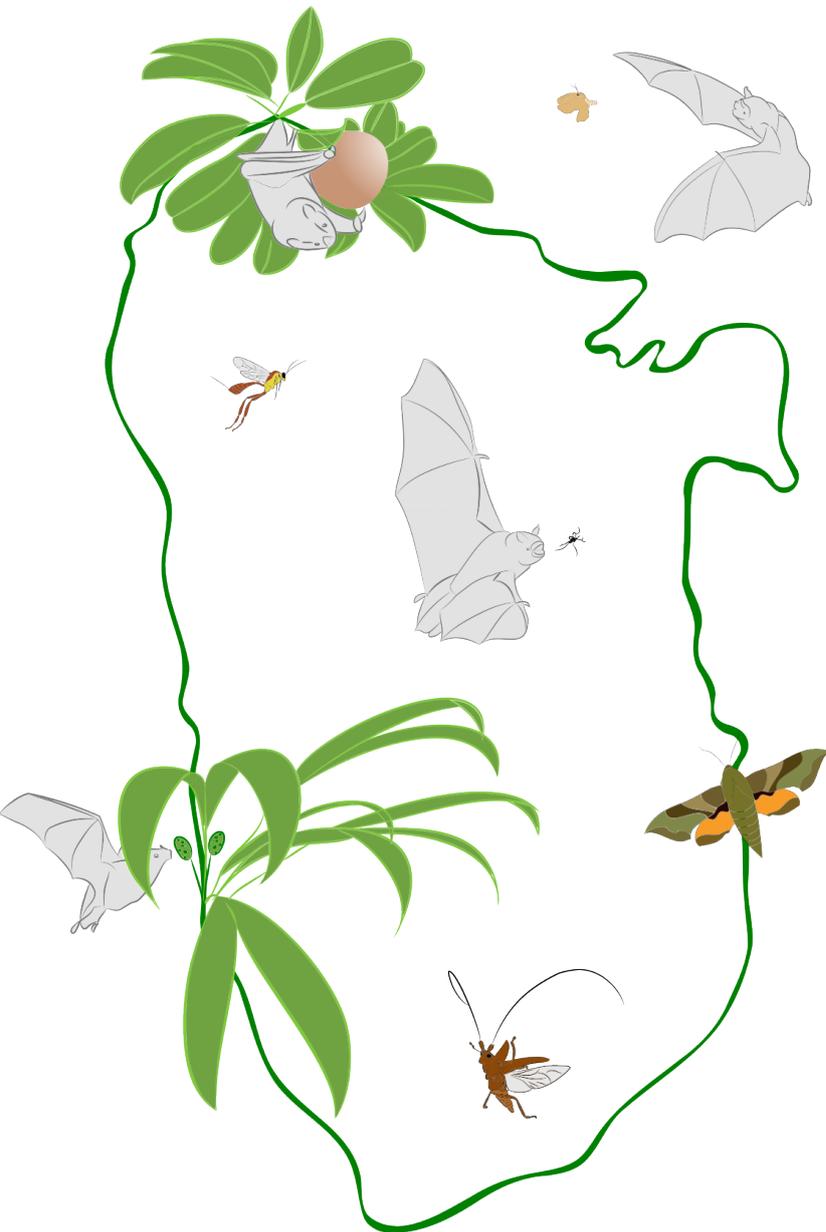


# Chiroptères et entomofaune en canopée et sous-bois de forêt tropicale antillaise.

Par **Simon Gervain** (simon.gervain@gmail.com)  
**Toni Jourdan** (toni\_jourdan@orange.fr)



## Mots-clés :

Basse-Terre ; Guadeloupe ; Antilles françaises ; enregistreurs d'ultrasons ; pièges à interception.

## Key-words:

Basse-Terre; Guadeloupe; French West Indies; ultrasound recorders; flight-interception traps.

## Résumé

La canopée des forêts tropicales antillaises est sous-prospectée en raison des difficultés de mise en oeuvre des protocoles d'inventaire en hauteur. Dans ce contexte, la présente étude avait pour objectifs i) d'étudier la répartition verticale des Chiroptères et de l'entomofaune dans les forêts de la Basse-Terre de Guadeloupe et ii) d'expérimenter une méthode alternative à l'analyse de guano pour mettre en évidence d'éventuelles relations prédateurs-

proies privilégiées entre les chauves-souris insectivores et certains groupes d'insectes.

En mars et en septembre 2023, neuf sites ont été étudiés en forêts semi-décidue, mésophile et ombrophile ainsi qu'en peuplements à mahogany. Sur chaque site, un microphone à ultrasons et un piège à interception (Polytrap™) sans éclairage ont été déployés en sous-bois et en canopée durant quatre jours et quatre nuits.

Onze espèces de Chiroptères ont été détectées, bilan nuancé par des incertitudes d'identification concernant *Eptesicus guadeloupensis*, *Sturnira thomasi* et le couple *Artibeus jamaicensis*/*Artibeus schwartzi*. Toutes les espèces ont été contactées à la fois en sous-bois et en canopée, à l'exception d'*Eptesicus guadeloupensis* et de *Chiroderma improvisum* pour lesquelles la rareté des séquences ne permet pas conclure quant à une éventuelle tendance. Sur un site donné, les microphones en canopée ont systématiquement conduit à la détection d'espèces non contactées en sous-bois. L'activité chiroptérologique est concentrée à plus de 70 % en canopée ou au-dessus. Cette répartition est principalement influencée par *Molossus molossus* et *Brachyphylla cavernarum* qui dominent largement l'activité globale. Les autres espèces exercent également leur maximum d'activité en canopée ou au-dessus, sauf *Myotis dominicensis* et *Monophyllus plethodon* dont les niveaux d'activité sont globalement équivalents en canopée et en sous-bois. Ces résultats doivent inciter au déploiement de microphones en canopée lors d'inventaires orientés vers les Chiroptères en forêt

Le volet entomologique de l'étude

a permis la collecte de spécimens appartenant à 20 familles de neuf ordres. L'ordre des Coléoptères s'avère le plus diversifié avec 49 espèces, suivi des Hyménoptères (19), Diptères (15), Hémiptères (8), Blattes (3) et Araneae (2). Les Lépidoptères, Orthoptères, Psoques et Trichoptères ne sont chacun représentés que par une espèce. Plusieurs espèces nouvelles pour la Guadeloupe ou la science ont été collectées pour les Coléoptères et les Hyménoptères. Deux espèces d'Hyménoptères rares ont été collectées des familles des Tiphiidae et Pompilidae. Les forêts semi-décidues et mésophiles apparaissent plus riches que les forêts ombrophiles et les plantations à mahogany, à la fois en nombre d'espèces et en abondance. L'utilisation de pièges sans éclairage a engendré une réduction des rendements de piégeages par rapport à une utilisation standard avec attraction.

Cette première étude associant Chiroptères et insectes aboutit sur des pistes de réflexions sur l'étude de chacun des groupes dans la stratification verticale.

## Abstract

Tropical forest canopy of the Caribbean Islands is under-studied due to the difficulty to carry out inventories at height. The aim of this study was i) to explore the vertical distribution of bats and insects in the forests of Basse-Terre, Guadeloupe and ii) to experiment an alternative method to guano analysis in order to establish potential predator-prey relationships between insectivorous bats and certain groups

of insects.

In March and September 2023, nine sites have been sampled in semi-deciduous forest, evergreen forest, ombrophilous forest and mono-specific mahogany plantations. An ultrasonic microphone and a flight-interception trap (Polytrap™) without additional light were set, both in understory and canopy, during four days and four nights.

Eleven species of bats (Chiroptera) were recorded, although some identification uncertainties remain for *Eptesicus guadeloupensis*, *Sturnira thomasi* and the *Artibeus jamaicensis*/*Artibeus schwartzi* group. All species were both recorded at understory and canopy heights, with the exception of *Eptesicus guadeloupensis* and *Chiroderma improvisum* for which the scarcity of recordings prevents the highlight of a potential pattern. On a given site, canopy microphones always enabled the recording of species otherwise undetected in the understory. More than 70% of overall bat activity took place in the canopy or above. *Molossus molossus* and *Brachyphylla cavernarum* considerably dominate overall activity and are, to a great extent, responsible for this vertical distribution. Other species are also more active in the canopy or above, except for *Myotis dominicensis* and *Monophyllus plethodon* for which activity levels were roughly even between canopy and understory. These results should encourage the use of canopy microphones for bat diversity studies in forest ecosystems.

Insect specimen from 20 families belonging to nine orders have been collected. Coleoptera is the most diverse order with 49 species, followed by Hymenoptera (19), Diptera (15), Hemiptera (8), Blattodea (3) and

Araneae (2). Lepidoptera, Orthoptera, Psocodea and Trichoptera were each represented by a single species. Several new species for Guadeloupe or for science have been collected among the Coleoptera and Hymenoptera. Two rare species of Hymenoptera of Tiphidae and Pompilidae families have been identified. Semi-deciduous forests and evergreen forests revealed to be richer than ombrophilous forests and mahogany plantations, both in species number and abundance. The use of flight-interception traps without additional light led to a decrease in capture yield compared to a standard use with attraction.

This first study associating bats and insects leads to new methodological considerations on the study of vertical stratification of both groups.

# Sommaire

<b>Avant-propos</b> .....	109
<b>I. Introduction</b> .....	110
I.1. La forêt tropicale : un écosystème stratifié.....	110
I.2. Structuration verticale des Chiroptères en forêt.....	110
Connaissances dans le Néotropique .....	110
Connaissances dans les Antilles françaises .....	112
I.3. Structuration verticale de l'entomofaune .....	113
Connaissances générales.....	113
Connaissances dans les Antilles.....	114
<b>II. Matériel et méthode</b> .....	115
II.1. Localisation géographique .....	115
Contexte géographique et climatique.....	115
Contexte écologique .....	116
Sites d'étude .....	116
II.2. Détection acoustique des Chiroptères.....	117
Installation du matériel.....	117
Collecte des données .....	118
Traitement informatique des données .....	118
Identification spécifique.....	119
Détermination de la strate de vol .....	119
Présentation des résultats.....	121
II.3. Piégeage de l'entomofaune .....	125
Le piège d'interception Polytrap™ .....	125
Groupes taxonomiques ciblés .....	125
Collecte et identification des échantillons .....	125
Présentation des résultats.....	125
II.4. Difficultés rencontrées.....	126
Analyse croisée de l'activité des Chiroptères insectivores et des insectes piégés .....	126
Bruits « parasites » .....	127
Installation du matériel à Grand-Étang.....	129
<b>III. Résultats et discussion</b> .....	129
III.1. Chiroptères .....	129
Diversité globale .....	129
Approche typologique .....	131
Approche spécifique .....	134
III.2. Entomofaune .....	162
Diversité globale.....	162
Approche typologique .....	167
Approche spécifique .....	172
<b>V. Conclusion et perspectives</b> .....	182
<b>Annexes</b> .....	190

# Avant-propos

Dans un contexte d'érosion de la biodiversité, les lacunes de connaissances des espèces sont un des enjeux essentiels pour la conservation, en particulier dans les hotspots de biodiversité comme les Antilles. Les dernières décennies ont été marquées par un intérêt grandissant pour certains groupes en Guadeloupe, permettant en particulier l'évaluation des statuts de conservations des espèces pour 15 groupes taxonomiques (UICN *et al.*, 2021), la découverte de nouvelles espèces pour le territoire (FRAYSSE, 2013) ou pour la science (YTHIER *et al.*, 2021), ou encore l'édition de documents de vulgarisation remarquables (DEWYNTER *et al.*, 2022). Les connaissances sur l'écologie des espèces demeurent cependant largement lacunaires, en particulier les interactions entre les groupes et de surcroît quand ils évoluent dans des habitats difficiles à prospecter.

Le groupe des Chiroptères est constitué de 14 espèces dont plusieurs endémiques et subendémiques. En dépit de travaux fondateurs particulièrement riches d'informations (par exemple : MASSON *et al.*, 1994 ; BARATAUD & GIOSA, 2014 ; BARATAUD *et al.*, 2015 ; IBÉNÉ *et al.*, 2007) et d'un effort de prospection de plus en plus conséquent, beaucoup d'éléments nécessitent des investigations complémentaires. À titre d'exemples, les limites d'aires de répartition au sein de l'archipel sont régulièrement mises à jour. Les gîtes de certaines espèces sont inconnus, tandis que des gîtes majeurs d'espèces grégaires restent très certainement à découvrir. L'utilisation des différentes typologies d'habitat semble qualitativement établie, mais l'exploitation tridimensionnelle des milieux pour le transit et l'alimentation reste à préciser. Sur le plan trophique, le régime ali-

mentaire n'est parfois documenté que très partiellement. Ces lacunes entravent une compréhension globale de l'écologie des espèces, laquelle constitue un prérequis pour la préservation de leurs populations. L'écologie des insectes est rarement considérée, mise à part quelques exceptions comme les papillons de jour (BRÉVIGNON, 2003), les Odonates (MEURGEY & PICARD, 2011) ou les Phasmes (JOURDAN *et al.*, 2023). Ainsi, pour l'écrasante majorité des plus de 3 000 espèces d'insectes du territoire (MEURGEY & RAMAGE, 2020), les connaissances sur l'écologie sont absentes, souvent conséquences de méthodes d'échantillonnage par attraction peu compatible avec des relevés d'informations sur un habitat précis ou des interactions avec d'autres espèces.

Les études multi-taxons sont rarement effectuées, les protocoles valables pour les uns ne l'étant pas forcément pour les autres (LEGRENEUR *et al.*, 2017). Ces études permettent pourtant d'envisager de mettre en lumière les interactions entre les groupes (prédation, compétition, associations, etc.).

Dans une volonté d'étudier leur groupe respectif dans des habitats peu prospectés, autant que pour croiser les résultats et éventuellement mettre en avant des interactions, SIMON GERVAIN, chiroptérologue, et TONI JOURDAN, entomologiste, ont choisi de travailler ensemble. L'étude est concentrée sur neuf sites répartis au sein de quatre types forestiers différents de la Basse-Terre, dans les strates inférieure (sous-bois) et supérieure de la forêt (canopée).

# I. Introduction

## I.1. La forêt tropicale : un écosystème stratifié

Les forêts tropicales naturelles sont schématiquement structurées en quatre strates.

Le sol forestier est le compartiment le plus ombragé, le plus abrité du vent et le plus humide. Ces conditions peuvent mener au développement d'une végétation sciaphile basse plus ou moins dense. Le sol accumule également la matière organique issue des autres strates qui, en se décomposant, contribue à la formation de la litière.

Le sous-bois est principalement constitué des troncs des arbres de grande hauteur. Ces derniers peuvent être relativement nus ou supporter de nombreuses épiphytes. Lorsqu'elle existe, la strate arbusculaire ainsi que les lianes suspendues aux hautes branches sont d'autres éléments structurants du sous-bois.

Les houppiers des arbres (troncs, branches et feuillage) ainsi que les épiphytes qui s'y développent composent la canopée. Elle forme une couche plus ou moins continue et opaque selon les essences présentes, la densité du peuplement et les éventuelles perturbations naturelles ou anthropiques susceptibles d'occasionner des chablis.

Certains arbres particulièrement hauts peuvent dépasser de la canopée et sont dans ce cas qualifiés d'émergents.

Au sein d'une entité forestière par ailleurs homogène, chacun de ces compartiments présente des conditions abiotiques et biotiques qui lui sont propres. Pour la faune, ces différences influencent directement la disponibilité et l'accessibilité des ressources nécessaires au bon accomplissement du cycle de vie (BERNARD, 2001).

## I.2. Structuration verticale des Chiroptères en forêt

### Connaissances dans le Néotropique

La distribution verticale des cortèges de Chiroptères dans les forêts néotropicales continentales est influencée par plusieurs facteurs tels que la structure de la végétation, la morphologie des ailes, la structure des signaux d'écholocation, le mode d'alimentation et les préférences de gîtes (KALKO & HANDLEY, 2001 ; CARVALHO *et al.*, 2013 ; THIEL *et al.*, 2020). Sur le plan morphologique, les ailes longues et étroites confèrent un vol rapide et agile aux espèces volant préférentiellement en clairière ou au-dessus de la canopée. À l'inverse, les espèces évoluant dans les milieux plus encombrés (feuillage des houppiers ou sous-bois) ont des ailes courtes et larges associées à une bonne manoeuvrabilité. Certaines espèces présentent des caractéristiques intermédiaires (WUNDER & CAREY, 1996 ; KALKO & HANDLEY, 2001 ; DELAVAL *et al.*, 2005).

Bien que la structuration verticale des chauves-souris au sein des milieux forestiers néotropicaux soit assez peu prononcée (KALKO & HANDLEY, 2001), la plupart des études mettent en évidence un cortège plus riche en canopée qu'en sous-bois (BERNARD, 2001 ; CARVALHO *et al.*, 2013 ; GREGORIN *et al.*, 2017 ; SILVA *et al.*, 2020a et b ; THIEL *et al.*, 2020 mais voir LIM & ENGTROM, 2001). D'après certains travaux, la canopée supporterait en revanche une abondance inférieure à celle du sous-bois, engendrant ainsi des valeurs d'équitabilité différentes entre les deux strates (SILVA *et al.*, 2020a ; THIEL *et al.*, 2020). Ce constat ne semble toutefois pas généralisable à l'ensemble des sites étudiés. Plusieurs études soulignent en effet la faible abondance de nombreuses espèces, en sous-

bois comme en canopée (KALKO & HANDLEY, 2001 ; LIM & ENGSTROM, 2001 ; GREGORIN *et al.*, 2017).

La guilda trophique des insectivores est souvent rapportée comme plus riche spécifiquement et plus active en canopée qu'en sous-bois (NAVARRO, 2014 ; MARQUES *et al.*, 2016). Cette tendance serait principalement imputable aux espèces aériennes, en particulier les Molossidés dont la chasse s'exerce principalement au-dessus de la canopée (DELAVAL *et al.*, 2005 ; GREGORIN *et al.*, 2017 ; GOMES *et al.*, 2020). Notons cependant l'association apparemment forte de certains Murins néotropicaux (*Myotis albescens*, *M.nigricans*, *M.riparius* et *M.simus*) avec les strates forestières basses (ASCORRA *et al.* 1966 ; KALKO & HANDLEY, 2001 ; LIM & ENGSTROM, 2001 ; GREGORIN *et al.*, 2017 ; GOMES *et al.*, 2020). La plupart des espèces du genre *Pteronotus* évoluerait principalement en canopée, bien que quelques espèces comme *P.alitonus* et *P.parnelli* fréquenteraient davantage le sous-bois (BERNARD, 2001 ; GOMES *et al.*, 2020).

La famille des Phyllostomidés réunit un grand nombre d'espèces aux morphologies et aux régimes alimentaires diversifiés. Les Brachyphyllinés et le genre *Monophyllus* (Glossophaginae) sont endémiques des Antilles et donc non traités dans les études en zone continentale. La sous-famille Stenodermatinae est plus largement distribuée et plus représentée dans la littérature. Elle réunit des espèces principalement frugivores. Selon CARVALHO *et al.* (2013), les Stenodermatinés évolueraient essentiellement en canopée. D'autres études montrent que cette sous-famille, à l'instar de tous les Phyllostomidés, exploite des ressources alimentaires sur l'ensemble des strates forestières (REX *et al.*, 2011).

Sur le continent, *Artibeus jamaicensis* est décrit comme un généraliste fréquentant

tous les étages des forêts, depuis le sous-bois qu'il utiliserait principalement pour le gîte et le transit, jusqu'aux canopées où il exercerait l'essentiel de son alimentation (BERNARD, 2001 ; KALKO & HANDLEY, 2001 ; REX *et al.*, 2011 ; CARVALHO *et al.*, 2013).

Ce profil généraliste pourrait également s'appliquer à *Sturnira lilium*, présente en Amérique du Sud et centrale, dans le sud des Petites Antilles et en Dominique. Les différentes études la placent principalement dans le sous-bois (ASCORRA *et al.* 1966 ; LIM & ENGSTROM, 2001 ; WEBER *et al.*, 2011 ; OLAYA-RODRIGUEZ *et al.*, 2019), dans la canopée (KALKO & HANDLEY, 2001) ou dans les deux étages de façon équivalente (CARVALHO *et al.*, 2013 ; GREGORIN *et al.*, 2017). *S.tildae* et *S.magna* apparaissent, quant à elles, inféodées au sous-bois (BERNARD, 2001 ; LIM & ENGSTROM, 2001 ; PEREIRA *et al.*, 2010 ; REX *et al.*, 2011) et se rapprocheraient en cela davantage de *Sturnira thomasi* en Guadeloupe.

L'unique représentant du genre *Chiroderma* dans les Petites Antilles (*C.improvisum*) est endémique de Guadeloupe, Monserrat, Saint-Kitts et Nevis. Ses congénériques continentaux (*C.doriae*, *C.trinitatum* et *C.villosum*) semblent largement inféodés à la canopée mais effectueraient également des incursions occasionnelles en strate intermédiaire (ASCORRA *et al.*, 1996 ; BERNARD, 2001 ; KALKO & HANDLEY, 2001 ; REX *et al.*, 2011 ; GREGORIN *et al.*, 2017).

L'unique mention trouvée du Noctilion pêcheur (*Noctilio leporinus*) indique une activité principalement concentrée en sous-bois (ASCORRA *et al.*, 1966). Ces observations concernent exclusivement des comportements de transit pour cette chauve-souris majoritairement piscivore qui s'alimente au-dessus des eaux calmes. Elles corroborent celles réalisées en Guadeloupe, où l'espèce a été fréquemment capturée à faible hauteur dans les sen-

tiers des mangroves et des forêts marécageuses (IBÉNÉ *et al.*, 2007).

Au-delà de ces considérations spécifiques, plusieurs études sur la structuration verticale des Chiroptères dans le Néotropique concluent à l'importance d'un échantillonnage multistrates pour une analyse complète des cortèges (BERNARD, 2001; KALKO & HANDLEY, 2001; WEBER *et al.*, 2011; CARVALHO *et al.*, 2013). La capture au filet, l'acoustique et la recherche de gîtes sont régulièrement listées comme des méthodes complémentaires à mettre en oeuvre dans cet exercice (GOMES *et al.*, 2020; APPEL *et al.*, 2021).

## Connaissances dans les Antilles françaises

Le **Tableau 1** page suivante liste les 14 espèces de Chiroptères connues en Guadeloupe ainsi que leur classification taxonomique à partir de la famille.

Les études sur les Chiroptères de Guadeloupe se sont essentiellement concentrées sur les quelques mètres les plus proches du sol, bien que les suivis éoliens apportent aujourd'hui de plus en plus d'informations sur la fréquentation du plein ciel. En forêt, l'étage du sous-bois a bénéficié d'efforts de prospection bien supérieurs à la canopée, ceci quelle que soit la méthode d'inventaire utilisée. Malgré ce déséquilibre, la structuration verticale des cortèges à tout de même fait l'objet d'une analyse dans plusieurs travaux.

Dans le cadre de leurs investigations sur le rôle des Chiroptères dans la dissémination des plantes forestières par endophytosporie, MASSON *et al.* (1994) ont positionné des filets de capture en sous-bois et en canopée, en forêts mésophiles et hygrophiles. La **Figure 1** illustre leurs résultats pour trois Phyllostomidés frugivores, les informations relatives aux autres espèces n'étant pas présentées par les auteurs.

Le Fer de lance commun (*Artibeus jamaicensis*) est identifié comme un généraliste utilisant toutes les strates, avec toutefois des captures plus fréquentes pour des hauteurs intermédiaires, entre 4 et 9 m. L'Ardops des Petites Antilles (*Ardops nichollsi*) se révèle peu abondant près du sol, et au contraire bien représenté dans les captures au-dessus de 4 m. À l'inverse, le Sturnire de Guadeloupe (*Sturnira thomasi*) est uniquement capturé en sous-bois, à moins de 9 m de hauteur.

L'étude acoustique des Chiroptères de Guadeloupe réalisée par BARATAUD & GIOSA (2014) ne fournit pas d'information quant aux strates forestières principalement exploitées par les différentes espèces de l'archipel. En revanche, les rapports dédiés à la Sérotine de Guadeloupe (*Eptesicus guadeloupensis*) mentionnent différents contacts de l'espèce en canopée de forêt marécageuse et de forêt ombrophile en fond de vallon (BARATAUD & GIOSA, 2013). Le Murin de la Dominique (*Myotis dominicensis*) chasserait ses proies entre les couronnes d'arbres, mais aussi à plus faible hauteur dans les layons (IBÉNÉ *et al.*, 2007). Davantage focalisés sur les milieux forestiers, les travaux de BARATAUD *et al.* (2017) en Martinique fournissent des informations complémentaires sur le comportement de vol d'espèces communes aux deux territoires. Le Ptéronote de Davy (*Pteronotus davyi*) affectionnerait particulièrement la partie inférieure de la canopée. Cette strate aurait également la préférence du Brachyphylle des Antilles (*Brachyphylla cavernarum*) et de la Tadaride du Brésil (*Tadarida brasiliensis*), cette dernière chassant au-dessus de la lisière horizontale. Les strates arbustives denses sous couvert arboré seraient recherchées par la Natalide isabelle (*Natalus stramineus*) et le Monophylle des Petites Antilles (*Monophyllus plethodon*).

**Tableau 1.** Liste des espèces de Chiroptères présentes en Guadeloupe.

Famille	Sous-Famille	Nom Scientifique	Nom vernaculaire
Molossidae	-	<i>Molossus molossus</i> (Pallas, 1766)	Molosse commun
		<i>Tadarida brasiliensis</i> (L. Geoffroy Saint-Hilaire, 1824)	Tadaride du Brésil
Mormoopidae	-	<i>Pteronotus davyi</i> (J.E. Gray, 1838)	Ptéronote de Davy
Natalidae	-	<i>Natalus stramineus</i> (J.E. Gray, 1838)	Natalide isabelle
Noctilionidae	-	<i>Noctilio leporinus</i> (Linnaeus, 1758)	Noctilion pêcheur
Phyllostomidae	Brachyphyllinae	<i>Brachyphylla cavernarum</i> (J.E. Gray, 1834)	Brachyphylle des Antilles
	Glossophaginae	<i>Monophyllus plethodon</i> (G.S. Miller, 1900)	Monophylle des Petites Antilles
	Stenodermatinae	<i>Ardops nicholli</i> (Thomas, 1891)	Ardops des Petites Antilles
		<i>Artibeus jamaicensis</i> (Leach, 1821)	Fer de lance commun
		<i>Artibeus schwartzi</i> (Jones, 1978)	Fer de lance de Schwartz
		<i>Chiroderma improvisum</i> (R.J. Baker & Genoways, 1976)	Chiroderme de Guadeloupe
<i>Sturnira thomasi</i> (de la Torre & Schwartz, 1966)	Sturnire de Guadeloupe		
Vespertilionidae	-	<i>Eptesicus guadeloupensis</i> (Genoways & R.J. Baker, 1975)	Sérotine de Guadeloupe
	-	<i>Myotis dominicensis</i> (Miller, 1902)	Murin de la Dominique

### 1.3. Structuration verticale de l'entomofaune

#### Connaissances générales

Les insectes constituent le groupe le plus diversifié de la planète avec des estimations à sept millions d'espèces (STORK, 2018) sans comptabiliser les espèces cryptiques (LI & WIENS, 2023). Des espèces sont présentes dans tous les habitats, toutes les niches écologiques et avec des traits de vie très différents. Les méthodes d'échantillonnage employées pour l'étude des insectes sont donc très diverses en fonction des taxons, des habitats ou des objectifs de l'étude.

Les connaissances sur la distribution des insectes dans les strates arborées sont conditionnées par la capacité d'échantillonnage des couches les plus difficiles d'accès. C'est le cas de la canopée, particulièrement difficile à prospecter et constituée de nombreux microhabitats qui ont conduit à doubler les estimations de biomasse (ELWOOD & FOSTER, 2004).

#### Méthodes utilisées pour échantillonner la canopée

Les méthodes d'échantillonnage de la canopée sont également très diversifiées. BASSET *et al.* (1997) rassemblent notamment 18 méthodes permettant d'étudier la canopée. Certaines, comme l'utilisation d'insecticide foudroyant « canopy fogging » (PAARMANN & STORK, 1987 ; ADIS *et al.*, 1998), sont aujourd'hui considérées comme trop invasives pour être utilisées malgré une évolution de la méthode avec de la survie (ADIS *et al.*, 1997). Les insectes sont majoritairement échantillonnés dans le cadre d'inventaires avec des pièges à attraction : pièges à fruit ou jus fermenté pour les Coléoptères (TOUROULT & WITTÉ, 2020 ; PUKER *et al.*, 2020) et les Papilionoidea (JAKUBIKOVA & KADLEC, 2015 ; DEVRIES *et al.*, 2016), piège à interception lumineux (PVB) pour Coléoptères, Hétéroptères et d'autres groupes minoritaires (TOUROULT *et al.*, 2018) et pièges lumineux pour les papillons nocturnes (TOUROULT *et al.*, 2018). D'autres méthodes non attractives sont plus rares car moins efficaces quantitative-

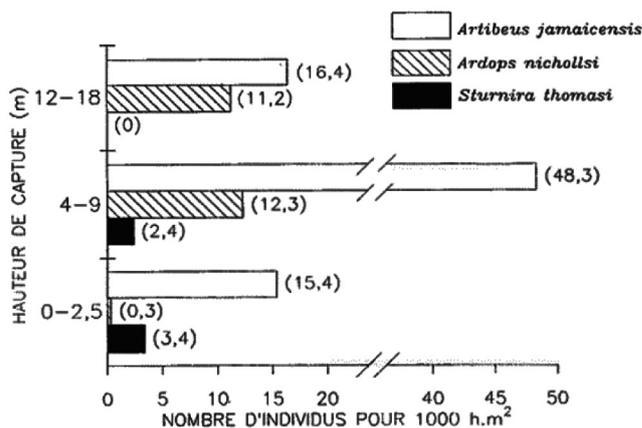
ment, comme les pièges malaises (BASSET, 1988 ; AMORIM *et al.*, 2022), les pièges à vitre (TOUROULT *et al.*, 2018) ou la chasse à vue.

### Distribution verticale

Le radeau des cimes a révolutionné l'échantillonnage des arthropodes dans les forêts tropicales amazoniennes et africaines entre 1986 et 2004. Des études ont notamment montré une densité et une abondance nettement plus fortes dans la canopée que dans les autres strates (BASSET *et al.*, 2001) ou encore une activité 2,5 fois plus importante le jour que la nuit pour les herbivores dans la canopée (BASSET *et al.*, 1999 ; 2000).

Des études plus récentes avec des pièges malaises ont montré une stratification différenciée en fonction des groupes en termes d'abondance (Figure 2 ; AMORIM *et al.*, 2022). D'autres avec des pièges à fruits ont montré une plus grande abondance et diversité dans la canopée, pour les Rutelinae (PUKER *et al.*, 2020), les Chrysomelidae (CHARLES & BASSET, 2005) ou les Lépidoptères attirés par les fruits et les fleurs (SCHULZE *et al.*, 2001). McCaig *et al.* (2020) ont présenté des modèles de stratification verticale en fonction du sol ou du sommet, variables en fonction des taxons et de la saison.

DOS SANTOS *et al.* (2017) ont montré des abondances plus importantes de papillons dans la canopée qu'au sol avec des pics d'abondance et de richesse aux deux périodes de transition entre saisons sèche et humide. ARAUJO *et al.* (2020) ont trouvé des résultats contradictoires avec des pièges à papillon, avec une abondance et une richesse plus importantes au sol mais dans une forêt avec une canopée basse (10-12 m.).



**Figure 1.** Densités relatives de trois espèces de chauves-souris frugivores, en forêts mésophile et hygrophile, pour trois hauteurs de piégeage (extrait de Masson *et al.*, 1994).

### Connaissances dans les Antilles

L'entomologie dans les Antilles a connu un essor ces 10 dernières années avec de nombreux inventaires multi-taxons, en Martinique (TOUROULT *et al.*, 2012-2022), en Guadeloupe continentale (JOURDAN *et al.*, 2022a, 2023 ; TOUROULT *et al.*, 2023) ou dans les dépendances à Petite Terre (JOURDAN *et al.*, 2022b). D'autres études plus spécifiques sur des groupes taxonomiques englobent toutes les Antilles françaises dont les Papilionoidea (BRÉVIGNON, 2003), les Odonates (MEURGEY & PICARD, 2011), les abeilles (MEURGEY, 2016) ou les Phasmes (JOURDAN *et al.* 2020 ; JOURDAN *et al.* 2023).

Des études dans les strates supérieures de la forêt ont été effectuées récemment dans le cadre d'inventaires entomologiques en Guadeloupe. Ciblé sur les Coléoptères saproxyliques, le protocole était constitué de pièges à appât jus/vin, pièges à interception à attraction lumineuse bleue et ramassage de bois mort. Des campagnes ont eu lieu dans les forêts sèches du Nord Grande Terre (TOUROULT *et al.*, 2023a) et les forêts de Basse-Terre (TOUROULT *et al.*, 2023b).

Le protocole était uniquement réalisé dans la strate supérieure de la végétation. Ces inventaires ont permis la découverte de nouvelles espèces (LEMAIRE & JOURDAN, 2022), de comparer les abondances et la richesse spécifique entre les milieux (TOUROULT *et al.*, 2023b) mais pas de conclure sur les stratifications verticales.

Un programme spécifique sur la canopée s'est également déroulé en Martinique (TOUROULT *et al.*, 2023c). Une multitude de dispositifs a été installée dans la canopée et le sous-bois avec un effort d'échantillonnage identique à celui du programme d'inventaire ZNIEFF Martinique (piège à interception, pièges lumineux, pièges malaise, assiettes colorées). En dehors des découvertes pour la faune de Martinique (TOUROULT *et al.*, 2022), les analyses uniquement basées sur la richesse spécifique présentaient des cortèges d'espèces différentes pour les deux strates. Les résultats présentent certains biais dont le nombre de répliques et l'utilisation de piège à attraction.

## II. Matériel et méthodes

### II.1. Localisation géographique

#### Contexte géographique et climatique

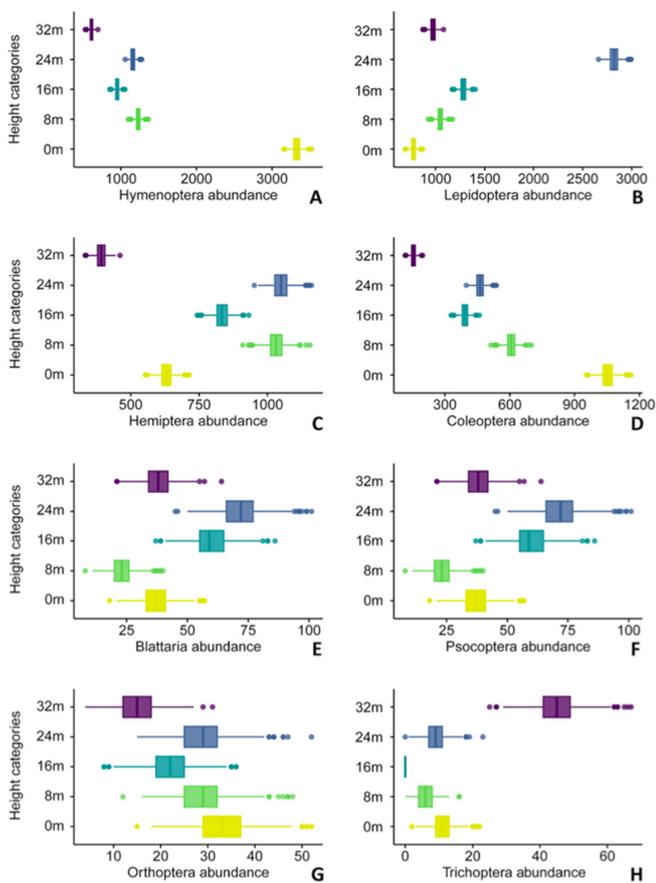
La Guadeloupe est un archipel d'environ 1 630 km<sup>2</sup> situé au cœur de l'arc insulaire des Petites Antilles, entre 15°50' et 16°30' de latitude nord et 61°00' et 61°50' de longitude ouest. L'archipel est composé

de nombreux îlets et de cinq îles principales : Basse-Terre, Grande-Terre, Marie-Galante, La Désirade, Terre-de-Haut et Terre-de-Bas des Saintes. Avec une superficie de 850 km<sup>2</sup>, Basse-Terre est la plus grande île de Guadeloupe. Elle est parcourue par une chaîne montagneuse issue du volcanisme de subduction de la plaque tectonique Atlantique sous la plaque Caraïbes. Globalement axée nord-sud, elle culmine à 1 467 m d'altitude au sommet du volcan de la Soufrière.

Le climat en Guadeloupe est tropical humide, marqué par deux principales saisons. La saison dite « sèche », également appelée « Carême », s'étend du mois de janvier au mois d'avril. Elle est caractérisée par des températures comprises en 19 et 23°C pour les minimales et entre 28 et 31°C pour les maximales. Au cours de cette saison, l'archipel bénéficie d'un bon ensoleillement et d'un alizé soutenu apportant peu de précipitations, souvent limitées à des averses nocturnes. La saison humide ou « hivernage » s'étend de juin à novembre. Les températures minimales évoluent entre 22 et 25°C et les maximales entre 31 et 33°C. À cette saison, les vents faibles associés à une chaleur et à une humidité accrues engendrent des pluies plus fréquentes. La pluviométrie annuelle moyenne présente d'importantes disparités, de 1 000 mm dans les zones les plus sèches jusqu'à plus de 4 000 mm au sommet de la Soufrière (Météo-France, 2022).

#### Contexte écologique

Les conditions climatiques et géologiques de la Guadeloupe ont permis le développement d'habitats naturels hautement diversifiés. Pour la Basse-Terre, ROUSTEAU *et al.* (1996) ont défini plusieurs unités écologiques caractérisées par le versant, l'altitude, les précipitations et la pédologie (**Figure 7**). Elles correspondent au



**Figure 1.** (A–H) Bar charts of simulated abundance based on the total counts of sampled hexapod orders across the canopy gradient (Diptera in Fig. 2). (A) Hymenoptera. (B) Lepidoptera. (C) Hemiptera. (D) Coleoptera. (E) Blattaria. (F) Psocoptera. (G) Orthoptera. (H) Trichoptera.

## Figure 2.

Distribution verticale de l'abondance de huit groupes taxonomiques (extrait de Amorim *et al.*, 2022).

potentiel écologique des différentes formations en l'absence de perturbation. Les pressions et aménagements anthropiques ont néanmoins largement modifié les limites des unités. Aujourd'hui, cinq types de peuplements forestiers sont principalement représentés sur la Basse-Terre (IGN, 2017 ; **Figure 8**). Les forêts semi-décidue et sempervirente saisonnière (ou mésophile) se maintiennent presque exclusivement dans les zones d'altitude faible à moyenne du versant sous-le-vent et sur les pentes des Monts Caraïbes. La forêt ombrophile sous ses différentes déclinaisons (septentrionale, méridionale, au vent et sous le vent) constitue la formation forestière la plus étendue. Elle bénéficie d'un bon état global de préservation du

fait de son altitude, du caractère parfois escarpé des terrains sur lesquels elle se développe, et de l'intégration d'une part importante de sa superficie dans la zone de coeur du Parc national de la Guadeloupe. Les régions d'altitudes plus élevées sont d'abord couvertes par une forêt dite « altimontaine » composée d'arbres de moindre stature, laissant progressivement la place à des fourrés adaptés aux conditions sommitales.

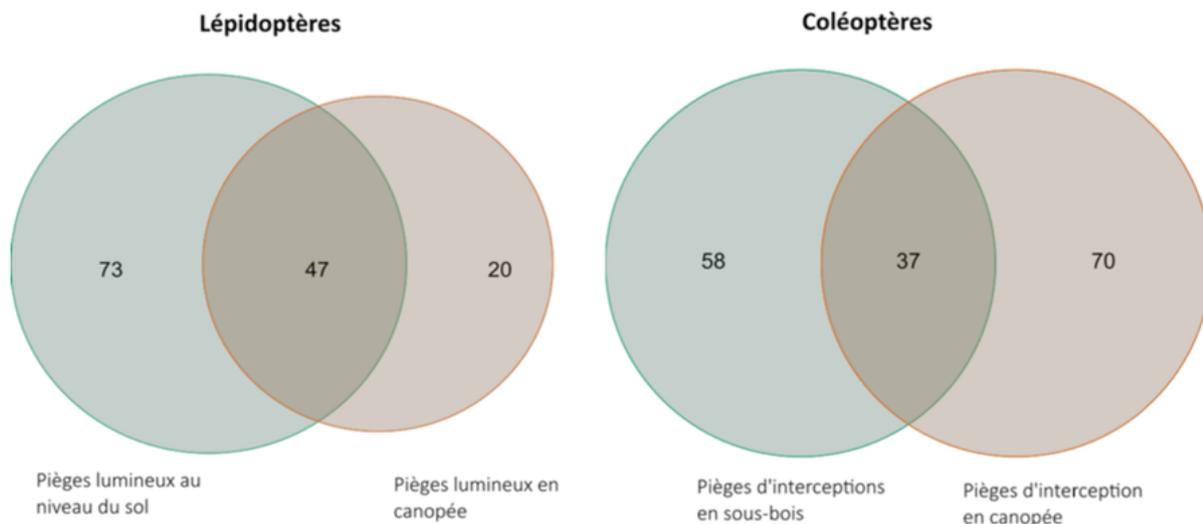
## Sites d'étude

La collecte de données a été focalisée sur les types forestiers de la Basse-Terre a priori les plus fréquentés par les Chiroptères : forêt semi-décidue, forêt mésophile, forêt ombrophile et peuplements à mahogany (BARATAUD *et al.*, 2014). Les forêts altimontaines sont réputées connaître une activité chiroptérologique moins soutenue et n'ont donc pas été étudiées (BARATAUD *et al.*, 2014, BARATAUD *et al.*, 2017).

Neuf stations ont été étudiées : deux en forêt semi-décidue, forêt mésophile et peuplement à mahogany et trois en forêt ombrophile (**Tableau 3 ; Figure 8**).

