RYAN, D., VARTY, N., ANADÓN-IRIZARRY, V. & PÉREZ-LEROUX, A. (2010) *Ecosystem Profile: The Caribbean Islands Biodiversity Hotspot*. Critical Ecosystems Partnership Fund, Conservation International, Washington DC, USA.



Etat de la connaissance naturaliste relative au Moqueur gorge blanche à la Martinique

Alexis Georges TAYALAY

La Réserve Naturelle de la Caravelle a été créée par l'arrêté interministériel du 2 mars 1976. Elle occupe l'extrémité orientale de la presqu'île du même nom, qui se situe à peu près au milieu de la côte est de la Martinique, sur le territoire de la commune de Trinité. Ce prolongement s'étend sur une longueur d'environ dix kilomètres et une largeur de un kilomètre. La réserve naturelle couvre une superficie de 388 ha, avec un relief varié de mornes, de ravins, de côtes découpées en baies, anses et falaises, exposées à l'hydrodynamisme marin. L'occupation de la presqu'île remonte à la colonisation française, avec le défrichement de l'est de l'île par les Français, vers 1658.

A la fin du XVIIIe siècle, la Presqu'île de la Caravelle n'a pas échappé au déboisement en vue de la culture de la canne, l'exploitation du bois, ou l'élevage. Cependant, ces dégradations n'ont pas été irréversibles. La déprise agricole a permis la reconstitution progressive des milieux naturels, caractérisés par une végétation très diversifiée : mangrove, forêt d'arrière plage, fourrés, forêt sèche, etc. Une dynamique de reconquête ligneuse naturelle a contribué à la fermeture des paysages, d'où l'évolution progressive des différentes formations végétales vers des stades forestiers. On assista à une progression des espèces d'oiseaux forestiers, au détriment d'espèces des milieux ouverts.

Il est important de rappeler comment la configuration globale de l'habitat influe sur la communauté des oiseaux nicheurs. Dans la réserve naturelle, gérée par le Parc naturel régional, des inventaires ont été réalisés, afin d'estimer les effectifs des peuplements d'oiseaux. La richesse aviaire est composée essentiellement de passereaux communs, hormis les pélagiques, Ardéidés, limicoles, etc. Toutefois, les enjeux concernent particulièrement le Moqueur Gorge blanche (*Ramphocinclus brachyurus*) et l'Oriole de Martinique (*Icterus Bonana*), deux de nos espèces endémiques. Inscrites dans la liste rouge des espèces menacées selon l'Union Internationale pour la Conservation de la Nature (UICN), ces espèces sont devenues une priorité en matière de conservation de la diversité biologique avienne mondiale.

Des espèces endémiques à la Martinique, le Moqueur gorge blanche, de la famille des Mimidés, est celui dont l'aire de répartition, connue à ce jour, est la plus restreinte. Nous sommes par ailleurs particulièrement attentifs à l'éthologie du Merle à lunettes (*Turdus nudigenis*), compétiteur probable pour le Moqueur Gorge blanche, dans un processus de compétition interspécifique. Le Moqueur gorge blanche est présent dans les systèmes forestiers de la presqu'île de la Caravelle et particulièrement dans sa partie sud (AOMA, 1998). C'est une espèce extrêmement spécialisée qui est inféodée à un biotope particulier.

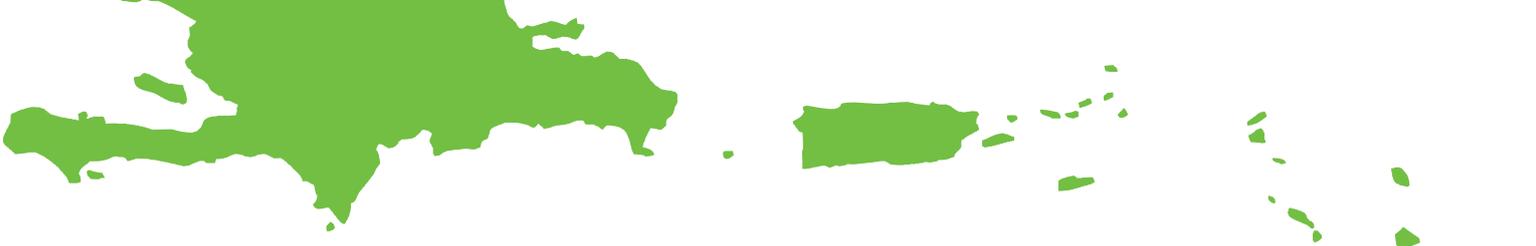
Devant les problématiques environnementales actuelles et l'objectif de conservation de la biodiversité, une étude sur l'extension éventuelle de la réserve naturelle de la Caravelle est proposée à partir d'échantillonnages basés sur des méthodes connues d'inventaires de la faune. La plupart des passereaux de la réserve sont des espèces ubiquistes. Le Moqueur gorge blanche est une espèce plutôt spécialiste. Aujourd'hui, les connaissances écologiques de ce Mimidé montrent que ses exigences sont extrêmement liées à un habitat particulier, celui des formations sylvatiques.

Contexte écologique

Le Moqueur gorge blanche est une sous-espèce endémique de la Martinique (*R. b. brachyurus*) et de Sainte Lucie (*R. b. saintaeluciae*). Elle est principalement inféodée en Martinique aux zones dégradées du sud de la presqu'île de la Caravelle, entre la base de loisirs de Spoutourne et la réserve naturelle, et se nourrit d'invertébrés et de graines qu'elle trouve en remuant la litière avec son bec. Sa présence a été autrefois signalée dans d'autres régions de la Martinique telles que Trois-Ilets, Saint Pierre et les environs de Fort de France. Le défrichement, les rats et les mangoustes seraient à l'origine de son déclin. On la considérait comme disparue avant que le R.P. Pinchon ne la redécouvre dans les années 50 à la Caravelle. Sa population était alors estimée à 40 couples dans la réserve.

A l'initiative du Parc Naturel Régional, gestionnaire de la réserve naturelle, divers suivis ornithologiques ont été mis en place. Ainsi, des inventaires ont été réalisés





par E. Benito-Espinal et P. Haucastel ainsi que des séances de baguage. Au total, 245 oiseaux appartenant à 18 espèces différentes ont été bagués par ces deux spécialistes entre 1987 et 1990. Un suivi ornithologique a été mis en place en 1994 (AEVA). Il a été prolongé en 1995 et 1996. Il comprend un inventaire de l'avifaune, un comptage par indice kilométrique d'abondance, des séances de capture, de baguage et de biométrie ainsi que des études plus approfondies sur le Moqueur à gorge blanche, l'Oriole de la Martinique, le Coulicou masqué. Les travaux ont aussi porté sur une étude de faisabilité d'un programme de piégeage de la mangouste en vue de protéger la population de gorge blanche (AEVA, 1996) et sur la présence de la Gorge blanche dans la presque île de la Caravelle, hors de la réserve (AOMA, 1998). Un nouveau protocole de suivi du Moqueur à gorge blanche a été soumis au PNRM par l'AOMA en 2005. Deux paramètres sont généralement retenus, d'une part, les strates de nidification et de déplacement, d'autre part la strate alimentaire.

Habitat et éthologie

Stratégies, strates de nidification et de déplacement

Les formations sylvatiques sont des structures arborées, dont l'architecture varie en fonction de la topographie. Celles situées dans les bassins alluviaux du versant sud sont les plus significatives en termes d'habitat type de *Ramphocinclus b. brachyurus*. Dans cette zone, les sols sont plus épais et reçoivent plus d'eau dans l'année. On y trouve une forêt plus riche en espèces de milieu moyennement humide, qui se sont développées aux dépens de la forêt sèche à lépineux (*Zanthoxylum caribaeum* et *Zanthoxylum monophyllum*). L'oiseau se retrouve plus fréquemment dans les fonds de vallées à ravines sablonneuses. Il peut plus occasionnellement se rencontrer dans les forêts sèches des collines, contiguës aux zones de ravines. Les zones de ravinements, où des observations sont plus fréquentes sont protégées des vents dominants (est/nord-est) et aboutissent à l'intérieur de la Baie du Trésor.

Les systèmes forestiers où se rencontre le Moqueur à gorge blanche sont dominés par des Merisiers (*Myrcia citrifolia*) pour certains, et par des Bois-chique (*Ardisia obovata*) pour d'autres. L'habitat correspond aux caractéristiques bioclimatiques d'une forêt mésoxérophile, marquée par une anthropisation très ancienne. Il s'agit de forêts secondaires. Les formations sylvatiques, caractéristiques des biotopes du Moqueur gorge blanche sont situées sur des versants à pente faible en fonds de ravines sèches à faux plateaux, plus ou moins larges avec une accumulation de matériaux fins amorçant la transition vers la mangrove. Lors des travaux d'inventaire floristique de la réserve naturelle en 1994, Michel Vennetier les localisa en arrière mangrove, caractérisée par des sols alluviaux avec des espèces pionnières de versants.

Les nids de Moqueur sont généralement observés dans les fourches les plus hautes d'arbrisseaux de faible diamètre, à morphotype ligneux, tels que les merisiers (*Myrcia citrifolia*, *Eugenia cordata*), ou le Petit coco (*Randia aculaeta*). Ces arbustes dont le diamètre varie entre 1 et 7,5 centimètres de diamètre et d'une hauteur de 1 à 4 mètres, caractérisent l'habitat type de l'oiseau. Ce dernier se déplace, en général, entre les strates herbacée et arbustive pour ses activités les plus significatives (ressource alimentaire, élevage des jeunes, nidification, stratégies anti-prédatrices).

La période de reproduction connue se situerait entre avril et août, voire même septembre. Le nid est généralement construit entre deux et quatre mètres du sol. En forme de coupe, il est constitué de branchettes, de feuilles mortes ou quelques fois, de morceaux d'écorce de gommier rouge. L'intérieur est méthodiquement tapissé de radicelles, et peut contenir jusqu'à deux œufs. Les oisillons peuvent aisément s'y blottir. La couvée est généralement très sécurisée par l'assistance significative des parents ou autres congénères (Temple, 2005). Cette assistance se poursuit pendant le nourrissage, l'apprentissage, jusqu'à la dispersion.

Les nids sont généralement distants de 10 à 30 mètres, voire moins dans certains cas, selon la structure topographique et arbustive du site. Les inventaires nous ont permis de codifier l'état des nids, afin de mieux comprendre les mécanismes d'utilisation de l'espace par l'espèce, et par les couples. Ainsi, plusieurs nids peuvent appartenir à un même couple. La codification devrait contribuer à déterminer des périodes de naissance supposées, pour des nids moins récents, avec un succès reproducteur supposé. Les supports sont en règle générale, des arbustes à morphotype ligneux, de faible diamètre, avec un houppier isolé l'enchevêtrement des branches favorisant l'accès des rats au nid. Par ailleurs la flexibilité des troncs à faible diamètre permet une réaction anti-prédatrice vigilante, en cas d'accession par la tige.

Durant la nidification, l'agressivité des parents, s'est révélée lors de captures, surtout chez les individus présentant une plaque incubatrice. Dans ces conditions, ils sont relâchés sans mesure biométrique. Selon certains auteurs, ils vont même jusqu'à briser des œufs et à abandonner les nids lorsqu'ils sont repérés (Benito-Espinal *et al.*, 2003). Plus encore, afin de maximiser les chances de renouvellement et donc de survie des populations, l'effet *fitness* favorise la sélection d'individus capables de se reproduire quasiment toute l'année et ce dans des conditions de développement rapide des jeunes. Nous pouvons même pousser l'analyse en imaginant que le fait de ne pondre que deux œufs est un compromis intéressant, autorisant probablement un élevage et



un accompagnement plus importants des jeunes tout en limitant l'impact d'une éventuelle forme de prédation sur les nids.

Les jeunes quittent le nid très rapidement et les phases d'apprentissage se déroulent essentiellement au sol. Leur aspect d'homochromes, leur permet alors de se confondre avec le substrat et de développer une stratégie anti-prédatrice, consistant à s'immobiliser et à se blottir pour prévenir une éventuelle attaque. En effet, durant cette période, la coloration des jeunes se confond avec celle du substrat : ils y sont dès lors difficiles à repérer. Les parents continuent d'en assurer le nourrissage et l'apprentissage.

D'autres observations complémentaires laissent à penser une apparente mobilité des sites de nidification. Ces sites sont occupés par des adultes cantonnés et stables. Les jeunes issus de ces couples s'éloignent probablement des lieux de naissance pour coloniser de nouveaux territoires dans des zones périphériques. Dans le suivi réalisé entre 1995 et 1996, il a été observé que la grande majorité des reprises d'oiseaux a été faite sur le même site que celui de la première capture. Cela confirme la grande sédentarité de l'espèce (8 sur 11 repris au même point ou à moins de 200 m du lieu de première capture), mais laissent aussi entrevoir que des échanges sont possibles entre deux versants, voire entre groupes d'individus géographiquement isolés. Il est dès lors possible d'affirmer que la stratégie de survie de cette espèce est particulièrement adaptée à une exploitation optimale des ressources que lui offre son habitat.

La strate alimentaire et la faune litiériste

L'exploitation des milieux par l'espèce est étroitement liée à la structure de l'habitat, la pente et la structure de la litière. Nos observations montrent que le Moqueur gorge blanche est absent des milieux broussailleux et des zones arbustives ou arborées dépourvues de litière dense. Hormis les espaces des bassins alluviaux, certains sites que nous avons prospectés, mettent en évidence l'absence de l'oiseau, malgré une typologie forestière favorable. C'est le cas en présence de litière en agrégats, sur un relief en pente. Les sols en partie squelettiques sont un exemple significatif. Il est d'ailleurs utile de rappeler que ceux de la presqu'île proviennent le plus souvent d'une roche mère volcanique ou volcano-sédimentaire. Toutefois, les données topographiques ne sont pas toujours des facteurs limitants. Les paramètres favorables demeurent : la typologie de l'habitat et la densité de la litière.

L'occupation de ces sites par les populations de Moqueur gorge blanche est étroitement corrélée à la densité de la faune litiériste (Temple, 2005), favorisée par l'humidité importante associée à la bonne

qualité du sol. La litière est caractérisée par des débris végétaux. Les feuilles en constituent la fraction la plus importante et la plus constante. Cette litière se compose de fourmis, de termites, de Collembolles, d'escargots, d'iules, de forficules, de grillons, de vers de terre, de blattes et d'élatéridés. Les litières forestières varient en abondance, au cours de l'année et suivant les types de forêt. Elles peuvent être persistantes ou disparaître rapidement, selon la qualité des feuilles. La structure de la litière est par ailleurs liée aux facteurs abiotiques.

Les indices ponctuels d'abondance (IPA) révèlent la présence de Moqueurs gorge blanche sur l'ensemble des espaces boisés de la réserve naturelle. Cette distribution sous-tend d'ores et déjà que l'espèce sait mettre à profit les diverses ressources que lui propose ce milieu. Les deux principaux paramètres comportementaux déterminants pour la survie de l'oiseau sont le gagnage et la nidification. Durant leur activité de gagnage, les Moqueurs gorge blanche explorent la litière afin d'y débusquer la faune litiériste dont ils se nourrissent. La préhension de nourriture apparaît aussi importante en début de matinée, qu'en fin de journée, avant le coucher du soleil. Bien que les individus ne se montrent pas particulièrement farouches et craintifs, ils restent aux aguets. Ainsi, en cas de dérangement, ils ont tendance à observer le potentiel danger avant toute réaction. Ils reprennent leur activité ou s'envolent, selon l'imminence ou non du danger.

Les milieux défavorables

L'architecture des formations à bois couchés, des savanes herbacées, des fourrés, et des zones érodées ne garantit pas au Moqueur les conditions nécessaires à ses exigences écologiques. La bonne visibilité et la facilité de déplacement sont des qualités favorisant chez lui, le développement de stratégies anti-prédatrices efficaces.

Les formations à bois couchés : elles sont principalement composées de Poiriers (*Tabebuia heterophylla*) et de Raisiniers bord de mer (*Coccoloba uvifera*), et se situent sur les parties exposées au vent de la réserve. Elles sont remarquables par leur port en drapeau incliné et leurs arbres au tronc tortueux.

Les savanes herbacées sont des milieux totalement ouverts où se développent divers types d'herbes. Elles se répartissent de manière éparse sur l'ensemble de la zone : on les observe aussi bien à l'intérieur des terres que sur le littoral.

Les fourrés sont des formations arbustives denses très fermées dans lesquelles les déplacements sont beaucoup plus contraignants. Ils se développent en haut des versants où les sols sont peu profonds. Le milieu fréquenté par l'espèce doit permettre une bonne visibilité en prévention d'une éventuelle prédation et surtout pendant la nidification.



Méthodologie

La méthode retenue repose sur des itinéraires échantillons ou lignes-transsects comportant des points d'observations, dénommés dans le contexte, « point d'écoute » (figure 1). Le choix d'échantillonnages fréquentiels progressifs (EFP) a permis de noter les espèces contactées, qu'en absence/présence et non en abondance relative, contrairement à la méthode des IPA. Chaque station a donc fait l'objet d'un seul passage. Seize (16) points d'écoute ont été géolocalisés à l'extérieur de la réserve naturelle, et disposés sur le site étudié, de manière à éviter les superpositions de surfaces échantillonnées, pendant les observations. La zone d'étude s'étend de la limite de la réserve, aux limites ouest et nord de la ZNIEFF « Morne Régale, Pointe Batterie, Pointe Brunel ». A chaque station, et durant 20 minutes, toutes les espèces contactées ont été notées, quelle que soit la distance de détection.