Les stations ont été sélectionnées en fonction de leur caractère représentatif du peuplement général, et de la présence d'un ou plusieurs arbres sains et d'accès propice pour la mise en oeuvre des différents protocoles. Les prospections réalisées dans les deux sites situés en coeur de Parc national (Grand-Étang et Piolet) ont fait l'objet d'une autorisation encadrée par l'arrêté n°2023-44 du 3 août 2023.

Chaque station a fait l'objet d'une description succincte de sa structure (**Tableau 3**) afin d'intégrer ces paramètres dans l'interprétation des résultats. La hauteur moyenne de la limite supérieure des strates arborée et arbustive est estimée à l'aide d'un télémètre optique. Pour la strate arborée, les arbres émergents ne



**Fig. 23.** Diagramme de Venn montrant la part d'espèces propres à chaque strate et celles partagées entre la canopée et le sous-bois. À noter que pour les Coléoptères aux pièges d'interception (Polytraps et PVB), la canopée a bénéficié de 2 PVB de plus que le sous-bois.

### Figure 3.

Diagramme de Venn montrant la part d'espèces propres à chaque strate et celles partagées entre la canopée et le sous-bois (extrait de Touroult *et al.*, 2023c).

sont pas pris en compte dans l'estimation. La présence d'essences végétales chiroptérophiles (IBÉNÉ *et al.*, 2007) dans le périmètre proche de la station a été annotée, en particulier lorsque celles-ci étaient en fruits ou en fleurs.

## II.2. Détection acoustique des Chiroptères

### Installation du matériel

Les Chiroptères sont inventoriés selon la méthode acoustique, fondée sur l'enregistrement et l'analyse des signaux sonars. Sur chaque station, un enregistreur automatique d'ultrasons de type Passive Recorder Stéréo (PRS, **Teensy Recorder**, développé par Jean-Do. Vrignault) est attaché à une corde préalablement mise en place par un grimpeur (**Figure 10** gauche). Le long de cette corde, deux microphones de type MEMS ICS sont respectivement fixés dans le houppier et en limite inférieure de la strate arbustive, entre 3 et 7 m de hauteur (voir § « Difficultés rencon-

trées » p.126 pour le site de Grand Étang).

Chaque microphone est relié à une voie du PRS au moyen d'un câble. Les puces micros n'étant pas étanches, elles sont entourées d'une bonnette en mousse imperméabilisée, elle-même positionnée dans un dispositif de protection constitué d'une structure plastique recouverte d'un tissu acoustique hydrophobe (©Akustiktoff ; **Figure 10** droite). Cette configuration a été testée dans le cadre du développement collaboratif des appareils Teensy Recorders. Elle engendre peu d'atténuation du signal et optimise donc le compromis entre la détection des signaux et le besoin de remplacement des microphones après une averse (Jean-Do. Vrignault, comm. pers.).

### Collecte des données

Les neuf stations ont fait l'objet de quatre ou, plus rarement, trois nuits d'enregistrement en continu (voir § « Difficultés rencontrées » p.126 ; **Tableau 4**). L'échantillonnage acoustique a été réalisé au cours de deux campagnes de terrain, en avril et septembre 2023. Au cours de

chaque campagne, une station par typologie forestière a été étudiée. Seule exception : deux stations en forêt ombrophile (Grand-Étang et Piolet) ont été étudiées en septembre 2023. Les enregistreurs sont programmés selon les paramètres du **Tableau 5**.

### Traitement informatique des données

Le nombre très important de séquences enregistrées implique le recours à un logiciel de classification automatique (SonoChiro 4.1.4 – Biotope) permettant un pré-tri. Des pertes de séquences sont possibles lors des enregistrements de terrain et du traitement logiciel. Un travail de contrôle et de corrections des identifications erronées est ensuite effectué à l'aide d'un logiciel spécialisé (BatSound – Pettersson Elektronik AB).

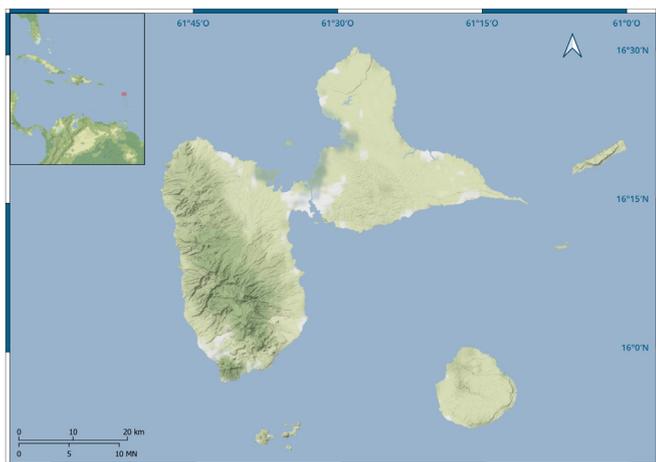
### Identification spécifique

Les espèces à l'origine des séquences sont identifiées à partir des travaux sur l'écologie acoustique aux Antilles (BARATAUD *et al.*, 2015) et en Europe (BARATAUD, 2020). Selon le contexte, le comportement en vol et la qualité de la séquence, les espèces réunies au sein des groupes suivants peuvent être délicates à distinguer : *Ardops nicholli*/*Monophyllus plethodon*/*Natalus stramineus*, *Artibeus sp.*/*Sturnira thomasi*, *Eptesicus guadeloupensis*/*Tadarida brasiliensis*/*Brachyphylla cavernarum*.

NB : Une identification incertaine apparaît dans les résultats (tableaux, graphiques) sous le nom de l'espèce jugée la plus probable. Le niveau de confiance associé est discuté dans le texte.



**Figure 5.**  
Sous-bois semi-décidu des Monts Caraïbes.



**Figure 4.**  
Localisation géographique de l'archipel Guadeloupe (fond de carte © Stamen).

## Détermination de la strate de vol

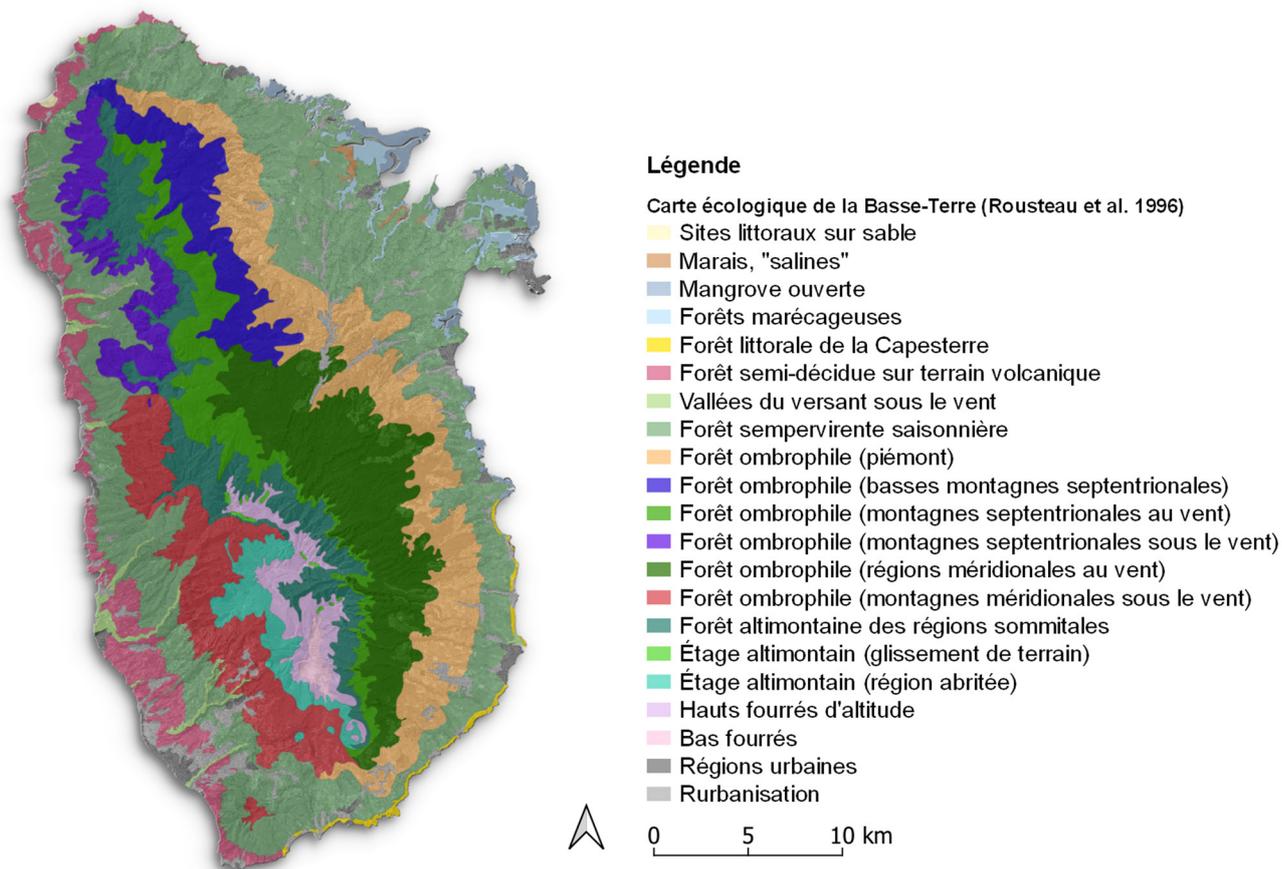
Lors de l'enregistrement d'une séquence, la voie ayant déclenché l'acquisition est indiquée dans le nom du fichier audio.

Cette voie correspond au microphone dont la chauve-souris était la plus proche au début de l'enregistrement. Le protocole mis en oeuvre ne permet donc pas d'indiquer avec précision la hauteur de vol de l'animal mais informe sur sa position relative à la hauteur moyenne entre les deux microphones. Les signaux émis par un individu évoluant sous la hauteur moyenne déclenchent l'enregistrement sur la voie du microphone bas. Les signaux émis par un individu évoluant au-dessus de la hauteur moyenne déclenchent l'enregistrement sur la voie du microphone haut.

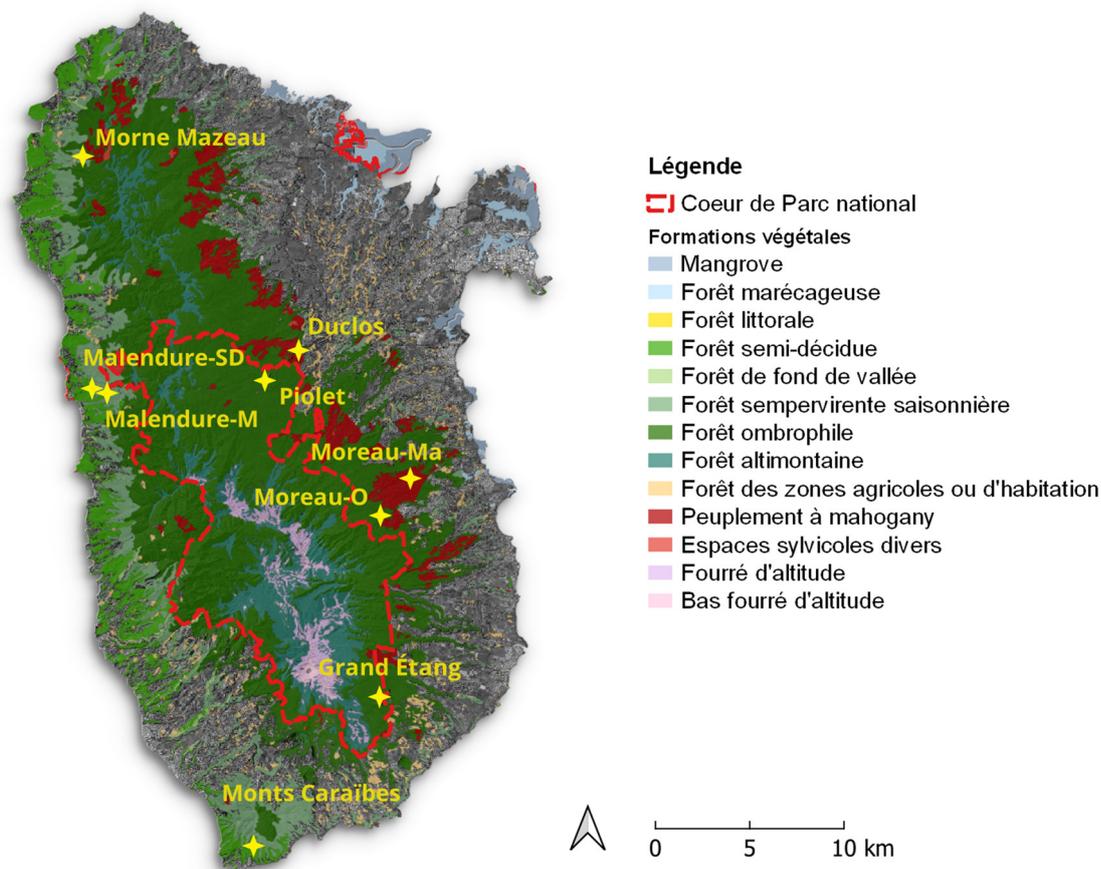
Dans une configuration idéale, la hauteur moyenne entre les deux microphones correspond à la limite inférieure des houppiers. La distinction entre les deux voies retranscrit alors fidèlement la distinction sous-bois/canopée. La structure du peu-



**Figure 6.**  
Sous-bois ombrophile de Grand-Étang.



**Figure 7.**  
Carte des unités écologiques de la Basse-Terre (d'après Rousteau et al., 1996).



**Figure 8.**  
Carte des formations végétales de la Basse-Terre (IGN, 2017).

plement et/ou la difficulté d'accès à des branches suffisamment hautes ont parfois fortement contraint les possibilités d'installation du matériel. Ainsi, sur les sites de Malendure-M, Morne Mazeau, Grand-Étang, Piolet et Duclos, la hauteur moyenne entre les microphones se situe en réalité à quelques mètres en dessous de la limite inférieure des houppiers. Les séquences enregistrées par le microphone haut peuvent alors correspondre à des individus évoluant réellement en canopée, mais aussi à des individus évoluant en partie haute du sous-bois. Afin de tenir compte de cette imprécision potentielle, nous ne présentons pas nos résultats en termes de sous-bois vs. canopée mais en termes de strate inférieure vs. strate supérieure. La strate inférieure (« inf » dans les graphiques) correspond aux séquences enregistrées sous la hauteur moyenne entre les microphones. Les individus à l'origine de ces séquences évoluaient tous en sous-bois. La strate supérieure (« sup » dans les graphiques) correspond aux séquences enregistrées au-dessus de la hauteur moyenne entre les microphones. Les individus à l'origine de ces séquences évoluaient généralement entre les houppiers ou au-dessus de la canopée, mais certains pouvaient également fréquenter la frange la plus haute du sous-bois.

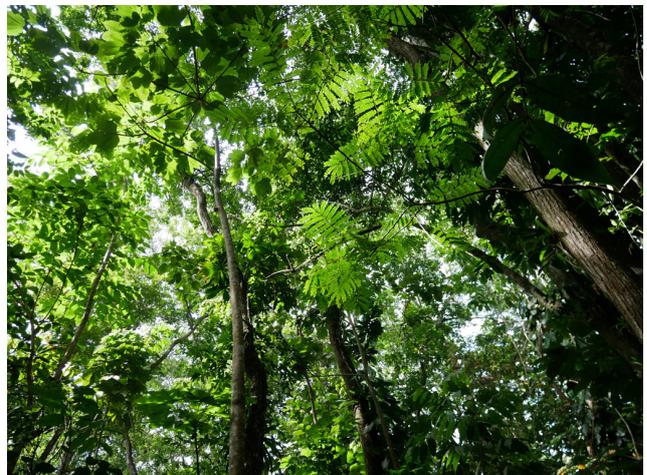
## Analyses statistiques

L'éventuelle existence d'une relation entre deux variables quantitatives est analysée au moyen d'une régression linéaire ou d'un test de corrélation, en fonction de l'existence supposée ou non d'un lien de causalité direct entre les deux variables. Les tests de régression font tout d'abord l'objet d'une vérification des conditions d'application (plausibilité graphique de la relation à tester, analyse graphique des résidus, test de Goldfeld-Quandt pour l'homogénéité des variances et de Shapiro-Wilks pour la distribution des résidus). Lorsque ces conditions sont vérifiées, les résultats de la régression peuvent être interprétés. Ces derniers incluent le coefficient de détermination  $R^2$  et la p-value associée à un test F de Fisher. Le coefficient  $R^2$  traduit l'adéquation du modèle mathématique aux données observées. Plus la valeur de  $R^2$  est proche de 1, plus le modèle détermine fidèlement la distribution des points. La comparaison de la p-value au seuil de risque  $\alpha = 0,05$  permet de tester le caractère significatif de la différence entre la valeur du  $R^2$  et 0, ce dernier correspondant à une absence totale de relation entre les deux variables. Pour les tests de corrélation, le coefficient de Pearson ( $r$ ) est utilisé si les conditions

**Tableau 2.**

Caractéristiques géographiques des stations étudiées.

Peuplement	Station	Commune	Altitude	RGA09(X;Y)	WGS84(Long.;Lat.)
Semi-décidue	Malendure-SD	Bouillante	205 m	631453 ; 1789217	- 61.770°O ; 16.180°N
	Monts Caraïbes	Vieux-Fort	210 m	640017 ; 1764784	- 61.692°O ; 15.958°N
Mésophile	Malendure-M	Bouillante	345 m	632250 ; 1788971	- 61.763°O ; 16.178°N
	Morne Mazeau	Deshaies	435 m	630963 ; 1801617	- 61.774°O ; 16.292°N
Ombrophile	Moreau-O	Goyave	235 m	646747 ; 1782430	- 61.628°O ; 16.118°N
	Grand-Étang	Capesterre BE	420 m	646696 ; 1772744	- 61.629°O ; 16.030°N
	Piolet	Petit-Bourg	215 m	640617 ; 1789643	- 61.685°O ; 16.183°N
Mahogany	Moreau-Ma	Goyave	180 m	648330 ; 1784415	- 61.613°O ; 16.135°N
	Duclos	Petit-Bourg	120 m	642408 ; 1791253	- 61.763°O ; 16.198°N



**Figure 9.** Photographies des stations. De gauche à droite et de haut en bas : houppiers des Monts-Caraïbes, sous-bois semi-décidu à Malendure-SD, canopée mésophile à Malendure-M, sous-bois mésophile du Morne Mazeau, houppiers ombrophiles de Grand-Étang, sous-bois ombrophile de Piolet, canopée de peuplement à mahogany à Moreau-Ma, sous-bois de peuplement à mahogany à Duclos.

**Tableau 3.**

Caractéristiques structurelles des différentes stations étudiées.

Peuplement	Nom station	Hauteur* (% couverture)	Arbres chiroptéro- philes (fruits, fleurs, RAS)	Strate arbustive* (% couverture)	Essences chiroptéro- philes (fruits, fleurs, RAS)
Semi-décidue	Malendure-SD	12-15 m (25-50%)	<i>Bursera simaruba</i>	3-5 m (50-75%)	<i>Fareamea occidentalis</i>
	Monts Caraïbes	15-20 m (25-50%)	<i>Bursera simaruba</i>	3-5 m (50-75%)	
Mésophile	Malendure-M	15-20 m (0-25%)	<i>Hymenaea courbaril</i>	5-7 m (75-100%)	<i>Garcinia humilis</i>
	Morne Mazeau	15-20 m (25-50%)	<i>Ficus nymphaeifolia</i>	5-7 m (75-100%)	
Ombrophile	Moreau-O	15-20 m (25-50%)	<i>Cecropia schreberiana</i>	5-10 m (75-100%)	<i>Philodendron giganteum</i> <i>Piper sp.</i>
	Grand-Étang	25-35 m (75-100%)	<i>Cecropia schreberiana</i> <i>Licania ternatensis</i>	5-15 m (0-25%)	<i>Cecropia schreberiana</i> <i>Asplundia rigida</i> <i>Anthurium hookeri</i> <i>Philodendron giganteum</i> <i>Philodendron lingulatum</i> <i>Piper sp.</i>
	Piolet	25-30 m (75-100%)	<i>Cecropia schreberiana</i>	5-10 m (25-50%)	<i>Asplundia rigida</i> <i>Philodendron giganteum</i> <i>Piper sp.</i>
Mahogany	Moreau-Ma	15-20 m (25-50%)	<i>Cecropia schreberiana</i>	5-7 m (25-50%)	<i>Protium attenuatum</i> <i>Philodendron giganteum</i> <i>Piper sp.</i>
	Duclos	15-20 m (25-50%)	<i>Artocarpus altilis</i> <i>Cecropia schreberiana</i> <i>Terminalia catappa</i>	8-10 m (75-100%)	<i>Inga laurina</i> (RAS) <i>Philodendron giganteum</i> <i>Piper sp.</i>

\* Les valeurs de hauteur indiquées correspondent à une estimation de la limite supérieure moyenne de la strate, sans tenir de la présence éventuelle d'arbres émergents pour la strate arborée.

**Tableau 4.**

Dates d'enregistrement acoustique des Chiroptères par station.

Peuplement	Nom station	Date enregistrement	Nombre de nuits
Semi-décidue	Malendure-SD	03/04/2023 – 05/04/2023 10/04/2023 -12/04/2023	4
	Monts Caraïbes	09/09/2023 – 13/09/2023	4
Mésophile	Malendure-M	10/04/2023 – 14/04/2023	4
	Morne Mazeau	12/09/2023 – 13/09/2023 14/09/2023 – 15/09/2023 16/09/2023 – 17/09/2023	3
Ombrophile	Moreau-O	06/04/2023 – 10/04/2023	4
	Grand-Étang	10/09/2023 – 13/09/2023 14/09/2023 – 15/09/2023	4
	Piolet	15/04/2023 – 16/04/2023 17/04/2023 -19/04/2023	3
Mahogany	Moreau-Ma	06/04/2023 – 10/04/2023	4
	Duclos	13/09/2023 – 15/09/2023 17/09/2023 – 19/09/2023	4
<b>Total nuits</b>			<b>34</b>

de distribution normale des données, d'homogénéité des variances et de relation linéaire entre les deux variables sont respectées. Le coefficient de Spearman ( $\rho$ ) est utilisé dans le cas

contraire. Un coefficient de corrélation égal à 0 indique l'absence de relation entre les deux variables. Un coefficient proche de -1 ou 1 témoigne d'une relation forte, négative ou positive, entre les deux



**Figure 10.** Ascension pour l'installation des cordes fixes (gauche) et dispositif de protection des micros (droite).

variables. Chaque coefficient est associé à une p-value pour évaluer la significativité statistique de la corrélation.

Tous les tests statistiques sont effectués sur le logiciel R (R Core Team 2023).

**Tableau 5.** Paramètres de déclenchement.

Paramètres	Valeurs
Fréquence d'échantillonnage	500 kHz
Début d'enregistrement Fin d'enregistrement	Coucher du soleil – 30 min Lever du soleil + 30 min
Seuil relatif	16 dB
Fréquence déclenchement (min – max)	15 – 150 kHz
Durée séquence (min – max)	1 – 20 s
Gain numérique	+ 12 dB
Filtre passe haut	15 kHz
Nb. Détections	1/8

## Présentation des résultats

### Activité

L'activité traduit la pression d'utilisation exercée sur un habitat, tous individus confondus. Elle permet de comparer plusieurs sessions d'écoute réalisées sur des sites et/ou à des moments différents. La quantification de l'activité est exprimée en nombre de contacts par heure d'enregistrement. Un contact correspond à l'occurrence d'une espèce dans une fenêtre temporelle de cinq secondes.

La facilité de détection des signaux diffère entre les espèces, empêchant une comparaison interspécifique de l'activité « brute ». Afin de lisser cette disparité, BARATAUD et al. (2015) ont proposé des coefficients de détectabilité spécifiques (Tableau 6). Appliqués aux contacts bruts pour calculer une activité dite « pondérée », ils autorisent une comparaison entre espèces.

## Rythme nocturne d'activité spécifique

L'activité d'une espèce est moyennée par tranche horaire sur l'ensemble des nuits de présence effective. Sur les graphiques présentés dans la section « Approche spécifique » p.134, deux lignes verticales représentent le coucher et le lever du soleil.

Les deux sessions de terrain ont été réalisées à des périodes approximativement équidistantes du solstice d'été (**Tableau 7**). La durée de la nuit a donc peu varié au cours de l'étude. La position de la ligne verticale représentant le lever du soleil a été arrondie à 12 h après le coucher pour une meilleure cohérence des graphiques.

## II.3. Piégeage de l'entomofaune

### Le piège d'interception Polytrap™

L'échantillonnage de l'entomofaune a été effectué avec des pièges d'interception Polytrap™. Ces pièges en plexiglas sont structurés avec deux plaques verticales de 70 x 42 cm croisées, recouvertes d'un toit et sous lesquelles sont fixés un entonnoir et un flacon collecteur pour récolter les insectes interceptés par les vitres transparentes (**Figure 11**). Un liquide composé de glycol et de sel est disposé dans le collecteur.

Une source de lumière est souvent utilisée dans les études afin d'augmenter largement l'échantillonnage (TOUROULT *et al.*, 2023ab). Elle n'a pas été utilisée ici pour éviter des biais sur les structurations verticales des insectes et des chauves-souris ainsi que sur les interactions entre les deux groupes (voir § « Difficultés rencontrées » p.126).

Les pièges étaient positionnés sur les mêmes niveaux que les enregistreurs, sur des cordes différentes, dans le houppier et en limite inférieure de la strate arbustive, entre 3 m et 7 m. Ils étaient actifs pendant

quatre nuits mais aussi pendant la journée (voir § « Difficultés rencontrées » p.126).

### Groupes taxonomiques ciblés

Les insectes ciblés sont essentiellement des insectes volants suffisamment lourds pour tomber dans l'entonnoir après avoir buté contre la vitre en plexiglas. Cela concerne en particulier les Coléoptères nocturnes potentiellement ciblés par les Chiroptères, mais pas les Lépidoptères, trop légers pour être pris dans le piège. Beaucoup d'autres groupes taxonomiques volants peuvent être collectés, appartenant aux ordres des Diptères, Hyménoptères, Hémiptères, nocturnes comme diurnes, les pièges étant également actifs la journée.

### Collecte et identification des échantillons

Les localisations des stations sont saisies sur l'application CarNat puis transférées sur CardObs dans le jeu de données « CAFOG ». Les échantillons sont prétriés, identifiés à la loupe binoculaire et saisies sur CardObs par Toni Jourdan. Les Coléoptères sont envoyés pour une identification plus précise à Julien Touroult et Jean-Michel Lemaire, les Hyménoptères à Thibault Ramage. Les Scolytinae (Curculionidae) ont été identifiés par SARAH SMITH (MICHIGAN STATE UNIVERSITY). Les déterminations sont régulièrement mises à jour et transmises à l'INPN à chaque diffusion automatique.

### Présentation des résultats

#### Inventaire entomologique

L'inventaire entomologique est présenté sous forme d'une liste de taxons pour chaque ordre et chaque famille. Une colonne « remarque » permet des précisions sur l'espèce. Toutes les espèces ont été déterminées par les spécialistes cités ci-des-

**Tableau 6.**

Distances de détection des Chiroptères de Guadeloupe et coefficients de détectabilité acoustique utilisés pour la pondération des contacts bruts (d'après Barataud *et al.*, 2015).

INTENSITÉ D'ÉMISSION	ESPÈCES	DISTANCE DE DÉTECTION (m)	COEFFICIENT DE DÉTECTABILITÉ	MILIEU DE VOL DE RÉFÉRENCE
Très faible	<i>Natalus stramineus</i>	2	30,0	Sous-bois dense
		4	15,0	Sous-bois clair
	<i>Ardops nichollsi</i>	3	20,0	Sous-bois dense
		5	12,0	Sous-bois clair
Faible	<i>Chiroderma improvisum</i>	4	15,0	Sous-bois dense
		6	10,0	Sous-bois clair
	<i>Sturnira thomasi</i>	3	20	Sous-bois dense
		6	10	Sous-bois clair
	<i>Artibeus jamaicensis</i>	5	12,0	Sous-bois dense
		8	7,5	Sous-bois clair
	<i>Monophyllus plethodon</i>	3	20,0	Sous-bois dense
Moyenne	<i>Myotis dominicensis</i>	10	6,0	Sous-bois clair, lisière
	<i>Myotis dominicensis</i>	15	4,0	Forêt tous types
	<i>Pteronotus davyi</i>	15	4,0	Forêt tous types
Forte	<i>Noctilio leporinus</i>	20	3,0	Milieus tous types
		20	3,0	Sous-bois dense
	<i>Brachyphylla cavernarum</i>	40	1,5	Sous-bois clair, lisière
		25	2,4	Sous-bois dense
	<i>Eptesicus guadeloupensis</i>	50	1,2	Sous-bois clair, lisière
		30	2,0	Sous-bois dense
	<i>Molossus molossus</i>	60	1,0	Sous-bois clair, lisière
Très forte	<i>Tadarida brasiliensis</i>	50	1,2	Sous-bois dense
		100	0,6	Sous-bois clair, lisière

sus et les données nouvelles seront publiées par eux si nécessaire.

### Richesse spécifique

Après détermination des taxons, un nombre d'espèces est défini pour chaque ordre pour chaque site, chaque typologie et chaque strate.

### Abondance

Les insectes collectés sont comptés et classés dans chaque taxon. Ces abondances sont mesurées et comparées pour chaque site, chaque typologie et chaque strate.

## II.4. Difficultés rencontrées

### Analyse croisée de l'activité des Chiroptères insectivores et des insectes piégés

Un des objectifs de cette étude était de tenter de recueillir de façon indirecte et non intrusive des informations sur le régime alimentaire des Chiroptères insectivores. En effet, la conjonction temporelle d'une forte activité chez les Chiroptères insectivores et d'une quantité significative d'insectes dans les pièges à interception pourrait, en théorie, nous permettre d'in-

**Tableau 7.**

Variations horaires de la phase nocturne durant les deux saisons d'enregistrement.

Période	Dates	Ecart solstice été	Coucher - Lever de soleil	Durée nuit
Avril 2023	Début : 03/04	79 jours	18h19 – 5h59	11h40
	Fin : 13/04	69 jours	18h20 – 5h51	11h31
Septembre 2023	Début : 09/09	80 jours	18h12 – 5h53	11h41
	Fin : 18/09	89 jours	18h05 – 5h54	11h49

féer une éventuelle préférence des prédateurs pour certains types de proies.

Les pièges à interception sont habituellement équipés de lampes destinées à augmenter le succès de collecte en attirant les insectes. Cette pratique tend à surévaluer l'abondance des insectes luciphiles et à sous-évaluer celle des insectes lucifuges. En outre, elle est susceptible d'attirer des insectes évoluant potentiellement assez loin et/ou à des hauteurs différentes de celle du piège. L'éclairage n'est pas non plus sans effet sur les Chiroptères (FROIDEVAUX *et al.*, 2018). Il peut être la source d'une répulsion chez les espèces lucifuges, ou d'une attraction indirecte chez les insectivores profitant de la forte concentration de proies. Dans les deux cas, la présence de lumière est susceptible de biaiser la composition spécifique du cortège de Chiroptères, sa distribution le long d'un gradient vertical et les niveaux d'activité enregistrés.

Afin d'éviter ces biais comportementaux chez les deux groupes cibles, les pièges à interception ont ici été installés sans lumière. De ce fait, seuls les insectes dont la trajectoire de vol les amenaient, par hasard, au contact du piège étaient susceptibles d'être collectés. En l'absence du pouvoir d'attraction d'une lampe, ces insectes n'étaient pas « retenus » à proximité du dispositif, diminuant d'autant la probabilité de piégeage. Ces différences de fonctionnement des pièges à interception par rapport à leur utilisation classique expliquent probablement les faibles quan-

tités d'insectes piégés sur chaque site.

Les Polytrap™ étant actifs le jour, ils ont également collecté des insectes diurnes ne pouvant être considérés comme des proies pour les Chiroptères, essentiellement nocturnes. Les Lépidoptères nocturnes, qui constituent au contraire une importante source de nourriture pour certaines chauves-souris, ne sont pas collectés par les Polytrap™.

Ces différentes problématiques n'ont pas permis la confrontation des résultats de piégeage d'insectes avec l'activité des Chiroptères insectivores. Ce constat n'entache pas l'intérêt des informations obtenues par ailleurs.

### Bruits « parasites »

De nombreux occupants des forêts de la Basse-Terre émettent des signaux sonores. Ceux des Chiroptères sont principalement liés à l'écholocation, mais des cris sociaux peuvent aussi être enregistrés. Les petits amphibiens (famille Eleutherodactylidae) sont généralement abondants et signalent leur présence à leurs congénères par des chants dont les fréquences sont globalement comprises entre 2 et 6 kHz (BREUIL, 2002 ; AUBIN *et al.*, 2014). Les insectes appartenant aux ordres des Hémiptères (famille Cicadidae) et des Orthoptères, sont aussi extrêmement présents et marquent souvent l'ambiance sonore d'un concert de cymbalisations et de stridulations.

Certains de ces « chants » d'insectes sont émis à des fréquences élevées, proches

de celles des signaux sonar de Chiroptères (ex : STUMPNER *et al.*, 2013). Ils provoquent le déclenchement inopiné des enregistreurs automatiques d'ultrasons et l'acquisition de séquences contenant uniquement des bruits jugés « parasites » dans le cadre d'une étude acoustique focalisée sur les Chiroptères.

Plusieurs difficultés peuvent survenir lorsque de très nombreux « parasites » sont enregistrés. Le déclenchement à répétition de l'acquisition de séquences réduit le temps de veille des enregistreurs automatiques et limite ainsi leur autonomie énergétique. Les cartes mémoire utilisées sont rapidement remplies par les bruits indésirables, réduisant d'autant la capacité de stockage de séquences de Chiroptères. Cette problématique est accentuée par l'utilisation d'enregistreurs stéréo qui, pour chaque séquence, col-

lectent les signaux captés sur les deux voies d'acquisition en augmentant ainsi la taille des fichiers. Ces problèmes ont été rencontrés à plusieurs reprises au cours de cette étude, en particulier sur les sites de Morne Mazeau et de Piolet. L'activité acoustique particulièrement élevée des insectes réduisait l'autonomie des enregistreurs à une nuit maximum et/ou saturait les cartes mémoires de 128 Go utilisées en moins de deux nuits. Le passage quotidien d'un opérateur sur site était donc requis pour remplacer les batteries vides et les cartes mémoires pleines, alors que ces passages étaient espacés de 48h sur les autres sites. Les contraintes logistiques provoquées par ces déplacements imprévus dans le temps imparti aux missions de terrain ont imposé la réduction du nombre de nuits d'enregistrement de quatre à trois sur les sites concernés.



**Figure 11.**

Préparation à l'ascension pour l'installation des pièges d'interception (gauche) et dispositif installé avec un piège en sous-bois et un en canopée (droite).

De plus, certains bruits parasites sont confondus avec des signaux de Chiroptères par le logiciel de classification automatique utilisé. De très nombreuses séquences contenant des chants d'insectes à très large bande de fréquences sont notamment labellisées comme *Natalus stramineus*. Leur tri et leur dépouillement à la recherche d'une « vraie » séquence de *Natalus stramineus* se sont avérés particulièrement dispendieux en temps et infructueux.

### Installation du matériel à Grand-Étang

Le site de Grand-Étang se distingue des autres sites étudiés par la hauteur des premières branches accessibles et par les nombreuses épiphytes qui se développent dans les houppiers. Ces deux éléments ont considérablement compliqué l'ascension des grimpeurs et la mise en place du matériel en hauteur. De fait, le microphone et le piège à interception les plus hauts n'ont pu être installés qu'en partie basse du houppier et non en zone médiane ou haute comme sur les autres sites. Il est donc possible que certaines espèces

évoluant au-dessus de la canopée n'aient pas été enregistrées ou collectées.

## III. Résultats et discussion

### III.1. Chiroptères

#### Diversité globale

#### Richesse spécifique

Neuf à douze espèces de Chiroptères ont été recensées (Tableau 8), en fonction des incertitudes d'identification (cf. § suivant). L'utilisation des noms scientifiques est privilégiée dans le texte. Des codes espèces à six lettres sont préférés dans certains tableaux ou figures par souci de lisibilité.

#### Incertitudes d'identification

##### *Eptesicus guadeloupensis*/*Tadarida brasiliensis*

Les identifications d'*Eptesicus guadeloupensis* sont jugées possibles ou pro-

**Tableau 8 :**  
Liste des espèces de Chiroptères recensées..

Famille	Nom Scientifique	Nom vernaculaire	Code
Molossidae	<i>Molossus molossus</i>	Molosse commun	MOLMOL
	<i>Tadarida brasiliensis</i>	Tadaride du Brésil	TADBRA
Mormoopidae	<i>Pteronotus davyi</i>	Ptéronote de Davy	PTEDAV
Vespertilionidae	<i>Eptesicus guadeloupensis</i>	Sérotine de Guadeloupe	EPTGUA
	<i>Myotis dominicensis</i>	Murin de la Dominique	MYODOM
Phyllostomidae	<i>Brachyphylla cavernarum</i>	Brachyphylle des Antilles	BRACAV
	<i>Monophyllus plethodon</i>	Monophylle des Petites Antilles	MONPLE
	<i>Ardops nichollsi</i>	Ardops des Petites Antilles	ARDNIC
	<i>Artibeus jamaicensis</i>	Fer de lance commun	ART sp.
	<i>Artibeus schwartzi</i>	Fer de lance de Schwartz	
	<i>Chiroderma improvisum</i>	Chiroderme de Guadeloupe	CHIIMP
<i>Sturnira thomasi</i>	Sturnire de Guadeloupe	STUTHO	

Légende : noir = identification certaine, violet = identification au mieux probable, bleu = pas de distinction acoustique possible au sein du genre *Artibeus*



**Figure 12.**

Exemple de Coléoptères ciblés par les pièges à interception, deux espèces abondantes constituant potentiellement des proies pour les Chiroptères (gauche) *Phyllophaga plaei* et (droite) *Cyclocephala tridentata*.

bables en raison d'un risque de confusion avec *Tadarida brasiliensis* lorsque cette dernière émet des signaux en fréquence modulée aplanie.

#### ***Artibeus jamaicensis/Artibeus schwartzi***

Le seul individu formellement identifié comme *Artibeus schwartzi* (analyse génétique) en Guadeloupe a été capturé en 2013 à Capesterre Belle-Eau, sur la côte au vent de la Basse-Terre (FRAYSSE, 2013). Aucun critère de distinction morphologique ou acoustique entre *Artibeus jamaicensis* et *Artibeus schwartzi* n'a encore été établi. Les deux espèces sont donc regroupées sous la dénomination *Artibeus sp.* dans la suite du rapport.

#### ***Sturnira thomasi/Artibeus sp.***

En raison du fort recouvrement acoustique entre *Sturnira thomasi* et *Artibeus sp.* (BARATAUD et al., 2015), il est toujours extrêmement délicat (voire impossible) d'identifier avec certitude *Sturnira thomasi* uniquement sur la base de signaux sonar. Nous n'attribuons donc à ce der-

nier que les séquences dont tous les signaux correspondent au cœur de sa variabilité acoustique connue, en tenant compte de l'encombrement du milieu et du comportement supposé de l'animal. Ces séquences sont assorties d'un niveau de confiance possible ou probable, jamais certain. Ce principe de précaution nécessaire est susceptible d'occulter une distribution plus large et/ou une activité plus importante de *Sturnira thomasi* que celles présentées.

#### **Espèces non détectées**

Les deux espèces non détectées lors de l'étude (*Natalus stramineus* et *Noctilio leporinus*) sont présentes dans les forêts de Basse-Terre.

La présence de *Natalus stramineus* en Basse-Terre est à ce jour attestée par un unique individu capturé en forêt ombrophile du Morne Mazeau (BEUNEUX et al., 2000). Sa distribution réelle sur l'île reste méconnue, mais il est possible qu'elle y soit plus répandue que les données d'oc-

currence disponibles ne le laissent paraître. La difficulté à mettre en évidence *Natalus stramineus* en acoustique (distance de détection de 2 à 4 m ; **Tableau 6** p.126) pourrait en partie expliquer l'absence de séquences attribuables à cette espèce dans nos résultats.

*Noctilio leporinus* est principalement associé aux milieux inondés, aux plans d'eau et aux axes d'écoulement. Parmi les sites étudiés, il aurait donc pu être attendu à Grand-Étang (proximité de l'étang) et à Duclos (proximité de la Rivière Bras David). L'altitude du premier site (420 m) pourrait être élevée pour cette espèce surtout contactée en dessous de 300 m. Aucune des deux sessions de capture réalisées en 2013 par l'ASFA (Association pour la Sauvegarde et la réhabilitation de la Faune des Antilles) et le GCG (Groupe Chiroptères de Guadeloupe) près de la Rivière Bras David n'avait permis la capture de *Noctilio leporinus* (IBÉNÉ et al., 2014).

## Approche typologique

La **Figure 13** et le **Tableau 9** en page suivante présentent la composition et la stratification des cortèges recensés. Pour chaque site, les figures en **Annexe 1** donnent une représentation synthétique de la structure forestière (hauteur et densité des strates arbustive et arborée), du positionnement des microphones haut et bas, de la composition des cortèges recensés et des gammes de hauteur de vol possibles en fonction des distances de détection spécifiques.

## Composition des cortèges

### Sites

Les sites échantillonnés accueillent cinq à huit espèces. Malendure-M a la plus faible richesse spécifique. Malendure-SD, Morne Mazeau, Moreau-O et Moreau-Ma ont les

cortèges les plus diversifiés.

Tous les sites sont fréquentés par *Molossus molossus*, *Tadarida brasiliensis* et *Brachyphylla cavernarum*. Le cortège est généralement complété par *Myotis dominicensis* (8 sites), *Artibeus* sp. (8 sites), *Pteronotus davyi* (7 sites) et *Ardops nichollsi* (7 sites). Les autres espèces sont présentes de façon plus ponctuelle : *Monophyllus plethodon* (3 sites), *Eptesicus guadeloupensis* (1 site), *Chiroderma improvisum* (1 site), *Sturnira thomasi* (1 site). Pour ces taxons, il est possible que le nombre de séquences collectées et/ou identifiées soit limité par des éléments méthodologiques liés à i) la courbe de réponse des microphones dans les gammes de fréquences utilisées, ii) la capacité du logiciel de classification automatique à repérer les signaux de faible intensité, iii) les difficultés de distinction entre certaines espèces sur la base de leur sonar.

Pour plus de détails, se référer au chapitre consacré à chaque espèce (« Approche spécifique » p.134).

### Types forestiers

La richesse spécifique des cortèges ne diffère pas notablement entre les types forestiers : huit espèces en forêts semi-décidue, mésophile et ombrophile, neuf espèces en peuplement à mahogany.

Tous les types forestiers sont exploités par sept taxons : *Molossus molossus*, *Tadarida brasiliensis*, *Pteronotus davyi*, *Myotis dominicensis*, *Brachyphylla cavernarum*, *Ardops nichollsi* et *Artibeus* sp.

Tous les types forestiers à l'exception de la forêt mésophile ont permis l'enregistrement de *Monophyllus plethodon*. Son apparente absence en forêt mésophile pourrait être liée à une fréquentation réellement rare des sites, mais aussi à une lacune de détection causée par une moindre sensibilité des microphones MEMS ICS

dans sa gamme de fréquences sonar (voir « *Monophyllus plethodon* » p.151).

*Eptesicus guadeloupensis* n'a été identifiée qu'en peuplement à mahogany (niveaux de confiance possible à probable). Les données historiques montrent qu'elle fréquente une grande variété de milieux (BARATAUD & GIOSSA 2013 ; IBÉNÉ *et al.*, 2014 ; GERVAIN *et al.*, 2022 ; THUROW *et al.*, 2023). La faible abondance de l'espèce ainsi que les difficultés à distinguer ses signaux sonar de ceux de *Tadarida brasiliensis* en fréquence modulée aplanie dans certaines circonstances expliquent certainement la rareté des contacts.

La présence de *Chiroderma improvisum* n'a été confirmée qu'en forêt mésophile. L'espèce est aussi connue en forêt ombrophile, en forêt marécageuse (IBÉNÉ *et al.*, 2014) et en zone rurale de la Basse-Terre (ACSES *et al.*, 2022). En Grande-Terre, elle fréquente les formations méso-xérophiles

des Grands-Fonds (B. Ibéné, comm. pers.). Une faible abondance ainsi qu'un défaut de détection lié à une moindre sensibilité des microphones ICS dans sa gamme de fréquences sonar peuvent expliquer la rareté des contacts (voir « *Chiroderma improvisum* » p.160).

*Sturnira thomasi* n'a été enregistré qu'en forêt ombrophile. Les données disponibles dans la littérature montrent que cet habitat constitue en toute vraisemblance son optimum écologique, au sein duquel il semble largement distribué en Basse-Terre. Le faible nombre de séquences enregistrées pourrait donc être davantage lié à une difficulté de distinction avec *Artibeus* sp. qu'à une réelle rareté de *Sturnira thomasi*.

## Stratification des cortèges

### Sites

Tous les sites ont des cortèges en grande

**Tableau 9.**

Synthèse des cortèges recensés par site et par strate.

SITE	STRATE	MOLMOL	TADBRA	PTEDAV	EPTGUA	MYODOM	BRACAV	MONPLE	ARDNIC	ART sp.	CHIIMP	STUTHO	Total par site	
													S <sub>STRATE</sub>	S <sub>TOT</sub>
Malendure-SD	sup	X	X	X			X						4	8
	inf	X	X			X	X	X	X	X			7	
Monts Caraïbes	sup	X	X	X		X	X			X			6	6
	inf	X	X				X			X			4	
Malendure-M	sup	X	X			X	X		X				5	5
	inf	X	X				X						3	
Morne Mazeau	sup	X	X	X		X	X		X	X	X		8	8
	inf	X	X			X	X						4	
Moreau-O	sup	X	X	X		X	X	X	X	X			8	8
	inf	X	X			X	X	X					5	
Grand-Étang	sup	X	X			X	X		X	X		X	7	7
	inf	X	X			X	X		X	X		X	7	
Piolet	sup	X	X	X			X			X			5	6
	inf	X	X			X	X						4	
Moreau-Ma	sup	X	X	X		X	X	X	X	X			8	8
	inf	X	X	X			X	X	X	X			7	
Ductos	sup	X	X	X	X		X		X	X			7	7
	inf	X	X	X			X						4	
Total par espèce	sup	9	9	7	1	6	9	2	6	6	1	1	11	11
	inf	9	9	2	0	6	9	3	3	4	0	1	9	
	N sites	9	9	7	1	8	9	3	7	8	1	1		

Les codes espèces sont précisés au [Tableau 8 p 129](#)

partie composés d'espèces évoluant à la fois en strate inférieure et en strate supérieure (min : 38 %, max : 100 %, moyenne : 65 %). *Molossus molossus*, *Tadarida brasiliensis* et *Brachyphylla cavernarum* sont toujours détectés au niveau des deux strates. La plupart des autres espèces exploitent aussi tout le gradient vertical de la végétation, sans pour autant être systématiquement détectées dans les deux strates. *Pteronotus davyi*, *Myotis dominicensis*, *Monophyllus plethodon*, *Ardops nichollsi*, *Artibeus* sp. et *Sturnira thomasi* correspondent à cette description.

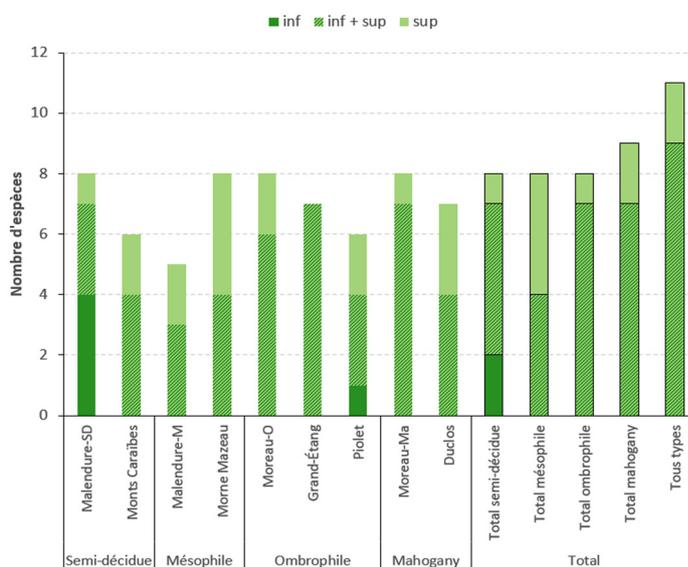
Seuls deux sites ont une ou plusieurs espèces détectées uniquement en strate inférieure : Malendure-SD (*Myotis dominicensis*, *Monophyllus plethodon*, *Ardops nichollsi* et *Artibeus* sp.) et Piolet (*Myotis dominicensis*). Toutes ont été enregistrées en strate supérieure sur d'autres sites et ne sont donc pas inféodées aux étages inférieurs du sous-bois.

Les cortèges de tous les sites à l'exception de Grand-Étang incluent au moins une espèce évoluant strictement en strate supérieure. Le nombre d'espèces concernées varie entre une et quatre selon les sites. Les taxons les plus souvent cantonnés à la strate supérieure sur un site donné sont *Pteronotus davyi* (5 sites), *Ardops nichollsi* (4 sites), *Artibeus* sp. (4 sites) et *Myotis dominicensis* (3 sites). Ces quatre espèces ont été enregistrées en strate inférieure sur d'autres sites, et leur utilisation de l'habitat ne se limite donc globalement pas à la canopée. *Eptesicus guadeloupensis* a uniquement été enregistrée en strate supérieure à Duclos, et *Chiroderma improvisum* uniquement en strate supérieure au Morne Mazeau. Pour ces deux espèces, le faible nombre de séquences (quatre chacune) impose de relativiser ce résultat.

### Types forestiers

Les résultats consolidés par types forestiers montrent que tous les peuplements accueillent une majorité d'espèces exploitant tout le gradient vertical de la végétation : de 50 % en forêt mésophile jusqu'à 88 % en forêt ombrophile (Figure 13). Ce pourcentage est de 82 % à l'échelle de l'étude.

Seule la forêt semi-décidue inclut deux espèces circonscrites à la strate inférieure du sous-bois : *Monophyllus plethodon* et *Ardops nichollsi*. Ce résultat reflète uniquement le site de Malendure-SD car ces deux espèces n'ont pas été détectées dans les Monts Caraïbes. Elles ont par ailleurs été



**Figure 13.** Diversité et stratification des cortèges de Chiroptères par site, par type forestier et sur la totalité de l'étude.

enregistrées en strate supérieure dans tous les autres types forestiers, sauf en forêt mésophile où *Monophyllus plethodon* n'a pas été contacté. Aucune espèce identifiée dans cette étude n'est donc strictement inféodée à la partie basse du sous-bois.

Tous les types forestiers ont des cortèges incluant une ou plusieurs espèces évoluant uniquement en strate supérieure : forêt semi-décidue (*Pteronotus davyi*), forêt

mésophile (*Pteronotus davyi*, *Ardops nicholli*, *Artibeus* sp., *Chiroderma improvisum*), forêt ombrophile (*Pteronotus davyi*), peuplement à mahogany (*Eptesicus guadeloupensis*, *Myotis dominicensis*). Toutes les espèces listées ont été détectées en strate inférieure dans d'autres types forestiers, à l'exception d'*Eptesicus guadeloupensis* et *Chiroderma improvisum*. Le nombre de séquences enregistrées pour ces deux espèces est néanmoins bien trop faible pour conclure sur une éventuelle strate de vol préférentielle.

## Niveaux et stratification de l'activité

La **Figure 14** synthétise les résultats d'activité toutes espèces confondues, par site, par type forestier et par strate.

### Sites

L'activité est maximale sur les sites de Malendure-SD, Monts Caraïbes et Grand-Étang (60 à 65 contacts/heure). Elle atteint des niveaux intermédiaires sur les sites de Piolet, Duclos (40 contacts/heure) et, dans une moindre mesure, sur le site de Moreau-Ma (20 contacts/heure). Les sites de Malendure-M, Morne Mazeau et Moreau-O sont le siège d'une activité plus faible. Sur tous les sites, la majorité de l'activité se déroule dans les strates supérieures de la forêt. Les sites sur lesquels le déséquilibre est le moins prononcée sont Malendure-SD, Malendure-M, Moreau-O et Grand-Étang avec environ deux tiers de l'activité en hauteur. Sur les autres sites, cette proportion dépasse 75 % et atteint même 94 % au Morne Mazeau.

### Types forestiers

Avec plus de 60 contacts/heure en moyenne, l'activité en forêt semi-décidue est de loin la plus importante parmi les quatre types étudiés. Les sites en forêt ombrophile et en peuplement à mahoga-

ny supportent une activité moyenne de 40 contacts/heure et de 30 contacts/heure, respectivement. L'activité en forêt mésophile est la plus faible avec 14 contacts/heure.

La proportion de l'activité en hauteur est largement dominante dans tous les types forestiers : de 68 % en forêt ombrophile à 78 % en peuplement à mahogany. À l'échelle de l'étude, tous sites et tous types forestiers confondus, 72 % de l'activité est concentrée en canopée.

## Approche spécifique

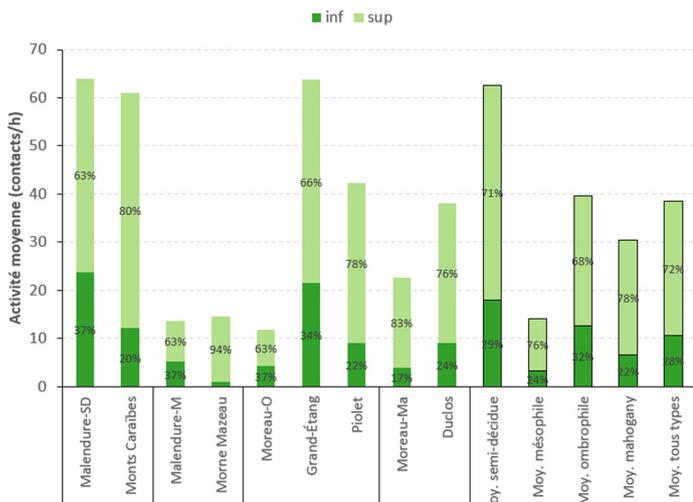
Les cartes en **Annexe 2** représentent, pour chaque espèce, l'activité enregistrée sur chaque site en strate inférieure et en strate supérieure.

### Activité globale

L'activité moyennée sur l'ensemble des sites et des espèces est de 38 contacts/heure. La strate supérieure concentre 72 % de l'activité globale (**Figure 14**).

Cinq espèces cumulent près de 95 % de l'activité totale (**Figure 16**). *Molossus molossus* est à lui seul responsable de plus de 50 % de l'activité avec 19,4 contacts/heure, dont 70 % en strate supérieure. Le niveau moyen d'activité de *Brachyphylla cavernarum* est de 7,0 contacts/heure dont 83 % en strate supérieure. *Myotis dominicensis* produit en moyenne 5,6 contacts/heure, quasiment équirépartis entre les strates inférieure et supérieure. *Tadarida brasiliensis* est à l'origine de 2,5 contacts/heure en moyenne dont 75 % en strate supérieure. *Artibeus* sp. génère 1,8 contact/heure dont 80 % en strate supérieure.

Les six espèces restantes ont des niveaux moyens d'activité inférieurs à un contact/heure. *Pteronotus davyi* produit 0,9 contact/heure dont 90 % en strate supé-



**Figure 14.**

Activité moyenne enregistrée par sites et moyennes par types forestiers.

rière. *Ardops nicholli* a un niveau moyen d'activité de 0,6 contact/heure dont 80 % en strate supérieure. *Monophyllus plethodon* exerce une activité moyenne de 0,3 contacts/heure avec une répartition équilibrée entre la strate inférieure (53 %) et la strate supérieure (47 %). *Eptesicus guadeloupensis* (4 séquences), *Chiroderma im-*

*provisum* (4 séquences), et *Sturnira thomasi* (3 séquences) ont produit moins de 0,1 contact/heure. *Eptesicus guadeloupensis* et *Chiroderma improvisum* n'ont été enregistrées qu'en strate supérieure. Chez *Sturnira thomasi*, 33% des contacts ont eu lieu en strate supérieure et 67 % en strate inférieure.

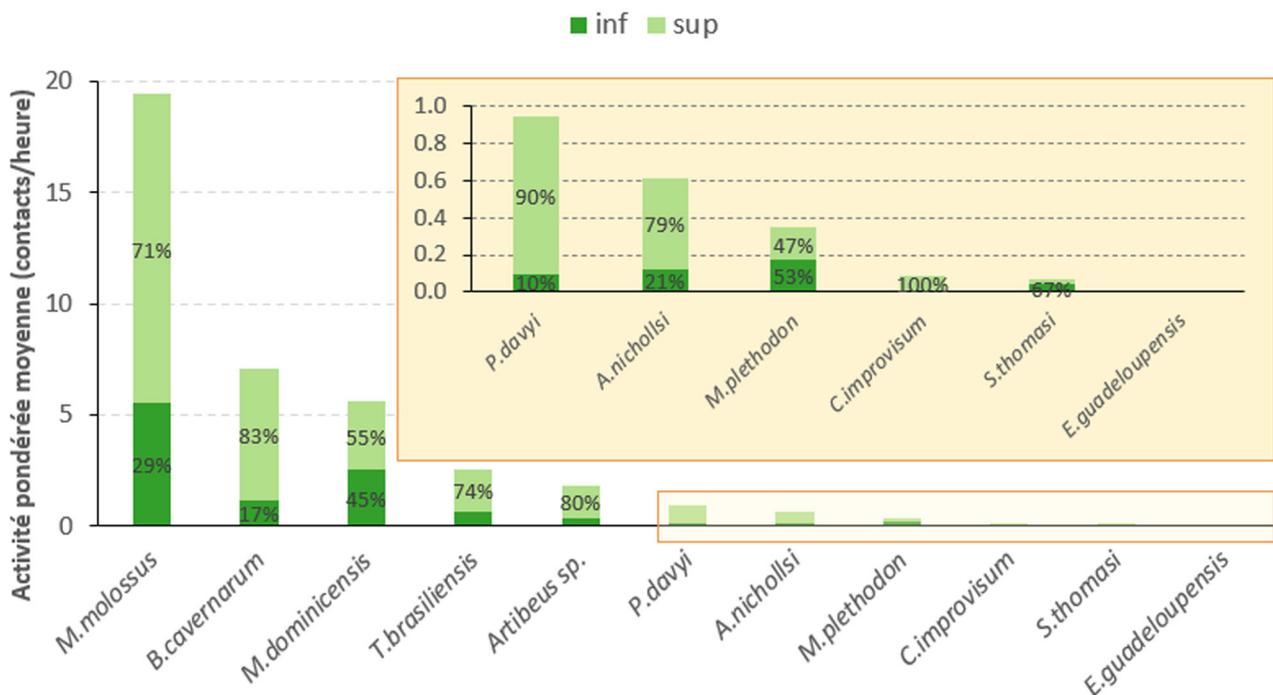
## *Molossus molossus*

### Synthèse graphique des résultats

**Figure 17**

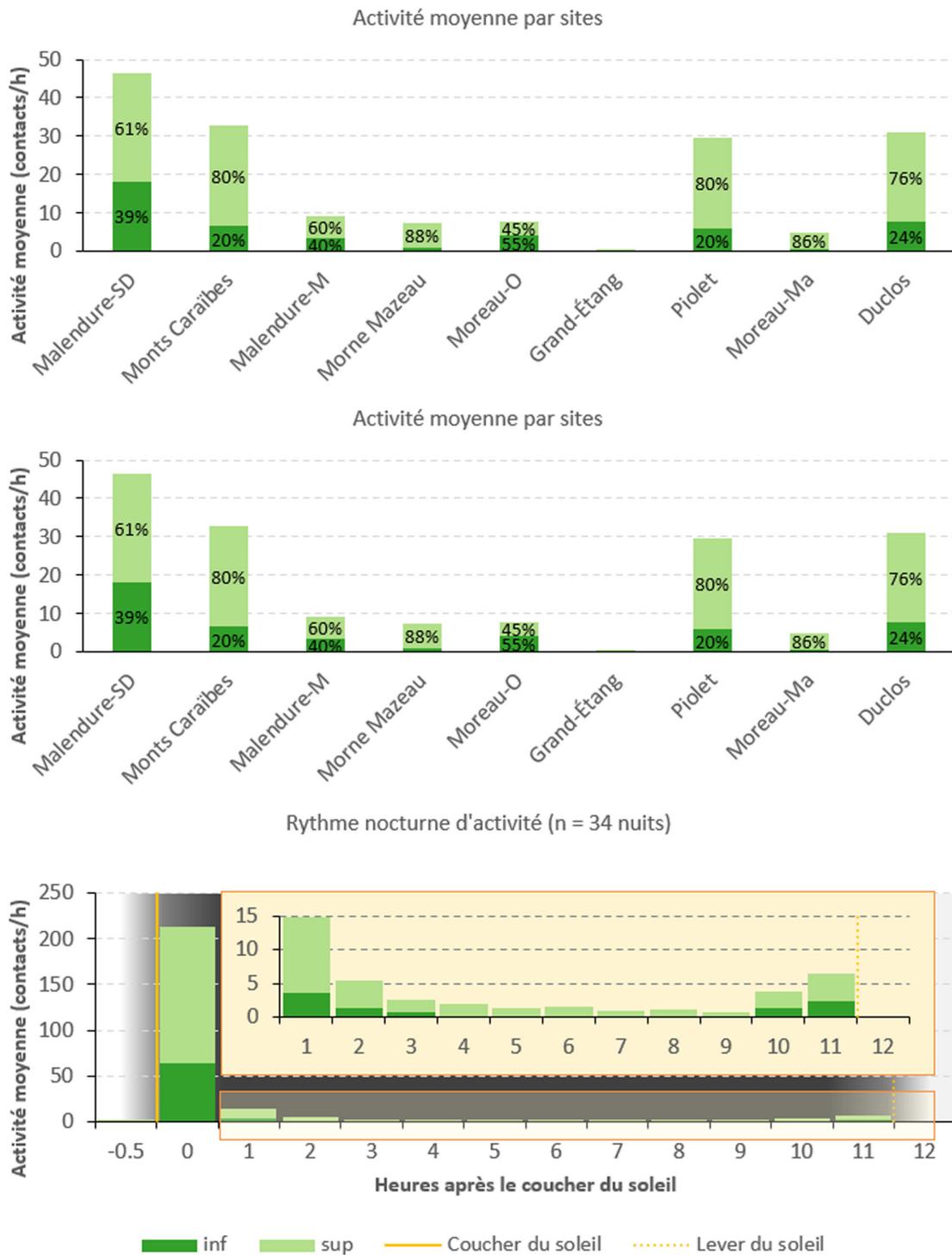
#### Distribution et niveaux d'activité

La présence de *Molossus molossus* a été mise en évidence sur tous les sites et donc dans tous les types forestiers échantillonnés. Cette espèce est de loin la plus active à l'échelle de l'étude, contribuant pour plus de 50% à l'activité globale. Son activité est nettement plus élevée sur les sites de Malendure-SD, Monts Caraïbes, Piolet et Duclos ( $\geq 30$  contacts/heure) que sur les autres sites.



**Figure 16.**

Niveaux moyens d'activité pondérée enregistrés par espèce et répartition le long du gradient vertical.



**Figure 17.**

Synthèse graphique des résultats pour *Molossus molossus*.

La forêt semi-décidue est le type forestier où *Molossus molossus* exerce la plus forte activité. Viennent ensuite, dans l'ordre décroissant, les peuplements à mahogany, la forêt ombrophile et la forêt mésophile. Ces résultats concordent globalement avec ceux de BARATAUD *et al.* (2014), qui avaient identifié une activité plus élevée en forêts semi-décidue et mésophile

qu'en forêt ombrophile. Les peuplements à mahogany n'avaient pas été étudiés ou n'avaient pas été isolés des forêts ombrophiles. La principale différence entre les deux études réside donc dans les résultats en forêt mésophile, avec des niveaux d'activité élevés dans BARATAUD *et al.* (2014) et très faibles ici. Il convient de s'interroger sur la raison de cette différence, et de



Figure 15. Forêt ombrophile de Grand-Étang.

chercher à identifier des paramètres susceptibles d'influencer l'activité de *Molossus molossus*.

Le site de Piolet accueille un gîte artificiel hébergeant deux colonies de reproduction (30-40 individus au total après reproduction ; R. Gomès, comm. pers.). La proximité immédiate de ce gîte peut être à l'origine d'une activité élevée. Dans le but d'éviter l'introduction d'un biais potentiellement important dans les valeurs d'activité, le site de Piolet n'est donc pas pris en compte dans les tests ci-dessous.

L'altitude compte parmi les paramètres qui déterminent le type forestier, au même titre que le versant, la pluviométrie et la pédologie (ROUSTEAU *et al.*, 1996). L'intervention humaine joue également un rôle important, notamment pour les peuplements à mahogany. La multiplicité des facteurs explique l'absence de relation directe et manifeste entre l'altitude des sites étudiés et leur typologie forestière (Figure 18). Il est donc possible de tester l'influence de l'altitude sur l'activité de *Molossus molossus* sans introduire un fort biais lié au type de peuplement. Ce test conclut à une relation négative entre les deux variables (Figure 19 ;  $R^2 = 0,42$ ). Bien que cette relation échoue de peu au test de significativité statistique ( $p$ -value F de Fisher =  $0,08 > \alpha = 0,05$ ), il est possible qu'elle esquisse une influence de l'altitude – et de ses conséquences sur la température, la disponibilité en proies, etc. – sur

l'activité de *Molossus molossus*.

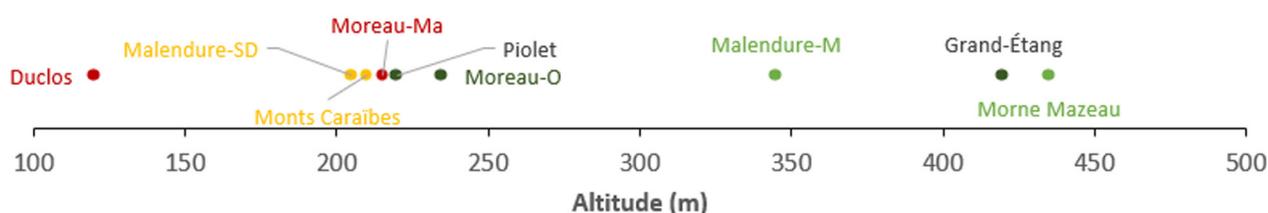
Nos résultats indiquent par ailleurs que l'activité de *Molossus molossus* varie selon la distance des sites aux zones urbanisées les plus proches (Figure 20 ;  $R^2 = 0,64$ ). Cette relation est significative sur le plan statistique ( $p$ -value F =  $0,02$ ). Ce constat apparaît assez logique pour cette espèce anthropophile, très active en milieux (péri) urbains (Barataud *et al.*, 2014).

Les deux variables explicatives testées (altitude et distance aux zones urbanisées) sont très peu corrélées entre elles ( $\rho$  de Spearman =  $0,15$  ;  $p$ -value =  $0,71$ ). Compte-tenu des coefficients de détermination obtenus pour les deux régressions ( $R^2 = 0,42$  et  $R^2 = 0,64$ ), il est donc possible qu'elles expliquent une part importante de la variabilité observée dans les niveaux d'activité de *Molossus molossus* au sein des sites forestiers étudiés.

Les niveaux d'activité élevés rencontrés par BARATAUD *et al.* (2014) en forêt mésophile pourraient donc être expliqués par une moindre altitude des sites échantillonnés par rapport aux nôtres et/ou par une plus forte proximité aux zones urbanisées. Cette hypothèse ne peut être vérifiée à partir des données exposées par les auteurs dans le rapport d'étude.

### Stratification de l'activité

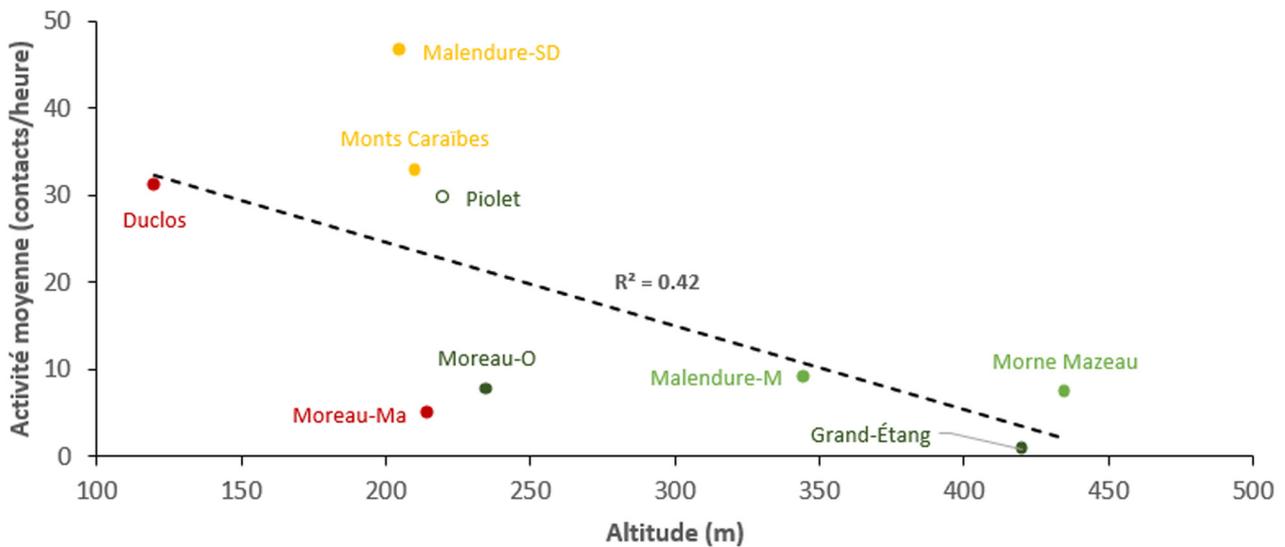
Ce petit insectivore est systématiquement détecté à tous les étages de la forêt. La canopée et l'espace aérien situé au-des-



Légende couleurs : forêt semi-décidue, forêt mésophile, forêt ombrophile, peuplement à mahogany

**Figure 18.**

Dispersion des sites étudiés le long d'un gradient altitudinal.



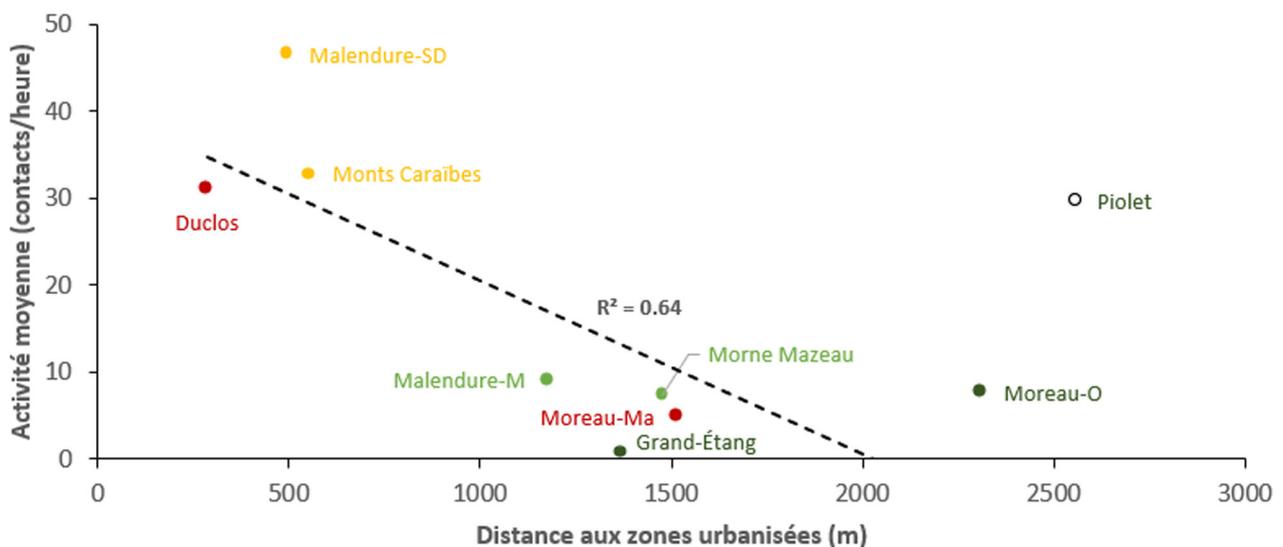
Légende couleurs : forêt semi-décidue, forêt mésophile, forêt ombrophile, peuplement à mahogany mahogany. Le site de Piolet n'est pas intégré dans la construction de la droite de régression

**Figure 19.**  
Relation entre l'activité moyenne de *Molossus molossus* par site et l'altitude.

sus de celle-ci concentrent plus de 70 % de son activité. Il semble toutefois effectuer des incursions régulières à faible hauteur, y compris lorsque les strates arborée et arbustive sont denses.

Pour des raisons d'accessibilité, tous les sites étudiés sont situés à proximité de

layons ou de clairières (distance : 10 à 90 m). Ces ouvertures dans la structure généralement dense des forêts sont exploitées par les Molosses en chasse (IBÉNÉ et al., 2007 ; BARATAUD et al., 2017). *Molossus molossus* étant détectable à une distance de 30 m à 60 m en fonction de la densité



Légende couleurs : forêt semi-décidue, forêt mésophile, forêt ombrophile, peuplement à mahogany mahogany. Le site de Piolet n'est pas intégré dans la construction de la droite de régression

**Figure 20.**  
Relation entre l'activité moyenne de *Molossus molossus* par site et la distance aux zones urbanisées.

du sous-bois (**Tableau 6**), les trouées facilitant un vol près du sol sont donc susceptibles de contribuer à l'enregistrement d'une activité proportionnellement importante en strate inférieure.

### **Rythme nocturne d'activité**

Le rythme d'activité de *Molossus molossus* est globalement unimodal avec un pic très marqué dans l'heure suivant le coucher du soleil, au moment du pic d'abondance des insectes proies. Un second pic d'activité, moins intense que le premier, survient parfois juste avant l'aube. Ces résultats concordent avec plusieurs études en Guadeloupe (BARATAUD *et al.*, 2014), en Martinique (BARATAUD *et al.*, 2017) et sur le continent (ESBÉRARD & BERGALLO, 2010 ; HOLLAND *et al.*, 2011 ; GAGER, 2018). Le second pic d'activité en fin de nuit pourrait être exercé par des mâles cherchant à compenser un temps de chasse réduit en début de nuit, dans le but de sécuriser les accouplements et le succès reproducteur au sein du harem (GAGER, 2018).

### ***Tadarida brasiliensis***

#### **Synthèse graphique des résultats**

##### **Figure 21**

#### **Distribution et niveaux d'activité**

*Tadarida brasiliensis* est présente sur tous les sites et dans tous les types forestiers étudiés. Elle est responsable d'environ 7 % de l'activité globale. Elle est en particulier active sur les sites de Malendure-SD et Monts Caraïbes (7 contacts/heure). Les sites de Piolet et Moreau-Ma sont le siège de niveaux d'activité plus modestes (2 à 3 contacts/heure). Elle est très peu active sur les autres sites.

La répartition de l'activité de *Tadarida brasiliensis* entre les types forestiers suit les mêmes tendances que celle de *Molossus molossus*. Surtout active en forêt se-

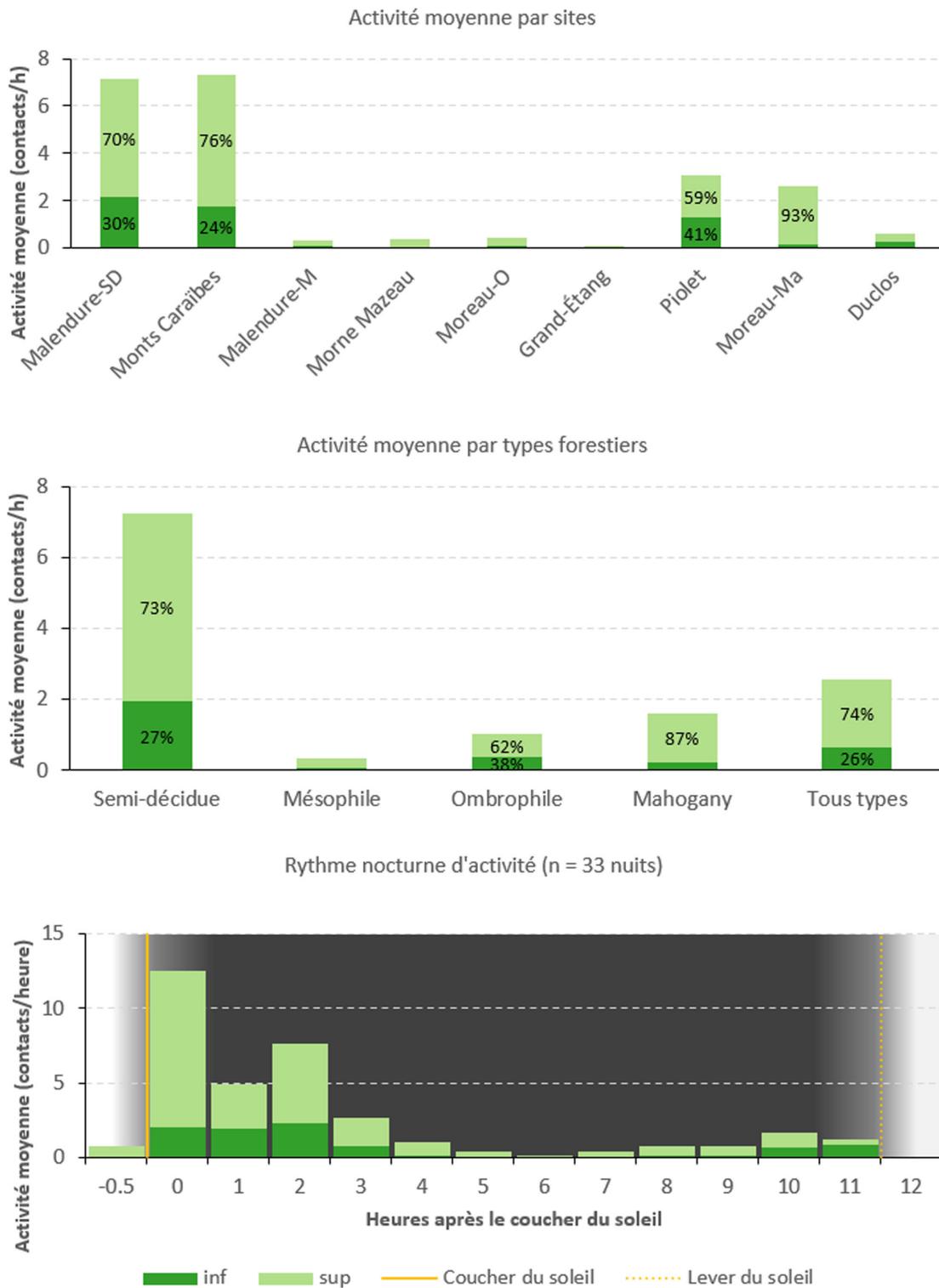
mi-décidue, elle utilise nettement moins les peuplements à mahogany, les forêts ombrophiles et mésophiles. Nos résultats ne concordent pas avec ceux de BARATAUD *et al.* (2014) en Guadeloupe et BARATAUD *et al.* (2017) en Martinique, qui avaient trouvé cette espèce plus active en forêts ombrophile et mésophile qu'en forêt semi-décidue.

Le site de Piolet héberge une colonie d'effectif inconnu mais estimé à quelques dizaines d'individus (R. GOMÈS, comm. pers.). Comme pour *Molossus molossus*, le site de Piolet est donc exclu du jeu de données pour les tests ci-dessous.

La relation entre l'activité de *Tadarida brasiliensis* et l'altitude n'est pas statistiquement significative (**Figure 22** ; p-value  $F = 0,17$ ), de même que celle entre l'activité et la distance aux zones urbanisées (**Figure 23** ; p-value  $F = 0,16$ ). L'analyse visuelle des deux nuages de points montre que le site du Duclos constitue un point aberrant. Une fois ce site exclu du test, la relation entre l'activité et l'altitude s'approche du seuil significativité (p-value  $F = 0,08$ ) et celle entre l'activité et la distance aux zones urbanisées passe en-deçà du seuil (p-value  $F = 0,03$ ).

Comme chez *Molossus molossus*, les niveaux d'activité de *Tadarida brasiliensis* semblent donc décroître lorsque l'altitude et la distance aux zones urbanisées augmentent. Cette hypothèse est cohérente avec l'utilisation des constructions humaines comme gîtes et avec la chasse aux lampadaires fréquemment observée. La faible activité à Duclos constitue une exception, alors que ce site est le plus bas en altitude et le plus proche d'une zone urbanisée.

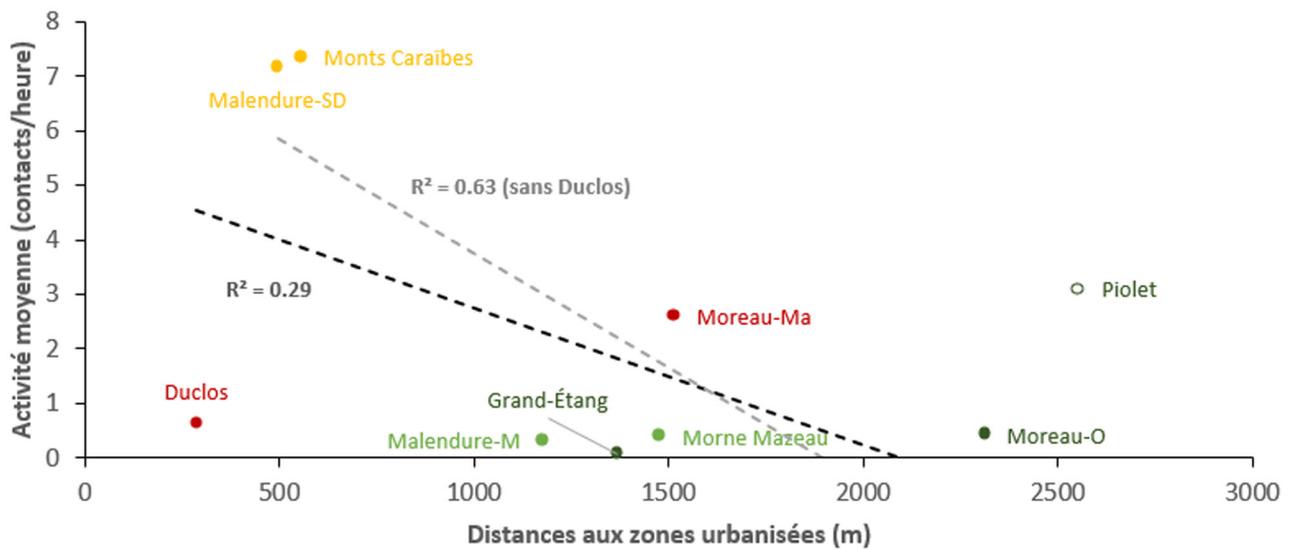
Trois hypothèses non exclusives peuvent être avancées. Premièrement, les zones urbanisées voisines pourraient attirer la quasi-totalité des individus vers une



**Figure 21.**  
Synthèse graphique des résultats pour *Tadarida brasiliensis*.

chasse aux lampadaires plus rentable sur le plan trophique. Deuxièmement, *Tadarida brasiliensis* pourrait éviter ce secteur de la Rivière Bras David, où le régime d'écoulement torrentiel pourrait i) rendre le site moins attractif pour l'abreuvement, ii) être à l'origine d'une moindre abon-

dance de proies par rapport aux tronçons à écoulement fluvial et iii) occasionner un bruit de masquage pour le sonar bas en fréquence de l'espèce. Troisièmement, l'activité de *Tadarida brasiliensis* pourrait être influencée par d'autres facteurs plus difficilement perceptibles avec les moyens



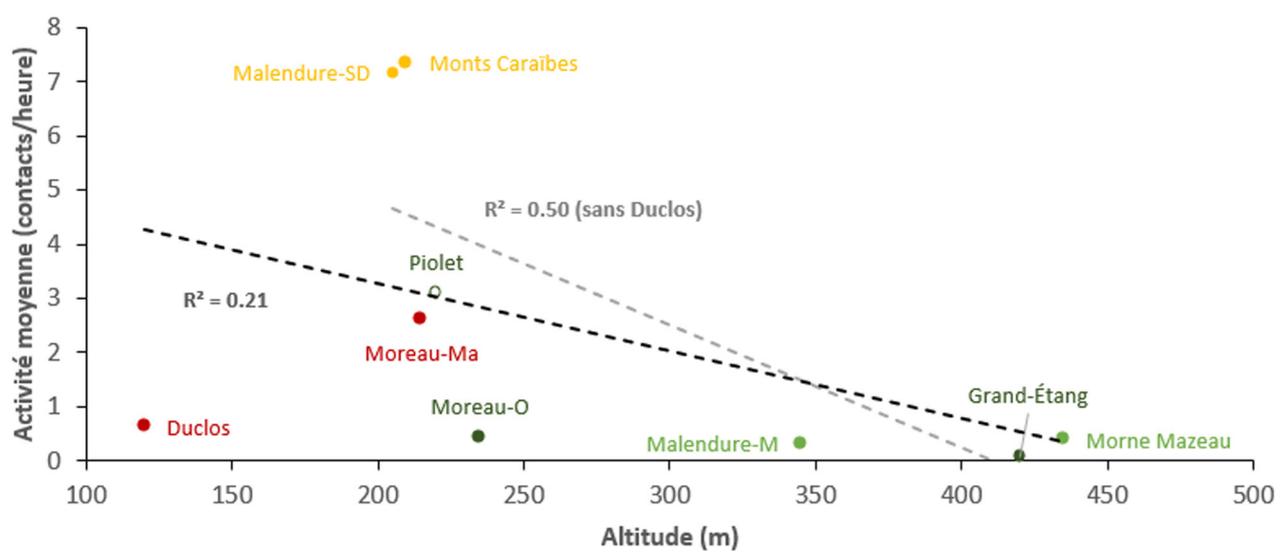
**Figure 22.** Relation entre l'activité moyenne de *Tadarida brasiliensis* par site et la distance aux zones urbanisées.

déployés, tels que des phénomènes aérogiques qui conditionneraient la présence d'insectes en altitude.