Bien qu'apparemment simple à mettre en œuvre, cette méthode nécessite une très bonne expérience dans la « détectabilité », l'identification des espèces, ainsi qu'une connaissance de l'habitat et de l'éthologie des oiseaux. Les suivis ont été réalisés quatre fois durant les premières heures du jour, par conditions météorologiques favorables, sur une période allant d'avril à juillet 2010. Les dénombrements d'oiseaux ont été réalisés par identification au chant, ou autres manifestations vocales et par observation directe, puis relevés sur une fiche de terrain. Les nids ont été recensés sur les points d'écoute et entre ces derniers. La technique de la repasse n'a pas été utilisée, afin d'éviter de perturber les individus nicheurs, pendant les inventaires qui se sont déroulés durant la période de reproduction.

Résultats

Dix huit espèces ont été inventoriées, dont quinze ubiquistes, une spécialiste (le Moqueur à gorge blanche) et deux non classées. L'aire de répartition de ces dernières est moins étendue que celle des espèces ubiquistes. Ainsi, la Tourterelle à queue carrée peut vivre dans différents milieux, mais a une préférence très nette pour les zones sèches, notamment la forêt xérophytique et la forêt sèche côtière (Rivera-Milan, 1997), et les jardins, ainsi que les zones périurbaines. On la rencontre également dans les mangroves et les forêts secondaires (Wiley, 1991). Les densités diminuent au fur et à mesure qu'augmentent l'altitude et le couvert forestier (Raffaele *et al.*, 1998 ; Wiley, 1991 ; Zamore, 1981).

Trois codes ont été retenus : 0 = absence ; 1 = présence ; 2 = fréquent. Trois classes ont également été retenues pour la richesse spécifique. Ainsi, la plus élevée pour les stations : 1-2-3 et 4 se situe entre 11 et 15 espèces ; la classe intermédiaire pour les stations : 4-7-9-12-13-14, entre 5 et 8 espèces ; la moins élevée pour les stations : 6-8-10-11-15-16, entre 3 et 4 espèces. Six espèces sont présentes sur 7 à 12 stations : *Coereba flaveola* (10) ; *Dendroica petechia* (8) ; *Loxigila noctis* (12) ; *Quiscalus lugubris* (7) ; *R. b. brachyurus* (9) ; *Saltator albicollis* (7) ; *Tyrannus dominicensis* (8). *Loxigila noctis* est le plus commun et présent sur douze stations, particulièrement sur quatre d'entre elles. C'est également le cas de *Coereba flaveola*, très commun à la Martinique, observé sur dix stations. De ces espèces, le Moqueur à gorge blanche est significativement présent sur 8 des 9 stations où il a été recensé. La période d'échantillonnage située en phase de reproduction peut expliquer le nombre élevé de contacts, et la fréquence d'observations. Pendant la reproduction qui englobe la formation de couples, la nidification et l'élevage des jeunes, les individus sont très actifs, particulièrement pendant cette dernière phase. Les formations sylvaques des stations concernées correspondent donc aux exigences écologiques de l'espèce. Des nids de Moqueur à gorge blanche ont également été identifiés entre certains points d'écoute.

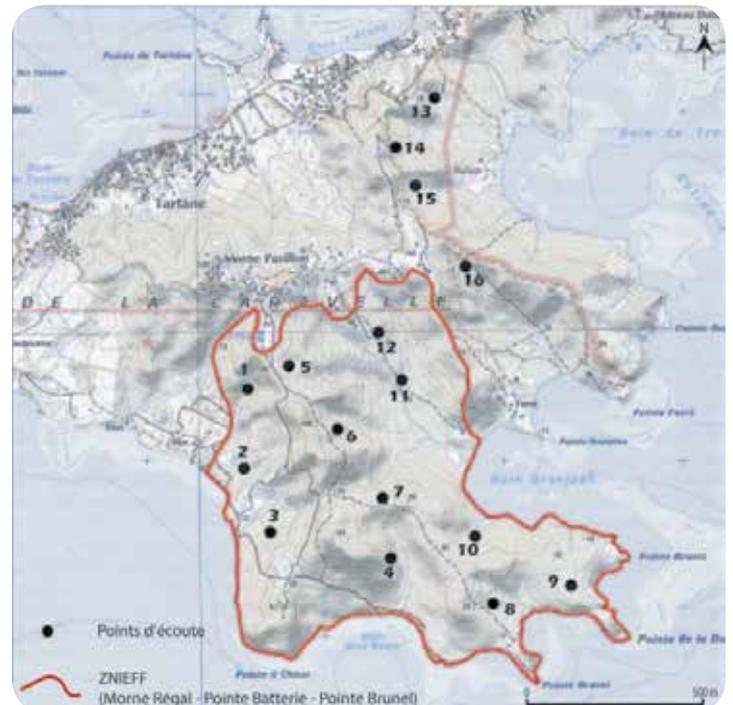


Figure 1. Localisation des points d'écoute



Tableau 1. Liste des oiseaux inventoriés sur la zone d'étude

	Code	Nom scientifique	Nom vernaculaire	Statut juridique	Statut biologique
Espèces Ubiquistes	COCMIN	<i>Coccyzus minor</i>	Coulicou masqué	Protégé	Nicheur
	COEFLA	<i>Coereba flaveola</i>	Sucrier à Poitrine jaune	Protégé	Nicheur
	COLPAS	<i>Columbina passerina</i>	Colombe à queue noire	Chassable	Nicheur
	DENPET	<i>Dendroica petechia</i>	Paruline jaune	Protégé	Nicheur
	ELAMAR	<i>Elaenia martinica</i>	Siffleur blanc	Protégé	Nicheur
	ICTBON	<i>Icterus bonana</i>	Oriole de Martinique	Protégé (en danger)	Endémique
	LOXNOC	<i>Loxigila noctis</i>	Sporophile à face noire	Protégé	Nicheur
	MIMGIL	<i>Mimus gilvus</i>	Moqueur des savanes	Protégé	Nicheur
	QUILUG	<i>Quiscalus lugubris</i>	Quicale merle	Protégé	Nicheur
	SALALB	<i>Saltator albicollis</i>	Saltator gros bec	Protégé	Nicheur
	TIABIC	<i>Tiaris bicolor</i>	Sporophile rouge gorge	Protégé	Nicheur
	TURNUD	<i>Turdus nudigenis</i>	Merle à lunettes	Protégé	Nicheur
TYRDOM	<i>Tyrannus dominic.</i>	Tyran gris	Protégé	Nicheur	
VIRALT	<i>Vireo altilocus</i>	Viréo à moustaches	Protégé	Nicheur	
MARFUS	<i>Margarops fuscus</i>	Moqueur grivotte	Chassable	Nicheur	
Espèces spécialistes	RAMBRA	<i>Ramphocinclus b. b.</i>	Moqueur à gorge blanche	Protégé (en danger)	Endémique

L'absence ou la basse fréquence d'observations, pour ce qui concerne les autres espèces est généralement liée au type d'habitat ou à la disponibilité temporelle de la ressource alimentaire. Ainsi, le Merle à lunettes (*Turdus nudigenis*), n'est présent que sur cinq points d'observations. Cependant, le nombre de contacts peut être en augmentation, selon la production de graines. Cet espèce est plutôt opportuniste et se manifeste quelque fois par groupe de trois ou quatre, selon la répartition spatiale ponctuelle de la ressource. Elle est particulièrement observée dans la réserve naturelle de la Caravelle, pendant la fructification des cortèges de Bois rouge (*Coccoloba swartzii*), dont elle apprécie les graines. Le Carouge de Martinique (*Icterus bonana*), n'a été observé que sur trois stations (1-3-et 13). Cet oiseau endémique est présent sur toute la Presqu'île de la Caravelle, malgré son statut d'espèce en danger. Seule une étude sur l'état des populations actuelles peut permettre de mieux appréhender la dynamique de leur population à la Martinique. Compte tenu de son statut et l'absence de données récentes, le Carouge doit bénéficier d'un renforcement urgent des mesures de protection dont il bénéficie actuellement.



Tableau 2. Avifaune : Tableau général des inventaires (avril à juillet 2010)

Espèces	Point 1	Point 2	Point 3	Point 4	Point 5	Point 6	Point 7	Point 8	Point 9	Point 10	Point 11	Point 12	Point 13	Point 14	Point 15	Point 16	
Année 2010	17/04	17/04	17/04	17/04	01/05	01/05	01/05	01/05	22/05	22/05	22/05	22/05	24/07	24/07	24/07	24/07	
Heure	6.00	6.50	7.45	8.40	6.02	6.55	7.55	8.00	5.55	6.50	7.45	8.35	6.00	6.50	7.35	8.20	
<i>Coccyzus minor</i>	+						+						+				+
<i>Coereba flaveola</i>	++	+	+	+	++		+	+	++	+							
<i>Columbina passerina</i>		+		+	+		+						+	++			
<i>Dendroica petechia</i>	++	+	+					++	+	+				+			
<i>Elaenia martinica</i>		+	+									+		+			
<i>Geotrygon montana</i>	+					+											
<i>Icterus bonana</i>	+		+										+				
<i>Loxigila noctis</i>	++	++	+	+	++	+	+	+	+			+		++			
<i>Margarops fuscus</i>	+		+		+									+			
<i>Mimus gilvus</i>	+	+													+		
<i>Quiscalus lugubris</i>	+	+	+							+							
<i>R. b. brachyurus</i>	++	++	++		++	++			+		++	+		++			++
<i>Saltator albicollis</i>	+	+	+	+	+		+					+	+	+			+
<i>Tiaris bicolor</i>		+	+										+	+			
<i>Turdus nudigenis</i>	++	+	+		+							+					
<i>Tyrannus dominic.</i>	++	+	+	+	+			+	+						+		
<i>Vireo altilocus</i>	+	+			+		+						+				
<i>Zenaida aurita</i>	+	+	+		+		+					+	+				
<i>Herpestes javanicus</i>		+		+	+		+				+						
Total	15	15	13	6	11	3	8	4	5	3	3	6	7	7	4	3	3
	En blanc : Absence						En gris : Présence						En vert : présence (fréquent)				



Tableau 3. Présence/absence par nombre de stations

Légende : 0 = absence ; 1 = présence ; 2 = fréquent

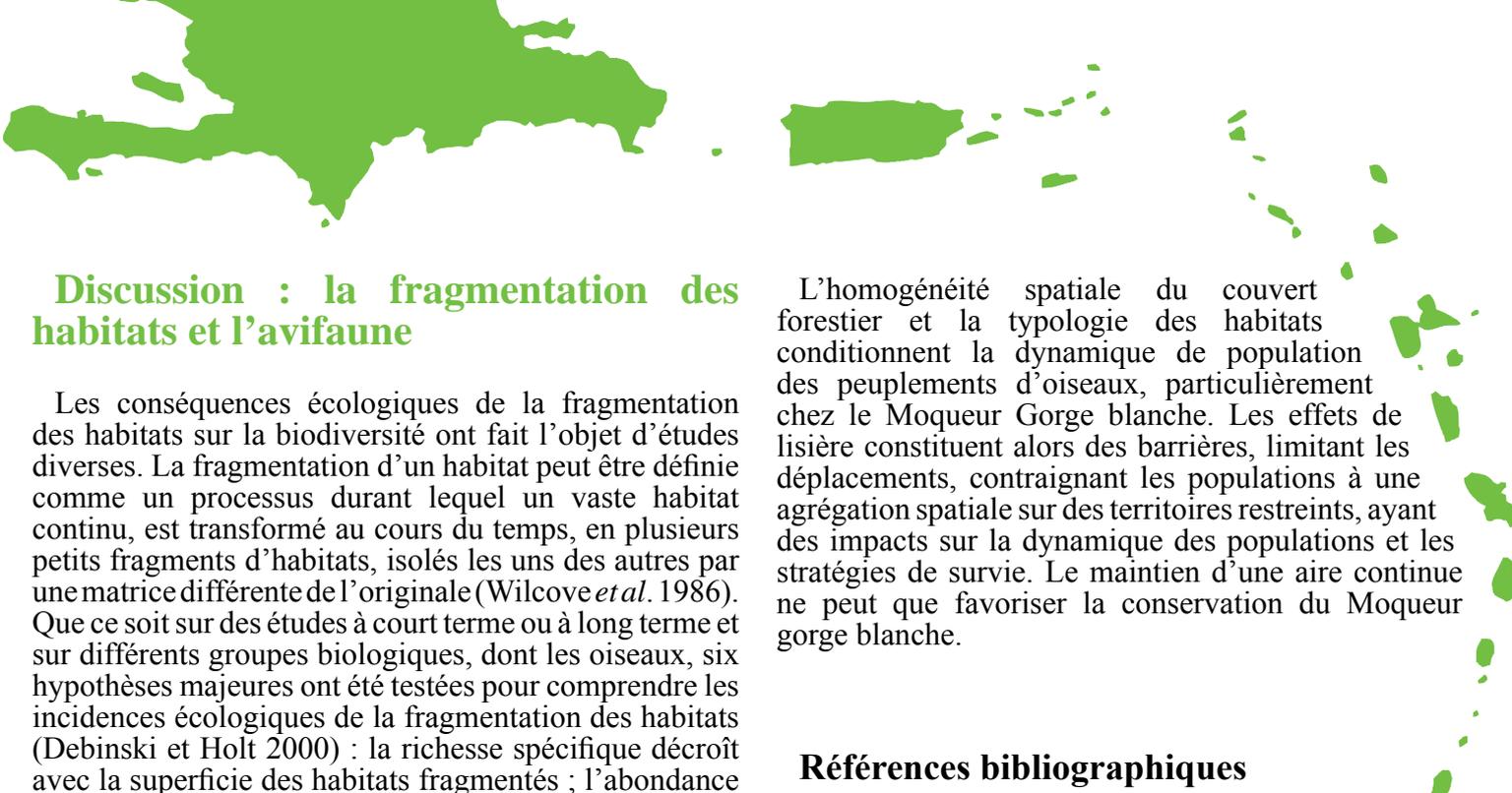
Espèces	Présence/absence		
	0	1	2
<i>Coccyzus minor</i>	12	4	0
<i>Coereba flaveola</i>	6	7	3
<i>Columbina passerina</i>	10	5	1
<i>Dendroica petechia</i>	8	6	2
<i>Elaenia martinica</i>	10	6	0
<i>Geotrygon montana</i>	13	3	0
<i>Icterus bonana</i>	13	3	0
<i>Loxigila noctis</i>	4	8	4
<i>Margarops fuscus</i>	11	5	0
<i>Mimus gilvus</i>	12	4	0
<i>Quiscalus lugubris</i>	9	6	1
<i>R. b. brachyurus</i>	7	1	8
<i>Saltator albicollis</i>	9	7	0
<i>Tiaris bicolor</i>	11	5	0
<i>Turdus nudigenis</i>	11	4	1
<i>Tyrannus dominic.</i>	8	7	1
<i>Vireo altilocus</i>	12	0	4
<i>Zenaida aurita</i>	10	6	0
<i>Herpestes javanicus</i>	11	5	0

Des nids ont été recensés entre les stations d'écoute, confirmant des indices de présence de certaines espèces. Deux paramètres ont été pris en compte : les nids identifiés (quelque soit l'état, l'âge), et les nids indéterminés. Certains ont été identifiés par leur structure, d'autres par relation avec son occupant. C'est le cas pour *Saltator albicollis*, et *Turdus nudigenis*. Soixante (60) nids ont été inventoriés, dont dix huit (18) indéterminés. Ces derniers sont caractérisés par des brindilles désorganisées, dépourvues de radicelles, et informes. Les quantités les plus élevées de nids se situent sur les circuits [1-2] [2-3] [3-4] [5-6] [6-7] et [13-14]. Elles représentent 52 nids dont 11 indéterminés. Les circuits : [7-8] [9-10] [11-12] [14-15] [15-16] regroupent les quantités les moins élevées. Le Sucrier falle jaune et le Moqueur gorge blanche sont les espèces les mieux représentées (respectivement 19 et 18 nids). Dix huit (18) nids sont indéterminés, les autres espèces représentant en totalité 8 nids.

Tableau 4. Nids recensés entre les stations (Indice de présence)

Espèces	Point 1-2	Point 2-3	Point 3-4	Point 5-6	Point 6-7	Point 7-8	Point 9-10	Point 11-12	Point 13-14	Point 14-15	Point 15-16	Total
Année 2010	17/04	17/04	17/04	01/05	01/05	01/05	22/05	22/05	24/07	24/07	24/07	
<i>R. b. brachyurus</i>	4	2	2	3	2	1	0	1	2	0	1	18
<i>Coereba flaveola</i>	5	3	3	2	3	0	0	2	1	0	0	19
<i>Dendroica petechia</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Loxigila noctis</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	2
<i>Saltator albicollis</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Turdus nudigenis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Zenaida aurita</i>	2	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	4
Indéterminé	2	1	3	2	2	1	1	1	3	1	1	18
Total	13	7	8	9	8	2	1	4	7	2	2	63





Discussion : la fragmentation des habitats et l'avifaune

Les conséquences écologiques de la fragmentation des habitats sur la biodiversité ont fait l'objet d'études diverses. La fragmentation d'un habitat peut être définie comme un processus durant lequel un vaste habitat continu, est transformé au cours du temps, en plusieurs petits fragments d'habitats, isolés les uns des autres par une matrice différente de l'originale (Wilcove *et al.* 1986). Que ce soit sur des études à court terme ou à long terme et sur différents groupes biologiques, dont les oiseaux, six hypothèses majeures ont été testées pour comprendre les incidences écologiques de la fragmentation des habitats (Debinski et Holt 2000) : la richesse spécifique décroît avec la superficie des habitats fragmentés ; l'abondance relative ou la densité décroît avec la superficie des habitats fragmentés ; les interactions interspécifiques entre espèces sont modifiées par la fragmentation des habitats ; les effets de lisières influencent directement la qualité des habitats fragmentés ; la présence de corridors influence les déplacements des individus entre habitats fragmentés ; une forte connectivité entre habitats fragmentés augmente la richesse spécifique.