**Stratification de l'activité**

Réputée pour sa chasse en plein ciel et parfois à haute altitude, *Tadarida brasiliensis* a pourtant été détectée à tous les étages de la forêt sur l'ensemble des sites

étudiés. Les trois-quarts de son activité siègent tout de même en frondaisons ou au-dessus de la canopée. La proportion de l'activité représentée par les incursions en partie basse du sous-bois varie de 7 % à 39 % selon les sites, sans être clairement influencée par la densité des strates arborées ou arbustives ou par la différence de hauteur entre les deux étages.



Légende couleurs : forêt semi-décidue, forêt mésophile, forêt ombrophile, peuplement à mahogany mahogany. Le site de Piolet n'est pas intégré dans la construction de la droite de régression

**Figure 23.** Relation entre l'activité moyenne de *Tadarida brasiliensis* par site et l'altitude.

## Rythme nocturne d'activité

Le rythme d'activité de *Tadarida brasiliensis* se rapproche de celui de *Molossus molossus*. Le pic en début de nuit s'étend sur trois ou quatre heures après le coucher du soleil. Ces résultats concordent globalement avec ceux de BARATAUD *et al.* (2014) en Guadeloupe et de BARATAUD *et al.* (2017) en Martinique. Chez la sous-espèce *mexicana* aux États-Unis, l'activité se déporte ensuite vers des couches plus élevées du ciel, principalement entre 400 m et 500 m au-dessus du sol (WILLIAMS *et al.*, 1973 ; MCCracken *et al.*, 2008).

## ***Pteronotus davyi***

### Synthèse graphique des résultats

#### Figure 25

#### Distribution et niveaux d'activité

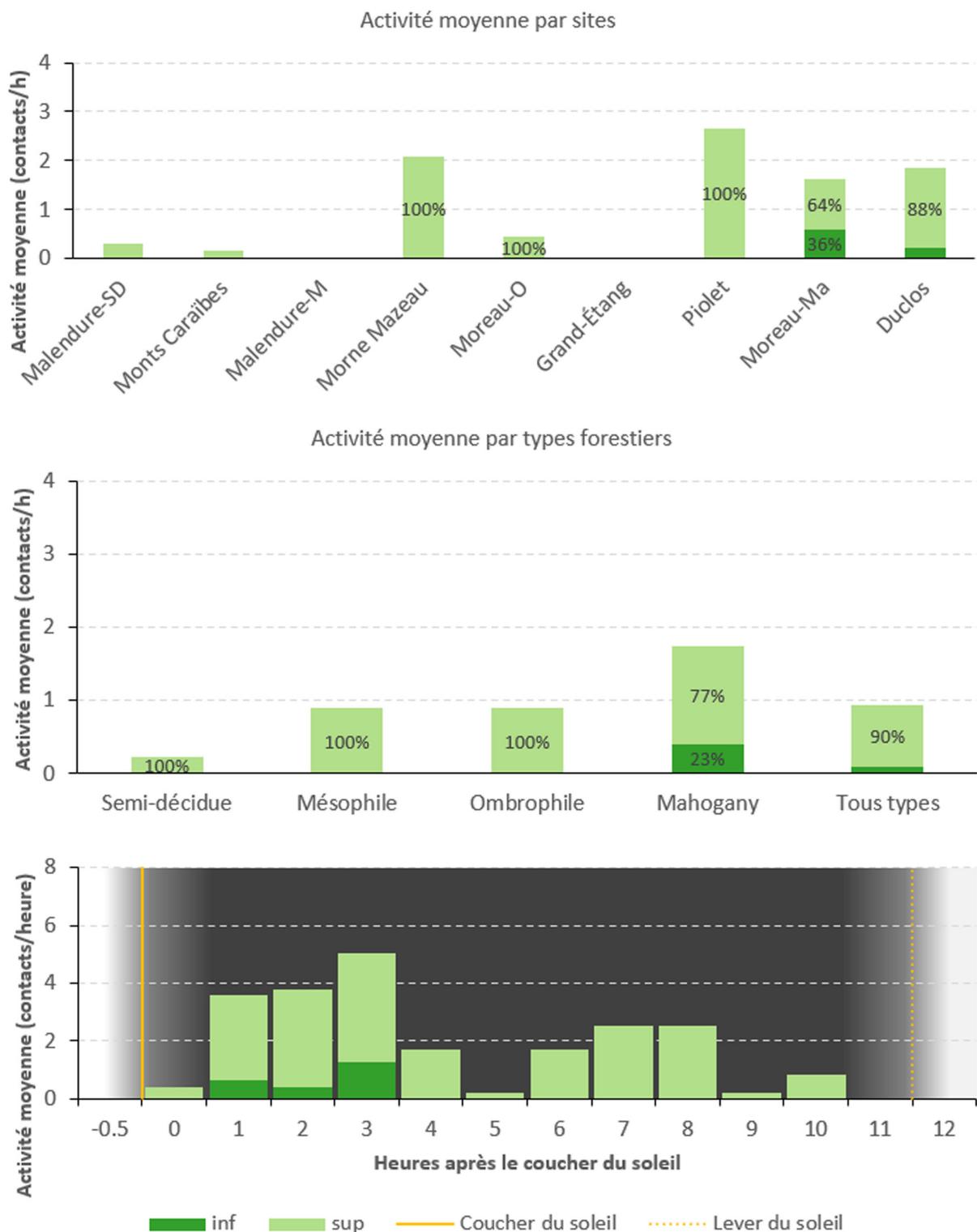
*Pteronotus davyi* a été enregistré sur sept sites parmi les neuf étudiés et dans tous les types forestiers. Il s'agit d'une espèce relativement peu active à l'échelle de l'étude, à l'origine de moins de 3 % de l'activité globale. Il est surtout actif sur les sites de Morne Mazeau, Piolet, Moreau-Ma et Duclos ( $\approx 2$  contacts/heure).

L'activité de *Pteronotus davyi* est plus forte dans les peuplements à mahogany, intermédiaire en forêts mésophile et ombrophile, et nettement plus faible en forêt semi-décidue. En Martinique, les niveaux d'activité en forêt semi-décidue sont supérieurs à ceux des forêts mésophile et ombrophile (BARATAUD *et al.*, 2017). En Guadeloupe, BARATAUD *et al.* (2014) avaient enregistré des niveaux d'activité conséquents en forêt ombrophile, très faibles en forêt mésophile et nuls en forêt semi-décidue. Cette seconde étude se déroulait probablement dans le contexte d'une expansion de l'aire de répartition de *Pteronotus davyi* dans l'archipel guadelou-

péen, phénomène qui pourrait toujours être en cours aujourd'hui (cf. § suivant). Néanmoins, la variabilité de l'activité de *Pteronotus davyi* entre les types forestiers d'une étude à l'autre suggère que ce paramètre influence peu la sélection de ses territoires de chasse.

Jusqu'aux premiers contacts de l'espèce à Jarry en 2009, la distribution de *Pteronotus davyi* semblait cantonnée à Marie-Galante. Dans leur rapport de 2014, BARATAUD *et al.* rapportent sa présence le long du littoral du Grand Cul-de-Sac Marin, avec une activité nettement concentrée en Grande-Terre. Depuis, l'espèce semble avoir poursuivi l'expansion de son aire de répartition en Basse-Terre, surtout vers le sud de la côte au vent mais également dans la moitié nord de la côte sous-le-vent (DEWYNTER, 2022 ; cette étude). Des prospections récentes témoignent de sa présence entre 500 et 600 m d'altitude sur la commune de Saint-Claude (GERVAIN, 2023).

Une colonie populeuse de *Brachyphylla cavernarum* a été découverte en 2008 dans un grand bâtiment désaffecté de Lamentin, en côte au vent de la Basse-Terre. Depuis, *Pteronotus davyi* a également colonisé le bâtiment. Les estimations les plus récentes de l'ASFA-GCG (décembre 2023) font état d'environ 3 000 à 4 000 *Pteronotus davyi* dans le gîte (R. Gomès, comm.pers.). Il est raisonnable de penser que certains individus sont contraints de se disperser sur des distances importantes pour trouver des sites de chasse moins soumis à la compétition pour les proies. En supposant que le gîte de Lamentin accueille une proportion importante de la population basse-terrienne de *Pteronotus davyi*, il devrait donc exister une relation négative entre et la distance au gîte et l'activité de l'espèce sur un site donné. Cette relation est visible dans nos résultats (Figure 25 ;  $R^2 = 0,43$  ; p-value F =



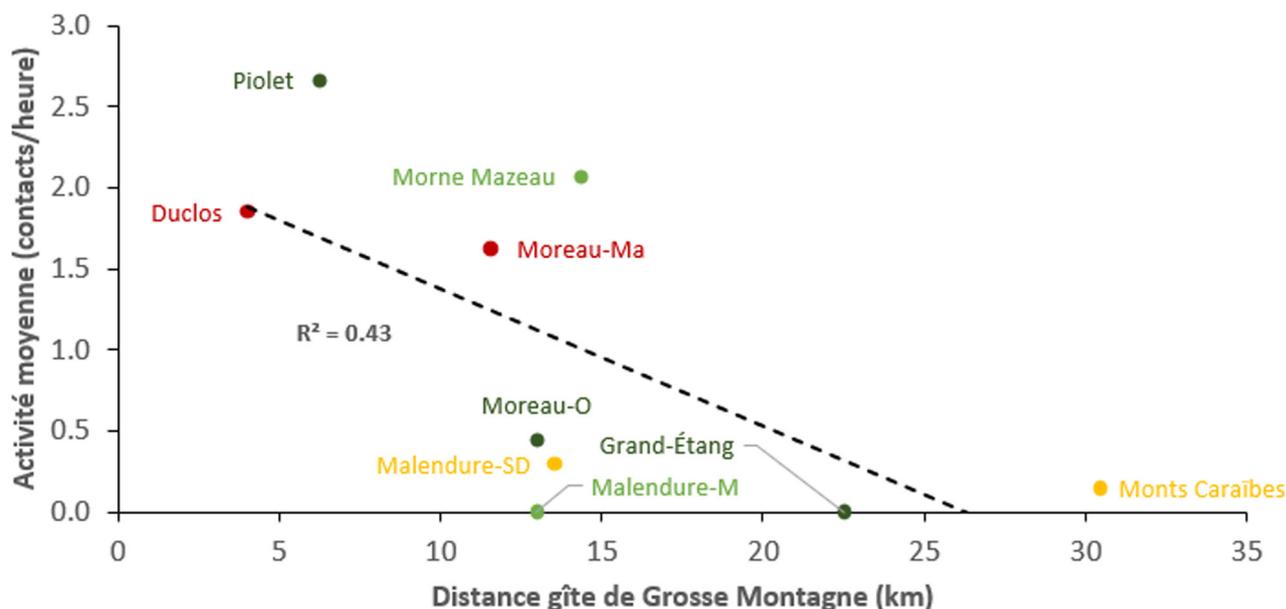
**Figure 24.**

Synthèse graphique des résultats pour *Pteronotus davyi*.

0,05). La proportion de variabilité retranscrite par cette relation reste cependant relativement faible, indiquant que d'autres paramètres entre en jeu. Nos résultats ne montrent aucune influence évidente de l'altitude sur l'activité de *Pteronotus davyi*

( $R^2 = 0,04$ ).

L'existence d'un ou de plusieurs autres gîtes en Basse-Terre n'est pas exclue, notamment dans le sud de l'île et/ou en côte sous-le-vent. Elle pourrait notamment expliquer la présence de *Pteronotus davyi*



**Figure 25.**

Relation entre l'activité moyenne de *Pteronotus davyi* par site et la distance au gîte de Lamentin.

dans les hauteurs de Saint-Claude et dans les Monts Caraïbes, deux secteurs très éloignés de Lamentin. Notons également qu'un gîte abritant une colonie importante de *Pteronotus davyi* a été récemment identifié sur les falaises du Nord Grande-Terre (B. Angin, comm.pers.).

### Stratification de l'activité

*Pteronotus davyi* exerce la quasi-totalité de son activité entre les couronnes des arbres et/ou au-dessus de la canopée. Il n'a été détecté dans le sous-bois que sur les deux sites en peuplement à mahogany. La proportion des contacts en sous-bois est plus importante à Moreau-Ma (36 %) qu'à Duclos (12 %), potentiellement en lien avec les différences de densité de la strate arbustive entre les deux sites (respectivement 25-50 % et 75-100 %).

Les peuplements à mahogany ont pour particularité de comporter de grandes trouées dans la strate arborée au niveau de chaque mahogany, et d'être parcourues par des pistes ou des sentiers souvent nombreux et/ou larges. Cette structure pourrait expliquer les incursions de

*Pteronotus davyi* sous la canopée, jusque dans les zones basses du sous-bois. Ce comportement pourrait être facilité par une strate arbustive peu dense.

### Rythme nocturne d'activité

La tranche horaire durant laquelle *Pteronotus davyi* exerce ses maxima d'activité est plus tardive que celle des deux Molossidés. L'émergence survient dès le crépuscule, mais l'activité de chasse augmente à partir de la deuxième heure suivant le coucher du soleil. Elle s'étend ensuite sur la majorité de la nuit. Le retour au gîte paraît s'effectuer au moins une heure avant le lever du soleil. Ce rythme d'activité coïncide avec les relevés effectués en première partie de nuit par BARATAUD *et al.* (2014) en Guadeloupe et par BARATAUD *et al.* (2017) en Martinique.

### ***Eptesicus guadeloupensis***

#### Synthèse graphique des résultats

Le nombre de séquences enregistrées (4) est trop faible pour la production de graphiques.

## Distribution et niveaux d'activité

*Eptesicus guadeloupensis* a été identifiée au cours de trois nuits d'enregistrement non consécutives (14/09-15/09/2023 puis 17/09-19/09/2023) sur le site de Duclos. Le niveau de confiance de l'identification est possible à probable selon les séquences. L'activité moyenne d'*Eptesicus guadeloupensis* est très faible et sa contribution à l'activité globale est quasi-nulle.

L'espèce avait été contactée en 2011 par BARATAUD & GIOSSA (2013) à environ 1,5 km au sud-ouest de Duclos (Figure 26). Nous n'avons en revanche enregistré aucune séquence sur le site de Piolet, situé à moins de 800 m du point de contact historique. De même, *Eptesicus guadeloupensis* n'avait pas été capturée lors des captures réalisées par l'ASFA-GCG à Duclos (2 soirées en 2013) ou à Piolet (trois soirées en 2007, 2012 et 2013) (B. Ibéné, comm. pers.). Certaines zones plus en amont de Duclos avaient pourtant été jugées propices à la présence d'*Eptesicus guadeloupensis* par IBÉNÉ et al. (2014). Les captures organisées à Piolet et à Gommier (à environ 500 m au sud de Duclos) dans le cadre du projet CHIMAGUA en 2023 n'ont pas été plus fructueuses.

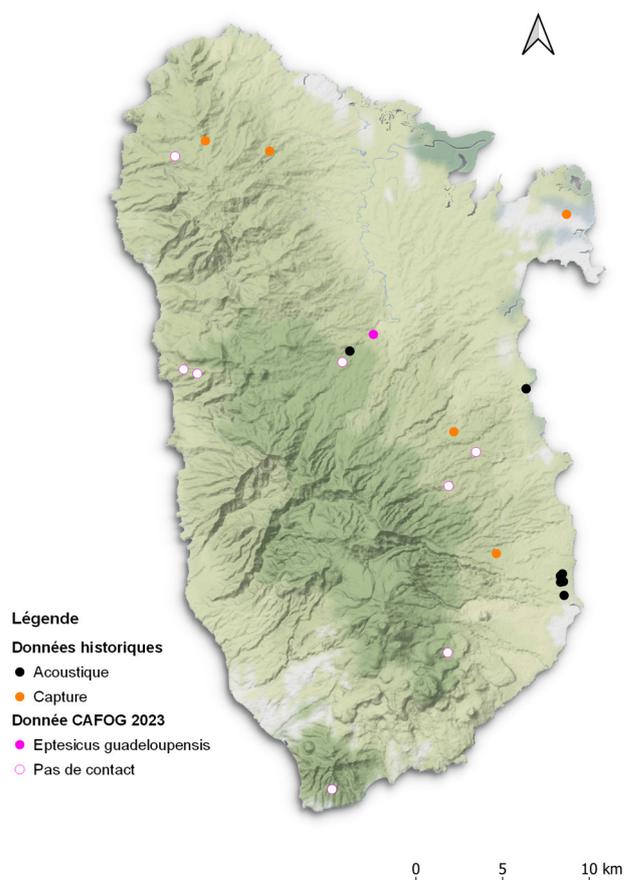
Le maintien d'*Eptesicus guadeloupensis* dans le secteur, plus de dix ans après la collecte des derniers indices de présence, serait une bonne nouvelle pour cette espèce endémique et classée CR sur la liste rouge de Guadeloupe (UICN et al., 2021). Il nécessiterait d'être confirmé par un effort d'écoute plus important, idéalement complété par des captures. En acoustique, il convient d'être particulièrement vigilant au risque de confusion entre les signaux d'*Eptesicus guadeloupensis* et ceux de *Tadarida brasiliensis* en fréquence modulée aplanie. Des erreurs de type faux négatif (identification de *Tadarida brasiliensis* sur des séquences d'*Eptesicus guadeloupensis*) ou faux positif (identification d'*Eptesicus guadeloupensis* sur des séquences de *Tadarida brasiliensis*) sont possibles.

## Stratification de l'activité

Le nombre de séquences enregistrées est trop faible pour être interprété de façon fiable. Nous pouvons tout au plus conclure qu'*Eptesicus guadeloupensis* évolue au moins une partie du temps à des hauteurs supérieures à 12 m. Le recours à des filets de canopée dans le cadre de captures pourrait donc être envisagé.

## Rythme nocturne d'activité

Les séquences ont été enregistrées en début de nuit (19h00-19h30) ou en fin de nuit (5h00). L'absence de contact entre ces deux périodes pourrait indiquer que



**Figure 26.** Localisation des données historiques d'*Eptesicus guadeloupensis* et du nouveau contact (fond © Stamen).

les individus concernés utilisent la Rivière Bras David comme un corridor de déplacement entre un ou plusieurs gîtes situés en amont et des zones de chasse en aval. Des déplacements de ce type ont été récemment mis en évidence par radiopistage chez une femelle d'*Eptesicus guadeloupensis* dans une ravine du Nord Basse-Terre (THUROW *et al.*, 2023).

## ***Myotis dominicensis***

### **Synthèse graphique des résultats**

#### **Figure 27**

#### **Distribution et niveaux d'activité**

*Myotis dominicensis* a été enregistré sur huit sites parmi les neuf étudiés et dans tous les types forestiers. Il contribue pour près de 15 % à l'activité globale enregistrée. Cette moyenne occulte cependant une forte disparité entre les sites. En effet, 95 % des contacts de *Myotis dominicensis* ont été enregistrés sur le site de Grand-Étang.

*Myotis dominicensis* apparaît beaucoup plus actif en forêt ombrophile que dans tous les autres types de peuplement. La forte activité sur le site de Grand-Étang (45 contacts/heure) explique en grande partie ce résultat. Bien que l'activité de l'espèce y soit 30 à 100 fois plus faible, les sites de Moreau-O et de Piolet arrivent aux rangs 2 et 3 dans l'ordre des sites ayant produit le plus de contacts. Ce constat tend à confirmer la préférence de *Myotis dominicensis* pour les forêts ombrophiles, alors que BARATAUD *et al.* (2014) l'avaient davantage contacté en forêts mésophile et semi-décidue.

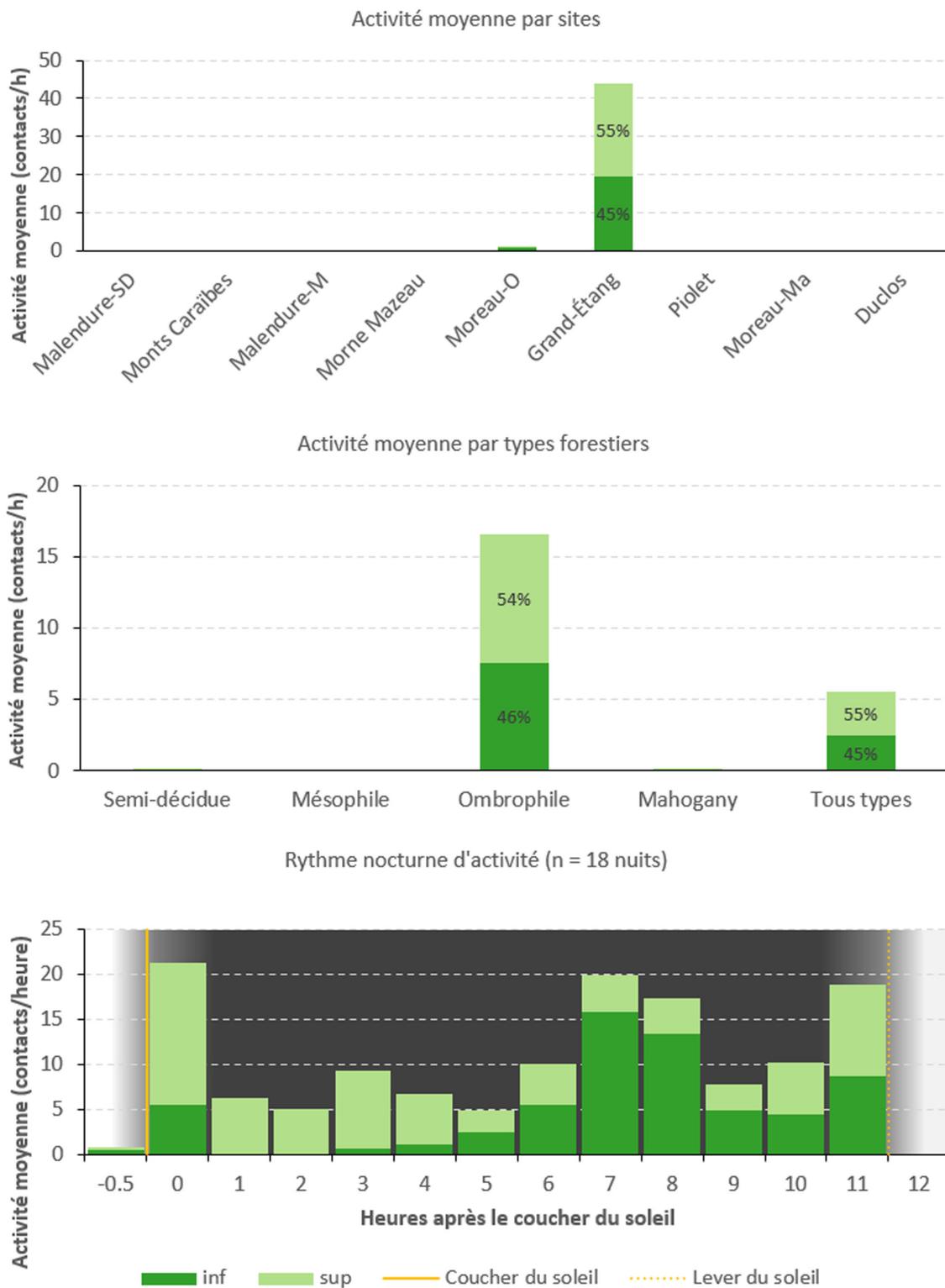
Nous ignorons les causes de l'activité exceptionnellement élevée de *Myotis dominicensis* à Grand-Étang. Cette espèce exploiterait un territoire restreint d'environ 2 ha (IBÉNÉ *et al.*, 2007), et l'existence d'un gîte à proximité peut donc être envisagée. Pourtant, seul un individu avait

été capturé lors de captures organisées par l'ASFA-GCG dans le même secteur en 2006 (*ibid.*). À l'inverse, sept individus avaient été capturés en zone ombrophile du Morne Mazeau en 2008, alors que nous avons enregistré une activité très faible en zone mésophile du même site. La différence de type forestier et/ou la distance à un éventuel gîte pourraient expliquer cette discordance.

#### **Stratification de l'activité**

En 2006, le suivi ponctuel d'un individu équipé d'une capsule lumineuse a permis à Michel Barataud d'observer son comportement de vol pendant près d'une heure sur le site de Grand-Étang. L'individu est décrit chassant « en permanence dans le feuillage de la canopée, généralement entre 15 et 20 m de hauteur » (IBÉNÉ *et al.*, 2007). *Myotis dominicensis* est depuis considéré comme un insectivore de canopée pratiquant la chasse en poursuite de petits insectes volants. Nos résultats nuancent cette vision, dans la mesure où *Myotis dominicensis* exerce en moyenne seulement 55 % de son activité en partie haute des boisements. Cette proportion est évidemment très influencée par le site de Grand-Étang. Elle est de 32 % à Moreau-O (deuxième site où l'espèce est la plus active) et très variable sur les autres sites (0 à 100 %).

Il semble donc plus judicieux de qualifier *Myotis dominicensis* d'insectivore forestier capable d'exploiter toutes les strates de la végétation, depuis les couronnes des arbres jusqu'à la partie basse du sous-bois. Les boisements ombrophiles composés de grands arbres, et où la différence de hauteur entre la strate arborée et la strate arbustive est importante, pourraient représenter des sites de chasse privilégiés. Cette hypothèse tend à être confortée par une activité intense constatée en début de nuit dans la forêt ombrophile près du Bassin



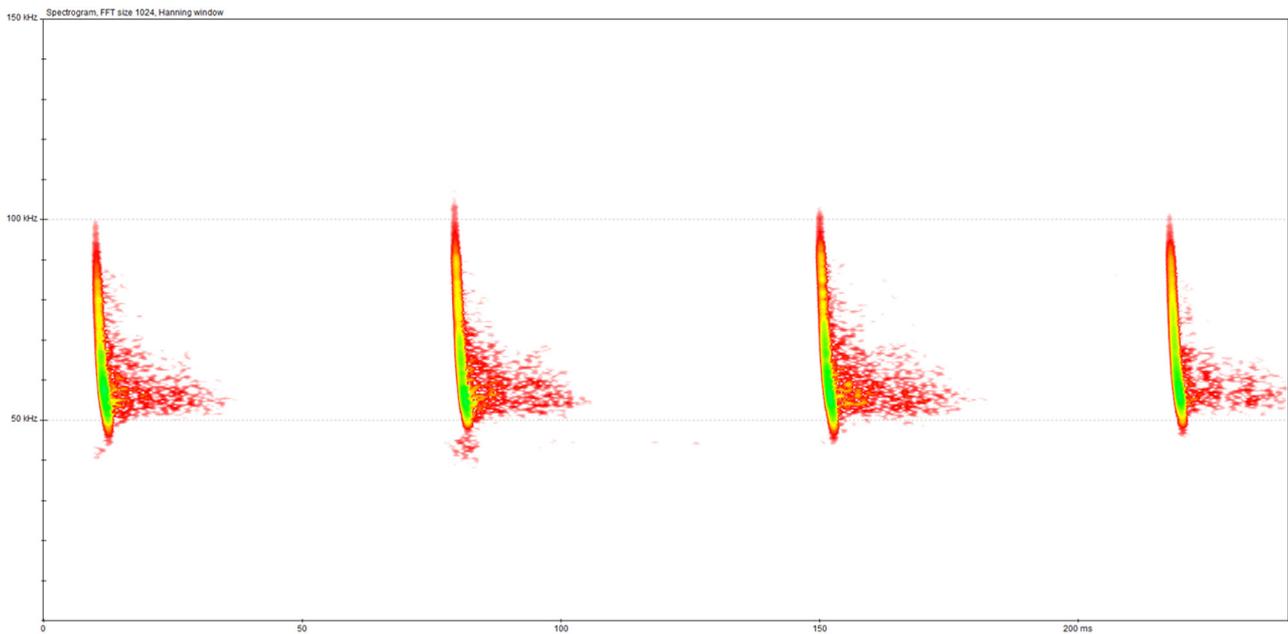
**Figure 27.**

Synthèse graphique des résultats pour *Myotis dominicensis*.

Bleu (Gourbeyre) dans un secteur structurellement similaire à celui de Grand-Étang (Simon Gervain, obs. pers.). Dans les deux cas, la présence d'eau pourrait être attractive pour *Myotis dominicensis*.

### Rythme nocturne d'activité

Les séquences collectées, en particulier sur le site de Grand-Étang, montrent que *Myotis dominicensis* est actif du crépuscule à l'aube. Après un pic crépusculaire, l'activité se poursuit à un niveau plus mo-



**Figure 28.**  
Signaux sonar de *Myotis dominicensis*.

déré avant de s'intensifier de nouveau en deuxième partie de nuit. BARATAUD *et al.* (2014) concluent à un rythme d'activité similaire en première partie de nuit. Durant la première moitié de la nuit, 80 % de l'activité s'exerce en partie haute de la forêt. La brève observation de Michel Barataud en 2006 a été réalisée dans cette tranche horaire. La stratification de l'activité s'inverse ensuite progressivement entre 5 h et 6 h après le coucher du soleil. Près des deux tiers des contacts sont ensuite enregistrés en partie basse. La raison du changement de hauteur de vol de *Myotis dominicensis* en cours de nuit n'est pas connue. Les séquences en fin de nuit ne comportent pas de cris sociaux manifestes et incluent fréquemment des accélérations typiques d'un comportement de chasse. L'hypothèse d'une modification de la hauteur de vol pour des interactions sociales peut donc être a priori écartée au profit de celle d'une origine trophique, certainement liée à une variation de la nature et/ou de l'abondance des proies le long du gradient vertical de la végétation.

Sur le plan méthodologique, la prise en compte de nos résultats conduirait à privilégier la fin de nuit pour des captures ciblées sur *Myotis dominicensis*, au moins à Grand-Étang. Cette tendance demande cependant à être confirmée sur d'autres sites.

## ***Brachyphylla cavernarum***

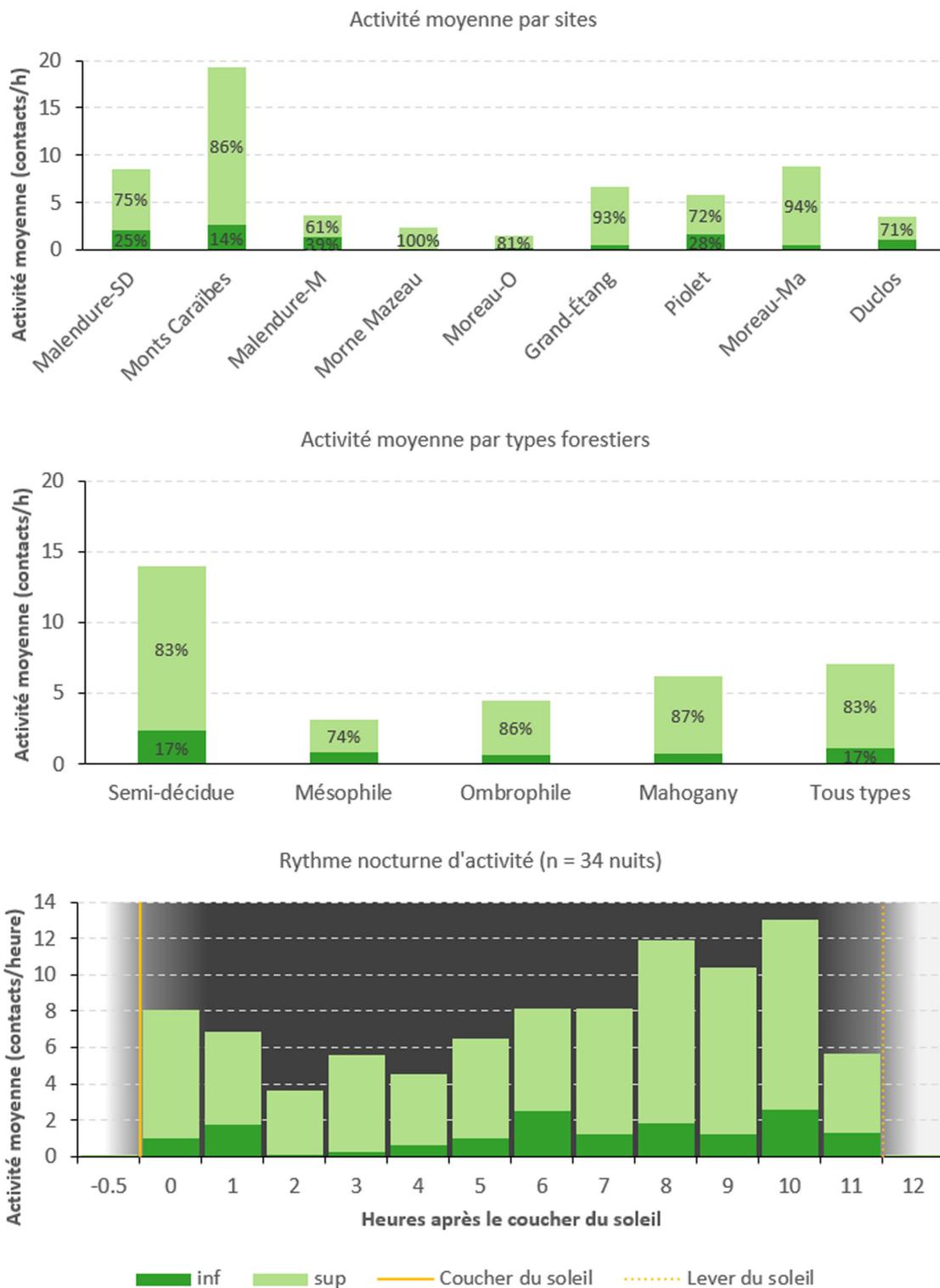
### **Synthèse graphique des résultats**

#### **Figure 29**

#### **Distribution et niveaux d'activité**

*Brachyphylla cavernarum* a été détecté sur tous les sites et dans tous les types forestiers. Ce grand Phyllostomidé est à l'origine de 18 % de l'activité globale, faisant de lui la seconde espèce la plus active après *Molossus molossus*. Son maximum d'activité a été enregistré dans les Monts Caraïbes (19 contacts/heure). Ailleurs, ses niveaux d'activité s'échelonnent de 1,5 à 9 contacts/heure.

La distribution de l'activité de *Brachyphylla cavernarum* entre les types forestiers est



**Figure 29.**

Synthèse graphique des résultats pour *Brachyphylla cavernarum*.

analogue à celles de *Molossus molossus* et *Tadarida brasiliensis*. Il est principalement actif en forêt semi-décidue puis, par ordre décroissant, en peuplement à mahogany, en forêt ombrophile et en forêt mésophile. Ces résultats vont dans le même

sens que ceux de BARATAUD et al. (2014) en Guadeloupe. En Martinique, la forêt mésophile avait pourtant abouti au plus grand nombre de contacts devant la forêt semi-décidue et la forêt ombrophile (BARATAUD et al., 2017).

*Brachyphylla cavernarum* utilise une large diversité de gîtes (constructions humaines, voûtes, grottes, cavités arboricoles, feuillage). Quelques gîtes populeux plus ou moins éloignés des sites étudiés sont répertoriés, notamment celui de Lamentin évoqué pour *Pteronotus davyi*. Il existe toutefois en forêt une multitude de petits gîtes arboricoles susceptibles de totaliser un grand nombre d'individus et de « brouiller » le lien entre l'activité sur un site forestier et la distance avec les grands gîtes. Dans ce contexte, nous ne pouvons que supposer que les niveaux d'activité élevés sur les sites de Malendure-SD et Malendure-M puissent être associés à la proximité de gîtes en falaises sur le littoral de Bouillante. L'activité soutenue sur les sites de Piolet et de Duclos pourrait être liée aux colonies dispersées sous divers ponts de la RD23.

Tous les sites étudiés comportent des essences arborées consommées ou susceptibles de l'être par *Brachyphylla cavernarum* (Ibéné et al., 2007) dans un rayon de quelques dizaines de mètres autour de l'enregistreur. Certains étaient en fleurs ou en fruits au moment des écoutes : *Bursera simaruba* sur le site de Malendure-SD ; *Cecropia schreberiana* sur les sites de Moreau-O, Grand-Étang, Piolet, Moreau-Ma et Duclos ; *Ficus nymphaeifolia* au Morne Mazeau et *Hymenaea courbaril* à Malendure-M. Cependant, aucun de ces arbres ne semble avoir engendré une activité exceptionnelle de *Brachyphylla cavernarum*.

### Stratification de l'activité

Avec plus de 80 % de son activité enregistrée en hauteur, *Brachyphylla cavernarum* est avant tout une espèce de canopée comme cela avait déjà été identifié par l'observation d'individus en cours d'alimentation (IBÉNÉ et al., 2007). Cette proportion est relativement stable d'un site à

l'autre (61-100 %).

### Rythme nocturne d'activité

*Brachyphylla cavernarum* est actif tout au long de la nuit. L'activité est modérée dans les deux heures après le coucher du soleil, puis diminue pendant environ trois heures avant de s'intensifier notablement en fin de nuit. Le rythme en première partie de nuit s'accorde avec celui décrit par BARATAUD et al. (2014) en Guadeloupe et BARATAUD et al. (2017) en Martinique.

## ***Monophyllus plethodon***

### Synthèse graphique des résultats

#### Figure 30

### Distribution et niveaux d'activité

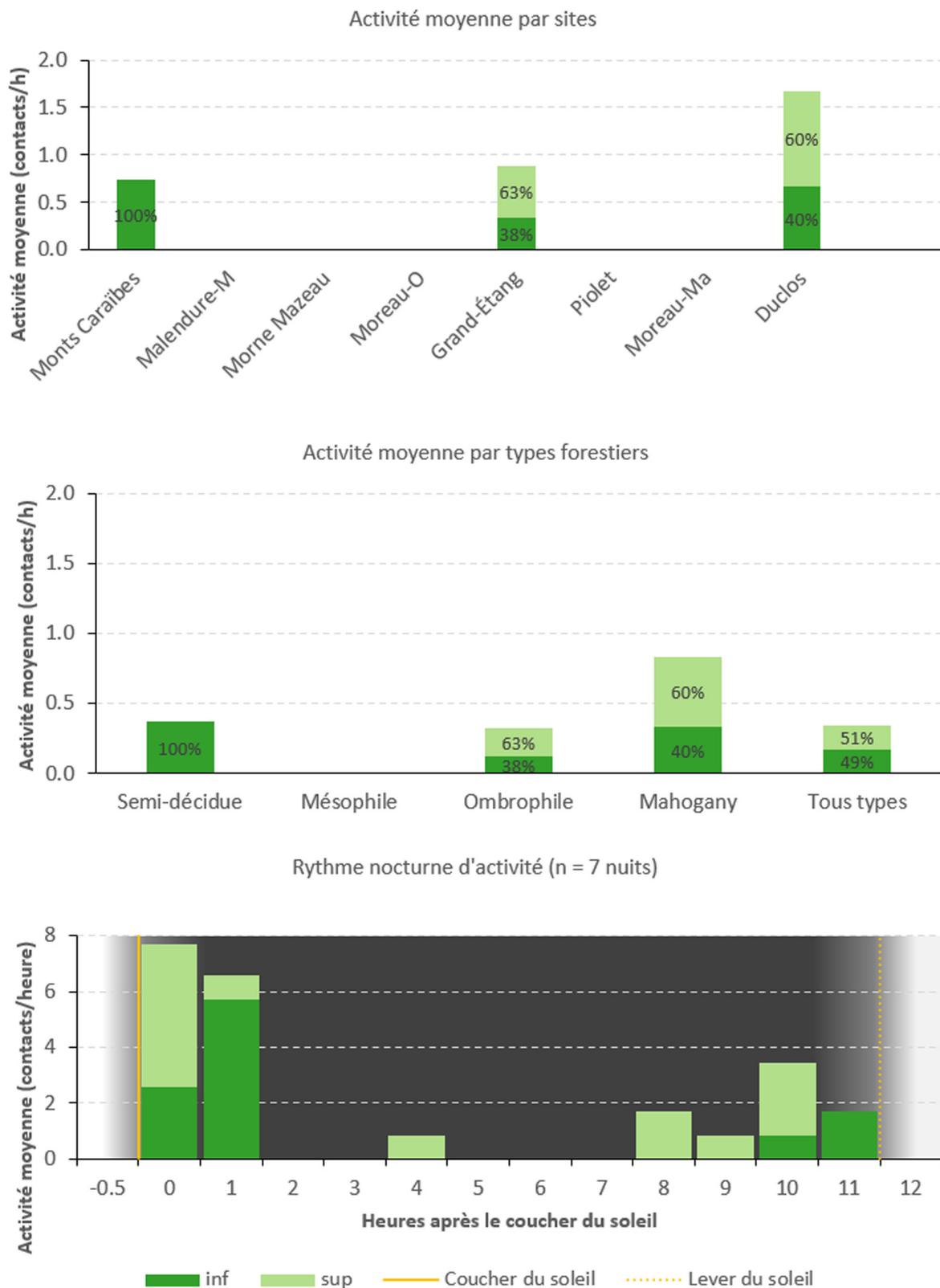
*Monophyllus plethodon* est responsable de moins de 1 % de l'activité globale. Sa présence n'est avérée que sur trois sites : Malendure-SD, Moreau-O et Moreau-Ma. Les niveaux d'activité y sont compris entre 0,7 et 1,7 contacts/heure.

Les peuplements à mahogany sont le type forestier où nous avons enregistré la plus forte activité de *Monophyllus plethodon*, devant les forêts ombrophile et semi-décidue où les niveaux sont comparables. Il n'a pas été détecté en forêt mésophile. Ces résultats se rapprochent de ceux de BARATAUD et al. (2014) en Guadeloupe, qui avaient obtenu une activité plus élevée en forêt ombrophile qu'en forêt semi-décidue, et aucun contact en forêt mésophile. En Martinique, BARATAUD et al. (2017) ne l'ont pas contacté en forêt semi-décidue et dans l'horizon type de la forêt mésophile. Ils l'ont en revanche détecté depuis l'étage mésophile supérieur jusqu'à l'étage ombrophile supérieur, avec des niveaux d'activité d'autant plus élevés que l'altitude et l'humidité des milieux augmentent. Dans l'ensemble, *Monophyllus plethodon* semble donc affectionner par-

ticulièrement les forêts humides tout en conservant une certaine plasticité lui permettant d'exploiter d'autres types forestiers. En Guadeloupe, il est aussi présent en forêt marécageuse et un gîte important

est connu en limite de cet habitat.

La distribution des occurrences ne semble pas corrélée à la présence d'arbres ou d'arbustes en fleurs sur les sites d'enre-



**Figure 30.**

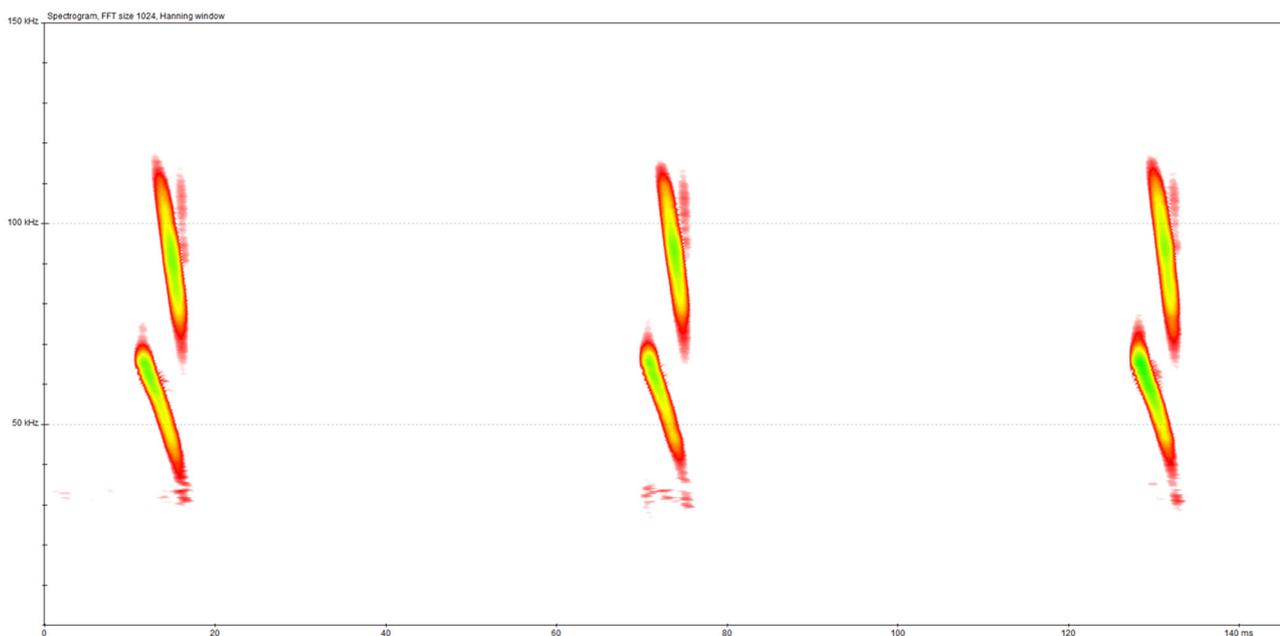
Synthèse graphique des résultats pour *Monophyllus plethodon*.

gissement. Nous sommes surpris de ne pas avoir plus largement détecté *Monophyllus plethodon*, au regard de sa tendance forestière et de sa distribution assez large en Basse-Terre. Il a été capturé en 1992-93 (MASSON *et al.*, 1994) sur des sites proches du Morne Mazeau, de Piolet et de Grand-Étang, où nous ne l'avons pas détecté. Plus récemment, l'ASFA-GCG a capturé *Monophyllus plethodon* en forêt ombrophile du Morne Mazeau en 2008 et à Duclos en 2013 (B. Ibéné, comm. pers.). Un individu a été capturé à Piolet en 2023 dans le cadre du projet CHIMAGUA.

La distance de détection relativement courte de *Monophyllus plethodon* pourrait en partie expliquer sa faible occurrence dans nos résultats. Une comparaison des contacts obtenus en capture et en acoustique en Martinique montre pourtant que ces deux méthodes ont des rendements équivalents pour cette espèce (BARATAUD *et al.*, 2017). La probabilité de détecter *Monophyllus plethodon* sur les sites où il a été capturé régulièrement et récemment devrait donc être assez élevée, bien

que sa fidélité aux sites d'alimentation et aux corridors de déplacement ne soit pas connue. Ces tests sont toutefois basés sur l'utilisation d'un détecteur manuel d'ultrasons D1000X (Pettersson AB.) dont le microphone est a priori plus performant dans les hautes fréquences que les modèles MEMS ICS employés dans la présente étude. Or, *Monophyllus plethodon* porte généralement le maximum d'énergie des signaux sonar à près de 90 kHz ( $88.3 \pm 8,3$  kHz selon BARATAUD *et al.*, 2015) et des fréquences plus élevées peuvent être utilisées en milieu très encombré (B. Angin et M. Barataud, comm. pers.). La courbe de réponse des MEMS ICS étant moins favorable dans cette gamme de fréquences (J.-D. Vrignault, comm. pers.), une distance de détection inférieure à celle communément admise (Tableau 6 p. 20 ; également définie avec un D1000X) est possible.

Le recours à des microphones plus performants dans les hautes fréquences est une piste d'amélioration pour la détection de *Monophyllus plethodon* (aussi *Chiroderma*



**Figure 31.**  
Signaux sonar de *Monophyllus plethodon*.

*improvisum* et *Natalus stramineus*). Si ce changement de matériel ou d'autres données acquises par des moyens différents ne confirment pas l'aire de répartition historique de *Monophyllus plethodon*, l'hypothèse d'une raréfaction en Basse-Terre devra être envisagée.

### **Stratification de l'activité**

*Monophyllus plethodon* peut exploiter tous les étages de la forêt. Les proportions de l'activité consacrée au vol en sous-bois et en canopée semblent à peu près équivalentes. Le faible nombre de sites d'occurrence dans notre étude empêche de tirer davantage de conclusions.

### **Rythme nocturne d'activité**

Le nombre relativement faible de séquences de *Monophyllus plethodon* collectées rend hasardeuse l'interprétation du rythme d'activité obtenu. Il semblerait qu'il soit actif dès la nuit tombée et jusqu'au coucher du soleil. L'activité paraît particulièrement soutenue pendant les deux premières heures de la nuit, les contacts en sous-bois étant majoritaires. Le cœur de nuit connaîtrait une activité beaucoup plus faible, avant un regain modéré dans les quatre heures précédant l'aube. La proportion des contacts en sous-bois augmente progressivement jusqu'au lever de soleil. Nos résultats, principalement influencés par les deux sites de Moreau-O et Moreau-Ma, pourraient donc indiquer que ce secteur constitue une zone de transit essentiellement empruntée en début et en fin de nuit. Ces déplacements depuis et vers le gîte seraient en bonne partie effectués en sous-bois. L'hypothèse alternative serait une activité concentrée en début et en fin de nuit, ce qui n'est cependant pas cohérent avec nos observations sur d'autres sites de la Basse-Terre où des séquences ont été enregistrées tout au long de la nuit.

## ***Ardops nichollsi***

### **Synthèse graphique des résultats**

#### **Figure 32**

### **Distribution et niveaux d'activité**

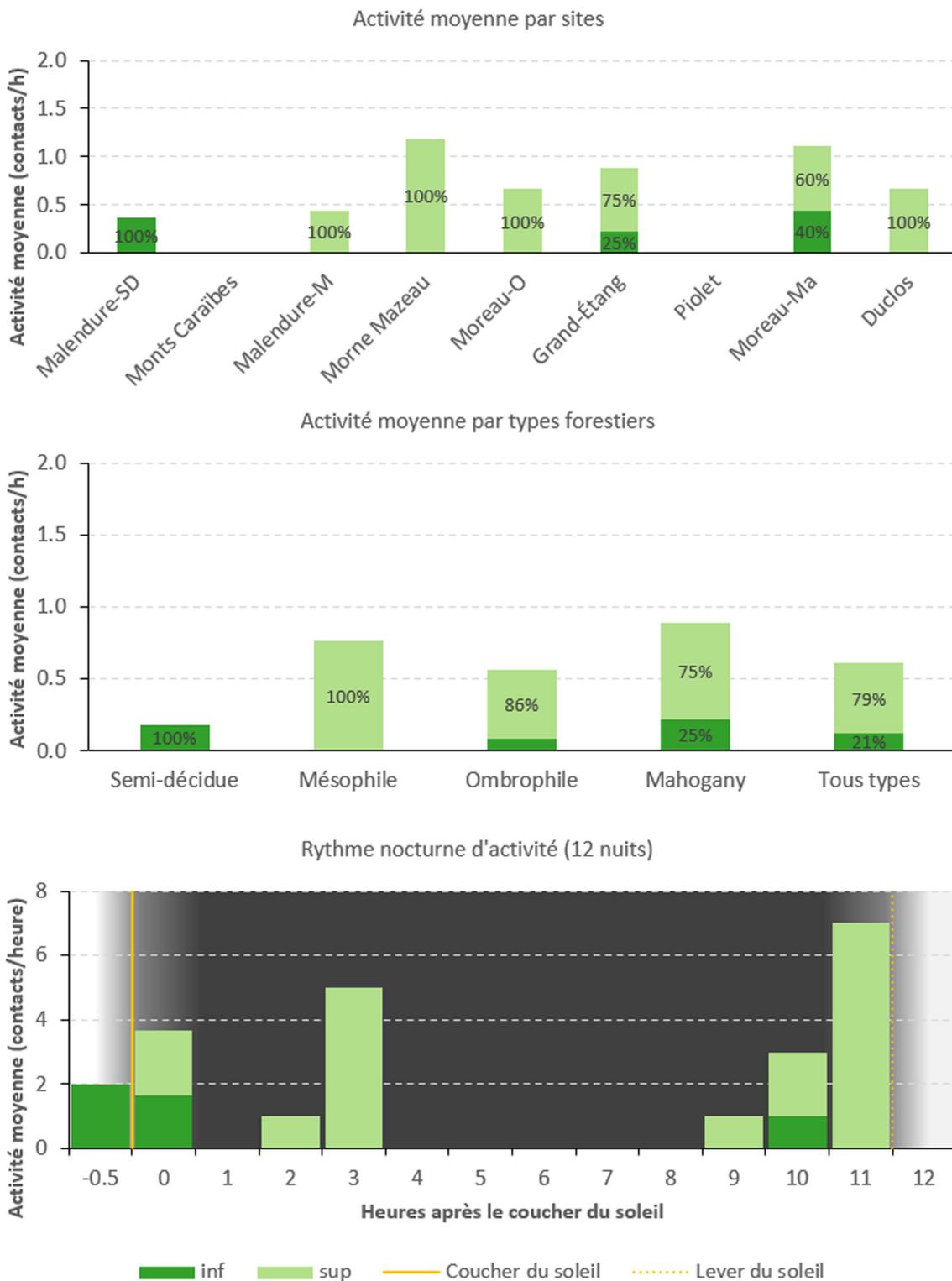
*Ardops nichollsi* est présent sur sept des neuf sites étudiés et dans tous les types forestiers. Sa contribution à l'activité globale est légèrement supérieure à 2 % à l'échelle de l'étude. Sur les sites où sa présence est avérée, son activité est comprise entre 0,4 et 1,2 contacts/heure.

Les niveaux d'activité d'*Ardops nichollsi* sont proches en forêts mésophile et ombrophile ainsi qu'en peuplement à mahogany. Il semble en revanche beaucoup moins fréquenter les forêts semi-décidues. En Guadeloupe, BARATAUD *et al.* (2014) ne l'avaient pas contacté en forêts semi-décidue et mésophile mais avaient obtenu des niveaux d'activité notables en forêt ombrophile (la forêt marécageuse apparaissant comme son habitat préférentiel). En Martinique, BARATAUD *et al.* (2017) ont détecté *Ardops nichollsi* dans tous les types forestiers, avec une plus forte activité dans l'horizon inférieur de l'étage ombrophile. Ces différents résultats confirment le caractère forestier d'*Ardops nichollsi* et sa capacité à exploiter tous les types de formations.

Les niveaux d'activité d'*Ardops nichollsi* pourraient être en partie liés à la présence d'arbres en fruits à proximité : *Ficus nymphaeifolia* au Morne Mazeau (où l'activité est maximale et focalisée sur la canopée), *Piper* sp. à Moreau-O, Grand-Étang, Moreau-Ma et Duclos, *Protium attenuatum* à Moreau-Ma, *Terminalia catappa* à Duclos.

### **Stratification de l'activité**

Près de 80 % de l'activité d'*Ardops nichollsi* est enregistrée en canopée. Sur tous les sites où il est présent, il exerce la majorité



**Figure 32.**  
Synthèse graphique des résultats pour *Ardops nicholli*.

de son activité en hauteur (60-100 %), sauf à Malendure-SD où nous l'avons uniquement détecté en partie basse du sous-bois.

*Ardops nicholli* n'a jamais été contacté en strate inférieure sur les quatre sites où le taux de couverture de la strate arbustive est de 75-100 % (Malendure-M, Morne Mazeau, Moreau-O et Duclos), alors même qu'il était présent en hauteur. À l'inverse,

il a toujours été détecté à faible hauteur lorsque le taux de couverture arbustif était inférieur à 75 %. Il semble donc qu'une végétation basse très dense soit incompatible avec le vol de cette espèce de taille moyenne.

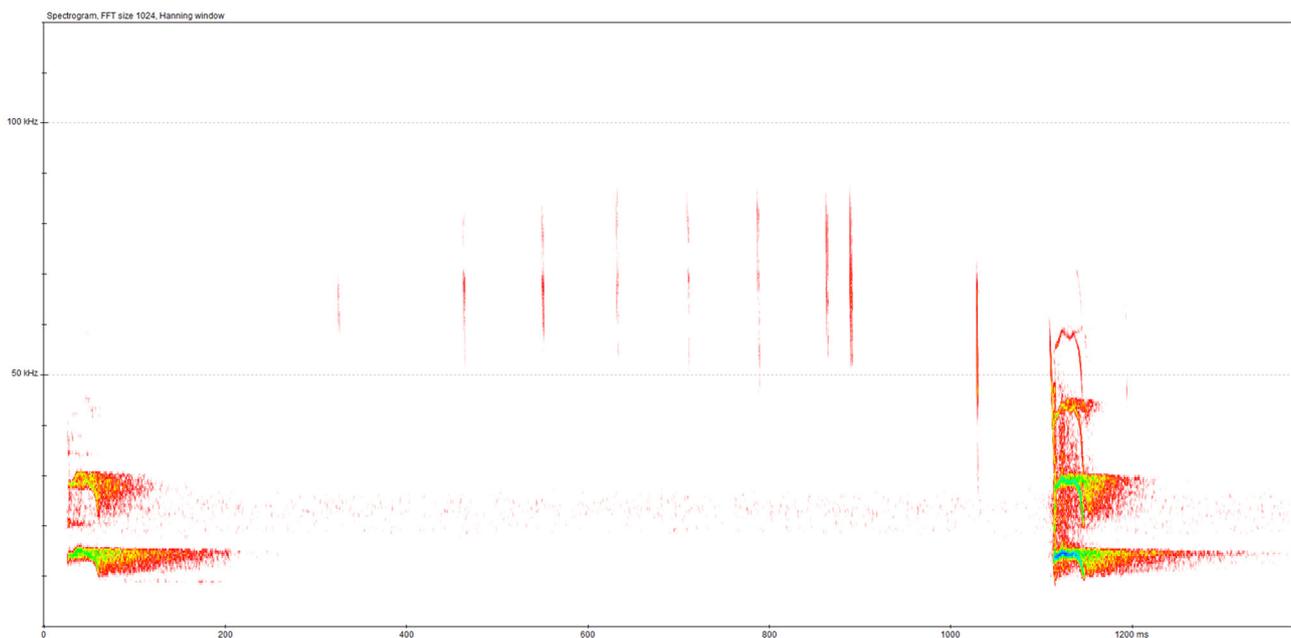
La courte distance de détection de l'espèce (3-5 m ; BARATAUD *et al.*, 2015) implique que les individus enregistrés en hauteur volaient entre la cime des arbres et le haut de la strate arbustive. Il se pourrait donc que l'espace « inter-strate » soit particulièrement utilisé par *Ardops nicholli*, comme le suggèrent les résultats de MASSON *et al.* (1994) qui l'avaient essentiellement capturé entre 4 m et 18 m. La présence d'autres individus au-dessus de la canopée n'est pour autant pas exclue.

### Rythme nocturne d'activité

Malgré une occurrence d'*Ardops nicholli* sur la majorité des sites, le nombre de séquences enregistrées pour cette espèce discrète reste relativement faible. L'interprétation du rythme d'activité sur la base

de nos résultats est donc délicate. *Ardops nicholli* débute son activité dans la demi-heure qui précède le coucher du soleil. L'activité se poursuit globalement tout au long de la nuit, avec toutefois un intervalle de cinq heures sans contact en milieu de nuit. L'activité augmente progressivement au cours des trois heures précédant l'aube. La dernière heure avant le lever du soleil cumule le plus de contacts de toute la période d'activité.

La part importante de l'activité en zone basse du sous-bois en début de nuit pourrait être associée à un comportement de transit à couvert entre le gîte et les zones d'alimentation. Ces dernières seraient fréquentées dès l'heure suivant le coucher du soleil avec une activité se déportant progressivement vers la partie haute de la forêt. Il est possible que nos sites d'enregistrement constituent des zones d'alimentation exploitées prioritairement en début de nuit, les individus se délocalisant ensuite vers d'autres secteurs. Cela expliquerait l'absence de contacts en coeur de nuit, alors qu'*Ardops nicholli* se montre actif tout au long de la nuit sur



**Figure 33.**

Exemple de cris sociaux synchronisés avec des signaux sonar de *Ardops nicholli*.

d'autres sites en Basse-Terre (ex : GERVAIN *et al.*, 2022). Le regain d'activité en fin de nuit, avec notamment quelques contacts à faible hauteur, serait alors associé à un retour au gîte et à une reconstitution des groupes avant le repos diurne en frondaison.

Cette hypothèse est supportée par les nombreux cris sociaux enregistrés en toute fin de nuit sur certains sites. Ces cris n'ont pas été comptabilisés dans le calcul des niveaux d'activité car ils ne peuvent être attribués avec certitude à *Ardops nicholli* en l'état des connaissances actuelles. Néanmoins, leur indéniable synchronisation avec des signaux sonar de l'espèce sur certaines séquences (**Figure 33**) nous conduit à supposer qu'elle en est à l'origine. L'activité tenant compte des cris sociaux serait alors nettement supérieure à celle indiquée, puisqu'une grande quantité de séquences comporte uniquement des cris sociaux du même type, sans signal sonar. Elles pourraient correspondre à des individus posés et/ou volant selon des trajectoires bien connues nécessitant peu d'informations sur les milieux traversés. Ces réflexions illustrent l'intérêt d'améliorer notre connaissance des cris sociaux des différentes espèces de Chiroptères en Guadeloupe, en particulier pour les espèces dont la portée des signaux sonar est faible. En effet, les cris sociaux sont généralement émis avec une intensité plus forte et à des fréquences plus basses, permettant donc une détection à plus grande distance. L'identification spécifique de certaines séquences s'en verrait en outre facilitée, en particulier lorsqu'elles comportent des signaux sonar très atténués, indiscernables ou inexistantes. Enfin, l'émission de nombreux cris sociaux sur un site fournit des informations supplémentaires sur son importance, non seulement trophique mais aussi pour

le gîte et/ou la reproduction.

## ***Artibeus* sp.**

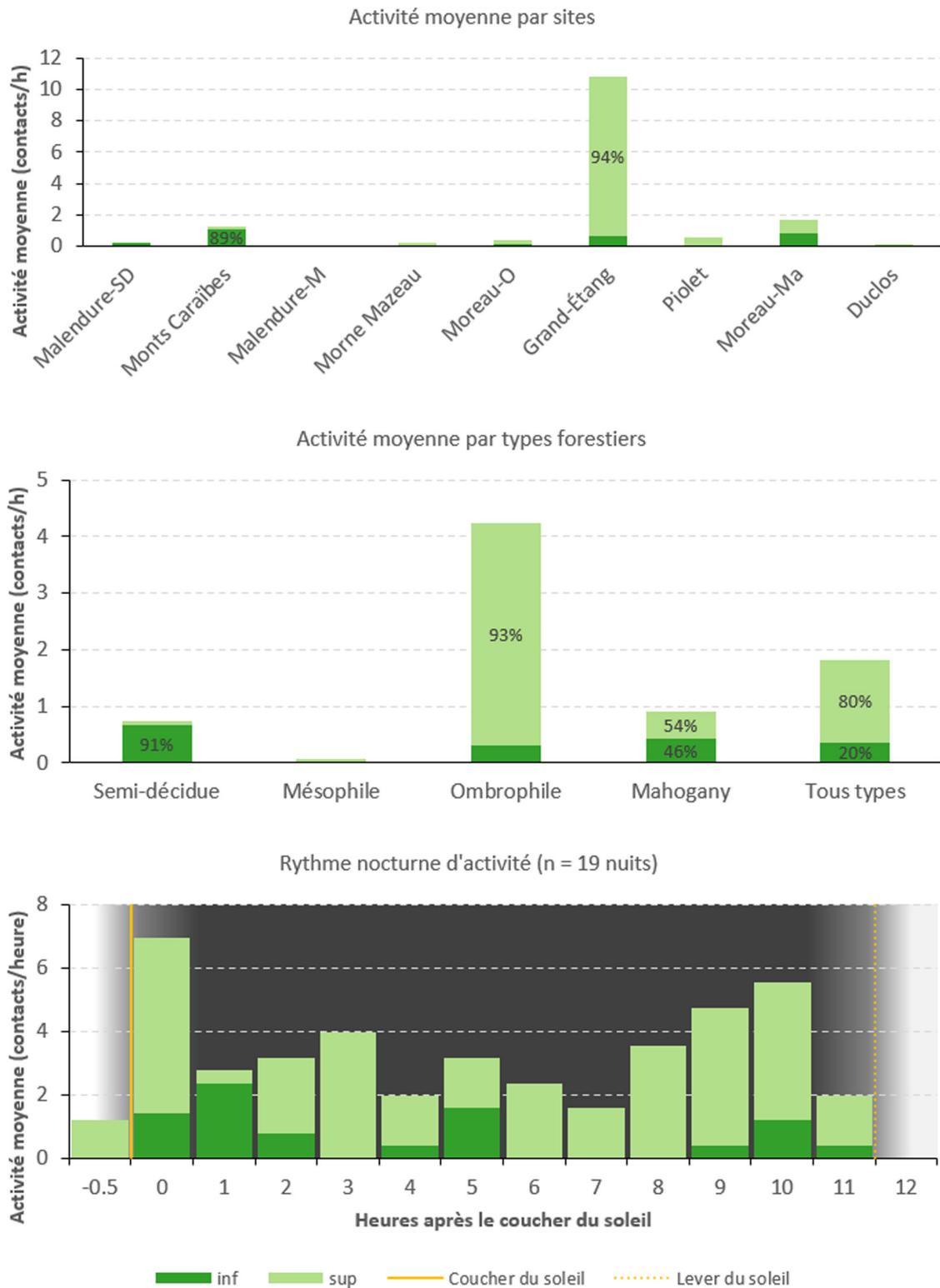
### **Synthèse graphique des résultats**

#### **Figure 32**

#### **Distribution et niveaux d'activité**

*Artibeus* sp. est présent sur tous les sites étudiés à l'exception de Malendure-M. Il contribue en moyenne à près de 5 % de l'activité globale. Il est principalement actif sur le site de Grand-Étang (11 contacts/heure), qui cumule à lui seul 70 % des contacts de l'espèce.

Les niveaux d'activité les plus élevés d'*Artibeus* sp. ont été enregistrés en forêt ombrophile. Ils sont largement inférieurs en peuplement à mahogany, en forêt semi-décidue et surtout en forêt mésophile. Ces tendances occultent une grande variabilité entre les sites. L'activité en forêt ombrophile est avant tout liée au site de Grand-Étang, celle en peuplement à mahogany au site de Moreau-Ma et celle en forêt semi-décidue au site des Monts-Caraïbes. Il semble donc que l'activité d'*Artibeus* sp. soit plus conditionnée par les caractéristiques du site en lui-même que par le type forestier. Cette hypothèse est confortée par les différences entre nos résultats et ceux de BARATAUD *et al.* (2014) en Guadeloupe, qui avaient enregistré une activité relativement forte en forêt mésophile, plus modérée en forêt semi-décidue et assez faible en forêt ombrophile (l'activité en forêt de fond de vallée étant 10 à 60 fois supérieure). En Martinique, BARATAUD *et al.* (2017) rapportent des niveaux d'activité proches en forêt semi-décidue, mésophile et ombrophile, mais nettement plus importants en mangrove et ripisylves. D'après ces deux études, les forêts de fond de vallée proches des axes d'écoulement seraient donc les plus prisées par *Artibeus* sp., qui présenterait sinon un profil assez



**Figure 34.**  
Synthèse graphique des résultats pour *Artibeus* sp..

généraliste.

L'activité très soutenue à Grand-Étang pourrait être liée aux diverses essences dont les fruits sont susceptibles d'être consommées par *Artibeus* sp. : *Anthurium*

*hookeri*, *Cecropia schreberiana*, *Piper* sp., etc. Notons cependant que certains de ces végétaux en fruits ont aussi été observés sur d'autres sites (Moreau-O, Piolet, Moreau-Ma, Duclos) sans pour autant occasionner une telle pression d'utilisation. De

plus, d'autres essences a priori attractives ont été répertoriées sur des sites où l'activité d'*Artibeus* sp. est restée modérée à l'échelle de l'étude (ex : *Ficus nymphaeifolia* en fruits au Morne Mazeau).

*Artibeus jamaicensis* est connu pour se déplacer en s'alimentant en groupes parfois importants. Ce comportement grégaire pourrait expliquer en partie nos résultats. Un groupe d'individus aurait pu trouver à Grand-Étang une ressource alimentaire abondante, potentiellement proche d'un gîte arboricole voisin. L'exploitation du site se serait alors certainement poursuivie jusqu'à l'épuisement de la ressource (que nous n'avons pas constatée). De tels regroupements plus ou moins ponctuels ont déjà été constatés, notamment en capture par l'ASFA-GCG à Duclos. En effet, des filets positionnés non loin de l'emplacement de notre enregistreur avaient permis la capture de seulement deux *Artibeus jamaicensis* en janvier 2013 (0,36 ind./100 hm<sup>2</sup>) alors que 30 individus ont été capturés en mai de la même année sur un site légèrement plus ouvert à quelques dizaines de mètres en amont (6,27 ind./100 hm<sup>2</sup> ; IBÉNÉ et al., 2014).

Dans l'ensemble, *Artibeus* sp. apparaît donc comme un taxon généraliste en termes de milieux forestiers fréquentés, exploitant des ressources localisées dans l'espace et le temps. Les comportements d'alimentation en groupe qui sont parfois constatés peuvent occasionner de nombreux contacts (en acoustique ou en capture) sur un site particulier.

### **Stratification de l'activité**

Avec 80 % de son activité exercée en hauteur, *Artibeus* sp. manifeste une nette préférence pour la canopée. La part de l'activité en hauteur est toujours majoritaire en forêt mésophile (moyenne : 100 %), forêt ombrophile (moyenne : 87 %) et peuple-

ment à mahogany (75 %), alors qu'elle est largement minoritaire en forêt semi-décidue (moyenne : 6 %).

*Artibeus* sp. semble évoluer préférentiellement en partie supérieure sur les sites où la densité de la strate arbustive est élevée (> 75 % à Morne Mazeau, Moreau-O, Duclos) et/ou sur lesquels la hauteur entre la strate arbustive et la strate arborée est importante (> 18 m à Grand-Étang, Piolet, Duclos). Dans ce dernier cas, compte tenu de la courte distance de détection de l'espèce (5-8 m ; BARATAUD et al., 2015), les individus contactés en hauteur évoluaient entre le haut de la strate arbustive et les couronnes des arbres. Rien n'exclut cependant la présence d'autres individus au-dessus de la canopée ; ils auraient été trop éloignés du microphone haut pour être détectés. Au sein des formations de moindre hauteur (Malendure-SD, Monts Caraïbes) et/ou lorsque la strate arbustive est peu dense (Moreau-Ma), *Artibeus* sp. fréquente beaucoup plus la partie inférieure du sous-bois. Cette espèce est donc capable d'exploiter tout le gradient vertical de la forêt. Elle paraît particulièrement apprécier la zone comprise entre les strates arbustive et arborée, mais fréquente aussi sans doute la lisière horizontale de la canopée. Elle s'aventure sans hésiter près du sol, d'autant plus que la hauteur « inter-strate » est faible et que la végétation de strate basse est peu dense. Ces conclusions paraissent cohérentes avec les résultats de MASSON et al. (1994) qui avaient capturé *Artibeus* sp. à toutes hauteurs, et principalement entre 4 et 9 m. Dans leur rapport, les auteurs ne décrivent cependant pas la structure des stations forestières échantillonnées et il nous est donc impossible de faire le lien entre ces hauteurs de capture en valeurs absolues et celles des strates arbustives et arborées.

## Rythme nocturne d'activité

*Artibeus* sp. débute son activité très tôt, dans la demi-heure qui précède le coucher du soleil. Il est ensuite actif tout au long de la nuit. Deux pics d'activité se dessinent. Le premier est le plus intense et survient dans l'heure suivant le coucher. Le deuxième est légèrement moins soutenu mais s'étale sur deux ou trois heures en fin de nuit. Le retour au gîte s'effectue au plus tard juste avant le coucher du soleil. La proportion de contacts en partie basse est surtout notable en début et en fin de nuit, bien qu'elle augmente aussi sur une durée de deux heures en milieu de nuit. Ceci pourrait refléter une utilisation du sous-bois pour le transit au moment de la sortie et du retour de gîte et/ou une recherche olfactive de fruits mûrs au sol témoignant de la présence d'un arbre en fructification. Cette interprétation reste toutefois hautement spéculative dans la mesure où la répartition temporelle des contacts près du sol est surtout influencée par les sites où *Artibeus* sp. était surtout voire uniquement actif à faible hauteur tout au long de la nuit.

## ***Chiroderma improvisum***

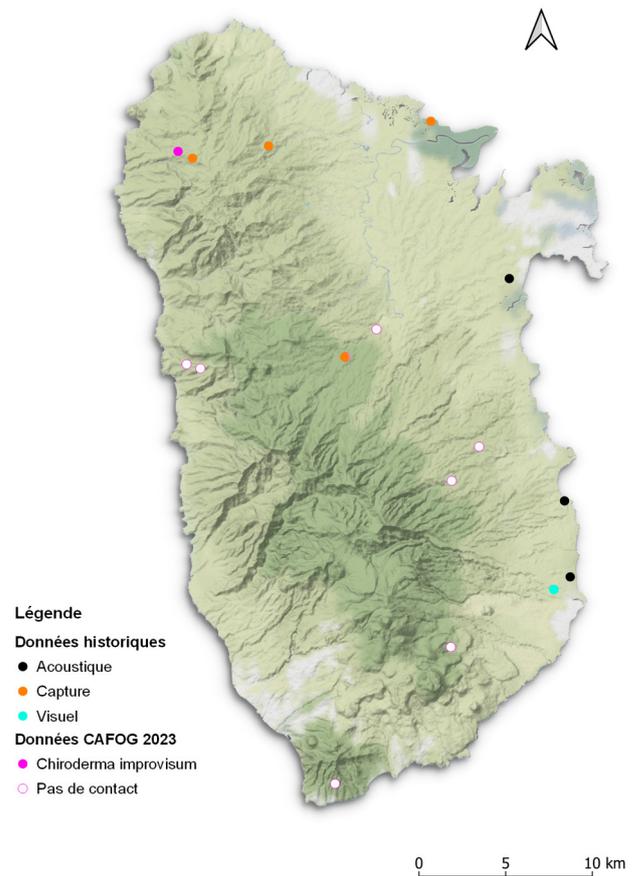
### Synthèse graphique des résultats

Le nombre de séquences enregistrées est trop faible pour la production de graphiques.

### Distribution et niveaux d'activité

Le site mésophile du Morne Mazeau est le seul où la présence de *Chiroderma improvisum* a été mise en évidence. Avec seulement quatre séquences enregistrées, l'activité moyenne de l'espèce est très faible et sa contribution à l'activité globale est inférieure à 1 %.

Il avait déjà été capturé dans ce secteur par l'ASFA-GCG en février 2014 (B. IBÉNÉ, comm. pers.). En revanche, nous ne l'avons



**Figure 35.**

Localisation des données historiques de *Chiroderma improvisum* en Basse-Terre et du nouveau contact (fond © Stamen).

pas détecté à Piolet où il avait été capturé par ces mêmes acteurs en novembre 2012. La rareté des contacts est certainement imputable à une faible abondance de l'espèce, cumulée à une courte distance de détection. *Chiroderma improvisum* concentre l'énergie de ses signaux sonar sur des fréquences élevées ( $79,0 \pm 3,4$  kHz selon BARATAUD *et al.*, 2015). Comme cela a été détaillé pour *Monophyllus plethodon* (p.39), la moindre sensibilité des microphones MEMS ICS pour les fréquences élevées pourrait réduire la détection des signaux. Des protocoles ciblés sur ces espèces pourraient être améliorés par l'usage de microphones plus sensibles sur les hautes fréquences.

## **Stratification de l'activité**

Le nombre de séquences enregistrées (n = 4) est trop faible pour être interprété de façon fiable. En tenant compte de la distance de détection de l'espèce (4-6 m , BARATAUD *et al.*, 2015) nous pouvons tout au plus conclure que les individus de *Chiroderma improvisum* enregistrés évoluaient à des hauteurs comprises entre 7,5 m et 17 m, soit entre le haut de la strate arbustive et la canopée.

Si les espèces continentales du genre *Chiroderma* sont connues pour évoluer principalement en canopée (ASCORRA *et al.*, 1996 ; BERNARD, 2001 ; KALKO & HANDELEY, 2001 ; REX *et al.*, 2011 ; GREGORIN *et al.*, 2017), cette tendance n'a pas encore été vérifiée chez *Chiroderma improvisum* en Guadeloupe. Le recours à des filets de canopée pourrait néanmoins être envisagé pour tenter d'améliorer le succès de capture de cette espèce.

## **Rythme nocturne d'activité**

Les rares séquences ont été enregistrées à des horaires très différents (créneau 20-23 h et 3 h), ne permettant pas d'interpréter le rythme d'activité de *Chiroderma improvisum*.

## ***Sturnira thomasi***

### **Synthèse graphique des résultats**

Le nombre de séquences enregistrées est trop faible pour la production de graphiques.

### **Distribution et niveaux d'activité**

Les trois séquences pour lesquelles les mesures de signaux permettent d'identifier *Sturnira thomasi* avec un niveau de confiance possible à probable ont été enregistrées sur le site de Grand Étang. L'activité moyenne de l'espèce est logiquement très faible et sa contribution à l'activité globale est inférieure à 1 %. Ce

résultat met probablement davantage en lumière les difficultés actuelles de distinction entre *Artibeus* sp. et *Sturnira thomasi* en acoustique, que sa rareté dans des milieux forestiers qui lui sont pourtant favorables et où sa présence a été démontrée par d'autres techniques d'inventaire.

*Sturnira thomasi* est une espèce inféodée aux forêts mésophiles et ombrophiles, au sein desquelles elle est relativement commune sans être pour autant toujours abondante. Elle a notamment été capturée en 1992-93 (MASSON *et al.*, 1994) sur des sites proches de Piolet, Moreau et Grand-Étang. Dans le cadre des captures réalisées par l'ASFA-GCG entre 2006 et 2014, elle a été capturée sur les sites de PIOLET (2007, 2012 et 2013) et DUCLOS (2013) (B. Ibéné, comm. pers.). Elle a été de nouveau capturée sur le site de Piolet en 2023 (projet CHIMAGUA).

## **Stratification de l'activité**

Le nombre de séquences enregistrées est trop faible pour être interprété de façon fiable. La prise en compte de la distance de détection de l'espèce (3-6 m , BARATAUD *et al.*, 2015) indique cependant que tous les individus enregistrés évoluaient en sous-bois, entre le sol et la partie basse des houppiers. Notre protocole ne nous permet ni d'affirmer ni d'exclure la présence d'individus au-dessus de la canopée, lesquels n'auraient probablement pas été détectés par le microphone haut.

## **Rythme nocturne d'activité**

Les séquences identifiées ont été acquises entre 3h30 et 4h00, soit entre 9 h et 10 h après le coucher du soleil. Deux séquences ont été enregistrées lors de la première nuit d'écoute, la troisième lors de la quatrième nuit. Ces résultats sont trop partiels pour être interprétés, et il est clair que l'activité de *Sturnira thomasi*

n'est pas restreinte à ces horaires particuliers. À titre d'exemple, des individus ont été capturés plus tôt dans la nuit par l'AS-FA-GCG, entre 17h45 et 22h30 (B. Ibéné, comm. pers.).

### III.1. Entomofaune

#### Diversité globale

##### Richesse spécifique

Neuf ordres d'insectes ont été inventoriés, auxquels s'ajoutent l'ordre des Araneae (Araignées ; **Tableau 10**). La majorité des familles (20) appartient aux Coléoptères, ordre le plus riche de l'entomofaune et le plus échantillonné généralement dans ce type de piège. Les Hyménoptères viennent en seconde position des familles (7), suivis des Hémiptères (6). Les Diptères viennent en quatrième position des familles mais sont probablement sous-évalués avec des espèces non identifiées (voir § « Les Diptères » p. 164), suivis des Blattes (3), des

Araignées (2) et d'autres ordres représentés par une seule famille.

Les Coléoptères sont également les plus riches en espèce (49), suivis des Hyménoptères (19), des Diptères (15), des Hémiptères (8), des Blattes (5) et des Araignées (3). Les autres ordres (Lépidoptères, Orthoptères, Psoques et Trichoptères) ne sont représentés que par une seule espèce.

##### Les Coléoptères

Parmi les 20 familles, certaines sont plus riches que d'autres comme les Cerambycidae avec cinq représentants, les Curculionidae avec au moins 11 espèces (cinq espèces de la sous-famille des Scolytinae ne sont pas encore identifiées) et les Tenebrionidae avec cinq espèces. Deux espèces sont probablement nouvelles pour la Guadeloupe et une espèce de Scolytinae du genre *Xyleborinus* serait nouvelle pour la science (S. Smith, comm. pers.). Certaines sont connues en Guadeloupe pour être très communes comme *Leucothyreus gadulpiensis* (**Figure 36**), *Neocomposita cylindricollis* ou *Phyllophaga plaei*. Les espèces microscopiques comme *Inopeplus* sp. (**Figure 36**) sont plus rarement considérées dans les inventaires.

Les traits de vie de l'ordre des Coléoptères sont extrêmement diversifiés. Les stades larvaires des Cerambycidae, Brentidae, Curculionidae, Elateridae et Tenebrionidae se nourrissent de bois. D'autres, plus minoritaires, se nourrissent de champignons (*Iphiclus guadeloupensis*) ou mangent des feuilles (Chrysomelidae, adultes de certains Scarabaeidae comme *Leucothyreus gadulpiensis*). Presque tous les Coléoptères sont ailés et peuvent se déplacer sur des distances plus ou moins importantes. Ces facteurs peuvent influencer leur présence en sous-bois ou dans la canopée.

**Tableau 10.**

Nombre de familles et d'espèces pour chaque ordre inventorié.

Ordre	Nombre de familles	Nombre d'espèces	Code
Araneae	2	3	ARAC
Blattodea	3	4 (5)	BLAT
Coleoptera	20	47 (2)	COLEO
Diptera	4	3 (15)	DIPT
Hemiptera	6	7 (8)	HEMI
Hymenoptera	7	19	HYME
Lepidoptera	1	1	LEPI
Orthoptera	1	1	ORTHO
Psocodea	1	1	PSOC
Trichoptera	1	1	TRIC

Légende : violet = entre parenthèse des morpho-espèces qui n'ont pas été identifiées à la famille.



**Figure 36.**  
(gauche) Salpingidae du genre *Inopeplus*, (droite) *Leucothyreus gadulpiensis*.

## Les Hyménoptères

Parmi les sept familles d'Hyménoptères, la famille des Formicidae (Fourmis) comprend 11 espèces. La majorité des fourmis a été collectée sous leur forme ailée, mâle et femelle (**Figure 37** gauche) mais certaines étaient des ouvrières probablement en déplacement. Les deux espèces

de *Camponotus* constituent des subendémiques de Guadeloupe. Une espèce d'abeille de la famille des Halictidae a été collectée, elle appartient au genre *Augochlora*, un genre nouveau pour la Guadeloupe et une espèce potentiellement nouvelle pour la science.