Toutefois, ces hypothèses sont rarement traitées séparément car elles interfèrent grandement entre elles. C'est notamment le cas pour l'hypothèse 1 et 2 avec les quatre autres. Ainsi, les effets de lisière et les corridors constituent probablement des facteurs limitants les déplacements des Moqueurs gorge blanche, entre les couverts forestiers fragmentés. On sait par ailleurs, que les espèces ayant les plus faibles densités dans les fragments sont aussi celles pour lesquels le risque d'extinction est le plus important (Bolger *et al.* 1991).

La dégradation de l'habitat est incontestablement la menace la plus imminente pour les oiseaux terrestres. La fragmentation et la disparition des forêts, sont généralement considérées comme étant des facteurs majeurs du déclin des populations aviaires. Elles constituent un obstacle à la dispersion des individus et met en évidence que la présence et la densité des populations d'espèces animales sont généralement moins élevées dans les îlots forestiers, que dans les forêts continues. Les photographies aériennes de 1947 et des années 2000, montre bien la réorganisation de la biodiversité sur la Presqu'île de la Caravelle, en relation avec la richesse spécifique des communautés d'oiseaux inventoriées ces dernières années, et l'augmentation des effectifs de Moqueur gorge blanche. La restriction de l'aire de répartition de l'espèce sur l'île montre bien sa réticence à traverser les milieux ouverts. Le Moqueur gorge blanche est strictement inféodé à la matrice forestière, qui est donc vitale pour lui. Ainsi, la fragmentation du couvert forestier, voire sa disparition totale, pourrait le mettre en danger.

L'homogénéité spatiale du couvert forestier et la typologie des habitats conditionnent la dynamique de population des peuplements d'oiseaux, particulièrement chez le Moqueur Gorge blanche. Les effets de lisière constituent alors des barrières, limitant les déplacements, contraignant les populations à une agrégation spatiale sur des territoires restreints, ayant des impacts sur la dynamique des populations et les stratégies de survie. Le maintien d'une aire continue ne peut que favoriser la conservation du Moqueur gorge blanche.

Références bibliographiques

ANTILLES HIER ET D'AUJOURD'HUI. (1979) – *La faune II (oiseaux, insectes, et crabes) Vol 7/10*, éd. Emile Désormeaux, Fort de France. p 56 et 57.

ASSOCIATION ORNITHOLOGIQUE DE LA MARTINIQUE (A.O.M.A.). (1999) – *Aire de distribution du Moqueur gorge blanche sur la Presqu'île de la Caravelle*. 20 p.

ASSOCIATION POUR L'ETUDE DES VERTÉBRÉS AUX ANTILLES (A.E.V.A) (1994) - *Premiers résultats sur un suivi de l'avifaune de la Presqu'île de la Caravelle*, 57 p.

ASSOCIATION POUR L'ETUDE DES VERTÉBRÉS AUX ANTILLES (A.E.V.A). (1996) - *Suivi ornithologique de la réserve naturelle de la Caravelle (Martinique) 1995-1996, rapport n°13*. 16 p.

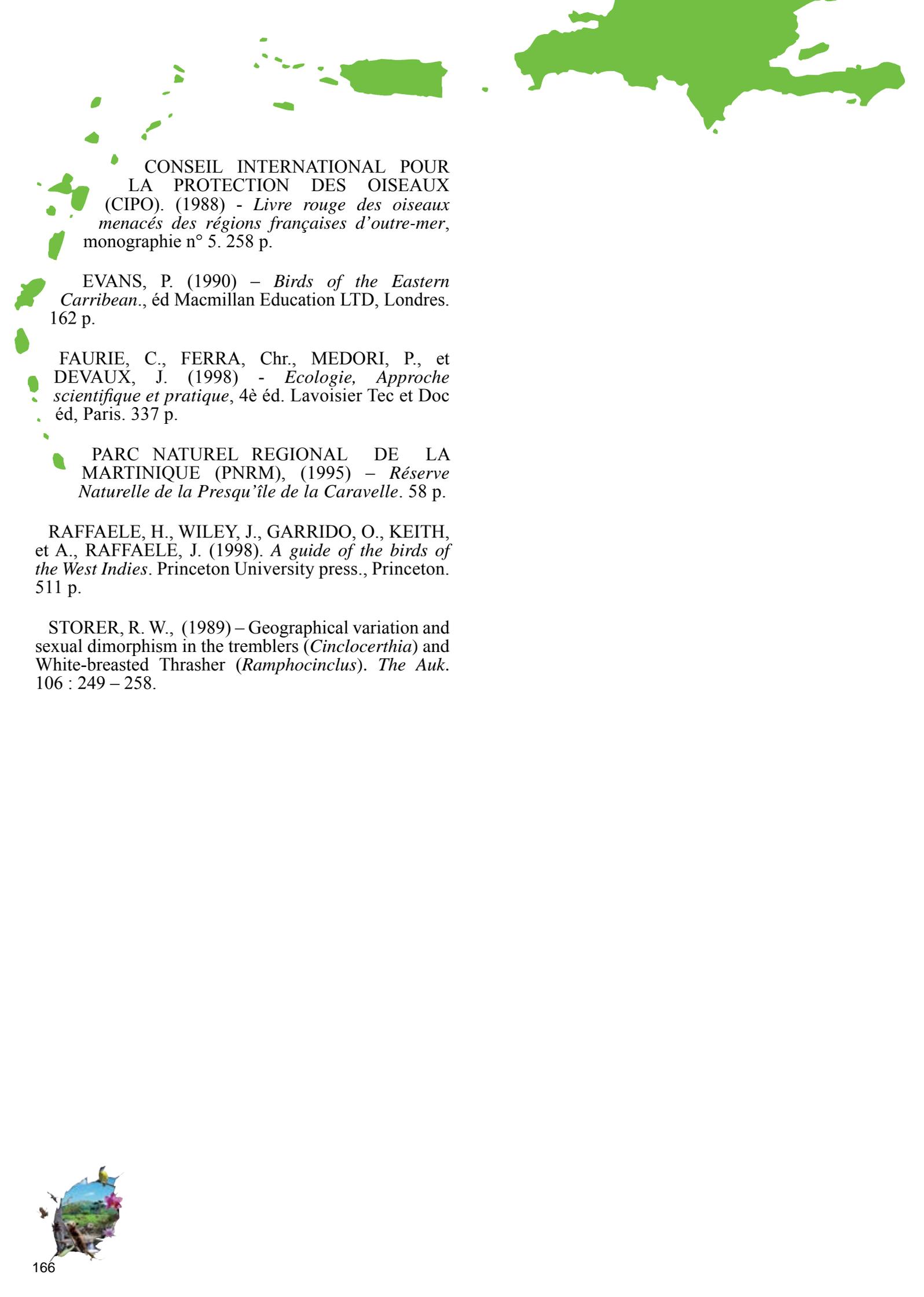
BENITO-ESPINAL, Ed. (1990) – *Oiseaux des petites Antilles*, éditions du Latanier, Anse des Lézards. 128 p.

BLONDEL J. (1975). L'analyse des peuplements d'oiseaux, éléments d'un diagnostic écologique : I la méthode des échantillonnages fréquentiels progressifs (E.F.P.) - *Revue d'Ecologie (La Terre et la Vie)*, 29 : 533-589.

BLONDEL J., FERRY C. et FROCHOT B. (1970) - La méthode des indices ponctuels d'abondance (I.P.A.) ou des relevés d'avifaune par "stations d'écoute". *Alauda*, 38 : 55-71.

BOND, J. (1996) - *Guide des oiseaux des Antilles*, adaptation française, Delachaux et Niestlé, Paris. 256 p.





CONSEIL INTERNATIONAL POUR
LA PROTECTION DES OISEAUX
(CIPO). (1988) - *Livre rouge des oiseaux
menacés des régions françaises d'outre-mer*,
monographie n° 5. 258 p.

EVANS, P. (1990) – *Birds of the Eastern
Caribbean.*, éd Macmillan Education LTD, Londres.
162 p.

FAURIE, C., FERRA, Chr., MEDORI, P., et
DEVAUX, J. (1998) - *Ecologie, Approche
scientifique et pratique*, 4è éd. Lavoisier Tec et Doc
éd, Paris. 337 p.

PARC NATUREL REGIONAL DE LA
MARTINIQUE (PNRM), (1995) – *Réserve
Naturelle de la Presqu'île de la Caravelle*. 58 p.

RAFFAELE, H., WILEY, J., GARRIDO, O., KEITH,
et A., RAFFAELE, J. (1998). *A guide of the birds of
the West Indies*. Princeton University press., Princeton.
511 p.

STORER, R. W., (1989) – Geographical variation and
sexual dimorphism in the tremblers (*Cinlocerthia*) and
White-breasted Thrasher (*Ramphocinclus*). *The Auk*.
106 : 249 – 258.





Cartographie par télédétection et SIG des écotopes potentiels du Moqueur gorge blanche

Antoine CHEULA, Jean-Raphaël GROS-DESORMEAUX, Yuji KATO, Alexis Georges TAYALAY, Sébastien TOLLIS

Les grandes problématiques environnementales actuelles sont marquées par un phénomène majeur : l'érosion de la diversité biologique. Héritée des modifications de conditions climatiques et/ou des évolutions des activités anthropiques locales, elle représente un axe de réflexion prioritaire. En milieu insulaire plus particulièrement, la conservation de la biodiversité est un objectif sensible. En effet, depuis les travaux de Von Humboldt ou Darwin, les îles sont présentées comme des écosystèmes singuliers et fragiles. L'insularité est favorable à l'apparition d'espèces, de populations, de peuplements, de biocénoses et plus globalement d'écosystèmes inédits. Toutefois, l'originalité des îles est confrontée à une difficulté majeure. Lorsqu'un organisme migrant arrive à coloniser un système insulaire, il peut diverger de son état originel. Des organismes qui ont vécu l'insularité sur un temps relativement long sont condamnés à vivre dans ces conditions pour assurer leur survie. Mais, depuis l'étoffement des systèmes et réseaux d'échange et de communication, l'insularité, telle qu'elle est perçue pour les îles océaniques semble compromise. Dans un tel contexte, les populations d'oiseaux de la Caraïbe inclus dans la liste rouge des espèces menacées selon l'Union Internationale pour la Conservation de la Nature (UICN) sont devenues une priorité en matière de conservation de la diversité biologique avienne mondiale.

Le Moqueur gorge blanche (*R. brachyurus*) n'est présent qu'en Martinique et à Sainte-Lucie. Sa qualité d'endémique étroite (aire de distribution limitée à quelques hectares) lui confère l'inquiétant statut d'espèce *en danger*. A Sainte-Lucie, il se rencontre dans la région de Louvet et entre Petite Anse et Dennery (Benito-Espinal, 2003). Pour la Martinique, les observations recueillies à ce jour limiteraient son aire de répartition à la presqu'île de la Caravelle. Dans le cadre d'un développement « écotouristique », cette espèce peut être perçue comme une ressource. Son caractère unique fait partie des éléments attractifs pour un tourisme ornithologique ou naturaliste et plus globalement pour l'écotourisme.

La vulnérabilité du Moqueur gorge blanche (*R. brachyurus*) concerne nombre d'espèces animales menacées de disparition dans la Caraïbe insulaire. C'est une espèce extrêmement spécialisée qui est inféodée à un type de biotope particulier. Alors qu'elle se retrouvait anciennement dans d'autres secteurs de la Martinique (Pinchon, 1976), les quelques couples restants seraient uniquement présents dans quelques sites de la Réserve Naturelle de la Caravelle (RNC). La concentration des populations sur un site unique, qui plus est une presqu'île, rend ce passereau extrêmement vulnérable. Les menaces qui pèsent sur cette espèce deviennent un facteur supplémentaire d'érosion de la diversité biologique locale, mais aussi mondiale.

Le présent objectif est donc de localiser par télédétection et SIG les écotopes de la presqu'île de la Caravelle qui seraient potentiellement favorables à la survie et au développement de populations de Moqueur gorge blanche (*R. brachyurus*). Dans une démarche de réintroduction et donc de conservation de l'espèce, les éléments de connaissance ainsi acquis et mis en évidence par la cartographie, devraient diminuer les coûts qu'entraînerait une enquête exhaustive de terrain et ouvrir des perspectives méthodologiques qui s'appliqueraient par la suite à d'autres espèces et à d'autres zones de la Martinique.



Zone d'étude : la presqu'île de la Caravelle

La presqu'île de la Caravelle est une petite péninsule située au nord-est de la Martinique (figure 1). Elle s'étend d'est en ouest sur une longueur d'environ dix kilomètres et sur une largeur variant de un à quatre kilomètres. A la fin du XVII^{ème} siècle, les formations forestières de la Caravelle ont connu un important déboisement. Abandonnée dès la fin du XVIII^{ème} siècle, la superficie consacrée à l'exploitation diminuera notablement au profit de savanes, de fourrés et de forêts secondaires. A partir des années 1970 s'engagea un ensemble de réflexions et d'actions visant la mise en réserve d'une partie de la Presqu'île qui deviendra la RNC.

Le relief de la RNC se décompose en diverses unités topographiques : petites collines, petits ravins, baies, anses et falaises. Son point culminant est estimé à 148 mètres. La pluviométrie annuelle y est inférieure à 1 000 mm : c'est l'un des sites les plus secs de la Martinique. Les milieux littoraux de la RNC sont décomposables en trois principaux types de milieux naturels : les mangroves, les plages et les falaises. Plus à l'intérieur de la réserve, il est possible de distinguer les savanes herbacées, les fourrés et les formations sylvatiques. Les savanes herbacées sont des milieux totalement ouverts où se développent divers types d'herbes ainsi que des orchidées. Elles se répartissent de manière éparse sur l'ensemble de la zone : on les observe aussi bien à l'intérieur des terres que sur le littoral.

Les fourrés sont des formations arbustives denses très fermées dans lesquelles les déplacements sont beaucoup plus contraignants. Essentiellement constituées de Merisiers et de Ti baumes, ces formations colonisent plus particulièrement l'ouest de la RNC. Les fourrés se développent en haut des versants où les sols sont peu profonds. Les formations sylvatiques sont des formations arborées dont l'architecture variera en fonction de la topographie. En effet, les zones boisées situées sur les versants constituent des biotopes plus ouverts que ceux des formations des bassins alluviaux. Les espèces ligneuses y sont distribuées de manière plus éparse.

Figure 1. La zone d'étude (CARIBSAT-IRD)

Contexte : les biotopes du Moqueur

Le Moqueur gorge blanche (*R. brachyurus*) vit sur l'ensemble des espaces boisés de la RNC. Afin d'optimiser la connaissance de son habitat, nous avons choisi de différencier ses biotopes en fonction de deux des principales activités assurant la survie des populations : la préhension (ou gagnage) de nourriture et la nidification.

Les observations ornithologiques de terrain montrent que :

- i. le Moqueur gorge blanche (*R. brachyurus*) affectionne plus particulièrement les zones alluviales lors de sa préhension de nourriture. Situées en amont des zones d'arrière mangrove, les sols y sont plus profonds et sans nappe salée. En effet, l'occupation de sites par des populations de Moqueur gorge blanche (*R. brachyurus*) est hautement corrélée à la densité de faune litiérocicole (Temple, 2005). L'humidité importante associée à la bonne qualité du sol favorise une importante faune litiérocicole. Comme dans de nombreux cas, les facteurs abiotiques joueraient un rôle dans la dynamique comportementale du Moqueur gorge blanche (*R. brachyurus*) durant le gagnage. Par ailleurs, le milieu fréquenté par l'espèce doit permettre une bonne visibilité en prévention d'une éventuelle prédation et surtout pendant la nidification.
- ii. L'espace de nidification du Moqueur gorge blanche (*R. brachyurus*) dépendra principalement de l'unité écologique caractérisée par la présence d'espèces ligneuses de type gaulette : ce sont des arbustes allant de 1 cm à 7,5 cm de diamètre et d'une hauteur variant de 1 à 4 mètres. Les gaulettes sont dispersées dans l'ensemble des formations ligneuses de la RNC avec des densités variables en fonction de la succession végétale à laquelle appartient l'unité écologique. L'espèce aura tendance à sélectionner ces dernières comme support de nids : les myrtacées (*Eugenia cordata* ; *Myrcia citrifolia*) sont bien représentées dans cette classe. Le Moqueur gorge blanche (*R. brachyurus*) a une préférence pour celles dont le diamètre oscille autour de 3 cm et qui sont soumises à une forme d'isolement de tout ou partie de leur houppier par rapport à ceux des espèces voisines. En effet, l'enchevêtrement des branches peut favoriser l'accès aux nids et indirectement leur prédation. Le choix de nicher dans des ligneux de diamètre aussi faible peut s'expliquer par l'adoption d'une stratégie visant à mieux se prémunir de la prédation.





L'habitat du Moqueur gorge blanche (*R. brachyurus*) présente donc les caractéristiques d'une forêt de type méso-xérophile secondaire, anciennement dégradée par une activité d'origine anthropique (prélèvement de bois, agriculture, élevage, etc.). La canopée de ces milieux offre un couvert ombragé et des strates inférieures de végétation peu denses. Le faciès forestier des écotopes du Moqueur gorge blanche (*R. brachyurus*) se caractérise par des peuplements de versants à pentes faibles à moyennes ou au fond de ravines sèches à faux plateaux plus ou moins large avec une accumulation de matériaux fins amorçant éventuellement une transition vers la mangrove. Deux autres facteurs naturels sont communément observés sur les sites fréquentés par le Moqueur gorge blanche (*R. brachyurus*) : une orientation les abritant des vents dominants et l'existence d'un cours d'eau temporaire. Précisons enfin, que l'habitat du Moqueur gorge blanche (*R. brachyurus*) est fréquenté par cinq autres espèces d'oiseaux (*Coccyzus minor* ; *Icterus bonana* ; *Turdus nudigenis* ; *Margarops fuscus* ; *Margarops fuscatus*) et par un mammifère (*Herpestes javanicus*). Des rats (*Rattus rattus*) ont aussi fait l'objet d'observations.

Méthodologie

L'étude proposée est un préliminaire visant à dégager une méthode d'identification d'habitat avien à partir de données SIG et de télédétection. Des travaux plus anciens ont été entrepris dans ce domaine (Laffly, 1997) ; nous avons souhaité les améliorer en utilisant d'une part des jeux de données plus précis (SPOT 5, BD TOPO IGN), et d'autre part de nouveaux algorithmes de traitement plus performants. L'étude cartographique se concentre exclusivement sur les zones de gagnage du Moqueur gorge blanche (*R. brachyurus*). Les espaces de nidification n'ont pas été considérés.

Dans cette perspective, les données de télédétection ont été utilisées afin d'identifier les formations végétales favorables au gagnage de l'espèce. Nous avons vu dans la partie précédente qu'il s'agit de formations méso-xérophiles secondaires avec une canopée relativement resserrée présentant un sous-bois ombragé. Sur la presqu'île de la Caravelle, ces espaces s'opposent à des formations arbustives à herbacées plus ouvertes, correspondant à des systèmes xérophiles ou méso-xérophiles plus récemment dégradés. Les données de télédétection doivent donc permettre de discriminer ces deux ensembles grâce :

- i. aux différences d'activité chlorophyllienne qui les caractérisent,
- ii. à la réponse spectrale de l'arrière-plan sol dans le cas des formations végétales les plus ouvertes.

Les données SIG servent à compléter le traitement des données satellites. Une fois que les formations végétales favorables à la gorge blanche ont été identifiées, leurs potentialités sont réévaluées en tenant compte des autres facteurs naturels observés sur les sites fréquentés par l'espèce :

- i. les facteurs topographiques (pente, exposition),
- ii. la proximité de cours d'eau temporaires.

Traitement des données de télédétection

La donnée de télédétection utilisée dans le cadre de cette étude est un extrait d'image SPOT 5 acquise le 14-11-2006, centré sur la presqu'île de la Caravelle. Notre choix s'est porté sur cette image en raison de la bonne qualité de son contraste et d'une couverture nuageuse quasi-nulle. La donnée SPOT 5 se caractérise par une résolution spatiale de 10x10m et une information spectrale répartie sur 4 canaux (MIR, PIR, Rouge et Vert). Le canal panchromatique (2.5x2.5m) n'a pas été utilisé en raison d'un trop grand coût de traitement et d'une information de texture limitée dans le cas de notre étude. Deux indices de végétation ont été calculés à partir des descripteurs spectraux : le NDVI (*Normalized Difference Vegetation Index*) permettant de bien discriminer l'activité chlorophyllienne de la végétation en présence (Bannari *et al.*, 1995) et le NDWI (*Normalized Difference Water Index*) permettant de discriminer la végétation en eau (mangrove) des autres formations végétales (Gao, 1996).

Quatre canaux spectraux et deux indices de végétation, soit six bandes ont finalement servi de descripteurs à des algorithmes de classification supervisée dits non-paramétriques. Par opposition aux algorithmes paramétriques classiques, les algorithmes non-paramétriques ne reposent plus sur l'hypothèse d'une distribution gaussienne des données pour la séparation des classes. En fait, ils ne formulent aucune hypothèse sur la distribution des données et permettent d'obtenir des résultats assez satisfaisants.

Comme leur nom l'indique, les classificateurs supervisés nécessitent un apprentissage, c'est-à-dire que des parcelles d'entraînement doivent être sélectionnées afin de donner un modèle d'extrapolation à l'algorithme. Dix points d'observations du Moqueur gorge blanche (*R. brachyurus*) ont été relevés au GPS dans la RNC. Une zone tampon ou buffer de 50m (correspondant à la limite d'écoute) a été délimitée autour de chacun de ces points pour l'apprentissage de la classe de végétation favorable au gagnage du Moqueur. Les parcelles d'apprentissage des autres classes ont été sélectionnées par photo-interprétation. Les classes ont



été déterminées suivant les thématiques d'occupation des sols rencontrées sur la zone d'étude. Chacune de ces thématiques a été conservée afin d'éviter les confusions qu'aurait amenées un rassemblement en une seule classe.

Tableau 1. Classes retenues pour la classification

1. Bâti	7. Nuage
2. Sol nu	8. Ombre de nuage
3. Roches affleurantes	9. Mangrove
4. Sable humide	10. Végétation ouverte
5. Mer	11. Végétation potentielle à Moqueur gorge blanche (<i>R. brachyurus</i>)
6. Mer peu profonde	

Les 11 classes retenues apparaissent dans le tableau 1.

Deux algorithmes de classification ont été utilisés en raison de leur caractère automatique : un séparateur à vaste marge (SVM, Pal et Mather, 2005) et un réseau neuronal à trois couches (Bishop, 1995, Canty, 2009). Le séparateur à vaste marge repose sur une fonction noyau qui détermine la forme du séparateur de classe. La fonction est implémentée dans le logiciel ENVI et les 5 fonctions noyau ont été testées. Les autres paramètres ont été choisis par défaut. Le réseau neuronal repose sur le choix d'un nombre de neurones dans les couches cachées de l'algorithme. Plusieurs classifications ont été effectuées en utilisant n , $2n$ et $3n$ neurones dans chaque couche cachée avec n = nombre de classes en sortie. Au final, 8 classifications ont été effectuées :

Tableau 2. Classificateurs et paramètres

SVM	Neural Net
5 fonctions noyaux :	Nombres de neurones cachés :
▶ Polynôme du 1 ^{er} degré	▶ 11
▶ Polynôme du 2 ^e degré	▶ 22
▶ Polynôme du 3 ^e degré	▶ 33
▶ Fonction sigmoïdale	
▶ Fonction radiale	

Enfin, nous avons voulu tirer profit du résultat souvent proche de chacune de ces classifications, tout en s'affranchissant des possibles surestimations de certaines d'entre elles. Ainsi, chaque pixel de l'image a été noté en fonction du nombre de fois qu'il s'est vu attribuer la classe. Les notes s'échelonnent donc de 0 à 8. Seuls les pixels de l'image dont la note était supérieure à 6 (attribués dans plus

de 75 % des cas à la classe 11) ont été retenus comme zone de gagnage potentiel du Moqueur gorge blanche (*R. brachyurus*). L'image binaire obtenue distingue les zones de gagnage potentiel des autres zones.

Apport des données SIG

Si le couvert végétal est un caractère restrictif pour déterminer les habitats potentiels du Moqueur gorge blanche (*R. brachyurus*), il n'est pas le seul paramètre à prendre en compte. Nous avons vu en effet qu'en plus d'une couverture végétale spécifique, les zones d'habitats recherchées se caractérisent par la présence d'une litière pour le moins homogène, comportant une biomasse d'invertébrés importante. Par ailleurs, l'exposition aux vents dominants intervient également comme facteur limitant de la présence du Moqueur gorge blanche (*R. brachyurus*). L'apport de données topographiques nous a permis de tenir compte de l'ensemble de ces facteurs.

La présence d'une litière homogène, plus ou moins épaisse a été directement associée aux zones d'alluvionnement. Deux critères ont été choisis pour mettre en évidence les bassins alluviaux : la proximité à un cours d'eau et l'inclinaison des pentes. La proximité du cours d'eau est un paramètre essentiel pour localiser les bassins alluviaux. De fait, une zone de 50 mètres a été retenue autour de chacun de ceux-ci comme zone maximale d'influence sur les habitats potentiels du Moqueur gorge blanche (*R. brachyurus*). Le choix de cette distance se justifie par la nécessité de retenir des bassins alluviaux qui ne soient pas trop ouverts, offrant ainsi une protection plus importante aux évènements climatiques. L'inclinaison des pentes apporte des indications complémentaires concernant la structure du bassin alluvial. Ce sont les faibles pentes, disposant d'une litière au sol plus importante, qui constitueront les zones les plus favorables au gagnage du Moqueur gorge blanche (*R. brachyurus*).

L'orientation des pentes permet de juger de l'exposition d'un bassin alluvial aux vents dominants. Les bassins les plus protégés des vents qui arrivent de l'Océan Atlantique sont ceux qui s'étirent sur un axe nord-sud, avec en conséquence des pentes orientées soit vers l'est, soit vers l'ouest.

Bien qu'une partie de la zone d'étude se constitue en réserve naturelle, la presqu'île de la Caravelle comporte également des espaces d'habitations, routes, chemins, etc. Toutefois, la proximité des zones de pression humaine n'a pas été prise en compte dans la mesure où les observations de terrain ne semblent pas montrer qu'elles influent sur les lieux de fréquentation de l'espèce.

Les données utilisées pour ces analyses SIG sont issues de la BD Topo de l'Institut Géographique National (IGN) produite en 2004. Le logiciel ArcGIS 9.3 a été utilisé pour les traitements. Les pentes et les expositions des versants sur la Presqu'île de la Caravelle ont été calculées à partir des données d'altitude issues du Modèle Numérique de Terrain

(MNT) de la Martinique. La couche hydrographique de la BD Topo a permis d'obtenir la distance aux cours d'eau. Les cartographies des différents critères ont été produites sous la forme de rasters à dix mètres de résolution de manière à les rendre superposables à la donnée satellite SPOT 5.

Tableau 3. Grille de notation des facteurs identifiés

Notation	Distance aux cours d'eau	Inclinaison des pentes	Orientation des pentes
0	Plus de 50 m	Plus de 30%	Orientation Nord - Sud
1	Entre 40 et 50 m	Entre 24% et 30%	
2	Entre 30 et 40 m	Entre 18% et 24%	
3	Entre 20 et 30 m	Entre 12% et 18%	Orientation SE - SO - NE - NO
4	Entre 10 et 20 m	Entre 6% et 12%	
5	Entre 0 et 10 m	Moins de 6%	Orientation Est - Ouest

Dans le but d'obtenir un indicateur unique pour mettre en évidence le caractère favorable d'un espace, il était nécessaire de normaliser les différents critères utilisés sur la même échelle de valeurs. Ainsi, l'inclinaison des pentes, leur orientation et la distance aux cours d'eau ont chacun été transposés sur un intervalle de 0 à 5 : 0 indiquant que le critère en question n'est pas favorable du tout à l'habitat du Moqueur gorge blanche (*R. brachyurus*), 5 signifiant au contraire des conditions très positives. Le détail de la transposition apparaît dans le tableau 3. Ainsi, trois notes de 0 à 5 ont été attribuées à chaque pixel de la matrice couvrant le territoire d'étude.

L'étape suivante a été l'agrégation des différents critères. Le même poids ayant été attribué à chacune des variables, les notes de chaque pixel ont été additionnées pour obtenir un indicateur final échelonné entre 0 et 15.

Une classification finale de cet indicateur permet l'identification de 3 types de zones :

- ▶ les zones non favorables : cela correspond soit aux zones qui ne disposent pas de la végétation adéquate, et qui ont donc été définies comme zones d'exclusion pour l'analyse SIG (valeur de l'indicateur égale à 0), soit aux zones pour lesquelles chacun des critères topographiques prend une valeur nulle ;
- ▶ les zones moyennement favorables : ce sont des zones pour lesquelles le couvert végétal est bon, et qui réunissent une partie des conditions topographiques ou hydrographiques adéquates, sans pour autant présenter un profil idéal (valeur de l'indicateur inférieure à 7,5) ;
- ▶ les zones très favorables : tous les critères sont favorables au gainage du Moqueur gorge blanche (*R. brachyurus*) (valeur de l'indicateur supérieure à 7,5).

Ces résultats ont donné lieu à la réalisation d'une cartographie des habitats potentiels du Moqueur gorge blanche (*R. brachyurus*).

Validation des résultats

Afin d'évaluer la précision de la cartographie obtenue, un ensemble de 15 points d'observation a été sélectionné dans chacune des trois zones identifiées, soit au total 45 points. La sélection s'est faite de la manière la plus aléatoire possible, et dans un souci de couverture de l'ensemble de l'espace étudié. Pour des raisons d'accessibilité, seulement 26 points ont pu faire l'objet d'une observation : 5 points en zone favorable, 9 points en zone moyennement favorable et 12 points en zone défavorable. Les points sélectionnés et visités apparaissent sur la **figure 2**.

Au cours des observations de terrain, la potentialité de fréquentation du Moqueur gorge blanche (*R. brachyurus*) a été évaluée selon les mêmes critères que ceux utilisés pour la cartographie, et selon notre connaissance de la zone.

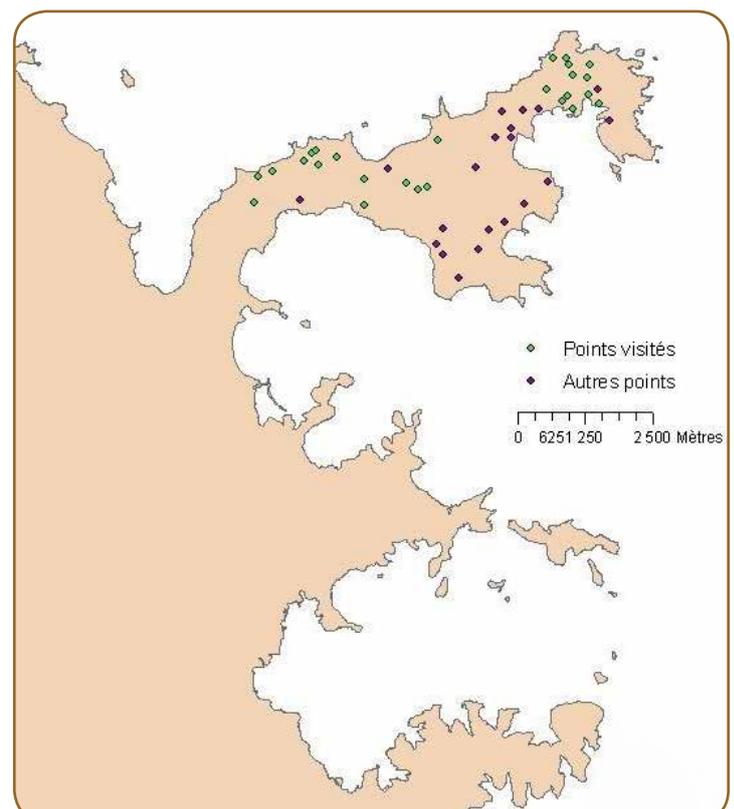


Figure 2. Points de validation terrain (CARIBSAT-IRD)

Résultats

La figure 3 présente le résultat cartographique de l'étude. Sur l'ensemble de la presqu'île de la Caravelle, les zones moyennement favorables et très favorables au gainage du Moqueur gorge blanche (*R. brachyurus*) couvrent respectivement 16.4 % et 6 % de la superficie globale. Ainsi, au total, plus de 1/5 de l'espace de la caravelle serait susceptible d'accueillir le Moqueur.

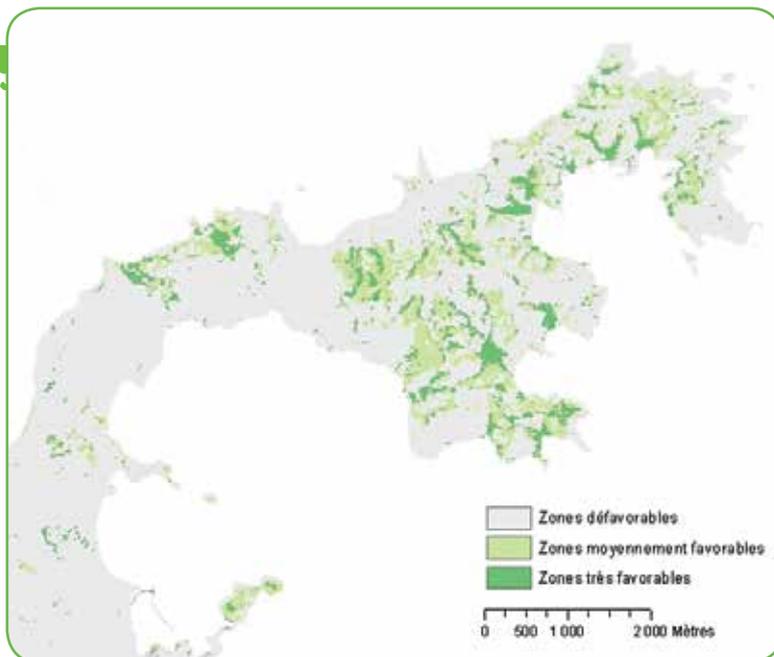


Figure 3. Cartographie des espaces de gainage potentiel du Moqueur gorge blanche (CARIBSAT-IRD)

Les relevés de terrain permettent de commenter ces résultats de manière plus détaillée (**Tableau 4**). La précision globale de la matrice de confusion montre que 15/26 soit environ 57.7 % des observations de terrain sont correctement classées.

Tableau 4. Matrice de confusion de la classification obtenue

Observation de terrain	Zones très favorables	Zones moyennement favorables	Zones défavorables	Total des observations
Résultat cartographique				
Zones très favorables	3	4	1	8
Zones moyennement favorables	2	4	3	9
Zone défavorables	0	1	8	9
Total des observations	5	9	12	26

Le résultat d'ensemble est donc moyen, mais il peut être relativisé compte tenu du fait que sur les 11 observations mal classées, 6 d'entre elles expriment une confusion entre zones moyennement favorables et zones très favorables. Ces confusions s'expliquent facilement par le seuillage relatif des notations entre ces différentes zones d'une part, et par le

caractère subjectif de certaines observations de terrain d'autre part.