**Tableau 12.**

Liste des espèces d'Hyménoptères collectés.

Famille	Nom du taxon	Remarque
Bethylidae	Bethylidae Dalla Torre, 1898	
Crabronidae	Crabronidae Latreille, 1802	Probablement nouveau pour la Guadeloupe
Formicidae	<i>Anochetus mayri</i> Emery, 1884 <i>Azteca delpini antillana</i> Forel, 1899 <i>Camponotus auricomus lucianus</i> Forel, 1899 <i>Camponotus conspicuus williamsi</i> Forel, 1916 <i>Ectatomma ruidum</i> (Roger, 1860) <i>Hypoponera Santschi</i> , 1938 <i>Odontomachus bauri</i> Emery, 1892 <i>Pheidole</i> Westwood, 1839 <i>Platythyrea punctata</i> (Smith, 1858) <i>Pseudomyrmex</i> Lund, 1831 <i>Pseudoponera stigma</i> (Fabricius, 1804)	Subendémique Subendémique
Halictidae	<i>Augochlora</i> Smith, 1853	Probablement nouveau pour la science
Ichneumonidae	Ichneumonidae Latreille, 1802	
Pompilidae	Pompilidae Latreille, 1805	Nouveau pour la Guadeloupe
Tiphiidae	<i>Myzinum</i> Latreille, 1803	Nouveau pour la Guadeloupe



**Figure 37.**  
(gauche) gyné d'*Azteca delpini antillana*, (droite) *Pompilida*.

Les autres spécimens sont des guêpes appartenant à cinq familles différentes. Les espèces des familles des Pompilidae (**Figure 37** droite) et Tiphidae constituent des nouvelles espèces pour le territoire, rarement ou jamais collectées à notre connaissance. Le Crabronidae pourrait également être nouveau pour le territoire. Toutes ces espèces de guêpes sont des parasitoïdes d'araignées (Pompilidae), Orthoptères (Crabronidae) et Coléoptères (Tiphidae).

### Les Diptères

Les échantillons appartenant à l'ordre des Diptères n'ont pas été identifiés par un spécialiste et des imprécisions demeurent sur la détermination des familles pour au moins 10 espèces. Les spécimens ont été rangés par morpho-espèces et une estimation du nombre d'espèces a été réalisée pour chaque station. Certains Diptères, notamment ceux appartenant à la famille des Sarcophagidae sont probablement diurnes.

**Tableau 13.**

Liste des espèces de Diptères collectés.

Famille	Nom du taxon	Remarque
Sarcophagidae	Sarcophagidae Haliday, 1853	Au moins 3 morpho-espèces
Sciaridae	Sciaridae Billberg, 1820	
Culicomorpha	<i>Culicomorpha</i> Hennig, 1948	
Diptera	<i>Diptera</i> Linnaeus, 1758	Au moins 10 espèces

**Tableau 11.**

Liste des espèces de Coléoptères collectés.

Famille	Nom du taxon	Remarque
Brentidae	<i>Raphirhynchus cylindricornis</i> (Fabricius, 1787)	Probablement nouveau pour la Guadeloupe
Cantharidae	<i>Tytthonyx</i> LeConte, 1851	
Cerambycidae	<i>Bonfilsia tricolor</i> Villiers, 1979 <i>Epectasis similis</i> Gahan, 1895 <i>Neoclytus araneiformis</i> (Olivier, 1795) <i>Neocompsa cylindricollis</i> (Fabricius, 1798) <i>Oncideres amputator</i> (Fabricius, 1792)	
Chrysomelidae	Alticini Newman, 1834 Chrysomelidae Latreille, 1802	
Coccinellidae	Coccinellidae Latreille, 1807	
Curculionidae	Conoderinae Schönherr, 1833 Curculionidae Latreille, 1802 <i>Ambrosiodmus devexus</i> Wood, 1978 <i>Archocopturus</i> Heller, 1895 <i>Coptoborus pseudotenuis</i> (Schedl, 1936) <i>Gymnochilus insularis</i> (Eggers, 1932) <i>Premnobius cavipennis</i> Eichhoff, 1878 <i>Xyleborinus</i> Reitter, 1913 <i>Xyleborus ferrugineus</i> (Fabricius, 1801) <i>Xyleborus</i> Eichhoff, 1864 Scolytinae Latreille, 1804	Nouveau pour la Guadeloupe  Probablement nouveau pour la science  >5 espèces non identifiées
Elateridae	Elateridae Leach, 1815 <i>Dicrepidius distinctus</i> Fleutiaux, 1911	
Erotylidae	<i>Hapalips</i> Reitter, 1877 <i>Iphiclus guadeloupensis</i> (Fabricius, 1792)	
Eucnemidae	Eucnemidae Eschscholtz, 1829 <i>Fornax insitus</i> Horn, 1890 <i>Isorhipis picteti</i> (Bonvouloir, 1871)	
Mordellidae	Mordellidae Latreille, 1802	
Nitidulidae	Nitidulidae Latreille, 1802 Nitidulinae Latreille, 1802	
Oedemeridae	Oedemeridae Latreille, 1810	
Ptilodactylidae	<i>Ptilodactyla</i> Illiger, 1807	
Rhipiphoridae	Rhipiphoridae Laporte de Castelnau, 1840	
Salpingidae	<i>Inopeplus</i> Smith, 1851	
Scarabaeidae	<i>Leucothyreus guadulpiensis</i> Burmeister, 1844 <i>Phyllophaga plaei</i> (Blanchard, 1850)	
Staphylinidae	<i>Belonuchus bugnioni</i> Fauvel, 1901 Staphylinidae Latreille, 1802	
Tenebrionidae	<i>Acropteryx chabrieri</i> (Fleutiaux & Sallé, 1890) <i>Hesiodus piceus</i> (Laporte de Castelnau & Brullé, 1831) <i>Hymenorus</i> Mulsant, 1852 <i>Iccius rufotestaceus</i> Champion, 1896 Tenebrionidae Latreille, 1802	
Zopheridae	<i>Pycnomerus</i> Erichson, 1842	



**Figure 38.**  
(gauche) Aradidae adultes avec des juvéniles, (droite) Auchenorrhyncha.

## Les Hémiptères

La plus grande partie des Hémiptères récoltés appartient au sous-ordre des Auchenorrhyncha et aux familles des Cicadellidae et Cixiidae (Figure 38 droite). Les espèces de ces familles sont difficiles à identifier. Il s'agit essentiellement de piqueur-suceur phytophages, consommant de la sève.

**Tableau 14.**  
Liste des espèces d'Hémiptères collectés.

Famille	Nom du taxon
<b>SOUS-ORDRE DES HETEROPTERA</b>	
Aradidae	Aneurinae Douglas & Scott, 1965
Miridae	Miridae Hahn, 1833
Reduviidae	Ploiaria Scopoli, 1786
<b>SOUS-ORDRE DES AUCHENORRHYNCHA</b>	
Cicadellidae	Cicadellidae Latreille, 1802
Cixiidae	Cixiidae Spinola, 1839 Bothriocera Burmeister, 1835
	Fulgoromorpha Evans, 1946

Les représentants du sous-ordre des Heteroptera sont plus diversifiés avec des mycophages qui évoluent le plus souvent sous les écorces (Aradidae ; Figure 38 gauche), des prédateurs mangeurs d'insectes (Reduviidae) et les Miridae qui

peuvent aussi bien être des prédateurs que des phytophages.

## Autres ordres représentés

Six autres ordres sont représentés, le plus souvent par quelques spécimens pour chaque ordre.

**Tableau 15.**  
Liste des espèces appartenant aux autres ordres collectés.

Famille	Nom du taxon
<b>ARANEAE</b>	
Araneidae	Araneidae Clerck, 1758
Salticidae	Salticidae Blackwall, 1841
<b>BLATTODEA</b>	
Ectobiidae	Caribblatta Hebard, Euthlastoblatta Indéterminé.
Kalotermitidae	Procryptotermes leewardensis Scheffrahn & Křeček, 2001 Kalotermitidae Froggatt, 1897
<b>LEPIDOPTERA</b>	
Tiphiidae	Lepidoptera Linnaeus, 1758
<b>ORTHOPTERA</b>	
Gryllidae	Gryllidae Laicharting, 1781
<b>PSOCODEA</b>	
Lepidopsocidae	Lepidopsocidae Pearman, 1936
<b>TRICHOPTERA</b>	
	Trichoptera Kirby, 1813

## Approche typologique

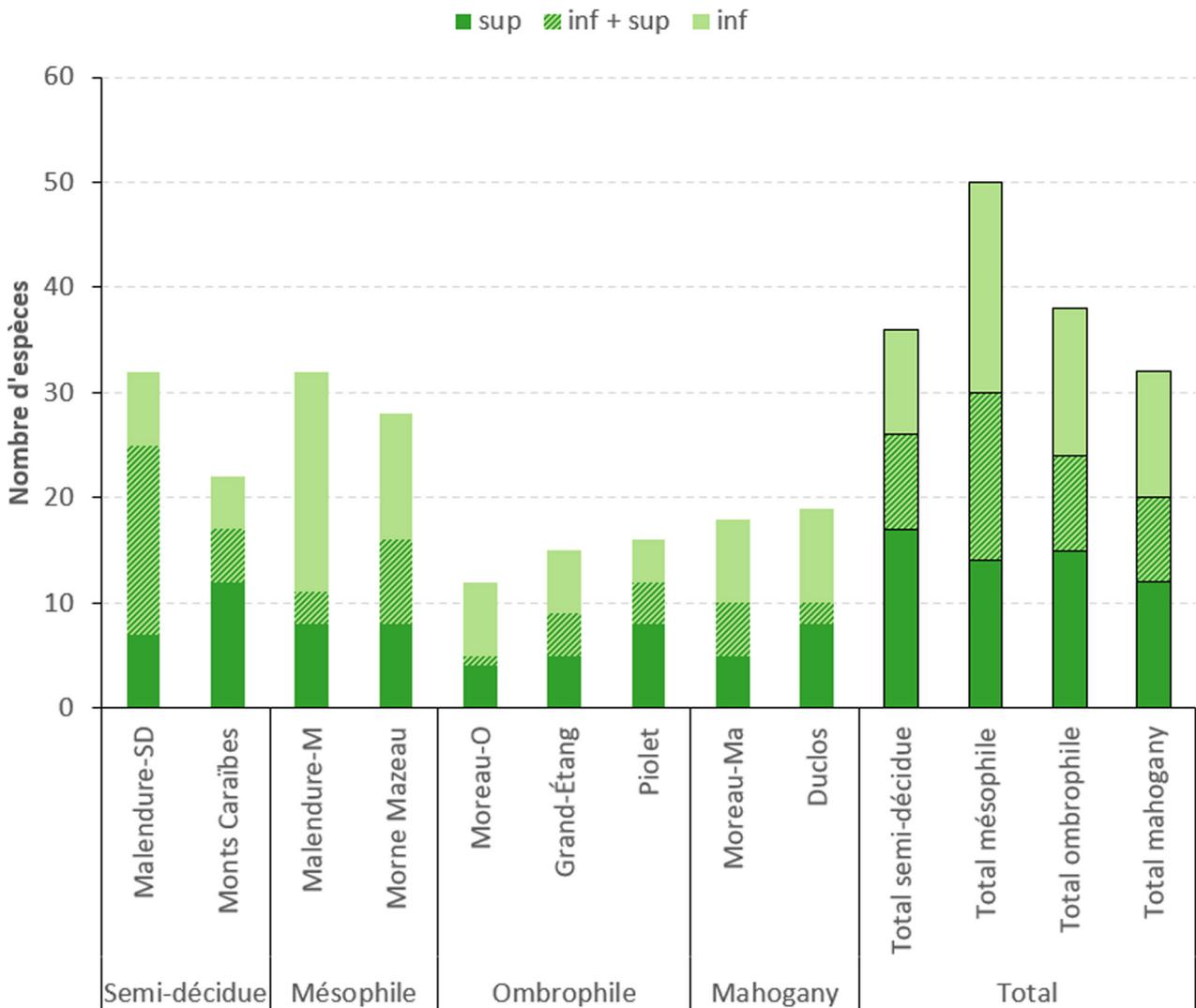
La **Figure 39** présente la stratification des cortèges d'espèces recensés. Deux autres figures présentent la composition d'espèces par ordre dans les strates des sites (**Figure 40**) et des types forestiers (**Figure 41**).

## Composition des cortèges

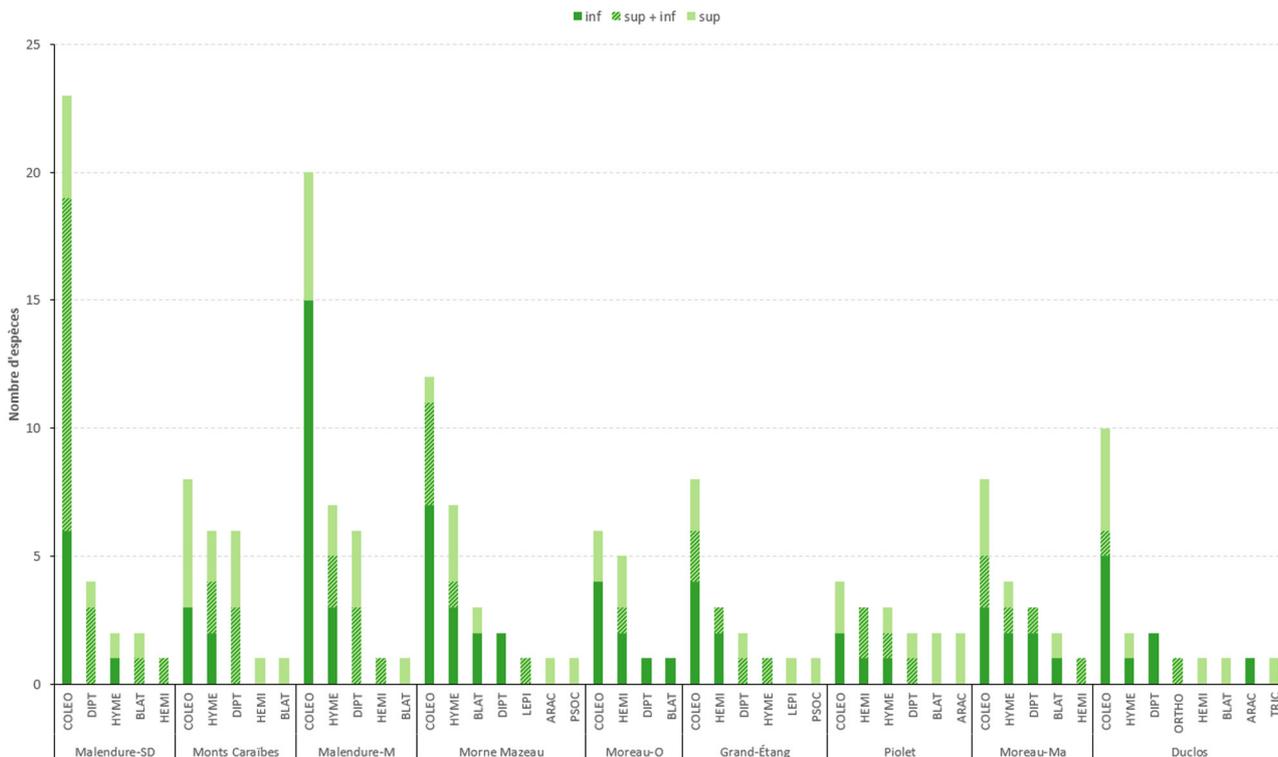
### Sites

Les sites échantillonnés accueillent 12 à 32 espèces (**Figure 39**). Moreau-O a la

plus faible richesse spécifique avec 12 espèces, tandis que Malendure-SD et Malendure-M ont les cortèges les plus diversifiés avec 32 espèces. Les sites de Monts Caraïbes (22) et Morne Mazeau (28) sont également fortement diversifiés alors que tous les autres sites ont une richesse spécifique plus faible, entre 12 et 18 espèces. Le site de Morne Mazeau et Duclos sont les plus riches en ordres avec huit ordres différents, suivis par les sites de Malendure-M, Grand Étang et Piolet avec six ordres. Tous les autres sites hébergent cinq ordres sauf Moreau-O qui n'en a que quatre. Quatre ordres dominant et sont



**Figure 39.** Diversité et stratification des cortèges d'insectes par site, par type forestier et sur la totalité de l'étude.



**Figure 40.**

Composition des cortèges d'insectes pour chaque site et chaque strate.

présents sur presque tous les sites : les Coléoptères, les Hyménoptères, les Diptères et les Hémiptères.

L'ordre des Coléoptères est le plus riche en espèces sur tous les sites et représente près de 50 % de la totalité des espèces de l'étude. L'ordre contribue à la majorité des espèces tous ordres confondus sur Malendure-SD (72 %), Malendure-M (57 %), Duclos (53 %) et Grand-Étang (50 %), et varie entre 25 et 48 % pour les autres sites.

Les Hyménoptères sont présents sur tous les sites sauf Moreau-O. L'ordre apparaît en deuxième position en matière de richesse spécifique sur six sites : Monts Caraïbes (ex æquo avec les Diptères), Malendure-M et Morne Mazeau, Moreau-Ma, Piolet (ex æquo avec les Hémiptères) et Duclos (ex æquo avec les Diptères). Les Hyménoptères sont bien représentés sur les sites des Monts Caraïbes (27 % des espèces), Morne Mazeau (26 %), Moreau-Ma (22 %), Malendure-M (20 %) et Piolet (19 %).

Les Hémiptères sont présents sur tous les

sites sauf Morne Mazeau, et apparaissent comme le second ordre représenté sur trois sites : Moreau-O, Grand-Étang et Piolet (ex æquo avec les Hyménoptères) où ils représentent respectivement, 38 %, 19 % et 19 % des espèces.

Les Diptères sont représentés sur tous les sites et apparaissent comme le second ordre le plus diversifié sur les sites des Monts Caraïbes (27 % des espèces ex æquo avec les Hyménoptères), Duclos (11 % ex æquo avec les Hyménoptères) et Malendure-SD (9 % des espèces). Les Blattes sont présentes sur tous les sites sauf Grand-Étang. D'autres ordres s'ajoutent mais sont peu représentés : les Araignées (4 sites), les Lépidoptères (2 sites), les Orthoptères (1 site), les Psoques (2 sites) et les Trichoptères (1 site).

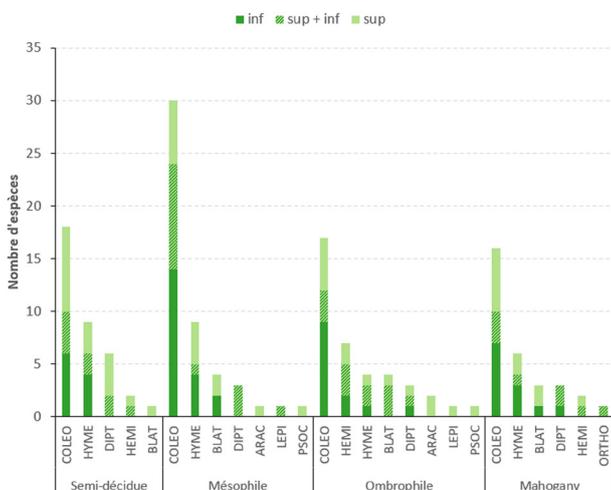
Certains taxons pourraient présenter une plus grande diversité, en particulier les Diptères (voir § « Approche spécifique » p.172).

## Types forestiers

La richesse spécifique de la forêt mésophile se détache légèrement des autres avec 50 espèces (Figure 39). Les autres types ne diffèrent que peu avec 32 espèces dans les peuplements à mahogany, 36 dans les forêts semi-décidues et 38 dans les ombrophiles.

Les forêts ombrophiles constituent le type forestier le plus riche en ordres avec huit ordres représentés (Figure 41). Les forêts mésophiles arrivent en seconde position (7 ordres), suivies des forêts de mahogany (6) et des forêts semi-décidues (5). Les Coléoptères, les Hyménoptères, les Diptères et les Blattes sont présents dans tous les types forestiers. Les Hémiptères sont absents uniquement des forêts mésophiles tandis que les Arachnides, les Lépidoptères et les Psoques ne sont présents que dans les forêts mésophiles et ombrophiles. Les Orthoptères n'ont été observés qu'en peuplements à mahogany.

Les Coléoptères restent l'ordre le plus riche de chaque milieu. Ils représentent la majorité des espèces des forêts mésophiles (61%), de mahogany (52%) et semi-décidues (50%). Les Hyménoptères arrivent en seconde position des trois types forestiers,



**Figure 41.** Composition des cortèges d'insectes pour chaque type forestier et chaque strate.

semi-décidu, mahogany et mésophile, avec des parts respectives de 25 %, 19 % et 18 % de la richesse spécifique totale.

## Stratification des cortèges

### Sites

La stratification de la diversité est très variable en fonction des sites (Figure 39). Les cortèges de deux sites sont composés d'une majorité d'espèces exclusivement présentes dans la strate supérieure : Monts Caraïbes (55 %) et Piolet (50 %). Les espèces uniquement collectées en strate inférieure ou communes aux deux strates ont des proportions comparables, respectivement 23 % et 25 %. Deux sites abritent plus de 50 % d'espèces strictement inféodées à la strate inférieure, Malendure-M (66 %) et Moreau-O (58 %). Ces deux sites ont par ailleurs un quart de leurs espèces uniquement présentes dans la strate supérieure. Les espèces collectées dans les deux strates sont minoritaires avec 9 % et 8 % respectivement. Seul le site de Malendure-SD présente une majorité d'espèces fréquentant les deux strates de la végétation (56 %), associée à deux parts équilibrées dans les deux strates strictes (22 %). Les quatre autres sites ont des cortèges plus équilibrés entre les trois types de stratifications. Les sites de Morne Mazeau, Grand Étang, Moreau-Ma et Duclos ont cependant tous une part plus importante de leur cortège dans la strate inférieure, respectivement 43 %, 40 %, 44 % et 47 %. Les nombres d'espèces uniquement présentes en strate supérieure et communes aux deux strates sont équilibrés.

### Types forestiers

Les résultats pourraient montrer que la stratification est davantage influencée par les sites que par les types de forêts. Les sites de même type semblent en effet présenter des stratifications de la diversi-

té bien différentes et indépendantes. Les résultats sont cependant à relativiser, de nombreuses espèces n'étant représentées que par un seul spécimen (voir § « Niveaux et stratification de l'abondance » ci-après). Des facteurs comme la température (LEITH *et al.*, 2021), le vent (PERSSON *et al.*, 2009) ou plus généralement les conditions météorologiques (INTACHAT *et al.*, 2001) influencent également l'activité des Arthropodes d'un jour à l'autre. Ils pourraient simplement constituer des explications de ces différences sur un échantillonnage de quatre jours sur des sites très éloignés géographiquement et au cours de différentes saisons.

## Niveaux et stratification de l'abondance

### Sites

L'abondance totale d'insectes est maximale sur le site de Morne Mazeau avec un total de 106 individus collectés (Figure 42). Trois sites sont intermédiaires, Monts Caraïbes, Malendure-SD et Malendure-M, avec des abondances respectives de 79, 73 et 60 spécimens piégés. Les cinq

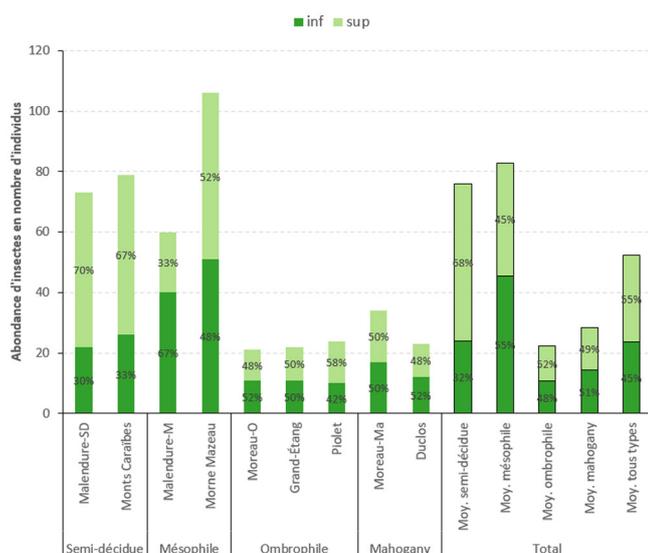


Figure 42.

Abondance d'insectes par site et par types forestiers.

autres sites ont une abondance nettement plus faible avec des effectifs variant de 21 à 34 insectes.

Sur les deux sites de forêt semi-décidue, Malendure-SD et Monts Caraïbes, l'abondance est nettement plus importante dans la strate supérieure, respectivement 70 % et 67 % de l'abondance totale. À l'inverse, les effectifs sont nettement plus importants dans la strate inférieure (67 %) pour le site de Malendure-M. Les abondances sont plus équilibrées pour les cinq autres sites.

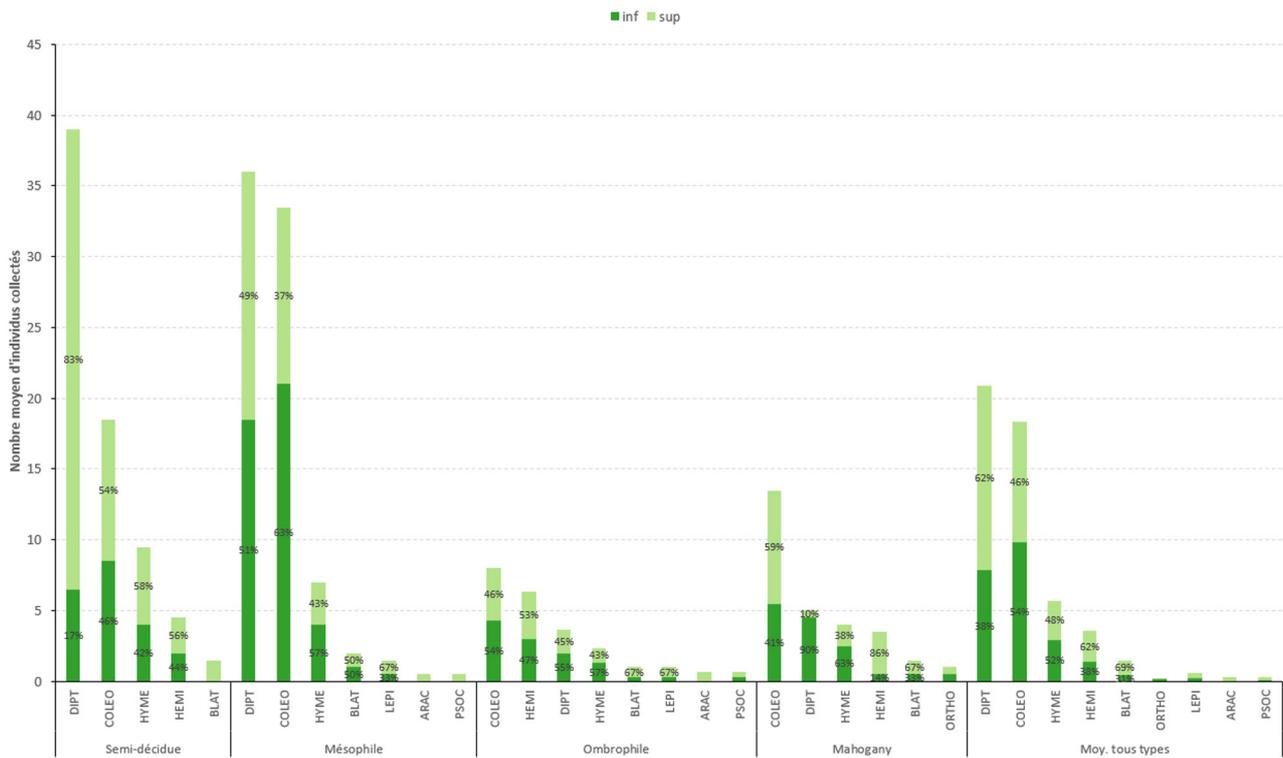
L'ordre des Diptères arrive en premier sur trois des quatre sites où l'abondance totale est la plus importante, Malendure-SD, Monts Caraïbes et Morne Mazeau, et en deuxième position du quatrième, Malendure-M (Figure 43).

L'ordre des Coléoptères est également très représenté, arrivant en deuxième position de Malendure-SD et Morne Mazeau, en troisième position du site des Monts Caraïbes derrière les Hyménoptères, et en première position de Malendure-M. Cet ordre se détache également sur d'autres sites où l'abondance totale est inférieure. Il concentre les plus forts effectifs à Grand Étang, Moreau-Ma et Duclos. Sur ces trois sites et en dehors des Coléoptères, la répartition de l'abondance des autres ordres est plus équilibrée entre les Diptères, les Hémiptères et les Hyménoptères.

### Types forestiers

L'abondance moyenne totale est nettement plus importante au sein des forêts semi-décidues et mésophiles que dans les forêts ombrophiles et les peuplements à mahogany (Figure 42). L'abondance est nettement majoritaire dans la strate supérieure pour les forêts semi-décidues (68 %), et légèrement majoritaire dans la strate inférieure pour les forêts mésophiles (55 %).





**Figure 44.**  
Composition de l'abondance d'insectes par ordre pour chaque type forestier.

des effectifs presque trois fois plus importants que les trois ordres suivants qui présentent des abondances similaires, les Diptères, les Hyménoptères et les Hémiptères. Les Coléoptères sont plus abondants dans la strate inférieure (59 %) tout comme les Hémiptères (86 %), tandis que les Diptères et les Hyménoptères sont plus importants dans la strate supérieure, respectivement 90 % et 63 %.

## Approche spécifique

### Les Coléoptères

#### Sites

L'abondance et la richesse spécifique en Coléoptères sont relativement corrélées pour chaque site (Figure 45). Ceci s'explique par une représentation de chaque espèce par un seul spécimen dans 81 % des cas et deux individus dans 10% des

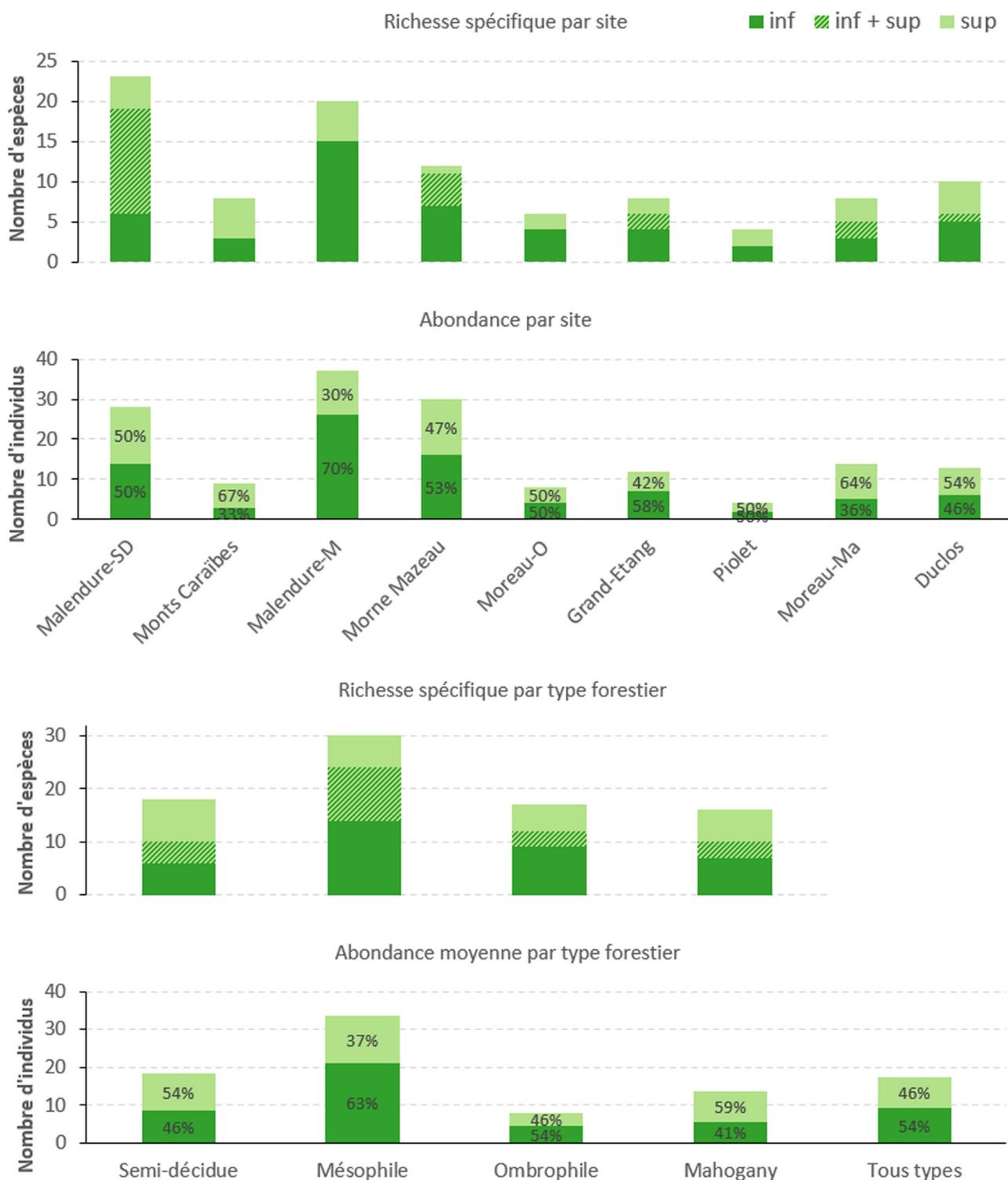
cas. Seuls trois taxons ont été collectés plusieurs fois par site mais toujours dans des proportions réduites : i) le genre *Ptilodactyla* : trois spécimens dans la strate supérieure de Malendure-M et chacune des deux strates de Moreau-Ma ; ii) *Premnobius cavipennis* : trois spécimens dans les deux strates de Malendure-SD ; iii) trois individus de *Neoclytus araneiformis*, un Cerambycidae diurne, collecté dans la strate inférieure de Malendure-M. La part d'espèces présentes dans les deux strates est relativement faible à l'exception de Malendure-SD où cette part représente la majorité (57 %, 13 espèces). Trois autres sites, Morne Mazeau, Grand-Étang et Moreau-Ma présentent des parts de richesse de respectivement 33 %, 25 % et 25 % dans les deux strates de la végétation.

Les parts d'abondance sont équilibrées entre les deux strates à l'exception de Malendure-M où 70 % des insectes sont

concentrés dans la strate inférieure. Avec une abondance totale largement moins importante (14 individus), le site de Moreau-Ma contient en revanche 64 % des insectes dans la strate supérieure.

### Types forestiers

La forêt semi-décidue présente des résultats très différents en fonction des deux sites Malendure-SD et Monts Caraïbes.



**Figure 45.** Synthèse graphique des résultats pour les Coléoptères.

Les autres types forestiers sont plus cohérents. La forêt mésophile présente une richesse et une abondance plus importantes que les trois autres types forestiers avec le même ordre de grandeur que le site de Malendure-SD, en forêt semi-décidue. D'autres études avec des pièges à attraction et donc beaucoup plus de matériel biologique collecté ont montré des résultats analogues avec une entomofaune plus abondante et plus riche en forêt semi-décidue et mésophile qu'en forêt ombrophile, mais avec davantage d'espèces endémiques pour ces dernières (TOUROULT *et al.*, 2023).

### **Analyse globale**

Les Polytrap™ sont restés actifs de jour comme de nuit et ont pu capturer des espèces nocturnes comme diurnes. L'écologie des Coléoptères n'est connue que pour quelques familles, en particulier les Cerambycidae et Scarabaeidae. Quelques espèces considérées comme diurnes ont été collectées et ne constituent donc probablement pas des proies pour les Chiroptères. Cela est le cas des deux Cerambycidae *Neoclytus araneiformis* et *Bonfilsia tricolor* (CHALUMEAU & TOUROULT, 2005).

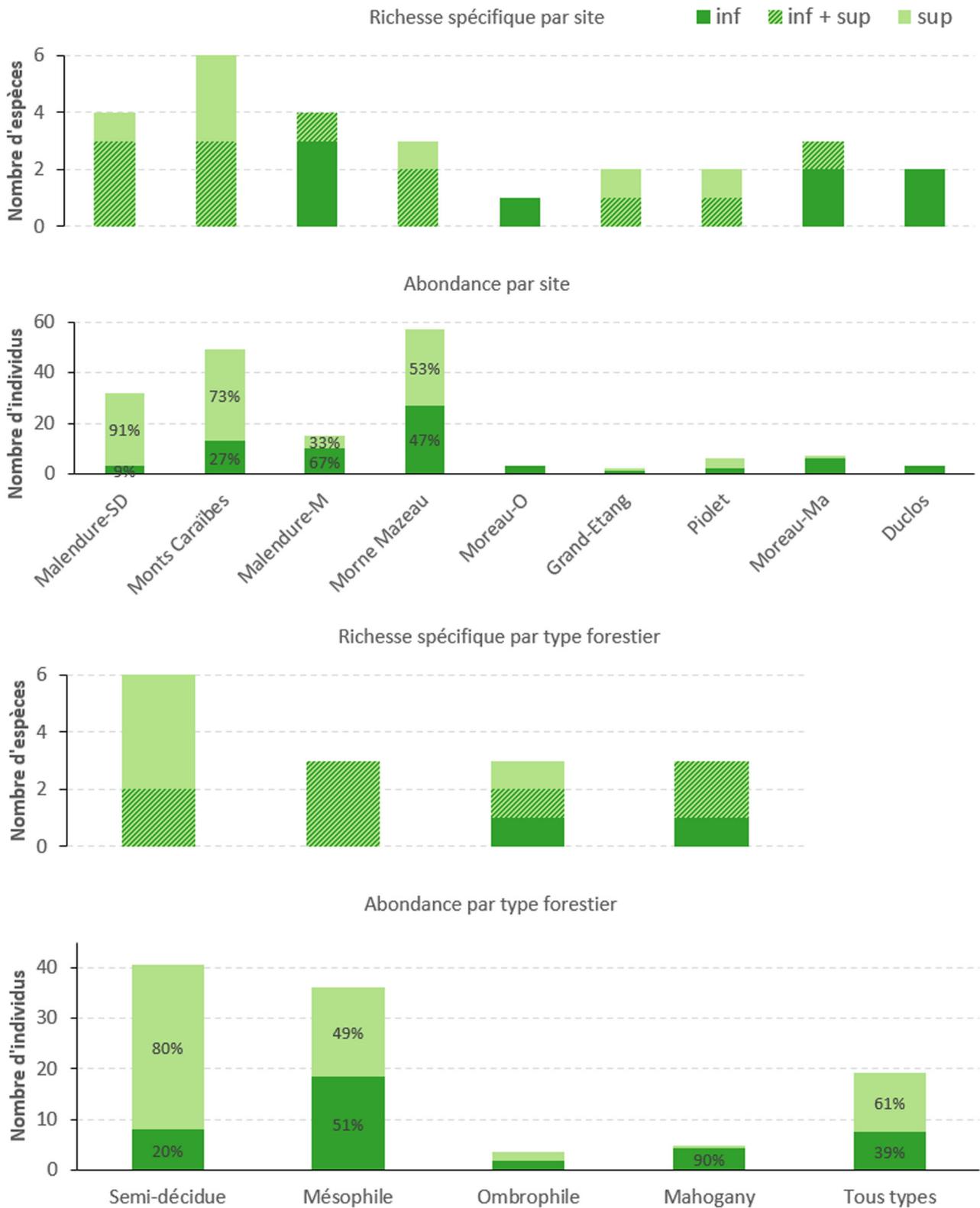
Les pièges à interception sont habituellement associés à une émission lumineuse faible avec un spectre bleu (TOUROULT *et al.*, 2023). Cet ajout augmente considérablement les rendements de piégeages en espèces nocturnes photophiles ainsi qu'en abondance. Les échantillonnages sont généralement riches d'une grande quantité de deux Coléoptères phytophages *Phyllophaga plaei* et *Leucothyreus guadulpiensis*, particulièrement abondants en Guadeloupe y compris à vue la nuit. Des restes de Scarabaeidae du genre *Phyllophaga* ont été identifiés en larges proportions dans le guano de *Brachyphylla cavernarum* sur le gîte de Lamentin (LENOBLE *et al.*, 2014). Certains Scarabaeidae seraient également

consommés par *Eptesicus guadeloupensis* (MASSON *et al.*, 1990). L'ensemble de l'étude, avec un protocole sans émission lumineuse, a permis de collecter seulement un spécimen de *Phyllophaga plaei*, deux de *Leucothyreus guadulpiensis* et aucun des genres *Cyclocephala* et *Lygirus*, des espèces de Scarabaeidae phytophages pourtant abondantes. A contrario, plusieurs espèces nouvelles ont été collectées et il est possible que quelques espèces nocturnes lucifuges, qui n'avaient pas pu être collectées avec les Polytrap™ à attraction lumineuse, aient pu l'être dans cette étude. Il est cependant probable que la plupart des espèces de Coléoptères reconnues comme abondantes dans l'écosystème et pressenties comme des proies pour les Chiroptères aient été absentes de notre système de piégeage, la probabilité d'intercepter ces insectes dans un piège de 70 x 42 cm dans la forêt pendant quatre jours étant peut-être trop faible. Aucune différence flagrante n'a par ailleurs été constatée entre les strates mais la faible quantité de matériel collecté rend l'analyse délicate.

## **Les Diptères**

### **Sites**

L'ordre des Diptères, présent sur tous les sites et dont les effectifs sont les plus importants, se distingue par une richesse spécifique globale très faible en rapport avec l'abondance (Figure 46). Les sites de Morne Mazeau, Monts-Caraïbes et Malendure SD contiennent les abondances les plus importantes avec respectivement 57, 49 et 32 spécimens et une richesse spécifique associée de six, quatre et quatre espèces. Les autres sites ont des abondances nettement plus faibles (entre trois et sept spécimens) et une richesse associée faible aussi (entre une et trois espèces) sauf pour Malendure-M qui atteint quatre espèces.