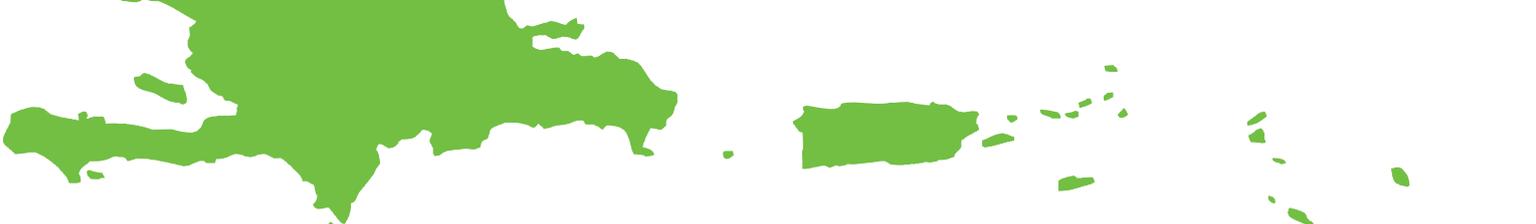
Les confusions les plus problématiques concernent l'erreur en colonne de la zone défavorable. Dans un seul cas, on observe une confusion entre une zone défavorable relevée sur le terrain et une zone très favorable estimée sur la carte (**figure 3**). Il s'agit là d'un cas très particulier de forêt marécageuse en zone de bas-fond. La formation végétale, la pente et l'exposition de la pente ont été évaluées de manière positive sans pouvoir tenir compte d'un substrat humide et marécageux. Les trois confusions entre zones moyennement favorables et zones défavorables s'expliquent par une sur-attribution des formations végétales favorables au Moqueur gorge blanche (*R. brachyurus*).

Finalement, l'analyse de la matrice de confusion nous permet d'affirmer que si la distinction entre zones moyennement favorables et zones très favorables est délicate, la méthode présente une assez bonne fiabilité pour distinguer les zones potentielles en général (moyenne et très favorable) des zones où le potentiel est nul (21/26 relevés bien classés soit plus de 80 % de précision). Dans ce cas, l'erreur exprime exclusivement une surestimation des zones d'habitats potentiels du Moqueur gorge blanche (*R. brachyurus*) (de 20 % environ).

Discussion

L'étude présente un résultat cartographique relativement fiable pour l'identification des zones potentielles de gainage du Moqueur gorge blanche (*R. brachyurus*) sur la presqu'île de la Caravelle en Martinique. Si les zones d'habitats sont légèrement surestimées, les données de validation montrent que l'estimation de zone de potentiel défavorable est très fiable. L'étude permet donc de fournir, selon une méthode simple, rapide et moins coûteuse

qu'une enquête de terrain exhaustive, un document permettant de renseigner et d'accompagner la gestion, la valorisation et la protection de la biodiversité de l'avifaune. Il s'adresse directement aux gestionnaires des espaces naturels ou aux collectivités locales.



L'étude présentée reste un préliminaire. L'ensemble des points de validation sélectionnés doivent faire l'objet d'une visite de terrain de manière à rendre plus consistante l'analyse post-traitement. Par ailleurs, la méthode manque de fiabilité concernant la distinction des différentes potentialités d'habitat. Une technique plus robuste de seuillage des notations doit être envisagée, et un système d'observation de terrain doit être élaboré avec des paramètres plus nombreux et des critères de différenciation plus rigoureux.

Pour finir, plusieurs perspectives s'ouvrent à cette étude. Une méthode similaire pourrait être reproduite à Sainte-Lucie, de manière à obtenir un document exhaustif sur les zones d'habitats potentiels du Moqueur gorge blanche (*R. brachyurus*). Enfin, la prochaine acquisition de données LIDAR sur l'ensemble de la Martinique permettra d'envisager une modélisation 3D des formations végétales qui permettra de caractériser les zones d'habitats de manière plus fine (Clawges, 2008).

Remerciements

Le recueil des données sur le Moqueur gorge blanche en Martinique a été en partie soutenu financièrement par la Commission européenne et le Ministère français de l'environnement, à travers le programme LIFE + de la CAP DOM, qui est coordonné au niveau national par la LPO / BirdLife France et localement à la Martinique par l'AOMA. Le traitement des données recueillies a été réalisé au sein du plateau technique du projet CARIBSAT coordonné par l'Institut de recherche pour le développement, dans le cadre du programme INTERREG IV Caraïbes qui est en partie soutenu financièrement par la Commission européenne.

Références bibliographiques

BANNARI A., MORIN D., BONN F., HUETE A.R., 1995, A review of vegetation indices, *Remote Sensing Reviews*, Vol. 13, 95-120

BÉNITO-ESPINAL E., HAUTCASTEL P., 2003, *Les oiseaux des Antilles et leur nid*, PLB éditions, Abymes, 320 p.

BISHOP C.M., 1995, *Neural Network for Pattern recognition*, Oxford University Press, Oxford, 482 p.

CANTY M.J., 2009, "Boosting a fast neural network for supervised landcover classification", *Computers & Geosciences*, n°35, pp. 1280-1295

CLAWGES R., VIERLING K., VIERLING L., ROWELL E., 2008, The use of airborne lidar to assess avian species diversity, density, and occurrence in a pine/ aspen forest, *Remote Sensing of Environment*, Vol. 112, pp.2064-2073

GAOB.C., 1996, "NDWI - A normalized difference water index for remote sensing of vegetation liquid water from space". *Remote Sensing of Environment*, Vol. 58, pp. 257-268

LAFFLY D., 1997, Ecologie, télédétection et SIG : les écotopes du grand tetras dans le Haut-Jura, *Mappemonde*, n°", pp. 27-30

PAL M., MATHER P. M., 2005, Support vector machines for classification in remote sensing, *International Journal of Remote Sensing*, vol. 26, pp. 1007-1011

PINCHON R., 1976, *Faune des Antilles françaises : les oiseaux*, Fort-de-France, documentation de la Réserve du Père Pinchon, 326 p.

TEMPLE H.J., 2005, "Ecology, cooperative breeding and conservation of the White-breasted Thrasher (*Ramphocinclus brachyurus*)", *PhD.: ecology. University of Cambridge*, Cambridge, 201 p.



Première étude des chauves-souris dans les goyaveraies de Martinique

Rémi PICARD, François CATZEFLIS

Les chauves-souris (Chiroptera) constituent une part remarquable de la biodiversité de la Martinique et sont les seuls mammifères autochtones toujours présents sur l'île. Ce taxon est représenté en Martinique par 11 espèces (*tableau 1*) présentant un haut niveau d'endémicité vis-à-vis de la faune chiroptérologique néotropicale. Ainsi, la Martinique abrite une espèce endémique : *Myotis martiniquensis* (Laval, 1973), trois espèces endémiques des Petites Antilles : *Monophyllus plethodon* (Miller, 1900), *Ardops nichollsi* (Thomas, 1891) et *Natalus stramineus* (Gray, 1838) ; et se voit reconnaître des sous-espèces pour plusieurs espèces à la répartition plus large.

aussi les fonctions écologiques de pollinisation et de dispersion des graines de certaines espèces végétales forestières.

La connaissance de cette faune en Martinique revêt un double enjeu, à la fois en terme de production agricole et en terme de conservation des espèces. Pourtant, les chauves-souris des Petites Antilles n'ont jamais fait l'objet de travaux scientifiques en milieu agricole. A partir de ce constat et afin de répondre aux préoccupations des producteurs de goyaves, la FREDON Martinique et le CNRS ont décidé d'initier un programme spécifique sur ce thème.

Tableau 1. Liste des espèces de chiroptères de Martinique

Famille	Nom scientifique	Protection	Régime alimentaire	Consommateur potentiel de goyaves
Noctilionidae	<i>Noctilio leporinus</i>	Oui	Piscivore	non
Phyllostomidae	<i>Monophyllus plethodon</i>	Oui	Omnivore	oui
	<i>Sturnira lilium</i>	Oui	Frugivore	oui
	<i>Ardops nichollsi</i>	Oui	Frugivore	oui
	<i>Brachyphylla cavernarum</i>	Oui	Omnivore	oui
	<i>Artibeus jamaicensis</i>	Non	Frugivore	oui
Natalidae	<i>Natalus stramineus</i>	Non	Insectivore	non
Mormoopidae	<i>Pteronotus davyi</i>	Oui	Insectivore	non
Molossidae	<i>Molossus molossus</i>	Oui	Insectivore	non
	<i>Tadarida brasiliensis</i>	Oui	Insectivore	non
Vespertilionidae	<i>Myotis martiniquensis</i>	Non	Insectivore	non

En 2009, une première mission d'étude a été organisée. Elle visait à recenser les différentes

espèces de chiroptères présentes dans les vergers de goyaviers (*Psidium guajava*, famille des Myrtacées), les quantifier et identifier celles réalisant des dégâts sur les récoltes. L'objectif secondaire était de rassembler un maximum

En plus de leur diversité taxonomique, les chauves-souris de Martinique présentent une diversité de régimes alimentaires déterminant la perception de ces espèces par la population et les agriculteurs. Ainsi, on discerne les espèces strictement insectivores des espèces frugivores localement appelées « rats-volants » et stigmatisées par les producteurs de goyaves. Cette différenciation dans la perception des espèces de chauve-souris peut-être retranscrite en termes agricoles en qualifiant certaines de ravageurs des cultures (celles consommant des fruits cultivés) et d'autres d'auxiliaires car consommant des insectes « nuisibles » à l'activité humaine (moustiques ou ennemis des cultures). Cette dichotomie présente à l'esprit des arboriculteurs ne peut-être acceptée telle quelle car les chauves-souris frugivores consomment également des arthropodes et assument

d'éléments sur la biologie et le comportement de ces animaux en vergers afin d'identifier d'éventuelles mesures de protection des récoltes.

Déroulement de la mission

Protocole de capture

Pour identifier les espèces de chiroptères fréquentant les goyaveraies, nous avons recouru à une campagne de captures au filet. A cet effet, une autorisation de capture des chauves-souris a été accordée par la Préfecture de la Martinique datée du 29 janvier 2009. Cette campagne de captures s'est déroulée du 13 février au 18 mars 2009 (autorisation préfectorale AP 09-00282). Elle s'est effectuée dans quatre localités qui avaient été auparavant

prospectées et présélectionnées, à savoir : un verger de goyaviers (principalement), d'environ 5 ha, situé à Peter Maillet sur la commune du Saint-Esprit ; un verger de goyaviers et d'agrumes, composé d'approximativement 1 ha de goyaviers, situé au quartier Reprise sur la commune de Rivière Salée ; un verger de goyaviers, de 3,8 ha situé dans le quartier de Petite Rivière sur la commune du Lamentin ; un verger de 23 ha de goyaviers, situé à Savane Mouliniers sur la commune du Morne-Rouge.

Le tableau ci-dessous présente brièvement ces 4 localités :

Les captures de chauves-souris ont eu lieu de 18h30 à

Tableau 2. Liste des localités échantillonnées

Commune	Quartier	coord N	coord O	altitude
Saint-Esprit	Peter Maillet	14°33'633 N	60°55'071 W	46 m
Rivière-Salée	Reprise	14°32'329 N	60°56'638 W	57 m
Le Lamentin	Petite Rivière	14°39'149 N	60°57'968 W	41 m
Morne-Rouge	Savane Moulinier	14°47'437 N	61°07'381 W	397 m

22h30, et notre présence sur le terrain était généralement de 17h00 à 23h30. Lors d'une nuit de capture, entre 5 et 8 filets « japonais » de type standard (4 poches, longueur 12m, hauteur 2,5m, mailles en nylon de 16 mm) ont été tendus à différents niveaux du verger. Les chauves-souris prises dans les filets ont été récupérées individuellement, identifiées, pesées, mesurées et frottées par un coton imbibé d'huile de silicone pour récupérer le pollen pris dans leur pelage. Enfin, elles ont été placées individuellement durant 1 à 2 heures dans un sac de toile afin de récupérer leurs excréments avant d'être relâchées sur site.

Sur place, dans chaque verger, nous avons de jour examiné les goyaves individuellement et essayé de quantifier les pertes dues aux chauves-souris. Nous n'avons pas pu tirer de conclusion de ces observations car rapidement nous nous sommes aperçus que :

1) nous étions incapables de discriminer de façon certaine les dégâts faits par des chauves-souris, des oiseaux ou des rats noirs ; et il est possible, voire probable, que les mêmes fruits soient consommés successivement par différents vertébrés (oiseaux, chauves-souris, rats) lors de notre présence sur zone.

Echantillonnages réalisés

Au vu des résultats acquis nuit après nuit, nous avons modifié le plan de travail par rapport à celui initialement prévu. En effet, la forte diminution du nombre de chauves-souris (*cliché 1*) entre la première nuit de capture et les suivantes nous a encouragé à espacer les périodes

de captures. Ainsi, nous avons décidé de retourner échantillonner deux vergers déjà visités une première fois (à Peter Maillet et à Reprise) après 9 et 28 jours pour Peter Maillet et après 25 jours pour Reprise.

Le planning a donc été le suivant :

- ▶ du 13 au 16 février : au Saint-Esprit
- ▶ du 17 au 20 février : à Rivière Salée
- ▶ du 21 au 24 février : au Lamentin
- ▶ du 25 au 27 février : au Saint-Esprit
- ▶ du 01 au 04 mars : au Morne Rouge
- ▶ du 15 au 16 mars : au Saint-Esprit
- ▶ du 17 au 18 mars : à Rivière Salée



Cliché 1. *Sturnira lilium*
(R. Picard et F. Catzeflis.)

Afin d'obtenir une appréciation de la variabilité spatiale du peuplement de chauves-souris au sein d'une même localité comportant une grande surface en vergers de goyaviers, le plus grand verger (23 hectares) de goyaviers du Morne Rouge a été échantillonné en deux points distants d'env. 500m :

- ▶ d'abord en haut (altitude 397m), dans une partie du verger infestée par des nématodes (*Meloidogyne mayaguensis*), et donc parmi des arbres malades : feuilles grisâtres, peu de fruits en général ;
- ▶ puis en bas (altitude 352m), dans une partie plus saine du verger parmi des goyaviers sains : feuilles vertes, beaucoup de fruits dont de nombreux mûres.



Résultats de captures

Après 23 nuits d'échantillonnage, pour un effort global de 6417 mètres de filet par heure, nous avons capturé dans les divers vergers de goyaviers 62 chauves-souris représentant 5 espèces, à savoir :

- ▶ 20 *Brachyphylla cavernarum* (« grande » espèce frugivore de poids env. 45 gr)
- ▶ 17 *Artibeus jamaicensis* (« grande » espèce frugivore de poids env. 45 gr)

- ▶ 13 *Monophyllus plethodon* (« petite » espèce nectarivore-insectivore de poids env. 16 gr)
- ▶ 10 *Sturnira lilium* (« petite » espèce frugivore de poids env. 22 gr)
- ▶ 1 *Pteronotus davyi* (« petite » espèce insectivore de poids env. 8 gr)

Tableau 3. Récapitulatif des captures par verger

date	localité	TOTAL	Brachy	Sturni	Artibe	Monoph	Pteron
13-févr-09	Saint-Esprit	15	15				
14-févr-09	Saint-Esprit	1	1				
15-févr-09	Saint-Esprit	0					
16-févr-09	Saint-Esprit	2		2			
25-févr-09	Saint-Esprit	2	1		1		
26-févr-09	Saint-Esprit	0					
27-févr-09	Saint-Esprit	2	1				1
15-mars-09	Saint-Esprit	0					
16-mars-09	Saint-Esprit	0					
17-févr-09	Rivière Salée	1			1		
18-févr-09	Rivière Salée	9		3	6		
19-févr-09	Rivière Salée	0					
20-févr-09	Rivière Salée	1			1		
17-mars-09	Rivière Salée	0					
18-mars-09	Rivière Salée	1				1	
21-févr-09	Le Lamentin	8		2	3	3	
22-févr-09	Le Lamentin	3		1	2		
23-févr-09	Le Lamentin	2			2		
24-févr-09	Le Lamentin	3	1		1	1	
01-mars-09	Morne Rouge haut	2		1		1	
02-mars-09	Morne Rouge haut	3	1	1		1	
03-mars-09	Morne Rouge bas	6				6	
04-mars-09	Morne Rouge bas	1			1		

Le Tableau ci-dessous reprend ces résultats, date par date, et pour chaque verger.

Abbreviations : Brachy = *Brachyphylla cavernarum* ; Sturni = *Sturnira lilium* ;

Artibe = *Artibeus jamaicensis* ; Monoph = *Monophyllus plethodon* ; Pteron = *Pteronotus davyi*

Collectes de graines dans les excréments

La collecte des excréments avait pour objectif de prouver la consommation de goyave par les individus capturés et retenus en sac. Cette collecte a également permis de recueillir des graines d'autres fruits consommés et donc dispersés par ces chauves-souris. Les 15 chauves-souris frugivores capturées dans des vergers de goyaviers et ayant déféqué des graines ont été 4 *Artibeus jamaicensis*, 4 *Brachyphylla cavernarum* et 7 *Sturnira lilium*.