**Figure 46.**  
Synthèse graphique des résultats pour les Diptères.

Les spécimens ont été classés par taxon, souvent à la famille, par le second auteur, entomologiste non spécialiste des Diptères. Certaines déterminations sont restées incertaines et la diversité des espèces

pourrait être véritablement plus importante que celle présentée ici. Cela est d'autant plus vrai que des groupes importants de Diptères ont été observés par site, en particulier des taxons appartenant aux

Diptères nématocères de l'infra-ordre des Culicomorpha, un groupe taxonomique riche en Guadeloupe (MEURGEY & RAMAGE, 2020). Pour le site de Morne Mazeau, les effectifs atteignent 57 spécimens pour une richesse spécifique de trois espèces, une diversité probablement sous-estimée. Par mesure de prudence, l'analyse des collectes des Diptères sera principalement réalisée sur les abondances.

Pour les trois sites où l'abondance est la plus importante, les Diptères sont majoritaires dans la strate supérieure. Ils représentent 91 % des effectifs pour Malendure-SD, 73 % pour les Monts Caraïbes et 53 % des effectifs pour le site de Morne Mazeau.

### Types forestiers

La forêt mésophile présente des résultats d'abondance très différents en fonction des deux sites Malendure-M (15 individus) et Morne Mazeau (57 individus). Les autres types forestiers sont plus cohérents. Les forêts mésophiles et semi-décidues présentent des abondances beaucoup plus importantes que les deux autres types forestiers, ombrophiles et peuplements à mahogany. Ces résultats sont cohérents avec les Coléoptères, autre taxon riche de l'étude. Les Diptères observés dans la forêt semi-décidue semblent plus abondants dans la strate supérieure avec des résultats analogues sur les deux sites concernés.

### Analyse globale

Les Diptères constituent un groupe très riche mais difficile à étudier et qui reste extrêmement méconnu faute de spécialistes. Les déterminations sont difficiles et l'analyse de la stratification associée aussi. Pourtant, beaucoup d'espèces sont intéressantes sur le plan écologique et pourraient d'ailleurs constituer des proies pour les Chiroptères, en particulier les néma-

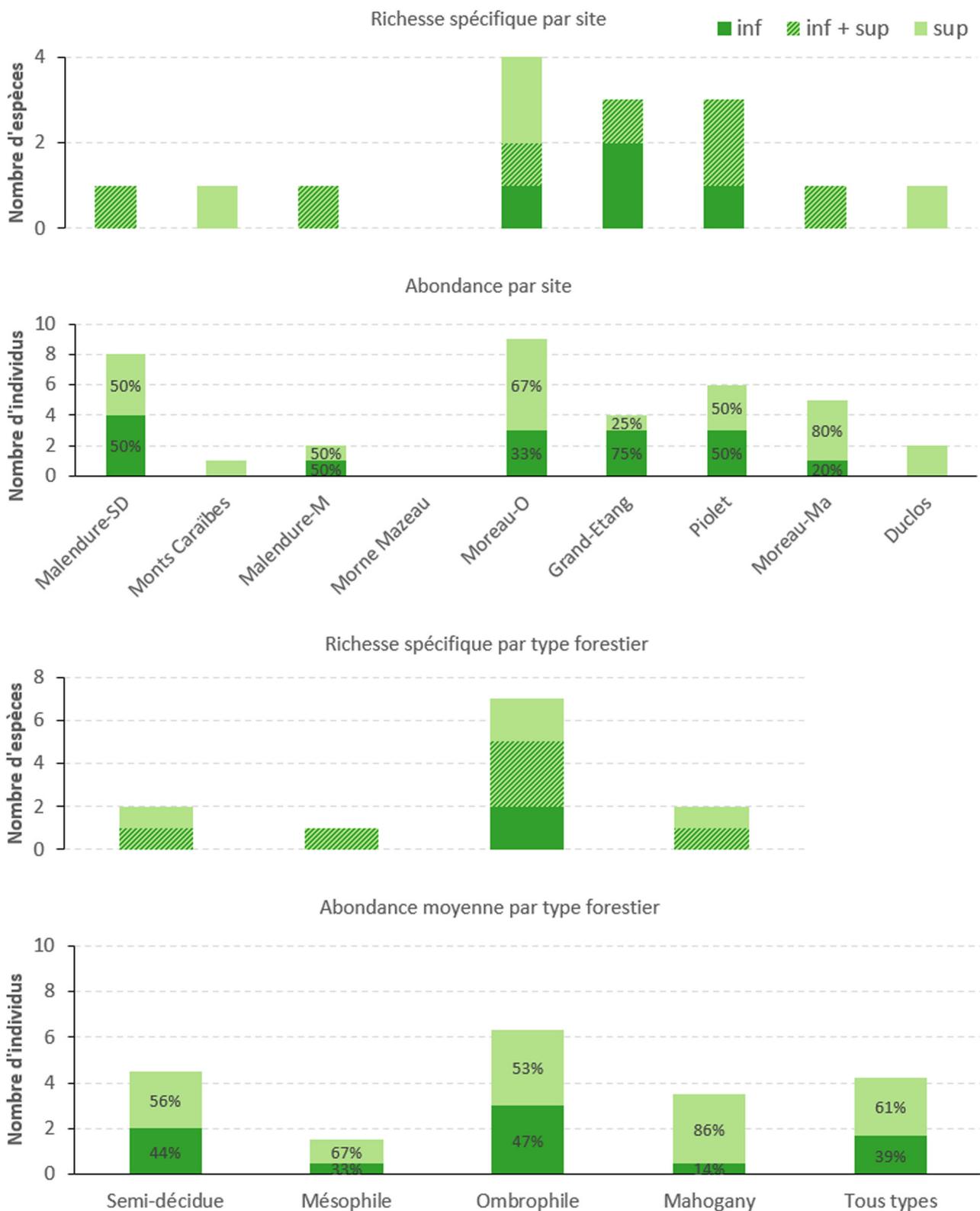
tocères nocturnes. Des relèves intermédiaires de nos Polytrap™ en journée ont montré que des Diptères diurnes étaient également piégés.

## **Les Hémiptères**

### Sites

Les Hémiptères, bien que représentés sur tous les sites sauf Morne Mazeau, ne constituent ni un groupe riche en espèces (huit taxons pour cinq familles), ni en abondance avec un maximum de neuf individus collectés sur le site de Moreau-O (Figure 47). L'abondance et la richesse spécifique sont relativement bien corrélées pour chaque site, ce qui s'explique par une représentation fréquente des espèces par un seul individu. La grande majorité (80%) des Hémiptères représentés est composée de Cicadellidae et de Cixiidae, deux familles appartenant au sous-ordre de piqueur-suceurs phytophages des *Auchenorrhyncha*. C'est également dans ces familles qu'on retrouve des pools de plusieurs individus. Un maximum de quatre individus d'une seule espèce a été collecté dans chacune des deux strates de Malendure-SD. Quelques taxons plus rares sont représentés par un individu : i) un Aradidae de la sous-famille des Aneurinae, taxon très difficile à détecter en inventaire, dans la strate supérieure des Monts Caraïbes ; ii) une Reduviidae du genre *Ploiaria* collectée dans la strate inférieure du site de Grand Étang ; iii) un Miridae dans chacune des deux strates du site de Piolet.

Pour les quatre sites dont l'abondance totale est supérieure ou égale à cinq spécimens, deux ont des parts équilibrées entre les strates (Malendure-SD et Piolet), et deux ont une grande majorité des effectifs concentrés dans la strate supérieure : 67 % pour Moreau-O et 80 % pour Moreau-Ma. Grand-Étang, en revanche, a une abon-



**Figure 47.**  
Synthèse graphique des résultats pour les Hémiptères.

dance un peu plus faible et concentre 75 % des collectes dans la strate inférieure. Les effectifs restent faibles et les possibilités d'analyse de la stratification limitées.

### Types forestiers

Les types forestiers sont constitués de résultats très différents en fonction des sites.

Tandis que le premier site de forêt semi-décidue présente une des plus grandes abondances, l'autre site des Monts Caraïbes présente une des plus faibles. Les deux sites de peuplements à mahogany ont également des résultats hétérogènes. Les collectes sont faibles pour Malendure-M, seul site de forêt mésophile où des Hémiptères ont été trouvés. La forêt ombrophile semble un peu plus homogène avec les trois sites plus riches en espèces et une abondance correcte. Dans cet habitat, les Hémiptères semblent dispersés dans les strates avec une part des espèces dans les deux strates et une autre dans chacune des deux.

### **Analyse globale**

Si les Hémiptères ont été présents sur presque tous les sites, ils n'en demeurent pas moins relativement rares dans les échantillons avec globalement peu de taxons (8) et une faible abondance (38 individus au total sur les neuf sites). Les Cicadellidae, famille la plus représentée dans nos échantillons, est connue pour évoluer dans toutes les strates de la végétation, pouvant être capturée au battage dans la végétation basse comme dans les arbres. Comme pour les Diptères, la détermination au rang d'espèces et l'analyse des résultats associés restent difficiles. La diversité et l'abondance présentées ici ne reflètent probablement pas réellement l'importance des effectifs de cet ordre dans les deux strates de la végétation, en particulier la strate supérieure (BASSET *et al.*, 1999). Les Cicadellidae ne se déplacent que peu et sont collectés plus facilement au battage.

## **Les Hyménoptères**

### **Sites**

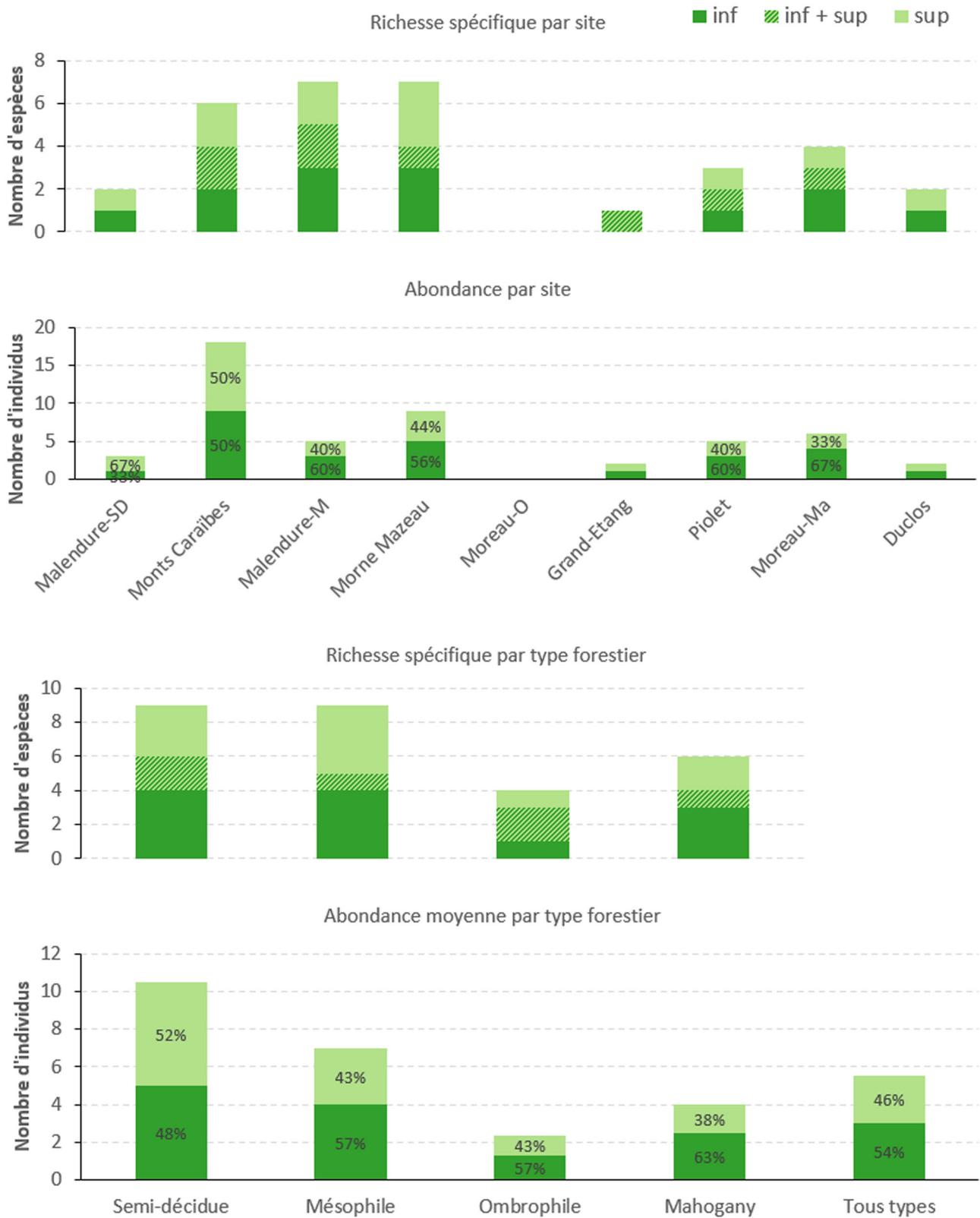
Les Hyménoptères sont représentés sur tous les sites sauf Moreau-O. Cet ordre

représente un total de 19 taxons pour sept familles sur les neuf sites. La richesse spécifique, ramenée par site, reste faible avec un maximum de six espèces pour les Monts Caraïbes, quatre pour les deux sites de Malendure et moins de trois pour les autres (**Figure 48**). L'abondance est faible également, 83 % des taxons ne sont représentés que par un seul spécimen, et 14 % par deux. Seul le site des Monts Caraïbes contient six spécimens de la même espèce, la fourmi *Ectatomma ruidum* (deux spécimens dans la strate supérieure et quatre dans la strate inférieure). Cette espèce explique presque à elle seule la différence entre richesse spécifique (six espèces) et abondance (18 spécimens) pour les Monts Caraïbes. D'autres espèces de fourmis ont été représentées par deux spécimens : i) *Azteca delpini antillana* dans la strate inférieure de Piolet et des Monts Caraïbes, ii) *Platythyrea punctata* dans la strate inférieure de Morne Mazeau.

Tous les sites contiennent une part d'espèces présentes dans les deux strates à l'exception de Malendure-SD et Duclos – et Moreau-O qui n'a pas d'Hyménoptères – qui font par ailleurs partie des plus faibles abondances et richesse spécifique. Les cinq sites où la richesse spécifique est la plus forte comprennent des parts équivalentes d'espèces présentes uniquement dans les strates supérieures et inférieures. Enfin les parts d'abondance des deux sites où les effectifs sont les plus importants (Monts Caraïbes et Morne Mazeau) sont équilibrées dans les strates supérieure et inférieure.

### **Types forestiers**

Les deux sites de la forêt semi-décidue présentent des résultats très différents avec une abondance et une richesse nettement plus importante dans les Monts Caraïbes que pour le site de Malendure-SD. Les autres types forestiers présen-



**Figure 48.**  
Synthèse graphique des résultats pour les Hyménoptères.

tent également des différences mais sont plus homogènes d'un site à l'autre. En forêt mésophile, la moitié des espèces est commune aux deux sites (*Pseudomyrmex* sp., *Odontomachus bauri*, *Azteca delpini antillana*). Les forêts ombrophiles sont les plus pauvres en espèces et en abondance, comme pour les autres ordres. Les peuplements à mahogany sont intermédiaires en abondance et en richesse spécifique. Les abondances sont réparties relativement équitablement dans les deux strates sur tous les types forestiers. Les cortèges spécifiques contiennent toujours une part plus ou moins importante d'espèces présentes dans les deux strates de la végétation.

### Analyse globale

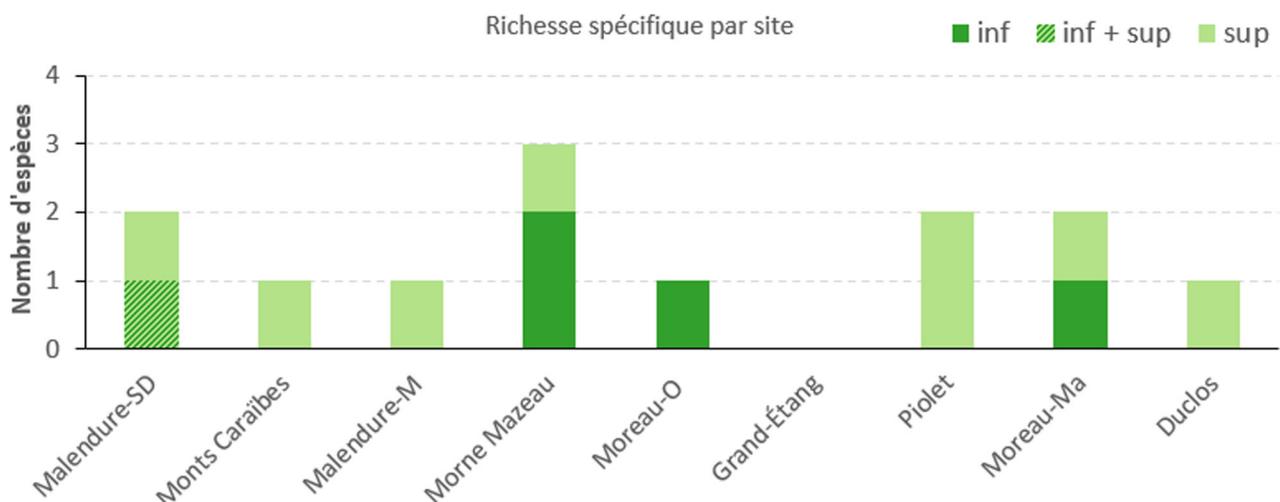
Les Hyménoptères sont représentés sur presque tous les sites et en grande majorité par des fourmis volantes de différentes espèces, parfois par plusieurs spécimens. La famille des fourmis contient des espèces arboricoles dont *Pseudomyrmex* sp. et *Azteca delpini antillana* (RAMAGE et al., 2023) dont la présence dans la végétation forestière n'est pas étonnante y compris dans la canopée. D'autres espèces pourraient

se trouver dans les strates supérieures uniquement pendant leur phase de déplacement en vol. D'autres Hyménoptères ont également été collectés dont une espèce rare et probablement nouvelle du genre *Tiphia* et deux spécimens d'une abeille de la famille des Halictidae et nouvelle pour la science, deux espèces assez trapues. Les abeilles et les guêpes sont probablement trop légères pour se faire prendre par le Polytrap™. La faune des Hyménoptères forestiers est donc probablement sous-estimée dans cette étude.

À noter que les Hyménoptères composent une part notable du régime alimentaire de *Tadarida brasiliensis antillarum* dans les Grandes Antilles (SILVA-TABOADA, 1979 ; WHITAKER & RODRÍGUEZ-DURÁN, 1999).

### Les Blattes

Les Blattes composent le cinquième ordre le plus présent de l'étude avec des spécimens sur tous les sites sauf Grand-Étang. Chaque espèce est représentée par un seul spécimen. Morne Mazeau est le plus riche avec trois espèces dont deux uniquement dans la strate inférieure (Figure 49). Les sites de Malendure-SD, Piolet et Moreau-Ma arrivent en seconde position



**Figure 49.**  
Richesse spécifique des Blattes par site.

avec deux espèces et les quatre sites restant n'en contiennent qu'une. Pour quatre sites, les Blattes sont trouvées exclusivement dans la strate supérieure. Parmi les 12 données d'occurrence de Blattes, six sont représentées par des termites volants. Les termites sont connus pour évoluer en abondance au moment des éclosions et peuvent se trouver en quantité très importante dans les Polytrap™ avec émission lumineuse. L'abondance des termites volants pourrait être sous-estimée dans cette étude.

Les rares données disponibles sur le régime alimentaire de la Sérotine de Guadeloupe (*Eptesicus guadeloupensis*) indiquent une consommation de termites imagos (MASSON *et al.*, 1990).

### Les Lépidoptères

Cet ordre est quasiment absent de l'étude, présent seulement sur deux sites : Morne Mazeau dans les deux strates et Grand-Étang en strate supérieure. Les spécimens collectés sont tous des microlépidoptères qui se sont probablement noyés directement dans le pot. En effet, les Lépidoptères sont toujours absents des pièges à interception y compris avec une émission de lumière, probablement trop légers pour tomber dans l'entonnoir après avoir heurté le piège à interception.

Les Lépidoptères, qui constituent des proies pour certains Chiroptères insectivores stricts ou occasionnels (*Myotis dominicensis*, *Pteronotus davyi*, *Molossus molossus*, *Tadarida brasiliensis*, *Monophyllus plethodon*; IBÉNÉ *et al.*, 2007), sont donc quasi-absents de cette étude. Au regard des derniers inventaires à attraction lumineuse (JOURDAN *et al.*, 2023a), ils pourraient cependant avoir une grande importance dans tous les types forestiers.

### Autres groupes

Quatre autres ordres ont été collectés dans le cadre de cette étude. Des araignées sont présentes sur les deux sites de Piolet et Morne Mazeau, exclusivement dans la strate supérieure. Deux Psoques ont été collectés dans la strate supérieure des sites de Morne Mazeau et Grand-Étang. Cet ordre est constitué de très petites espèces (<2mm) relativement peu étudiées. Deux Orthoptères de la famille des Gryllidae ont également été collectés dans les deux strates du site de Duclos. Cet ordre est probablement sous-estimé dans la strate supérieure de la végétation mais les pièges à interception sont peu compatibles avec des insectes qui volent peu et sont donc rarement capturés avec des Polytrap™, y compris en ajoutant une émission lumineuse.

Les Trichoptères ont seulement été collectés sur le site de Duclos et sont représentés par un seul individu. La proximité de la rivière pourrait expliquer la présence de cet ordre au mode de vie larvaire aquatique. Cet ordre discret est néanmoins très peu connu en Guadeloupe, que ce soit sur le plan systématique ou écologique.

## V. Conclusion et perspectives

Ce travail financé par PatriNat et le Parc national de la Guadeloupe est une étude de la chiroptérofaune et de l'entomofaune, comparée entre sous-bois et canopée des forêts de la Basse-Terre de Guadeloupe. Neuf sites ont été étudiés en forêts semi-décidue, mésophile et ombrophile ainsi qu'en peuplements à mahogany. Sur chaque site, un microphone à ultrason et un piège à interception sans éclairage ont été déployés en sous-bois et en canopée durant quatre jours et quatre nuits.

Le volet acoustique a abouti au recensement de 11 espèces de Chiroptères (9 à 12 selon les incertitudes d'identification) sur un total de 14 espèces connues en Guadeloupe. Cinq sont strictement insectivores : le Molosse commun (*Molossus molossus*) et la Tadaride du Brésil (*Tadarida brasiliensis*) (Molossidae) ; le Ptéronote de Davy (*Pteronotus davyi* ; Mormoopidae) ; la Sérotine de Guadeloupe (*Eptesicus guadeloupensis*) et le Murin de la Dominique (*Myotis dominicensis*) (Vespertilionidae). Les six Phyllostomidés sont principalement frugivores et/ou nectarivores et complètent leur régime alimentaire d'une part plus ou moins importante d'insectes : le Brachyphylle des Antilles (*Brachyphylla cavernarum*), le Monophylle des Petites Antilles (*Monophyllus plethodon*), l'Ardops des Petites Antilles (*Ardops nichollsi*), l'Artibée de la Jamaïque/de Schwartz (*Artibeus* sp.), le Chiroderme de Guadeloupe (*Chiroderma improvisum*) et le Sturnire de Guadeloupe (*Sturnira thomasi*). La Natalide isabelle (*Natalus stramineus*) et le Noctilion pêcheur (*Noctilio leporinus*) n'ont pas été contactés mais leur présence en Basse-Terre est avérée. Ces résultats illustrent l'importance des

milieux forestiers prospectés pour les communautés de Chiroptères.

La richesse spécifique varie de cinq à huit espèces selon les sites et de huit à neuf espèces selon les types forestiers. *Molossus molossus*, *Tadarida brasiliensis* et *Brachyphylla cavernarum* sont omniprésents. *Pteronotus davyi*, *Myotis dominicensis*, *Ardops nichollsi* et *Artibeus* sp. complètent généralement le cortège. Les autres espèces sont détectées de façon plus ponctuelle. La Sérotine de Guadeloupe (*Eptesicus guadeloupensis*) et le Chiroderme de Guadeloupe (*Chiroderma improvisum*) ont été mis en évidence à proximité de sites où leur présence avait été rapportée il y a une dizaine d'années. Le niveau de confiance dans l'identification de la Sérotine de Guadeloupe varie de possible à probable selon les séquences.

À l'exception d'*Eptesicus guadeloupensis* et *Chiroderma improvisum*, toutes les espèces ont été détectées en sous-bois et en canopée. Aucune ne semble donc strictement spécialisée sur un compartiment forestier. Pour autant, certaines espèces affichent une nette préférence pour les couronnes d'arbres, la lisière horizontale de la canopée ou le plein ciel. *Molossus molossus*, *Tadarida brasiliensis*, *Pteronotus davyi*, *Brachyphylla cavernarum*, *Ardops nichollsi* et *Artibeus* sp. exercent ainsi une large majorité de leur activité en hauteur, tout en effectuant des incursions plus ou moins fréquentes en sous-bois, parfois favorisées par une végétation peu dense. *Myotis dominicensis*, *Monophyllus plethodon* et *Sturnira thomasi* répartissent leur activité de façon plus équilibrée entre les deux strates. Chez *Myotis dominicensis*, l'activité pourrait être concentrée en hauteur en première moitié de nuit et se déporter ensuite près du sol. *Sturnira thomasi* apparaît comme l'espèce la plus étroitement liée au sous-bois, mais le faible

nombre de séquences avec une identification suffisamment confiante impose de nuancer cette conclusion. Similairement, les quelques séquences enregistrées en canopée pour *Eptesicus guadeloupensis* et *Chiroderma improvisum* ne permettent pas de conclure quant à leurs préférences de hauteur de vol.

Sur le plan méthodologique, l'ajout d'un microphone en canopée permet toujours d'augmenter le nombre d'espèces recensées par rapport à un microphone en sous-bois uniquement (une à quatre espèces supplémentaires selon les sites). Bien que la réciproque soit moins souvent vérifiée, les microphones en sous-bois ont permis la détection d'espèces non contactées en hauteur sur deux sites (une à quatre espèces supplémentaires). Ce constat confirme l'intérêt d'un échantillonnage multistrates pour un inventaire acoustique le plus complet possible. La détection des « grands » Phyllostomidés affectionnant la canopée et émettant des signaux de faible intensité est facilitée : *Ardops nichollsi*, *Artibeus* sp. et probablement *Chiroderma improvisum*. La mise en évidence de *Pteronotus davyi* se révèle aussi plus aisée à l'aide d'un microphone en hauteur, en raison d'une intensité d'émission moyenne et d'une chasse concentrée au-dessus de la canopée en forêt. Notre plan d'échantillonnage étant cantonné à l'intérieur des massifs forestiers, la transposabilité des résultats à d'autres contextes nécessite d'être vérifiée. Au regard de la faible distance de détection de certaines espèces, il nous semble pertinent de coupler autant que possible l'utilisation de microphones au sol et en hauteur, en particulier lorsqu'une structure naturelle ou anthropique (ex : lisière, alignement d'arbres, ouvrage d'art, portique, etc.) est susceptible d'être longée par des individus à plusieurs mètres du sol.

Le protocole de collecte entomologique a été adapté dans une volonté de trouver des corrélations d'activités avec un autre groupe taxonomique totalement différent et qui a ses propres exigences, les Chiroptères. Les pièges à interceptions ont ainsi été installés sans émission de lumière pour éviter les biais déjà connus dans l'étude de ces deux groupes (FROIDEVAUX et al., 2018) et pendant les quatre jours et quatre nuits d'enregistrement acoustique des Chiroptères.

Ces choix méthodologiques ont influencé les résultats de l'inventaire entomologique avec des bilans de collecte relativement pauvres en comparaison des protocoles habituels incluant une attraction lumineuse. Dix ordres ont été comptabilisés sur l'ensemble des neuf sites, au sein desquels 20 familles de Coléoptères, sept Hyménoptères, six Hémiptères, quatre Diptères, trois Blattes et d'autres ordres représentés par une seule famille (Lépidoptères, Orthoptères, Psoques, Trichoptères). Les abondances sont variables d'un site à l'autre mais les types forestiers mésophile et semi-décidu ont été de manière générale les plus riches. Des espèces nouvelles pour la Guadeloupe ou pour la science ont été collectées pour les Coléoptères et les Hyménoptères. Ces découvertes pourraient constituer un bénéfice d'un protocole adapté, jamais mis en place en entomologie (Polytrap™ sans attraction lumineuse) à cause de rendements reconnus comme trop faibles. Les espèces nouvelles sont cependant quasi-systématiques dans tout inventaire entomologique, surtout en intégrant des groupes peu étudiés comme les Scolytinae. En outre, il n'est pas évident que les espèces trouvées soient des « nocturnes lucifuges » qui répondraient à notre protocole et pas au standard.

L'analyse de la stratification verticale des insectes volants est rendue difficile dans cette étude par les faibles rendements des pièges. L'ajout d'une émission lumineuse à très basse intensité, ciblant les insectes des deux strates indépendantes pourrait être une perspective intéressante dans le cadre d'une étude de l'entomofaune. En effet, une émission lumineuse de basse intensité (6W) semble par exemple attirer des Lépidoptères nocturnes relativement proches (MERCK *et al.*, 2014), même si d'autres études avec le même matériel montrent une attraction significatives à 50 mètres (VAN GRUNSVEN *et al.*, 2014).

Une autre alternative serait de laisser les pièges à interceptions en fonctionnement sur des durées beaucoup plus longues (par exemple un mois pour chaque saison). Dans le cadre d'une étude essentiellement ciblée sur l'entomofaune, il semblerait également intéressant de diversifier les méthodes de collectes sous-bois/canopée avec des pièges malaises, du battage (TOUROULT *et al.*, 2023c) ou des filets cryldés (LEGRENEUR *et al.*, 2017).

Dans le cadre de la recherche d'interactions entre chauve-souris et insectes, les résultats de cette étude ne reflètent probablement pas la réalité de prédation. Tout d'abord, les Polytrap™ ne sont pas adaptés à la capture des Lépidoptères, un groupe par conséquent absent de nos résultats et pourtant assurément sujet à la prédation des Chiroptères. Très légers et habiles au vol, ils parviennent probablement à repartir après avoir été interceptés par le plexiglas du piège. Des pièges automatiques existent pour collecter les papillons nocturnes (MERCK *et al.*, 2014) mais ils émettent de la lumière ce qui n'est pas compatible avec l'étude de la chiroptérofaune. En dehors des Lépidoptères, nous pouvons nous étonner de la quasi-absence de Coléoptères reconnus comme

abondants en Guadeloupe et proies des chauve-souris comme les Scarabaeidae phytophages *Phyllophaga plaei* ou *Leucothyreus guadulpiensis*. L'augmentation des échelles de piégeages avec des pièges vitre suspendus de grande taille (TOUROULT *et al.*, 2017) pourrait constituer une perspective intéressante pour conserver la temporalité enregistrement/capture. L'étude des fèces reste cependant une des seules méthodes permettant de montrer des interactions entre les insectes et les chauves-souris. Le séquençage ADN de l'ensemble des espèces d'insectes potentiellement proies pourrait d'ailleurs constituer un prérequis pour de telles études.

## Remerciements

Cette étude a été réalisée grâce au soutien financier de PatriNat (OFB-MNHN-CNRS-IRD) et du Parc national de la Guadeloupe (PNG). Merci aux responsables et chargés de mission du PNG pour leur octroi des autorisations nécessaires à l'installation du matériel et à la collecte du matériel biologique en zone de coeur. Nous remercions particulièrement Barthélémy Dessanges pour son implication au service du bon déroulement administratif et opérationnel du projet.

Nous sommes reconnaissants à Lilian Costa Procopio pour son assistance pour les identifications botaniques.

Nous remercions également Julien Touroult, Jean-Michel Lemaire et Thibault Ramage pour les aides à l'identification des insectes.

Nous remercions Charlotte Cartier et Paul Germain pour leur soutien dans la grimpe d'arbres. Merci à Laurent Penet de l'Institut National de Recherche pour l'Agriculture, l'Alimentation et l'Environnement (INRAE) pour nous avoir permis de traverser le site de l'INRAE, facilitant ainsi grandement l'accès au site de Duclos.

**ACSES, GERVAIN S., JOURDAN T., LEVESQUE A., PROCOPIO L. 2022** – Trame Verte Routière, État initial faune-flore, Rapport final. Région Guadeloupe, 191 p.

**ADIS J., PAARMANN W., DA FONSECA C. R. V. & RAFAEL J. A. 1997** – Knockdown efficiency of natural pyrethrum and survival rate of living arthropods obtained by canopy fogging in Central Amazonia. *Canopy Arthropods* Edited by N.E. Stork, J. Adis and R.K. Didham. Published in 1997 by Chapman & Hall, London. ISBN 0 412 74900 9.

**ADIS J., BASSET Y., FLOREN A., HAMMOND P. M. & LINSENMAYER K. E. 1998** – Canopy fogging of an overstory tree – recommendations for standardization. *Ecotropica* 4: 93-97.

**APPEL G., CAPAVERDE U.D.JR., OLIVEIRA L.Q., PEREIRA L.G.A., TAVARES V.C., LÓPEZ-BAUCELLS A., MAGNUSSON W.E., BACCARO F.B., BOBROWIEC P.E.D. 2021** – Use of complementary methods to sample bats in the Amazon. *Acta Chiropterologica* 23 (2) : 499-511.

**ARAUJO P. F., FREITAS A. V. L., GONÇALVES G. A. DE S. & RIBEIRO D. B. 2020** – Vertical stratification on a small scale: the distribution of fruit-feeding butterflies in a semi-deciduous Atlantic Forest in Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 1–30, doi:10.1080/01650521.2020.1728033

**ASCORRA C.F., SOLARI S., WILSON D.E. 1996** – Diversidad y ecología de los quirópteros en Pakitza (Perú) in *Manu: The Biodiversity of Southwestern Peru* : 593-625.

**AUBIN T., BOISTEL R., DAGHFOUS G., POLLET N., HERREL A., BREUIL M. 2014** – Bioacoustique de la batrachofaune guadeloupéenne : inventarisation, communication et effets des espèces invasives. CNRS-Université Paris Sud, 30 p.

**BARATAUD M. & GIOSA S. 2013** – *Eptesicus guadeloupensis* : une espèce insulaire endémique en danger ? *Le Rhinolophe* 19 : 177-187.

**BARATAUD M. & GIOSA S. 2014** – Étude acoustique des chiroptères de Guadeloupe : activité nocturne et utilisation de l'habitat. *Le Vespère* 4 : 241-252.

**BARATAUD M., GIOSA S., LEBLANC F., FAVRE P., DESMET J.-F. 2015** – Identification et écologie acoustique des chiroptères de la Guadeloupe et de la Martinique (Antilles françaises). *Le Vespère* 5 : 297-332.

**BARATAUD M., GIOSA S., ISSARTEL G., JEMIN J., LESTY M., FIARD J.-P. 2017** – Forêts tropicales insulaires et chiroptères : le cas de la Martinique (Petites Antilles – France). *Le Vespère* 7 : 411-457.

**BARATAUD M. 2020** – Écologie acoustique des Chiroptères d'Europe. Identification des espèces, étude de leurs habitats et comportements de chasse. 4ème éd. Biotope Éditions, Mèze ; Muséum national d'Histoire Naturel, Paris (collections Inventaires & biodiversité), 360 p.

**BASSET Y., 1988** – A composite interception trap for sampling arthropods in tree canopies. *Journal of Australian entomological Society*, 27 : 213-219.

**BASSET Y. 2000** – Insect herbivores foraging on seedlings in an unlogged rain forest spatial and temporal considerations. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 35 :2, 115-129.

**BASSET Y., SPRINGATE N.D., ABERLENC H. P. & DELVARE G. 1997** – A review of methods for sampling arthropods in tree in *Canopy Arthropods*. Edited by N.E. Stork, J. Adis and R.K. Didham. Published in 1997 by Chapman & Hall, London. ISBN 0 412 74900 9.

- BASSET Y., CHARLES E. & NOVOTNY V. 1999** – Insect herbivores on parent trees and conspecific seedlings in a Guyana rain forest. *Selbyana*, 20 :1, 146-158.
- BASSET Y., ABERLENC H. P., BARRIOS H., CURLETTI G., BÉRENGER J.-M., VESCO J.-P., CAUSSE P., HAUG A., HENNION A.-S., LESOBRE L., MARQUES F. & O'MEARA R. 2001** – Stratification and diel activity of arthropods in a lowland rainforest in Gabon. *Biological Journal of the Linnean Society*, 72: 585-607.
- BERNARD E. 2001** – Vertical stratification of bat communities in primary forests of Central Amazon, Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 17 : 115-126.
- BEUNEUX G., KIRSCH R., STOECKLE T., IBÉNÉ B., ALBALAT F., RIST D. 2000** – Complément d'inventaire des Chiroptères de Guadeloupe. SFEPM, Paris. Rapport, 18 p.
- BREUIL M. 2002** – *Histoire naturelle des amphibiens et reptiles terrestres de l'archipel guadeloupéen. Guadeloupe, Saint-Martin, Saint-Barthélemy*. Patrimoines Naturels 54, 339 p.
- BREVIIGNON C., 2003** – Les Papillons diurnes de la Guadeloupe (Lepidoptera, Papilionoidea, Hesperioidea). *Lambillionea*, CIII 2 juin 2003, suppl.
- CARVALHO F., FABIÁN M.E., MENEGHETI J.O. 2013** – Vertical structure of an assemblage of bats (Mammalia: Chiroptera) in a fragment of Atlantic Forest in Southern Brazil. *Zoologia* 30 (5) : 491-498.
- CHARLES E. & BASSET Y. 2005** – Vertical stratification of leaf-beetle assemblages (Coleoptera: Chrysomelidae) in two forest types in Panama. *Journal of Tropical Ecology*, 21: 329-336.
- DELAVAL M., HENRY M., CHARLES-DOMINIQUE P. 2005** – Interspecific competition and niche partitioning: example of a neotropical rainforest bat community. *Revue d'Écologie (Terre et vie)* 60 : 149-166.
- DEVRIES P. J., HAMM C. A. & FRODYCE J. A. 2016** – A standardized sampling protocol for fruit-feeding butterflies (Nymphalidae). Core Standardized methods for rapid biological field assessment. Edited by Trond H. Larsen. ISBN : 978-1\_934151-96-9
- DEWYNTER M. 2022** – Atlas cartographique des habitats favorables des Chiroptères de Guadeloupe. DEAL Guadeloupe, 35 p.
- DEWYNTER M., SCULFORT O. & JOURDAN T., 2022** – Petit guide illustré des papillons diurnes de la Guadeloupe et de ses dépendances. *GoodID Mael Dewynter*, 27 p.
- DOS SANTOS J. P., ISEHARD C. A., OLIVEIRA CARREIRA J. Y. & LUCCI FREITAS A. V. 2017** – Monitoring fruit-feeding butterfly assemblages in two vertical strata in seasonal Atlantic Forest: temporal species turnover is lower in the canopy. *Journal of Tropical Ecology*, 33: 345-355.
- ELWOOD M. D. F. & FOSTER W. A. 2004** – Doubling the estimate of invertebrate biomass in a rainforest canopy. *Nature* 429 (6991): 549-551.
- ESBÉRARD CEL., BERGALLO HG. 2010** – Foraging activity of the free-tailed bat *Molossus molossus* (Chiroptera; Molossidae) in southeastern Brazil. *Brazilian Journal of Biology* 70 (4) : 1011-1014.
- FRAYSSE A. 2013** – Contribution à l'identification morphologique et moléculaire des Chiroptères des Petites Antilles. MNHN-UMR PACEA. Rapport, 42 p.
- GAGER Y. 2018** – Le comportement de *Molossus molossus* (Pallas, 1766), une Chauve-souris néotropicale. *Symbioses* 37 : 83-88.
- GERVAIN S., JOURDAN T., LEVESQUE A., PROCOPIO L. 2022** – Création d'une VRTC entre l'Îlet Pérou et Christophe (Capesterre Belle-Eau et Goyave), État initial habitats-faune-flore. Région Guadeloupe, 138 p.
- GERVAIN S. 2023** – Pré-diagnostic Chiroptères et herpétofaune pour un projet de microcentrale hydroélectrique sur la rivière du Galion. Valorem, Caraïbes Environnement Développement

pement. Rapport, 29 p.

**GOMES D.G.E.E., APPEL G., BARBER J.R. 2020** – Time of night and moonlight structure vertical space use by insectivorous bats in a Neotropical rainforest: an acoustic monitoring study. PeerJ8:e10591, 20 p.

**GREGORIN R., BERNARD E., LOBÃO K.W., OLIVEIRA L.F., MACHADO F.S., GIL B.B., TAVARES V.C. 2017** – Vertical stratification in bat assemblages of the Atlantic Forest of south-eastern Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 33 (5) : 299-308.

**HOLLAND R.A., MEYER C.F.J., KALKO E.K.V., KAYS R., WIKELSKI M. 2011** – Emergence time and foraging activity in Palla's mastiff bat, *Molossus molossus* (Chiroptera: Molossidae) in relation to sunset/sunrise and phase of the moon. *Acta Chiropterologica* 13 (2) : 399-404.

**IBÉNÉ B., LEBLANC F., PENTIER C. 2007** – Contribution à l'étude des Chiroptères de la Guadeloupe. DIREN - ASFA - Groupe Chiroptères de Guadeloupe. Rapport final, 135 p.

**IBÉNÉ B., GOMÈS R., BELFORT L. 2014** – Contribution à la connaissance de la Sérotine de la Guadeloupe (*Eptesicus guadeloupensis*) et des autres espèces de Chiroptères de l'Archipel guadeloupéen. Résultats et Analyses des Captures au filet 2012-2013. Rapport, 105 p.

**JAKUBIKOVA L., & KADLEC T. 2015** – Butterfly bait traps versus zigzag walks: What is the better way to monitor common and threatened butterflies in non-tropical regions? *Journal of Insect Conservation*, 19(5), 911–919. doi:10.1007/s10841-015-9809-y

**JOURDAN T. PEUZIAT E., BARRÉ N., & PAVIS C. 2020** – PHALBALA Les Phasmes, ou la biodiversité apprise avec les autres. Rapport technique – Association pour l'Étude et la protection des Vertébrés et des végétaux des petites Antilles (AEVA), Petit-Bourg, Guadeloupe. Rapport AEVA n°48, septembre 2020, 72p.