Grâce à l'expertise du Dr. T. Lobova (New York Botanical Garden) et de Madame S. Jouard (MNHN, Paris), nous avons pu identifier les graines récoltées auprès des chauves-souris capturées dans les vergers de goyaviers à Saint-Esprit, Rivière-Salée, Le Lamentin et Morne-Rouge (cliché 2, cliché 3). Les espèces végétales suivantes ont été déterminées grâce aux graines récoltées :

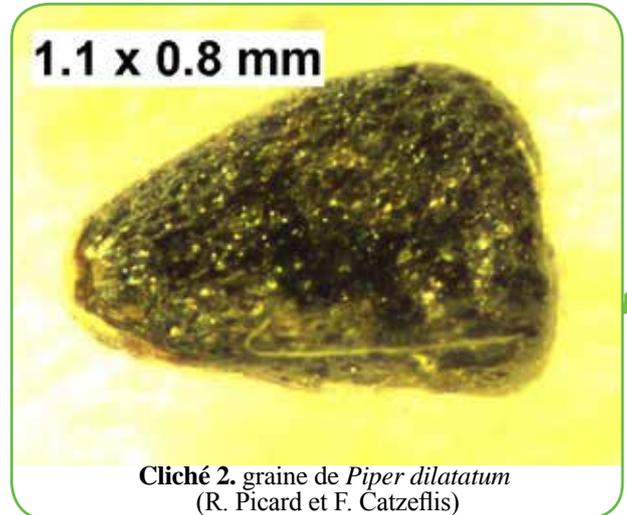
- ▶ *Cecropia schreberiana* (Moracées) : bois-canon
- ▶ *Ficus insipida* (Moracées) : figuier-maudit ou figuier agouti
- ▶ *Ficus* spp. (*americana*, *citrifolia*, *trigonata*) (Moracées) : figuier indéterminé
- ▶ *Piper aduncum* (Pipéracées) : malimbé ou queue-à-rat ou bois-bougie
- ▶ *Piper dilatatum* (Pipéracées) : malimbé ou queue-à-rat ou bois-bougie
- ▶ *Piper hispidum* (Pipéracées) : malimbé ou queue-à-rat ou bois-bougie
- ▶ *Psidium guajava* (Myrtacées) : goyavier
- ▶ *Solanum torvum* (Solanacées) : mélongène-diable.

Le tableau suivant résume les données recueillies :

Tableau 4. Liste des graines collectées

N°	graines	chauve-souris	localité
M-826	<i>Cecropia schreberiana</i>	<i>Brachyphylla cavernarum</i>	Saint-Esprit
M-827	<i>Cecropia schreberiana</i>	<i>Brachyphylla cavernarum</i>	Saint-Esprit
M-829	<i>Ficus</i> spp.	<i>Brachyphylla cavernarum</i>	Saint-Esprit
M-834	<i>Solanum torvum</i>	<i>Sturnira lilium</i>	Saint-Esprit
M-837	<i>Piper dilatatum</i>	<i>Sturnira lilium</i>	Rivière Salée
M-838	<i>Psidium guajava</i>	<i>Sturnira lilium</i>	Rivière Salée
M-841	<i>Cecropia schreberiana</i>	<i>Sturnira lilium</i>	Rivière Salée
M-843	<i>Piper dilatatum</i>	<i>Artibeus jamaicensis</i>	Rivière Salée
M-846	<i>Cecropia schreberiana</i>	<i>Artibeus jamaicensis</i>	Le Lamentin
M-848	<i>Piper aduncum</i>	<i>Sturnira lilium</i>	Le Lamentin
M-854	<i>Cecropia schreberiana</i>	<i>Artibeus jamaicensis</i>	Le Lamentin
M-866	<i>Piper hispidum</i>	<i>Sturnira lilium</i>	Morne-Rouge
M-869	<i>Cecropia schreberiana</i>	<i>Sturnira lilium</i>	Morne-Rouge
M-870	<i>Cecropia schreberiana</i>	<i>Brachyphylla cavernarum</i>	Morne-Rouge
M-878	<i>Ficus insipida</i>	<i>Artibeus jamaicensis</i>	Morne-Rouge

Grâce à l'expertise de Mme Sylvie Jouard, plusieurs graines mises en germination ont donné une plantule, dont les feuilles et la tige ont été conservés en atmosphère sèche (silicagel) pour d'éventuelles futures études d'identification et de systématique moléculaire.



Cliché 2. graine de *Piper dilatatum*
(R. Picard et F. Catzefflis)

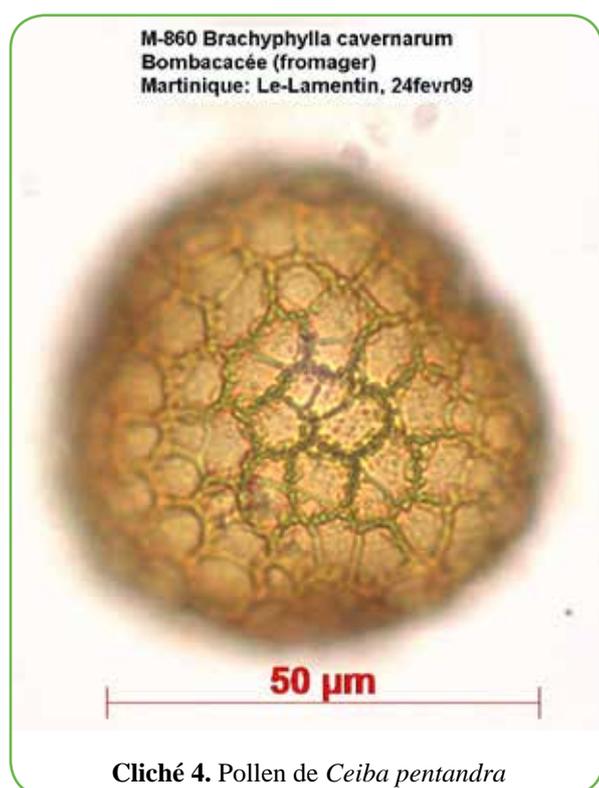


Cliché 3. Plantule de *Cecropia schreberiana*
(R. Picard et F. Catzefflis)

Collectes de pollens

Les 62 chauves-souris capturées lors de la campagne de piégeage ont été frottées avec un coton imbibé d'huile de silicone afin de récupérer le pollen pris dans leur pelage. 30 échantillons se sont avérés contenir du pollen (*cliché 4*). A ce jour, 12 échantillons ont été traités au Laboratoire de Palynologie de l'ISEM avec les résultats suivants :

- ▶ 3 échantillons se sont avérés stériles,
- ▶ 8 échantillons contenaient des pollens de fromager (*Ceiba pentandra*, famille des Bombacacées), parfois en très grand nombre colorant le pelage de l'animal et le coton de prélèvement en jaune,
- ▶ 1 échantillon contenait 2 pollens de *Drimys* sp. une Winteracée probablement ornementale.



Cliché 4. Pollen de *Ceiba pentandra*

Discussions

Les chauves-souris ne fréquentent pas abondamment les vergers de goyaviers, tout au moins durant la période d'étude. Le rendement de captures (total des captures divisé par l'effort) a été de 1% ($62/6417=0.97\%$).

En comparaison avec deux autres localités où de pareils échantillonnages ont été effectués, mais dans des milieux très différents (Beauséjour : jardins et parc d'une habitation ; Plateau Boucher : prairie humide en clairière de la forêt d'altitude), les rendements de capture dans les goyaviers sont très faibles, voir tableau ci-dessous.

En ne considérant que la première session de 4 nuits consécutives, on s'aperçoit que l'effectif des chauves-

Tableau 5. Comparaisons de rendement de captures au filet

Année	Localité	Période	Effort	Captures	Rendement
2008	Beauséjour	16 à 23 fév	800	51	6,4
2007	Beauséjour	18 à 27 mar	920	91	9,9
2008	Plateau Boucher	11 à 14 fév	235	25	10,6
2006	Plateau Boucher	01 à 10 avr	160	36	22,5
2009	Vergers de goyaviers	13 fév à 18 mar	6417	62	1,0

souris capturées par localité est toujours faible mais assez semblable : 11 individus à Rivière-Salée, 12 au Morne Rouge, 16 au Lamentin, et 18 à Saint-Esprit.

Lors des discussions préparatives à ce projet, nous avons acquis le sentiment, d'après les témoignages de certains arboriculteurs que « ces vergers de goyaviers seraient fréquentés par de nombreuses chauves-souris frugivores venant s'alimenter sur les fruits mûrs ». Or, cela n'a pas été le cas, sauf à une seule occasion (15 *Brachyphylla cavernarum* le 13 février 09 dans le verger de Saint Esprit). Relevons ici que nous ignorons si, en 2009, la population martiniquaise des *Artibeus* et/ou des *Brachyphylla* est toujours aussi abondante que ce qu'elle était avant l'ouragan Dean (17 et 18 août 2007). Genoways *et al.* (2007) rappellent que les travaux de Pedersen *et al.* (1996) et de Pedersen (2001) montrent que l'abondance des chauves-souris frugivores sur l'île de Montserrat a diminué de 60 à 80% après les forts ouragans de cette époque. De même, Larsen *et al.* (2006) évoquent la possibilité – pour Saint-Barthélemy – que le très petit nombre d'*Artibeus jamaicensis* (grande chauve-souris frugivore) qu'ils ont observés en mai 2004 puisse être la conséquence d'une série d'ouragans dévastateurs entre 1990 et 2004. En 2004, Issartel & Leblanc (2004) avaient dénombré en Martinique les effectifs de *Brachyphylla cavernarum* dans 12 gîtes, et



comptabilisé un minimum de 140000 individus. Il serait intéressant de visiter à nouveau ces 12 gîtes pour estimer les effectifs de ceux-ci en 2009.

Il faut relever l'observation que, dans chacun des trois « petits » vergers (Saint-Esprit, Rivière Salée et Le Lamentin) où nous avons effectué une première série de 4 nuits consécutives d'échantillonnages, la distribution temporelle des captures est très hétérogène. En effet, il existe une nuit (parmi les 4) qui rassemble la moitié des captures, et ceci est particulièrement frappant pour Saint-Esprit (15 individus le 13 février et 3 individus pour les 3 autres dates) et Rivière Salée (9 individus le 18 février, et 2 individus pour les 3 autres dates). Nous ne pouvons pas appliquer cette observation au « grand » verger de Morne Rouge, comme les 2 emplacements de capture au sein de ce verger différaient quant à l'abondance des fruits mûres de goyaves.

Au vu des résultats acquis à Peter Maillet (Saint-Esprit) du 13 au 16 février, nous avons émis l'hypothèse que les chauves-souris frugivores (ici : *Brachyphylla cavernarum*) pourraient être sensibles au dérangement occasionné par les captures au filet, et donc abandonner ensuite le verger. En effet, la première nuit (13 février) nous avons observé de nombreuses grosses chauves-souris (*Brachyphylla* et/ou *Artibeus*) parmi les goyaviers où nos filets ont permis la capture de 15 individus de l'espèce *Brachyphylla cavernarum* (Tableau ci-dessus). Nous n'avons plus capturé de tels effectifs de *Brachyphylla* lors des deux sessions ultérieures (25 à 27 février ; 15 & 16 mars), malgré le fait que l'abondance des goyaves mûres (84 fruits mûrs sur 119 arbres) semblait toujours aussi élevée (voir tableau 6 ci-dessous).

Tableau 6. Nombre de goyaviers (« arbres ») en fonction du nombre de goyaves mûres (« fruits mûrs ») sur l'arbre (échantillon de 119 arbres) dans le verger de Peter Maillet le 16 mars 09.

fruits mûrs	arbres
0	77
1	20
2	10
3	7
4	3
5	1
6	1

Néanmoins, il semblerait que la prédation de goyaves par les grandes espèces frugivores du verger de Peter Maillet ait repris assez rapidement après la fin de notre dernière session de capture (le 16 mars), puisque le 6 avril, alors que la récolte de fruits était en cours, nous avons pu observer des traces indéniables du passage récent de chauves-souris. Il s'agissait, outre l'observation de fruits récemment consommés et de crottes de chauves-souris fraîches et roses (la couleur de la chair de goyave) tombées à même le sol.

A l'appui de notre hypothèse (les chauves-souris frugivores quitteraient un verger de goyaviers après un dérangement tel la capture au filet) figure le fait que nous n'avons repris qu'un seul animal au cours de notre mission : un *Artibeus jamaicensis* capturé à Petite Rivière le 21 février et repris le 22 février dans ce même verger.

Par ailleurs, nos résultats mettent en évidence que les grandes chauves-souris frugivores ne fréquentent pas continuellement et en effectifs élevés, tous les vergers de goyaviers contenant des fruits mûrs. En effet, il n'y a eu aucune *Brachyphylla cavernarum* capturée ni à Rivière-Salée ni dans la partie basse du verger de Morne-Rouge ; et une seule *Brachyphylla* a été capturée au Lamentin. Par contre, l'autre « grande » chauve-souris frugivore (*Artibeus jamaicensis*) a été régulièrement capturée dans les vergers de goyaviers de Rivière Salée (8 individus) et du Lamentin (8 ind.), mais nous ne pouvons à ce jour apporter de preuve formelle de sa consommation de goyaves. Enfin, concernant la « petite » espèce frugivore *Sturnira lilium*, nous pouvons affirmer qu'elle se nourrit de goyaves mûres car nous avons retrouvé des graines de goyave dans ses excréments.

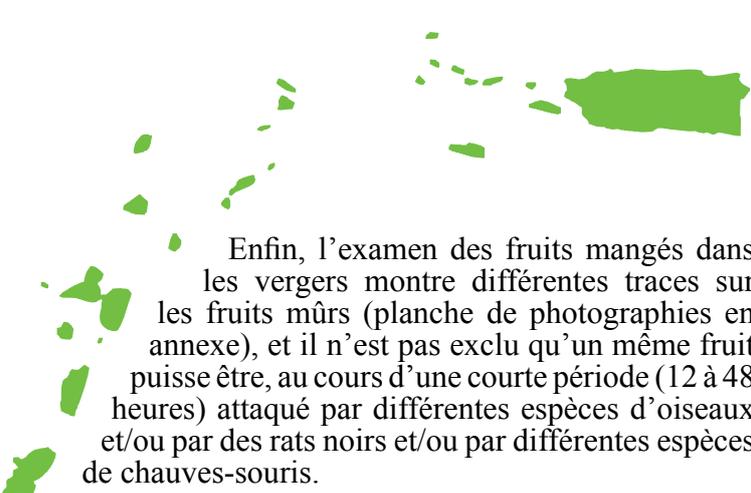
Réflexions et rétrospectives

En fait, la question initiale que nous aurions dû poser, en ce qui concerne la prédation sur les goyaves mûres, aurait dû être : « Quels sont les différents vertébrés prédateurs des goyaves, et quelle est leur responsabilité relative ? ».

Nous avons observé de jour de nombreux oiseaux dans les goyaviers et une précédente étude de la FREDON (Cauchard, 2008) a mis en évidence entre 14 et 20 espèces d'oiseaux dans le verger de goyaviers de Saint-Esprit. Certes, toutes ces espèces ne sont pas frugivores et nous ne savons pas encore quelles espèces consomment des goyaves mûres, ni quels sont leurs effectifs dans ce verger.

Nous avons observé de nuit des rats noirs (*Rattus rattus*) en activité en bordure immédiate des goyaviers dans les vergers de Saint-Esprit et de Rivière-Salée, et il est connu que certaines populations de rats noirs sont arboricoles et frugivores (Delgado-Garcia, 2000).





Enfin, l'examen des fruits mangés dans les vergers montre différentes traces sur les fruits mûrs (planche de photographies en annexe), et il n'est pas exclu qu'un même fruit puisse être, au cours d'une courte période (12 à 48 heures) attaqué par différentes espèces d'oiseaux et/ou par des rats noirs et/ou par différentes espèces de chauves-souris.

Peut-être faudrait-il conduire des réflexions sur les meilleurs moyens à mettre en oeuvre pour répondre à la question « Quels sont les différents vertébrés prédateurs des goyaves, et quelle sont leurs responsabilités relatives ? ». Il faudrait combiner des séances d'observations simples mais répétées (diurnes pour les oiseaux : avec télescope ; nocturnes pour les chauves-souris : avec projecteur-torche) avec des séances de captures (rattières dans les arbres pour les rats noirs ; filets de jour et de nuit pour les oiseaux et les chauves-souris). La récolte systématique des crottes des oiseaux frugivores et des chauves-souris frugivores-omnivores devrait permettre de quantifier la fréquence voire l'abondance des prélèvements par ces animaux sur les goyaves mûres. L'examen des contenus stomacaux des rats noirs capturés dans les vergers devrait aussi être réalisé.

En ce qui concerne les chiroptères, il s'avère nécessaire de répéter les échantillonnages effectués en 2009 afin de savoir si la situation décrite cette année est typique de cette époque en rapport avec la maturité générale des fruits.

Par ailleurs, une collaboration étroite entre quelques arboriculteurs volontaires et des investigateurs scientifiques (personnels de la FREDON) serait souhaitable, afin que l'arboriculteur prévienne dès qu'il remarque des chauves-souris abondantes dans son verger. Ensuite, il faudrait que durant plusieurs jours ou semaines, des observations nocturnes (de 19h00 à 21h00, par exemple) soient effectuées dans le verger pour avoir une estimation des effectifs en « grandes » chauves-souris frugivores et de la durée pendant laquelle ces chauves-souris fréquentent le verger.

Enfin, l'hypothèse comme quoi des dérangements tels les captures au filet feraient « fuir » les *Brachyphylla* et/ou les *Artibeus* durant une certain temps devrait être testée en retrouvant une situation comparable à celle du 13 février dans le verger de Peter Maillet au Saint-Esprit.



Bibliographie

CAUCHARD S., 2008, *Mise en place d'une méthode de suivi des populations aviaires dans les vergers Martiniquais*. Rapport de Master (51 p.). Université de Rennes, France.

DELGADO Garcia J. D., 2000, Selection and treatment of fleshy fruits by the Ship Rat (*Rattus rattus* L.) in the Canarian laurel forest. *Mammalia* 64:11-18.

GENOWAYS H. H., PEDERSEN S. C., LARSEN P. A., KWIECINSKI G. G., HUEBSCHMAN J., 2007, Bats of Saint Martin, French West Indies / Sint Maarten, Netherlands Antilles. *Mastozoologia Neotropical* 14:169-188.

ISSARTEL G., LEBLANC F., 2004, Contribution à l'inventaire des Chiroptères de Martinique. Pp. 1 – 67 ; Rapport de Mission (DIREN-972 et Societe Francaise Pour Etude Protection Mammifères).

LARSEN P. A., GENOWAYS H. H., PEDERSEN S. C., 2006, New records of bats from Saint-Barthélemy, French West Indies. *Mammalia* 70:321-325.

LOBOVA T. A., GEISELMAN C. K., MORI S. A., 2009, *Seed dispersal by bats in the neotropics*, New York, *Memoirs of The New York Botanical Garden*, vol. 101, pages 1-475

PEDERSEN S. C., 2001, The impact of volcanic eruptions on the bat populations of Montserrat, BWI. *American Zoologist* 40:1167A.

PEDERSEN S. C., GENOWAYS H. H., FREEMAN P. W., 1996. Notes on the bats from Montserrat (Lesser Antilles), with comments concerning the effects of Hurricane Hugo. *Caribbean Journal of Science* 32:206-213. ANNEXE-1



ANNEXE-1

Liste des 62 chauves-souris capturées dans les vergers de goyaviers

Num	espèce	sexe	date	localité	AB	poids
M-817	<i>Brachyphylla cavernarum</i>	m	13-févr-09	Saint-Esprit	65,0	43,0
M-818	<i>Brachyphylla cavernarum</i>	f	13-févr-09	Saint-Esprit	67,0	36,0
M-819	<i>Brachyphylla cavernarum</i>	m	13-févr-09	Saint-Esprit	66,0	52,0
M-820	<i>Brachyphylla cavernarum</i>	m	13-févr-09	Saint-Esprit	68,0	44,0
M-821	<i>Brachyphylla cavernarum</i>	f	13-févr-09	Saint-Esprit	68,0	49,0
M-822	<i>Brachyphylla cavernarum</i>	m	13-févr-09	Saint-Esprit	65,0	44,0
M-823	<i>Brachyphylla cavernarum</i>	m	13-févr-09	Saint-Esprit	64,0	39,0
M-824	<i>Brachyphylla cavernarum</i>	m	13-févr-09	Saint-Esprit	67,5	44,0
M-825	<i>Brachyphylla cavernarum</i>	m	13-févr-09	Saint-Esprit	62,0	43,0
M-826	<i>Brachyphylla cavernarum</i>	f	13-févr-09	Saint-Esprit	67,5	48,0
M-827	<i>Brachyphylla cavernarum</i>	f	13-févr-09	Saint-Esprit	65,5	49,0
M-828	<i>Brachyphylla cavernarum</i>	m	13-févr-09	Saint-Esprit	62,0	43,0
M-829	<i>Brachyphylla cavernarum</i>	m	13-févr-09	Saint-Esprit	66,5	45,0
M-830	<i>Brachyphylla cavernarum</i>	m	13-févr-09	Saint-Esprit	68,0	45,0
M-831	<i>Brachyphylla cavernarum</i>	m	13-févr-09	Saint-Esprit	67,5	44,0
M-832	<i>Brachyphylla cavernarum</i>	m	14-févr-09	Saint-Esprit	65,0	42,5
M-833	<i>Sturnira liliium</i>	f	16-févr-09	Saint-Esprit	43,5	24,0
M-834	<i>Sturnira liliium</i>	f	16-févr-09	Saint-Esprit	43,0	20,5
M-835	<i>Artibeus jamaicensis</i>	m	17-févr-09	Rivière Salée	62,0	37,0
M-836	<i>Artibeus jamaicensis</i>	f	18-févr-09	Rivière Salée	63,5	51,0
M-837	<i>Sturnira liliium</i>	f	18-févr-09	Rivière Salée	43,5	20,0
M-838	<i>Sturnira liliium</i>	f	18-févr-09	Rivière Salée	42,5	21,0
M-839	<i>Artibeus jamaicensis</i>	f	18-févr-09	Rivière Salée	61,0	45,0
M-840	<i>Artibeus jamaicensis</i>	m	18-févr-09	Rivière Salée	62,0	42,0
M-841	<i>Sturnira liliium</i>	f	18-févr-09	Rivière Salée	43,0	20,0
M-842	<i>Artibeus jamaicensis</i>	m	18-févr-09	Rivière Salée	61,5	44,5
M-843	<i>Artibeus jamaicensis</i>	m	18-févr-09	Rivière Salée	63,5	44,5
M-844	<i>Artibeus jamaicensis</i>	f	18-févr-09	Rivière Salée	61,5	(58)
M-845	<i>Artibeus jamaicensis</i>	f	20-févr-09	Rivière Salée	61,5	(51)
M-846	<i>Artibeus jamaicensis</i>	f	21-févr-09	Le Lamentin	62,0	43,0
M-847	<i>Artibeus jamaicensis</i>	m	21-févr-09	Le Lamentin	61,0	49,0



ANNEXE-1 (suite)

Num	espèce	sexe	date	localité	AB	poids
M-848	<i>Sturnira lilium</i>	m	21-févr-09	Le Lamentin	43,0	23,0
M-849	<i>Sturnira lilium</i>	m	21-févr-09	Le Lamentin	44,0	20,5
M-850	<i>Monophyllus plethodon</i>	m	21-févr-09	Le Lamentin	40,5	16,5
M-851	<i>Monophyllus plethodon</i>	f	21-févr-09	Le Lamentin	41,5	15,0
M-852	<i>Monophyllus plethodon</i>	f	21-févr-09	Le Lamentin	42,5	15,5
M-853	<i>Artibeus jamaicensis</i>	m	21-févr-09	Le Lamentin	61,5	44,0
M-854	<i>Artibeus jamaicensis</i>	f	22-févr-09	Le Lamentin	61,5	(53)
M-855	<i>Sturnira lilium</i>	f	22-févr-09	Le Lamentin	42,5	22,5
M-856	<i>Artibeus jamaicensis</i>	m	22-févr-09	Le Lamentin	59,5	43,0
M-857	<i>Artibeus jamaicensis</i>	m	23-févr-09	Le Lamentin	58,0	42,0
M-858	<i>Artibeus jamaicensis</i>	f	23-févr-09	Le Lamentin	61,5	46,0
M-860	<i>Brachyphylla cavernarum</i>	f	24-févr-09	Le Lamentin	61,0	44,0
M-861	<i>Monophyllus plethodon</i>	m	24-févr-09	Le Lamentin	41,5	16,0
M-862	<i>Artibeus jamaicensis</i>	f	24-févr-09	Le Lamentin	58,5	(52)
M-863	<i>Brachyphylla cavernarum</i>	f	25-févr-09	Saint-Esprit	66,0	45,0
M-864	<i>Artibeus jamaicensis</i>	f	25-févr-09	Saint-Esprit	59,5	54,0
M-865	<i>Brachyphylla cavernarum</i>	m	27-févr-09	Saint-Esprit	66,5	46,5
M-866	<i>Sturnira lilium</i>	f	01-mars-09	Morne Rouge	44,0	21,0
M-867	<i>Monophyllus plethodon</i>	m	01-mars-09	Morne Rouge	42,0	17,0
M-869	<i>Sturnira lilium</i>	m	02-mars-09	Morne Rouge	43,5	25,0
M-870	<i>Brachyphylla cavernarum</i>	m	02-mars-09	Morne Rouge	63,0	47,0
M-871	<i>Monophyllus plethodon</i>	m	02-mars-09	Morne Rouge	42,0	16,0
M-872	<i>Monophyllus plethodon</i>	m	03-mars-09	Morne Rouge	41,5	16,5
M-873	<i>Monophyllus plethodon</i>	m	03-mars-09	Morne Rouge	42,5	16,0
M-874	<i>Monophyllus plethodon</i>	m	03-mars-09	Morne Rouge	42,0	17,0
M-875	<i>Monophyllus plethodon</i>	f	03-mars-09	Morne Rouge	41,0	(16,5)
M-876	<i>Monophyllus plethodon</i>	m	03-mars-09	Morne Rouge	43,5	17,5
M-877	<i>Monophyllus plethodon</i>	f	03-mars-09	Morne Rouge	42,5	17,0
M-878	<i>Artibeus jamaicensis</i>	f	04-mars-09	Morne Rouge	61,5	(60)
M-913	<i>Monophyllus plethodon</i>	m	18-mars-09	Rivière Salée	41,5	16,5
V-2562	<i>Pteronotus davyi</i>	f	27-févr-09	Saint-Esprit		

Abbréviations : Num = numéro individuel ; AB = avant-bras (en mm)



ANNEXE-2 :

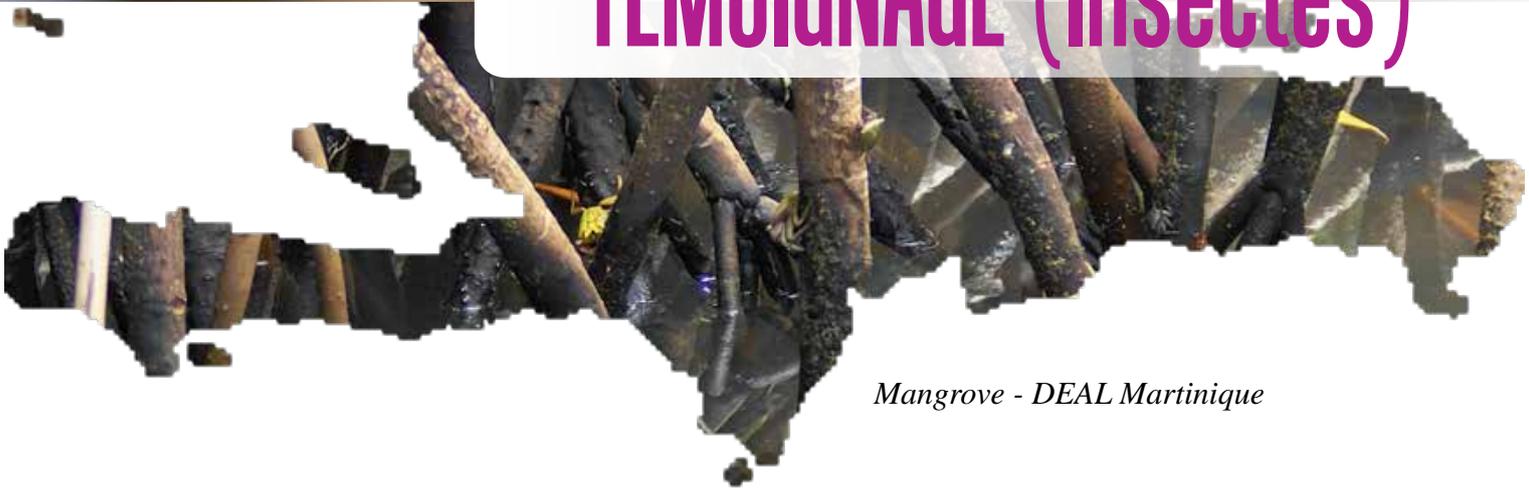
Différents aspects des goyaves mûres mangées par des vertébrés ravageurs (oiseaux, rats, chauves-souris) : verger de Peter Maillet, commune de Saint Esprit, février-mars 2009





Libellule - Jacques PIERRE-LOUIS

TÉMOIGNAGE (Insectes)



Mangrove - DEAL Martinique

Les insectes des Petites Antilles : approche biogéographique

Francis DEKNUYDT

L'histoire de la connaissance des insectes des Petites Antilles remonte au 17^e siècle, avec les premiers chroniqueurs qui ont décrit souvent de manière imagée les plus spectaculaires d'entre eux, comme par exemple le *Dynastes hercules* qui est représenté, dès 1667, sous le nom de « mouche cornue » par J.B. Dutertre et par C. Rochefort. Ce même Rochefort, en 1658, aurait donné le nom de « Brâtor », attribué par les indiens Caraïbes, à une libellule de Guadeloupe. Mais c'est au cours des siècles suivants, que de nombreuses espèces seront récoltées et décrites, comme par exemple les Lépidoptères, par Cramer et Fabricius. Ces études restèrent généralement très fragmentaires. Ainsi à la Dominique 27 espèces étaient connues en 1884, presque le double dès le début du 20^e siècle (1914), et Arthur Hall fit passer le nombre de 12 à 36 à St Kitts en 1936. La Martinique, la Guadeloupe et d'autres îles furent étudiées par R. Pinchon et P. Enrico en 1969. Ensuite Norman D. Riley publia un guide sur les papillons des Antilles, en 1975, suivi par Smith et Miller, en 1990, ce dernier constitue une référence dans ce domaine. Il en a été de même pour les Coléoptères avec par exemple les travaux de Chevrolat (1862), Fleutiaux & Salle (1889), Fisher (1925 et s.), F. Chalumeau & L. Gruner (1974), F. Chalumeau & J. Touroult (2005), etc. En ce qui concerne l'Odonatologie (les libellules), les premières descriptions des libellules des Antilles reviennent à Sir Hans Sloane (1725), Thibault de Chanvalon (1763), ensuite il faut citer les travaux de Rambur (1842), les missions américaines avec E. B. Klots (1932) et d'autres les années suivantes, T. W. Donnelly, le Père R. Pinchon après 1960. Des études assez complètes pour les Antilles Françaises ont débuté en 1979 et, sous peu, doit paraître un ouvrage sur les Odonates des Petites Antilles (F. Meurgey). Pour être complet, il faudrait citer les études concernant les autres ordres d'insectes.

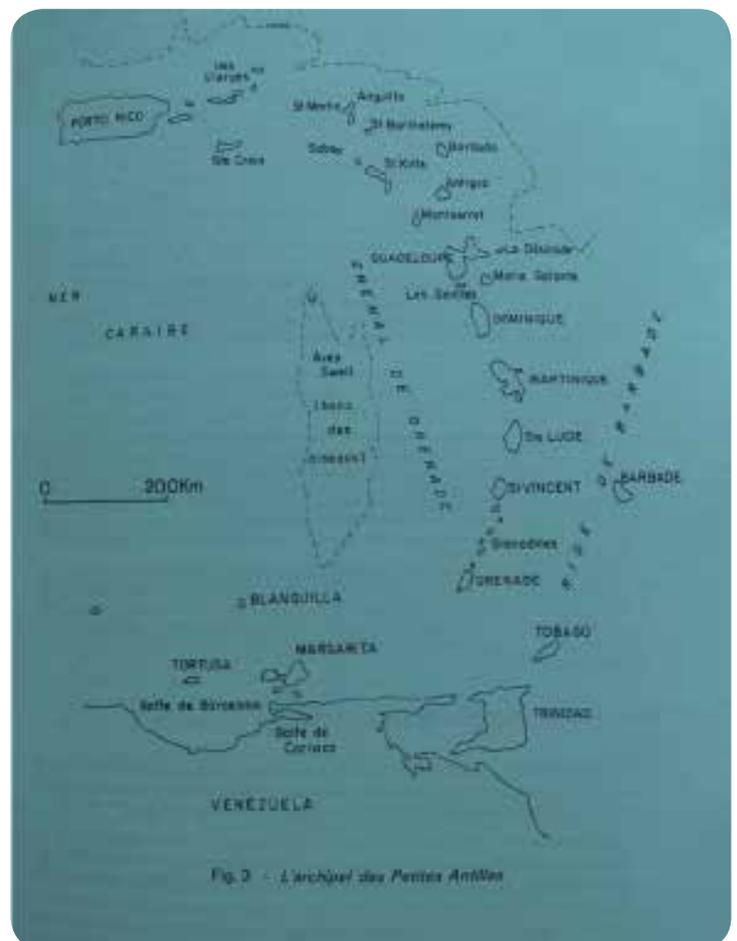
Cependant tous ces travaux sont taxinomiques et si certains décrivent la biologie des espèces rencontrées, très peu en montrent l'aspect biogéographique. Il faut dire que cette approche biogéographique ne date que de la fin du XIX^{ème} siècle avec Wallace (1876) et il faudra attendre 1935, avec Schuchert, pour avoir les premières explications de l'arrivée et de la dispersion des espèces animales dans les différentes îles. Ensuite viendront entre autres les travaux de Darlington (1957), James A. Scott (1972), L. D. Miller & J. Y. Miller (1989), J. Lescure, J. Jeremie, W. Lourenço, J.-P. Mauries, J. Pierre, C.

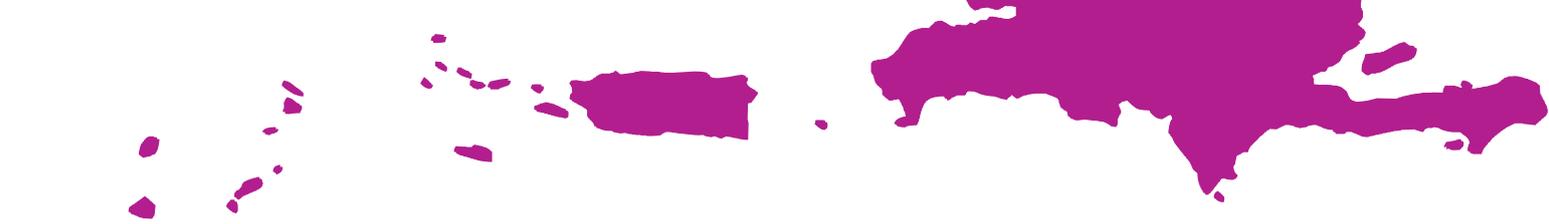
Sastre et J. M. Thibaud (1991), R. E. Ricklefs & I. J. LOVETTE (1999).

Aperçu géologique et géomorphologique

L'arc des Petites Antilles est un chapelet d'îles (une vingtaine d'îles principales) qui s'échelonnent sur 900 kilomètres, de Grenade, au sud, jusqu'à Anguilla, au nord. Seront exclues de l'étude les Iles Vierges ; la délimitation étant le « passage d'Anegada » au nord et la « ligne de Bond » au sud. On distingue les Iles au Vent, d'Anguilla à la Guadeloupe, et les Iles sous le Vent, de la Dominique à Grenade sans oublier Barbade (figure 1).

Figure 1. Arc des Petites Antilles





Du point de vue géologique, l'archipel des Petites Antilles constitue la partie émergée d'une vaste structure tectonique de subduction. On distingue globalement un arc externe récent (dépôts d'âge Pleistocène) constitué d'îles à recouvrement calcaire plus ou moins important, dont les principales sont du nord au sud : Sombrero, Anguilla, Saint-Martin, Saint-Barthélemy, Barbuda, Antigua, Grande-Terre (Guadeloupe), Désirade, Marie-Galante. Un arc interne plus ancien (les dépôts vont du Pliocène au Pleistocène) d'abord confondu avec l'arc externe de Grenade à Sainte-Lucie, s'en écarte franchement au nord de la Martinique. Il est constitué d'îles volcaniques récentes et de volcans actifs qui sont du nord vers le sud : Saba, Saint-Eustache, Saint-Kitts, Nevis, Montserrat, Basse-Terre (Guadeloupe), Dominique, Martinique, Sainte-Lucie, Saint-Vincent, les Grenadines et Grenade. A noter que Barbade représente la partie émergée du prisme d'accrétion et qu'à aucun moment au cours de l'histoire géologique, ces différentes îles ne semblent avoir été reliées entre elles.

D'un point de vue géomorphologique, ces îles, dont la taille varie de quelques kilomètres carrés pour la plus petite à presque 2000 km² pour la plus grande, ont un relief varié, peu marqué pour les îles sédimentaires, plus marqué pour les îles volcaniques mais ne dépassant pas toutefois l'altitude de 1500 mètres. On aura des îles dites « sèches », celles dont la quantité de pluie reçue est faible et qui ne possèdent donc pas de rivières pérennes. C'est particulièrement le cas des îles sédimentaires. Les îles volcaniques reçoivent par contre une quantité de pluie suffisante et auront des cours d'eau permanents. Tout ceci aura une incidence sur la végétation.

La végétation naturelle est extrêmement diversifiée dans les îles les plus grandes, comme la Guadeloupe qui possède plus de 2000 espèces de plantes phanérogames et 250 espèces de fougères. Les formations végétales sont les suivantes :

- ▶ La mangrove avec deux grands types de formations végétales se situant en bordure de mer : la mangrove proprement dite et la forêt marécageuse qualifiée de « zone d'arrière-mangrove ».
- ▶ La série xérophile entre le niveau de la mer et 250 mètres d'altitude environ, avec des forêts tropicales sèches et leurs stades de dégradation, recevant des précipitations inférieures à 1800 mm par an.
- ▶ La série mésophile assure la transition entre les forêts hygrophiles d'altitude et les forêts xérophiles du niveau inférieur. Elle reçoit entre 1800 mm et 3000 mm d'eau par an.
- ▶ La série hygrophile est représentée par une forêt ombrophile montagnarde et submontagnarde recouvrant les reliefs les plus élevés (Stehlé 1936). Elle s'étend de 400 à 500 mètres d'altitude jusqu'à environ 1000 mètres et les précipitations s'échelonnent de 3000 à 8000 mm d'eau par an. Au-delà, se trouvent les savanes d'altitude caractérisées dans la strate inférieure par une végétation arbustive et au-delà de 1200 mètres par une végétation herbacée. Les précipitations peuvent atteindre 10000 mm par an.

Ces formations végétales seront déterminantes pour l'implantation des insectes dont de nombreuses espèces sont dépendantes de plantes-hôtes.



Tableau 1. Présentation de 19 îles des Petites Antilles avec le nombre de lépidoptères (rhopalocères) et coléoptères (longicornes) présents sur chacune d'entre-elles.

Ile	Surface (km ²)	Altitude (m)	Zones de végétation (km ²)						Nombre d'espèces	
			Mangrove	Xérophile	Mésophile	Hygrophile	altitudinale	Lépidoptères Rhopalocères	Coléoptères Longicornes	
Anguille	90	300	0	90	0	0	0	0	11	1
St Martin	85	410	0	77	9	0	0	0	24	16
Saba	13	860	0	9	3	1	0	0	13	7
St Barthelemy	22	300	0	22	0	0	0	0	19	12
St Eustache	20	600	0	18	2	0	0	0		7
St Kitts	170	1140	7	83	51	16	14	14	41	9
Nevis	130	1100	0	61	43	26	0	0		2
Barbuda	160	300	0	160	0	0	0	0	16	4
Antigues	280	400	0	261	19	0	0	0	32	12
Montserrat	100	910	0	49	34	17	0	0	39	31
Guadeloupe	1510	1500	210	576	314	367	44	44	47	64
Marie Galante	160	300	5	150	4	0	0	0	29	18
Dominique	751	1450	0	72	286	334	60	60	55	34
Martinique	1100	1340	19	405	417	234	25	25	40	57
St Lucia	616	960	0	254	206	122	33	33	48	25
St Vincent	350	1240	0	125	114	91	19	19	38	28
Barbade	430	340	10	388	32	0	0	0	24	9
Carriacou	34	300	0	34	0	0	0	0	23	0
Grenade	310	840	4	126	89	74	17	17	45	29



Les origines du peuplement en insectes de ces îles et l'endémisme

Les insectes qui ont peuplé les Iles sont venus essentiellement du continent américain nord et sud.

Ces deux voies de peuplement se sont faites à partir des Grandes Antilles (Porto Rico) ou de Trinidad et Tobago. La colonisation a pu se faire par voie aérienne pour les insectes ailés (c'est le cas de la plupart des insectes) ou sur des bois flottés pour les autres. Enfin des espèces ont été introduites par l'Homme. Mais le nombre d'insectes reste très faible par rapport à celui existant sur le continent. Une diminution très nette du nombre d'espèces aussi bien au sud, entre Tobago et Grenade, qu'au nord, entre Porto-Rico et Anguilla.

Prenons deux exemples : celui des Lépidoptères Rhopalocères (papillons de jour) et celui des Coléoptères Scarabaeidae et Cerambycidae. Si l'on considère les papillons de jour, Trinidad a plus de 650 espèces de Rhopalocères (plus de 1500 en Guyane), mais déjà Tobago n'en compte plus que 130. On note déjà une forte diminution lors du passage de Trinidad à Tobago. Grenade n'a que 45 espèces. Le même schéma est valable pour le nord des Petites Antilles. Si l'on compte plus d'une centaine d'espèces à Porto-Rico, il n'en reste déjà plus que 46 aux Iles Vierges et Sainte-Croix, 11 à Anguilla mais par contre 41 à Saint-Kitts (J. Pierre, 1991). D'autres facteurs entrent alors en jeu comme la superficie des différentes îles et leur relief. A noter que des familles n'ont aucun représentant dans les Petites Antilles, notamment Satyridae (pourtant encore bien représentée à Porto-Rico), Riodinidae.

Il en est de même pour les coléoptères. Comparée aux milliers d'espèces du continent, la faune des Scarabaeidae est d'une grande pauvreté. On ne compte que 79 espèces et sous-espèces dont 30 sont endémiques des îles de l'archipel (F. Chalumeau 1974). On rencontre le même profil pour les Cerambycidae avec 118 espèces pour les Petites Antilles et plus de 1500 en Guyane. Une première explication vient du fait qu'il y a deux barrières géographiques qui délimitent l'arc des Petites Antilles et empêchent une plus grande dispersion : le passage d'Anegada au nord, et la ligne de Bond (Lack, 1976) entre Grenade et Tobago au sud.

Les îles du centre de l'arc semblent plus riches en espèces que celles de la périphérie. C'est le cas en particulier de Montserrat, Guadeloupe, Dominique, Martinique, Sainte-Lucie. Leurs superficies et leurs reliefs variés ont permis l'installation de tous les types de végétation dont les espèces de lépidoptères et de coléoptères (Cerambycidae en particulier) sont très

dépendantes. On peut rajouter également un autre facteur, celui des deux voies de peuplement.

L'essentiel de la faune des lépidoptères des Petites Antilles provient du continent sud-américain (il en est de même pour les coléoptères). D'après Scott (1972), la plupart des espèces de Rhopalocères sont semblables à celles de Trinidad : 98% de Sainte-Lucie, 80% de Sainte-Croix, 70% de Porto-Rico. C'est le cas de *Dione juno* dont la limite nord est la Martinique. Mais cependant un courant de colonisation presque aussi fort se fait en sens inverse à partir des Grandes Antilles. Toujours selon Scott (1972), la faune des lépidoptères des Petites Antilles est également très semblable à celle des Grandes, en particulier d'Hispaniola : à 87% pour Sainte-Croix, à 79% pour Sainte-Lucie. Ainsi *Rhabdodryas trite watsoni* d'Hispaniola se retrouve à Porto-Rico, Saint-Kitts, Montserrat, Guadeloupe, Dominique et Sainte-Lucie. D'après cet auteur, les faunes lépidoptérologiques des Grandes Antilles, qui ont certes les caractères des faunes insulaires, différenciées et raréfiées, sont néanmoins affines, dans leur composition, de celles d'Amérique Centrale, elles-mêmes en grande partie semblables à la faune guyano-amazonienne. Il est donc toujours difficile de déterminer l'origine nord ou sud d'un taxon.

Le même schéma peut aussi être appliqué aux coléoptères avec également des colonisations par le nord et par le sud. Cette colonisation a pu se faire de deux manières : soit le passage d'île en île (marche par marche comme il a été dit) ou en sautant plusieurs îles (dit saut de grenouille) ce qui peut expliquer l'absence d'une espèce dans une île.

Peut-on parler maintenant d'ensembles biogéographiques ? Des études ont été réalisées (F. Chalumeau, 1974), par comparaison de populations de Scarabaeidae de différentes îles :

- ▶ La Dominique qui possède 40 espèces et sous-espèces a 31 taxa en commun avec la Guadeloupe et 18 avec la Martinique.
- ▶ La Martinique avec 33 espèces et sous-espèces a 20 taxa en commun avec la Guadeloupe.

La comparaison des genres, espèces et sous-espèces des 3 îles met bien en évidence dans ce cas la similitude des faunes de Guadeloupe et Dominique par rapport à celles de la Martinique. Mais ce qui est vrai pour les Scarabaeidae l'est moins pour les Cerambycidae (F. Chalumeau & J. Touroult, 2005) : « nos recherches sur les Cérambycides insulaires montrent des divergences quant aux regroupements : Guadeloupe avec la Dominique et Martinique avec Sainte-Lucie ». Il est également délicat de faire des rapprochements pour les lépidoptères avec cependant des ressemblances plus marquées entre la Martinique et Sainte-Lucie.

La colonisation n'est pas seulement un phénomène du passé. Elle se poursuit encore actuellement, ce qui est particulièrement visible pour les lépidoptères : implantation réussie de « deux Ctenuchidae (lépidoptères hétérocères) ravageurs du laurier rose aux Antilles Françaises ». Dans les années 2000 un autre hétérocère *Azeta versicolor* est arrivé à la Martinique et est toujours présent à l'heure actuelle. Enfin, dernière arrivée en date, *Phoebis agarithe pupillata*, se caractérise par la présence de plusieurs individus mâles et femelles observés en Guadeloupe durant l'été 2010.

Ceci nous conduit maintenant à étudier un autre aspect de la colonisation : l'isolement géographique des espèces par l'insularité. La région caribéenne possède 350 espèces de papillons diurnes mais 15% seulement des espèces s'y retrouvent identiques à ce qu'elles sont sur le continent (il y a donc 85% de sous-espèces ou d'espèces endémiques). 40% des espèces ne sont connues que sur une seule île (la moitié de celles-ci se trouvent sur Hispaniola, d'après Smith, Miller & Miller (1994). Les îles des Petites Antilles contribuent modestement à cet endémisme : il y a deux espèces endémiques connues à la Dominique, une à Saint-Vincent et une à la Guadeloupe (C. Brévignon, 2003). A la Martinique nous avons une espèce endémique d'un lépidoptère hétérocère : *Castnia pinchoni* (J. Pierre & C. Pierre-Baltus, 2003), belle et grande espèce dont les plus proches représentants se trouvent en Amérique Centrale (*cliché 1*). Une autre espèce de cette famille vole à Haïti.

Il y a plus d'espèces endémiques chez les coléoptères et dans d'autres ordres d'insectes comme les chéleutoptères (*cliché 2*) ou les orthoptères. Ceci peut s'expliquer par une colonisation ancienne de ces insectes dont l'isolement géographique pendant une longue période a pu favoriser la spéciation. Une étude a été réalisée en 1974 par F. Chalumeau & L. Gruner sur les Coléoptères Scarabaeidae des Petites Antilles. Sur les 58 espèces de Guadeloupe, 37 sont endémiques ; 24 à la Dominique sur un total de 40 ; 12 sur 33 à la Martinique et seulement 7 sur 25 de Sainte-Lucie à Grenade. L'endémisme demeure important, plus marqué pour les îles du centre de l'archipel.



Cliché 1. *Castnia pinchoni* (G. DAVID)



Cliché 2. *Diapherodes martinicensis* (cliché Ph. LELONG)



Si l'endémisme est peu important chez les lépidoptères des Petites Antilles, en revanche il y a une grande diversité des formes géographiques ou sous-espèces ; presque une forme par île pour certaines espèces, avec des différences morphologiques évidentes. Deux espèces peuvent nous servir d'exemple : *Battus polydamas* (cliché 3 ; cliché 4) et *Dryas iulia* (cliché 5 ; cliché 6).



Cliché 3. *B. polydamas neodamas* (INRA, Guadeloupe)



Cliché 4. *B. polydamas cebriones* (INRA, Martinique)



Cliché 5. *D. iulia dominicana* (INRA, Guadeloupe)



Cliché 6. *D. iulia martinica* (INRA, Martinique)

Chez les coléoptères, en prenant le cas du *Dynastes hercules* (cliché 7 ; cliché 8) on voit nettement la différence entre ceux de Guadeloupe et Dominique d'une part (*D. hercules hercules*), et ceux de Martinique et Sainte-lucie d'autre part (*D. hercules reidi*).



Cliché 7. *D. hercules reidi* (F. DEKNUYDT)



Cliché 7. *D. hercules reidi* (F. DEKNUYDT)

Certaines formes considérées actuellement comme étant des sous-espèces pourraient se révéler être de bonnes espèces lorsque des observations morphologiques (genitalia) et biologiques (premiers stades) seront disponibles. Des études récentes (B. Dutrillaux, com. pers) portant sur les chromosomes de coléoptères Scarabaeidae dynastinae ont permis d'établir avec quasi certitude une origine sud-nord, à partir du continent sud-américain, de l'espèce *Cyclocephala tridentata*.

Raréfaction, extinction et conservation

On constate une baisse du nombre des espèces et de leurs populations depuis déjà quelques années, baisse imputable en grande partie au développement des activités humaines : défrichages, plantations avec pesticides et insecticides, urbanisation intense, etc. L'absence d'une espèce dans une île peut s'expliquer : soit que l'espèce est arrivée dans l'île mais n'a pas pu s'y maintenir à cause de l'absence ou de la rareté de sa plante nourricière ou encore de conditions climatiques défavorables, etc, soit qu'elle est passée à côté. Certaines d'entre-elles pourtant apparemment bien implantées ont disparu sans trop savoir pourquoi. C'est le cas en Martinique pour au moins deux papillons : *Dione juno* et *Utetheisa pulchella*, qui n'ont plus été revus depuis plusieurs années.

Les Etats prennent conscience peu à peu de la nécessité de la sauvegarde de leur patrimoine et certains l'ont bien compris, comme la Dominique qui a mis en protection totale ses espèces. Mais la protection des espèces doit d'abord commencer par la protection des milieux. En conclusion, la biogéographie des insectes antillais semble à l'heure actuelle mieux circonscrite mais il reste encore de nombreuses lacunes à combler en grande partie dues à une certaine méconnaissance de la faune.

Références bibliographiques

Articles

C. BREVIGNON. Les papillons diurnes de la Guadeloupe LAMBILLIONEA N°2 JUIN 2003 (supplément).

J. LESCURE, J. JEREMIE, W. LOURENCO, J-P. MAURIES, J. PIERRE, C. SASTRE et J.M. THIBAUD « Biogéographie et insularité : l'exemple des petites Antilles » *C.R. Soc. Biogéogr.* 67 (1) : 41-59. 1991

J. PIERRE ET C. PIERRE-BALTUS « Un nouveau *Castnia* endémique de la Martinique (Lepidoptera, Castniidae) » *Bulletin de la Société entomologique de France* 108 (5), 2003 : 437-439.

Extraits d'ouvrages

D. S. SMITH, L. D. MILLER & J. Y. MILLER, 1994, "The Butterflies of the West Indies and South Florida" Oxford University Press, 6-21.

F. CHALUMEAU, 1983, "Coléoptères Scarabaeides des petites Antilles", Editions Lechevalier, (Masson), Paris, 198-203

F. CHALUMEAU & J. TOUROULT, 2005, « Les Longicornes des petites Antilles (Coléoptera, Cerambycidae) Taxonomie, Ethologie, Biogéographie », Pensoft, 21-34

Articles électroniques

R. E. RICKLEFS & I. J. LOVETTE, 2001, "The roles of island area per se and habitat diversity in the species-area relationships of four Lesser Antillean faunal groups", *Journal of Animal Ecology*.





Association le Carouge



Associations