**JOURDAN T., MALGLAIVE L., LE COEUR S., CONJARD S. & PAVIS C. 2022A** – Inventaire de l'entomo-

faune de Morne à Louis (Petit-Bourg) en coeur du Parc national de la Guadeloupe. Années 2021 et 2022. Association pour l'Étude et la protection de la Vie sauvage dans les petites Antilles (AEVA), Goyave, Guadeloupe. Rapport AEVA n° 49, juillet 2022 : 50 pp + annexes.

**JOURDAN T., MALGLAIVE L., LE COEUR S., CONJARD S. & PAVIS C. 2022B** – Inventaire de l'entomofaune de la Réserve Naturelle des Îles de la Petite Terre (commune de La Désirade). Années 2021 et 2022. Association pour l'Étude et la protection de la Vie sauvage dans les petites Antilles (AEVA), Goyave, Guadeloupe. Rapport AEVA n° 51, décembre 2022 : 45 pp + annexes.

**JOURDAN T., MALGLAIVE L., LE COEUR S. & PAVIS C. 2023A** – LUMIKERA - Inventaire entomologique en Guadeloupe (Grande-Terre, Basse-Terre, Marie-Galante) par piégeage lumineux et propositions de statuts de conservation. Année 2021-2022. Association pour l'Étude et la protection de la Vie sauvage dans les petites Antilles (AEVA), Goyave, Guadeloupe. Rapport AEVA n° 52, mars 2023 : 95 pp + annexes.

**JOURDAN T., PENET L., BELLANGER Y. & LELONG P. 2023** – Stick insect (Phasmatodea) from the archipelago of Guadeloupe : updates on distribution, ecology and taxonomy. *Annales de la Société Entomologique de France* (N.S.) DOI: 10.1080/00379271.2023.2209049

**KALKO E.K.V., HANDLEY C.O.JR 2001** – Neotropical bats in the canopy: diversity, community structure, and implications for conservation. *Plant Ecology* 153 : 319-333.

**LEGRENEUR P., MEURGEY F., THOMAS J. 2017** – Distribution des Anolis dans la canopée de la forêt ombrophile en coeur du Parc National de la Guadeloupe et réseaux trophiques. Société d'Histoire Naturelle l'Herminier, Université Lyon 1, Université des Antilles, INRA, Muséum d'Histoire Naturelle de Nantes, Parc national de la Guadeloupe, DEAL Guadeloupe, Petzl Fondation. 47 p.

**LEMAIRE J.-M. & JOURDAN T. 2022** – Les Zuphiini des Antilles françaises 1) le genre

*Zuphioides* : description de *Zuphioides grandisterrae* (Coleoptera, Harpalinae). *Le Coléoptériste* 25 (1) : 9-13

LI X. & WIENS J. L. 2023 – Estimating global biodiversity: the role of cryptic insect species. *Systematic Biology* 72 (2) : 391-403.

LIM B.K., ENGSTROM M.D. 2001 – Bat community structure à Iwokrama Forest, Guyana. *Journal of Tropical Ecology* 17 (5) : 647-665.

MARQUES J.Y., PEREIRA M.J.R. PALMEIRIM J.M. 2016 – Patterns in the use of rainforest vertical space by Neotropical aerial insectivorous bats: all the action is up in the canopy. *Ecography* 39 (5) : 476-486.

MASSON D., BREUIL A., BREUIL M., LÉBOULENGER F., LEUGÉ F., MASSON C. 1994 – La place des Chiroptères dans la dissémination, par endophytosporie, des plantes forestières de la Guadeloupe. SFPEM. Rapport final, 45 p.

MCCAIG, T., SAM, L., NAKAMURA, A., & STORK, N. E. 2020 – Is insect vertical distribution in rainforests better explained by distance from the canopy top or distance from the ground? *Biodiversity and Conservation* 29 (3) : 1081–1103. doi:10.1007/s10531-019-01927-0

MEURGEY F. 2016 – Bee species and their associated flowers in the French West Indies (Guadeloupe, Les Saintes, La Désirade, Marie-Galante, St Barthelemy and Martinique) (Hymenoptera, Anthophila, Apoidea). *Annales de la Société Entomologique de France* (N.S.), 52 (4) : 209-232.

MEURGEY F. & PICARD L. 2011 – *Les Libellules des Antilles françaises*. Collection Parthénope. Éditions Biotope et Publications Scientifiques du Muséum, 440 p.

MEURGEY F. & RAMAGE T., 2020 – Challenging the Wallacean shortfall: A total assessment of insect diversity on Guadeloupe (French West Indies), a checklist and bibliography. *Insecta Mundi*, 0786: 1-183.

MCCRACKEN G.F., GILLAM E.H., WESTBROOK J.K., LEE Y-F., JENSEN M.L., BALSLEY B.B. 2008 – Brazilian free-tailed bats (*Tadarida brasiliensis*:

*Molossidae*, Chiroptera) at high altitude : links to migratory insect populations. *Integrative and Comparative Biology* 48 (1) : 107-118.

NAVARRO M.M. 2014 – Vertical stratification on insectivorous bats ensembles in Central Amazon. Rapport, 35 p.

OLAYA-RODRÍGUEZ M.H., PÉREZ-TORRES J., LONDOÑO-MURCIA M.C. 2019 – Use of the forest strata by bats according to wing morphology and habitat complexity in a fragment of tropical dry forest (Colombia). *Journal of Bat Research & Conservation* 12 (1): 83-91.

PAARMANN W. & STORK N. E. 1987 – Canopy fogging, a method of collecting living insects for investigations of life history strategies. *Journal of Natural History*, 21: 563-566.

PEREIRA M.J.R., MARQUES J.T., PALMEIRIM J.M. 2010 – Vertical stratification of bat assemblages in flooded and unflooded Amazonian forests. *Current Zoology* 56 (4) : 469-478.

PUKER A., CORREA C. M. A., SILVA A. S., SILVA J. V. O., KORASAKI V., GROSSI P. C. 2020 – Effects of fruit-baited height on flower and leaf chafer scarab beetles sampling in Amazon rainforest. *Entomological Science* (2020): doi: 10.1111/ens.12418

REX K., MICHENER R., KUNZ T.H., VOIGT C.C. 2011 – Vertical stratification of Neotropical leaf-nosed bats (Chiroptera: Phyllostomidae) revealed by stable carbon isotopes. *Journal of Tropical Ecology* 27 : 211-222.

ROUSTEAU A., PORTECOP J., ROLLET B. 1996 – Carte écologique de la Guadeloupe. ONF-UAG-PNG-CGG, 20 p.

SCHULZE C. H., LINSÉNMAIR K. E. & FIEDLER K. 2001 – Understorey versus canopy: patterns of vertical stratification and diversity among Lepidoptera in a Bornean rain forest. *Plant Ecology*, 153: 133-52.

SILVA I., ROCHA R., LÓPEZ-BAUCELLS A., FARNEDA F.Z., MEYER C.F.J. 2020A – Effects of forest fragmentation on the vertical stratification of Neotropical Bats. *Diversity* 12 (67) : 15 p.

**SILVA R.C., SILVEIRA M., VERDE R.Z. 2020b** – Vertical stratification of phyllostomid bats assemblage (Chiroptera, Phyllostomidae) in a forest fragment in Brazilian Southwestern Amazon. *Neotropical Biology and Conservation* 15 (2): 107-120.

**STORK N. E. 2018** – How many species of insects and other terrestrial arthropods are there on earth ? *Annual Review of Entomology*, 63: 31-45.

**STUMPNER A., DAN A., SCHINK M., GUBERT S., HUGEL S. 2013** – True katydid (Pseudophyllinae) from Guadeloupe: Acoustic signals and functional considerations of song production/ *Journal of Insect Science* 1, 16 p.

**THIEL S., TSCHAPKA M., HEYMAN E.W., HEER K. 2020** – Vertical stratification of seed-dispersing vertebrate communities and their interactions with plants in tropical forests. *Biological Reviews* 96 (2) : 454-469.

**THUROW A., BEUCHER Y., ANGIN B. 2023** – Étude sur les traits de vies des chauves-souris guadeloupéennes patrimoniales et sensibles au risque de mortalité avec les éoliennes. Valorem, EXEN, Ardops Environnement. Rapport, 77 p.

**TOUROULT J. & POIRIER E. 2012** – Inventaire entomologique des ZNIEFF de Martinique. Mission 2011 pour le compte de la DEAL Martinique. Rapport de la Société entomologique Antilles-Guyane, n°2012-I, 53 pages, non publié.

**TOUROULT J., POIRIER E., DEKNUYDT F. & ROMÉ D. 2013** – Inventaire entomologique des ZNIEFF de Martinique. Mission 2012 pour le compte de la DEAL Martinique. Rapport de la Société entomologique Antilles-Guyane, n°2013-3, 54 pages, non publié.

**TOUROULT J., POIRIER E., DEKNUYDT F., ROMÉ D., RAVAT P. & LUCAS P.-D. 2014** – Inventaire entomologique des ZNIEFF de Martinique. Mission 2013 pour le compte de la DEAL Martinique. Rapport de la Société entomologique Antilles-Guyane, n°2014-1, 46 pages + annexes, non publié.

**TOUROULT J., POIRIER E., BRAUD J., DEKNUYDT F., DUMBARDON-MARTIAL E., MOULIN N., RAMAGE T. & ROMÉ D. 2015** – Inventaire entomologique des ZNIEFF de Martinique et de la réserve de la Caravelle. Mission 2014 pour le compte de la DEAL Martinique. Rapport de la Société entomologique Antilles-Guyane, n°2015-1, 66 pages + annexes, non publié.

**TOUROULT J., POIRIER E., MOULIN N., DEKNUYDT F., DUMBARDON-MARTIAL E., RAMAGE T. & ROMÉ D. 2016** – Inventaire entomologique des ZNIEFF de Martinique. Missions 2015-2016 pour le compte de la DEAL Martinique. Rapport de la Société entomologique Antilles-Guyane, n°2016-1, 60 pages + annexes, non publié.

**TOUROULT J., POIRIER E., MOULIN N., DEKNUYDT F., DUMBARDON-MARTIAL E., RAMAGE T. & ROMÉ D. 2017** – Inventaire entomologique des ZNIEFF de Martinique. Mission 2016 pour le compte de la DEAL Martinique. Rapport de la Société entomologique Antilles-Guyane, n°2017-1, 74 pages + annexes, non publié.

**TOUROULT J., POIRIER E., MOULIN N., DEKNUYDT F., DUMBARDON-MARTIAL E., RAMAGE T., LUCAS P.-D. & ROMÉ D. 2018** – Inventaire entomologique des ZNIEFF de Martinique. Campagne de terrain 2017. Rapport de la Société entomologique Antilles-Guyane, n°2018-1, 78 pages + annexes, non publié.

**TOUROULT J., POIRIER E., MOULIN N., DEKNUYDT F., DUMBARDON-MARTIAL E., RAMAGE T. & ROMÉ D. 2019** – Inventaire entomologique des ZNIEFF de Martinique. Campagne de terrain 2018. Rapport de la Société entomologique Antilles-Guyane, n°2019-1, 65 pages + annexes, non publié.

**TOUROULT J., POIRIER E., MOULIN N., COULIS M., DEKNUYDT F., DUMBARDON-MARTIAL E., LUPOLI R., RAMAGE T. & ROMÉ D. 2020** – Inventaire entomologique des ZNIEFF de Martinique. Campagne de terrain 2019. Rapport de la Société entomologique Antilles-Guyane, n°2020-1, 68 pages + annexes, non publié.

**TOUROULT J., POIRIER E., MOULIN N., DEKNUYDT F., DUMBARDON-MARTIAL E., LEMAIRE J.-M., LUPOLI R. & RAMAGE T. 2021** – Inventaire ento-

mologique des ZNIEFF de Martinique. Campagne de terrain 2020. Rapport de la Société entomologique Antilles-Guyane, n°2021-1, 65 pages + annexes, non publié.

**TOUROULT J., POIRIER E., MOULIN N., DEKNUYDT F., DUMBARDON-MARTIAL E., LEMAIRE J.-M., LUPOLI R. & RAMAGE T. 2022** – Inventaire entomologique des ZNIEFF de Martinique. Campagne de terrain 2021. Rapport de la Société entomologique Antilles-Guyane, n°2022-1, 59 pages + annexes, non publié.

**TOUROULT J., POIRIER E., & DEKNUYDT F. 2022** – Deux nouveaux longicornes de Martinique et divers signalements des Petites Antilles (Coleoptera, Cerambycidae). *Bulletin de la Société Entomologique de France* 127 (4) : 337-347.

**TOUROULT J., POIRIER E. & JOURDAN T. 2023A – INVENTAIRE ENTOMOLOGIQUE 2020 ET 2022** : Réserve Biologique Dirigée Nord Grande Terre, Guadeloupe. Rapport de la SEAG, 2023-01, 49 p.

**TOUROULT J., POIRIER E., LEMAIRE J.-M., LUPOLI R., RAMAGE T. & JOURDAN T. 2023B** – Étude des Coléoptères des forêts de la Basse Terre (Guadeloupe). Rapport technique pour le Parc national de Guadeloupe, 27 pages + annexes.

**TOUROULT J., POIRIER E., MOULIN N., DEKNUYDT F., DUMBARDON-MARTIAL E., LEMAIRE J.-M., LUPOLI R. & RAMAGE T. 2023C** – Inventaire entomologique de la canopée et du sous-bois des forêts du Nord-Est de la Montagne Pelée. Rapport de la Société entomologique Antilles-Guyane, n°2023-02, 66p. [non publié]

**TOUROULT J. POLLET M. & PASCAL O. 2018** – Overview of Mitaraka survey: research frame, study site and field protocols. *Zoosystema* 40 (13) : 327-365.

**TOUROULT J. & WITTÉ I. 2020** – Beer, wine, or fruit juice: which is best ? A case study of bait efficiency to sample saproxylic beetles (Coleoptera) in an oak woodland. *The Coleopterist Bulletin* 74 (4) : 763-771.

**UICN COMITÉ FRANÇAIS, OFB & MNHN 2021** – La Liste rouge des espèces menacées en France – Chapitres Faune de Guadeloupe. Paris, France.

**WEBER M.M., STEINDORFF DE ARRUDA J.L., AZAMBUJA B.O., CAMILOTTI L.C., CÁCERES N.C. 2011** – Resources partitioning in a fruit bat community of the southern Atlantic Forest, Brazil. *Mammalia* 75: 217-255.

**WILLIAMS T.C., IRELAND L.C., WILLIAMS J.M. 1973** – High Altitude Flights of the Free-Tailed Bat, *Tadarida brasiliensis*, Observed with Radar. *Journal of Mammalogy* 54 (4) : 807-821.

**YTHIER E. MALGLAIVE L. & JOURDAN T., 2022.** The Scorpions of Petite Terre, Guadeloupe, Lesser Antilles with description of a new species of *Oiclus* Simon, 1880 (Scirpiones, Buthidae, Diplocentridae). *Bulletin de la Société Entomologique de France* 127 (2) : 187-201.

### Pour citer cet article :

**GERVAIN, S. & T. JOURDAN. 2025.** Chiroptères et entomofaune en canopée et sous-bois de forêt tropicale antillaise. *Plume de naturalistes* 9 : 105-198.

Pour télécharger tous les articles de Plume de Naturalistes:  
[www.plume-de-naturalistes.fr](http://www.plume-de-naturalistes.fr)

ISSN 2607-0510

# Annexes

# Annexe 1 :

## Cortèges de chiroptères par site

### Explications relatives aux représentations graphiques

Les **Figure 50**, **Figure 51** et **Figure 52** présentent la composition et la stratification verticale des cortèges chiroptérologiques sur les neuf sites étudiés. Elles illustrent également la hauteur des strates arborée et arbustive (traits noirs pleins ou pointillés selon le taux de couverture), la hauteur des deux microphones (microphone haut : carrés rouges, microphone bas : rectangles rouges) ainsi que la hauteur moyenne entre les deux microphones (Hmoy, trait rouge).

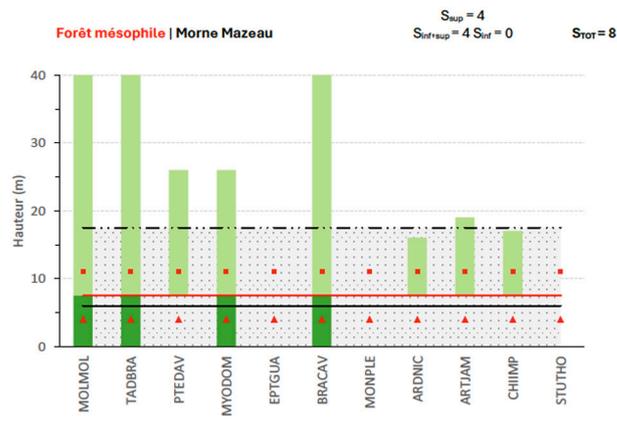
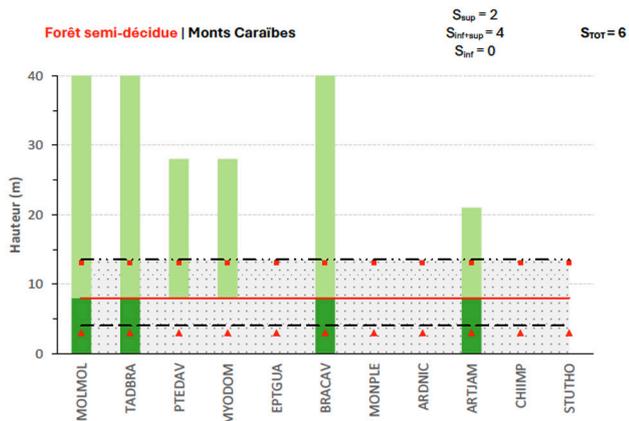
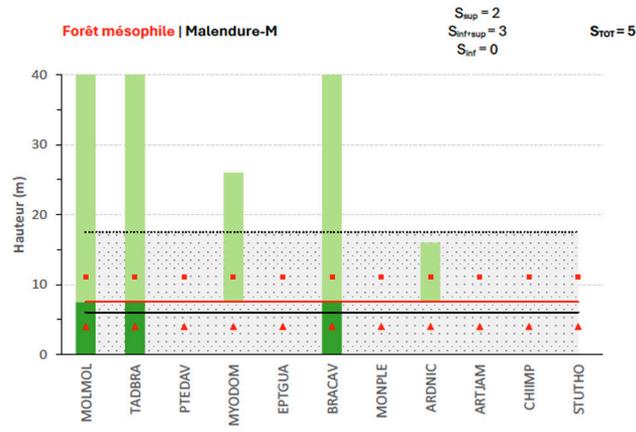
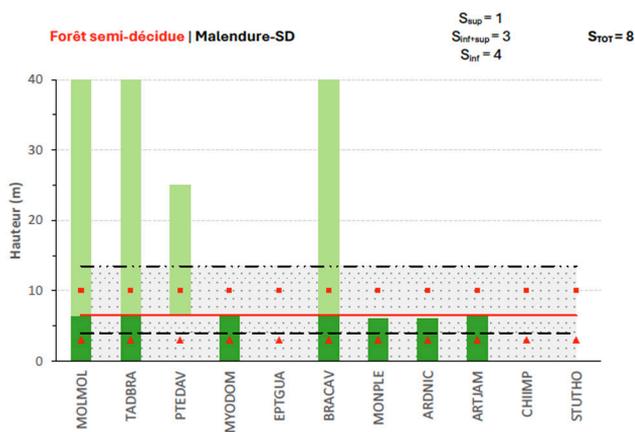
La présence d'une espèce en dessous de Hmoy (inf) est figurée par un rectangle vert foncé. La présence d'une espèce au-dessus de Hmoy (sup) est figurée par un rectangle vert clair. Le nombre d'espèces présentes en strate inférieure (SINF), en strate supérieure (SSUP), dans les deux strates (SINF+SUP) et le nombre total d'espèces (STOT) sont indiqués.

Chaque rectangle est centré verticalement sur la hauteur du microphone ayant détecté l'espèce. La hauteur du rectangle dépend de la distance de détection spécifique, elle-même conditionnée par la densité de la végétation (Tableau 6 p. 20). Le taux de couverture de la strate arbustive est utilisé pour déterminer la distance de détection des espèces évoluant en dessous de Hmoy. Le taux de couverture de la strate arborée est utilisé pour détermi-

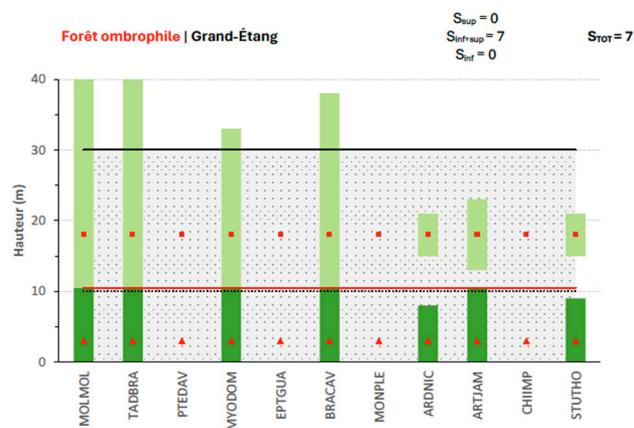
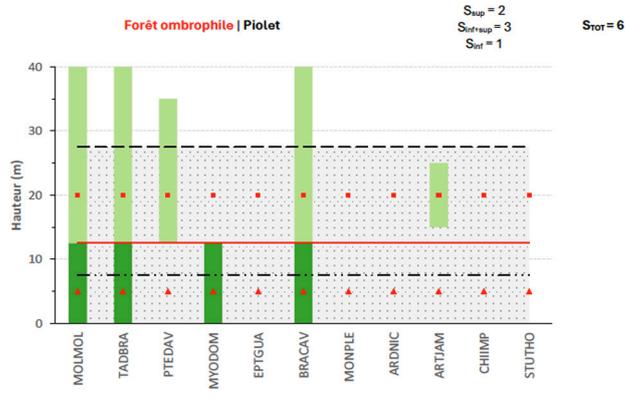
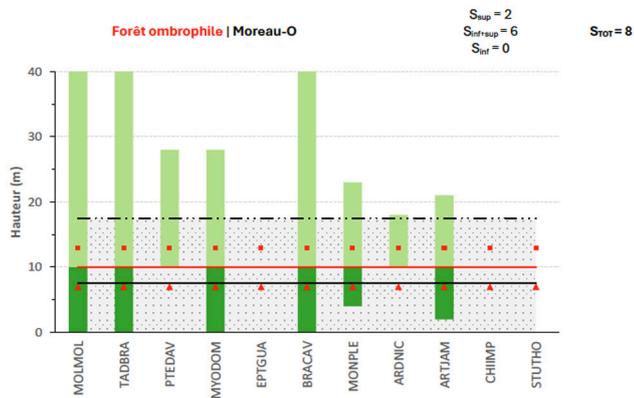
ner la distance de détection des espèces évoluant au-dessus de Hmed. Les taux de couverture de 0-25% et 25-50% sont considérés comme du « sous-bois clair » tandis que les taux de 50-75 % et 75-100 % sont considérés comme du « sous-bois dense ».

Lorsque la distance de détection est supérieure à la hauteur du microphone bas, alors le rectangle « inf » est borné par le sol dans sa limite inférieure. Lorsque la distance de détection est supérieure à la différence de hauteur entre le microphone bas et Hmoy, alors le rectangle « inf » est borné par Hmoy dans sa limite supérieure. Lorsque la distance de détection est supérieure à la différence de hauteur entre Hmoy et le microphone haut, alors le rectangle « sup » est borné par Hmoy dans sa limite inférieure. Pour les espèces dont la distance de détection est importante, la limite supérieure du rectangle « sup » est limitée à 40 m pour assurer une bonne lisibilité des graphiques.

*Nota Bene* : Pour chaque séquence enregistrée, il est impossible de déterminer la hauteur de vol de l'individu au sein de la strate où il a été détecté. Les rectangles « inf » et sup » représentent donc la gamme de hauteurs de vol possible pour chaque espèce.

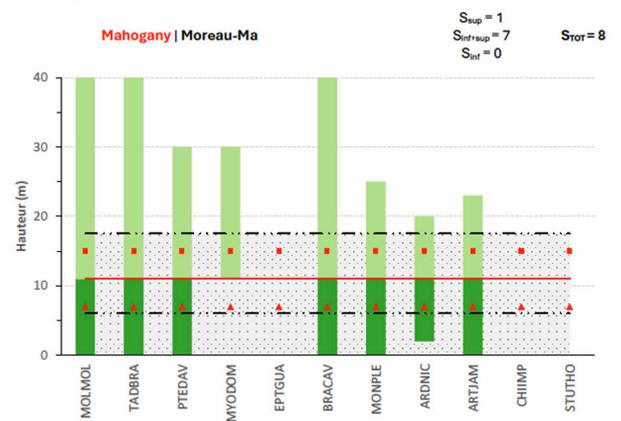
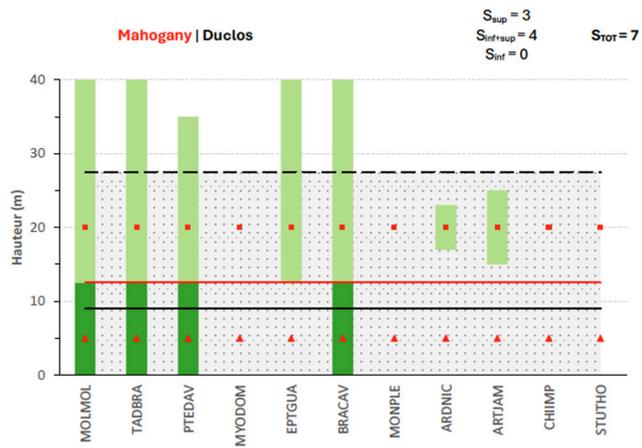


**Figure 50 :** Composition et stratification des cortèges chiroptérologiques en forêt semi-décidue et en forêt mésophile



**Figure 51 :** Composition et stratification des cortèges chiroptérologiques en forêt ombrophile

**Légende :** ■ inf ■ sup ▲ Micro bas ■ Micro haut — Hmoy ..... 0-25% - - 25-50% - - - 50-75% — 75-100%

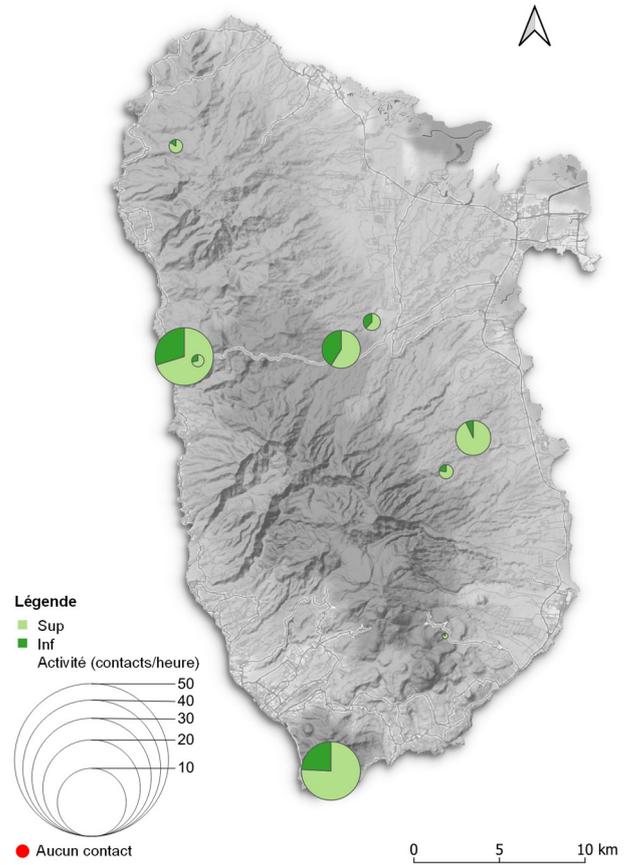


**Figure 52 :** Composition et stratification des cortèges chiroptérologiques en forêt ombrophile

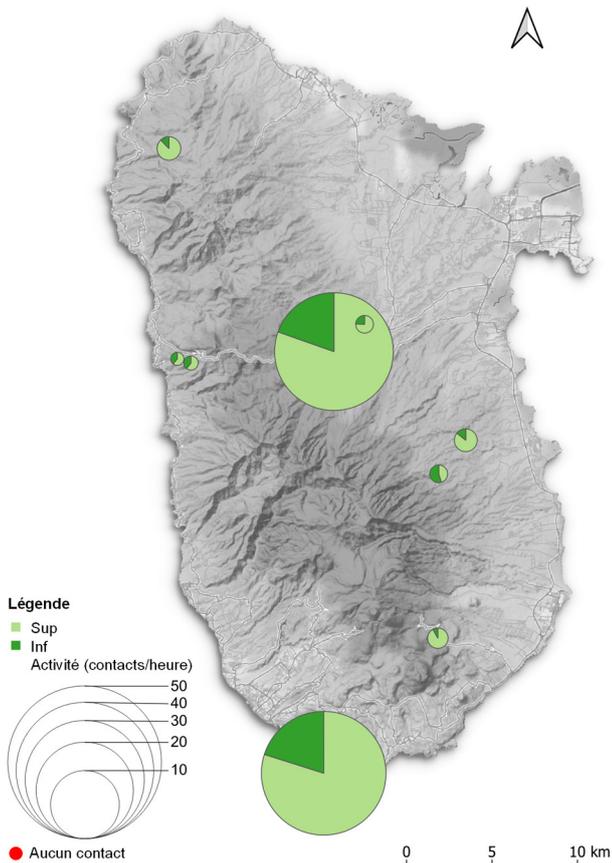
**Légende :**  inf  sup  Micro bas  Micro haut  Hmoy  0-25%  25-50%  50-75%  75-100%

# Annexe 2 : Cartographie des niveaux d'activité des Chiroptères

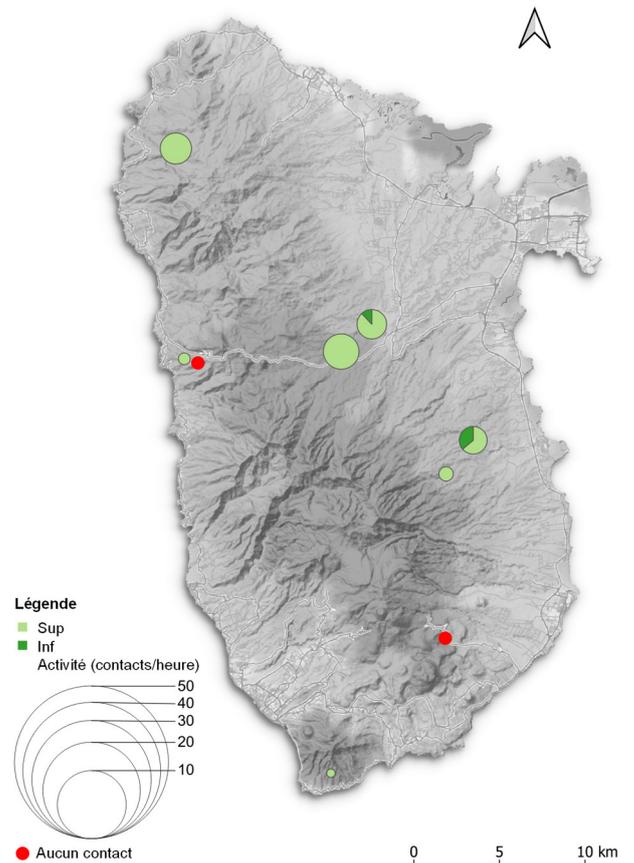
*Tadarida brasiliensis*



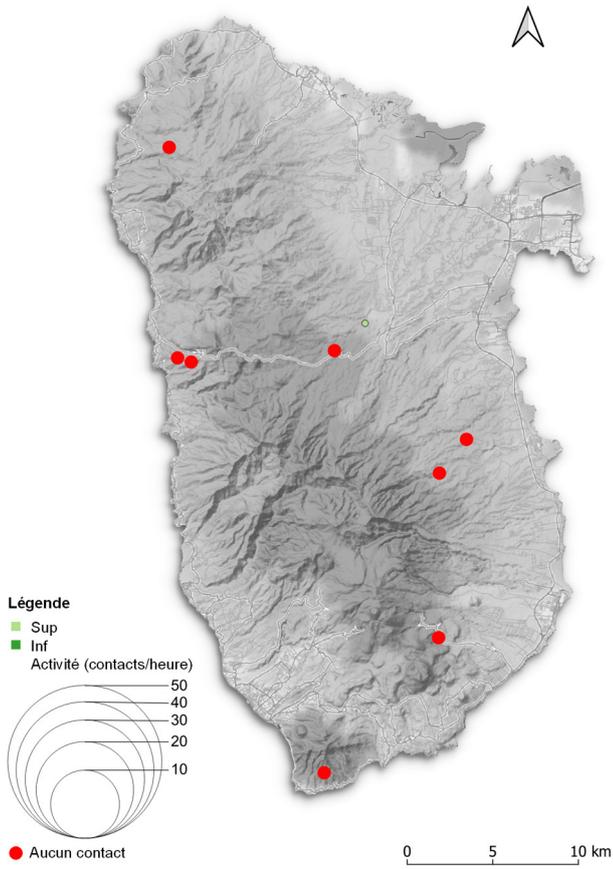
*Molossus molossus*



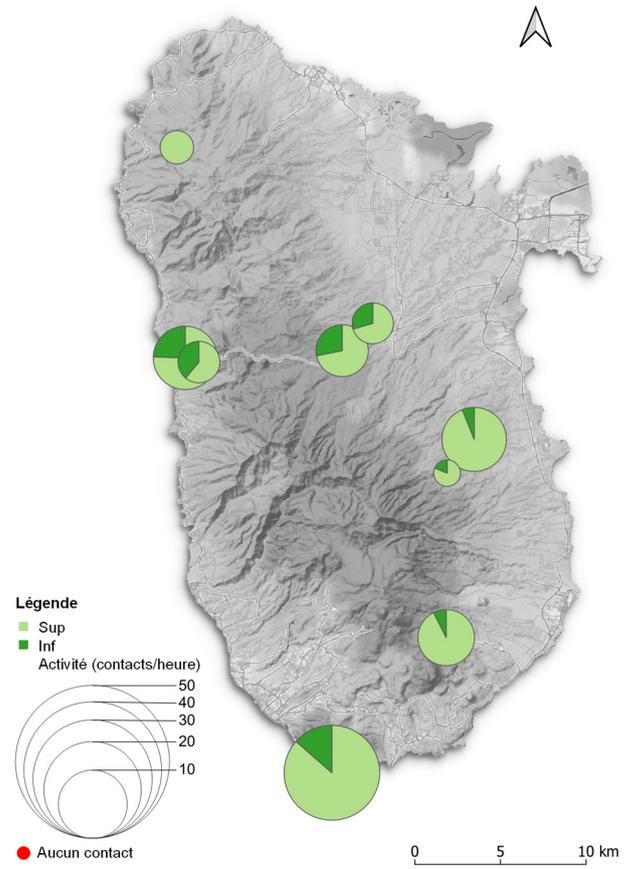
*Pteronotus davyi*



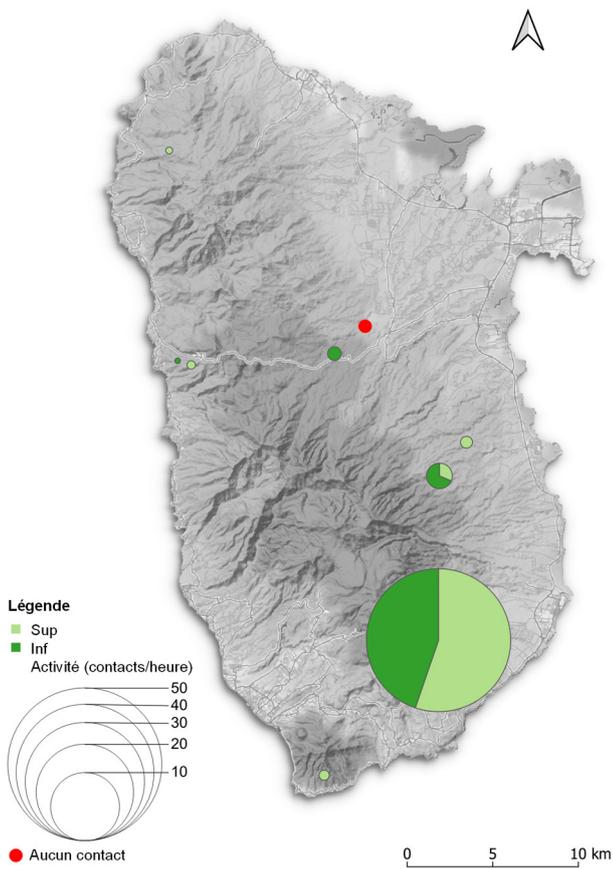
*Eptesicus guadeloupensis*



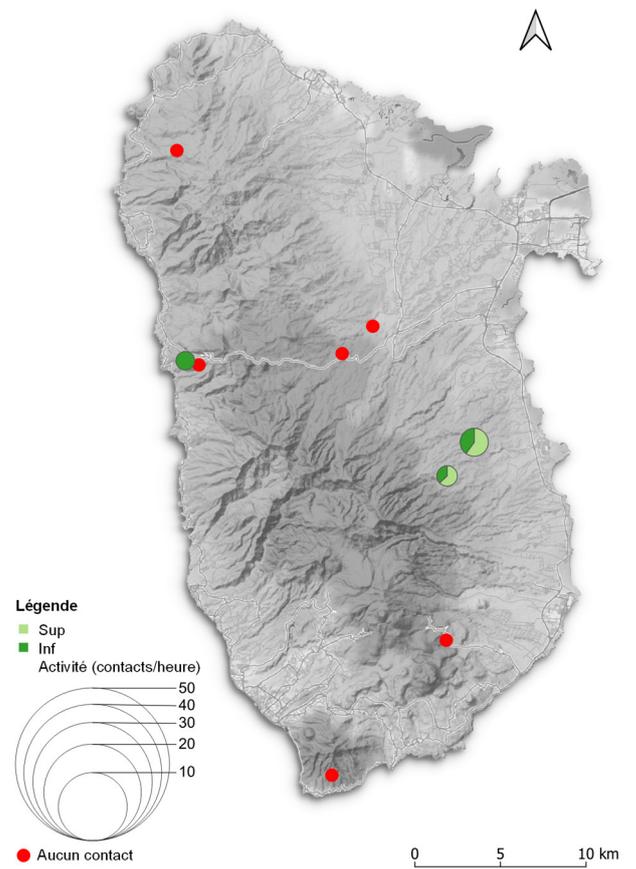
*Brachyphylla cavernarum*



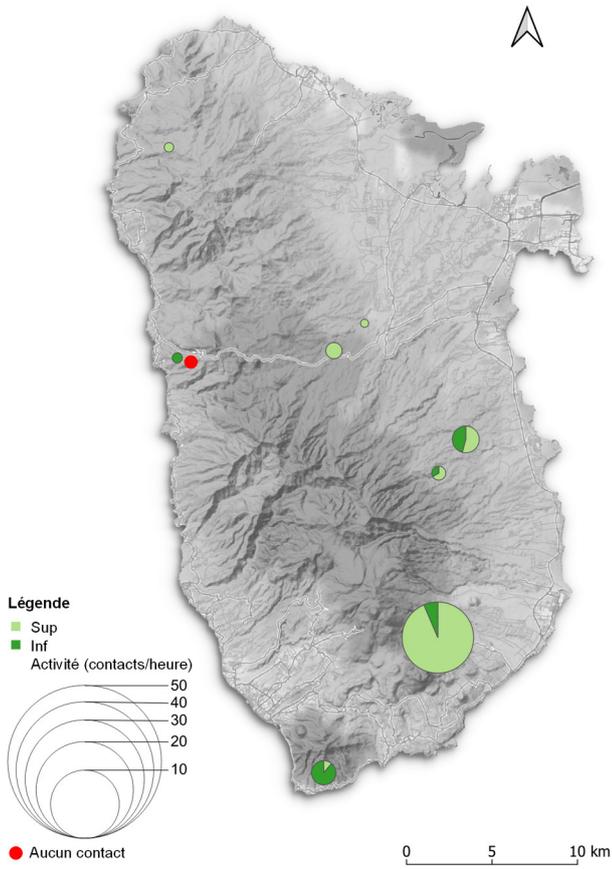
*Myotis dominicensis*



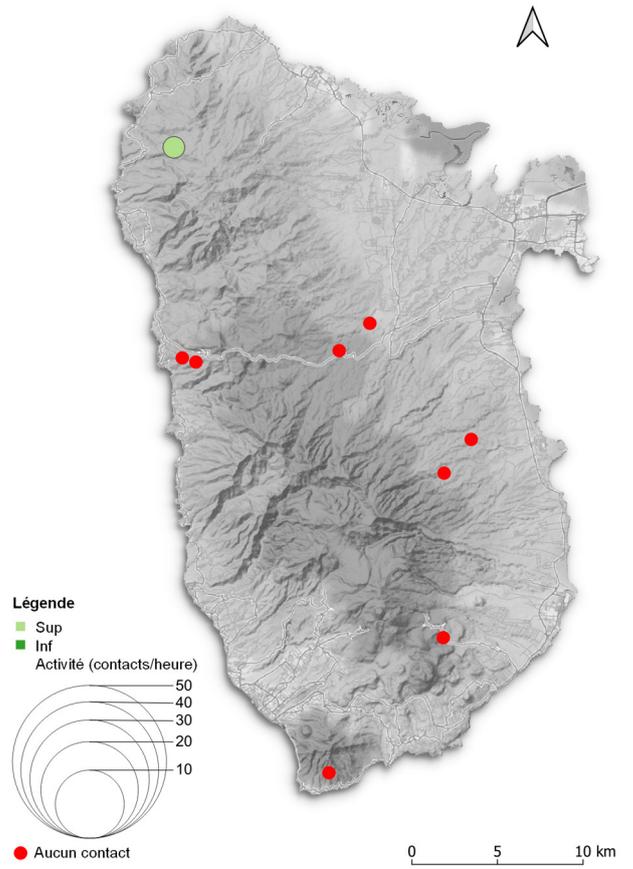
*Monophyllus plethodon*



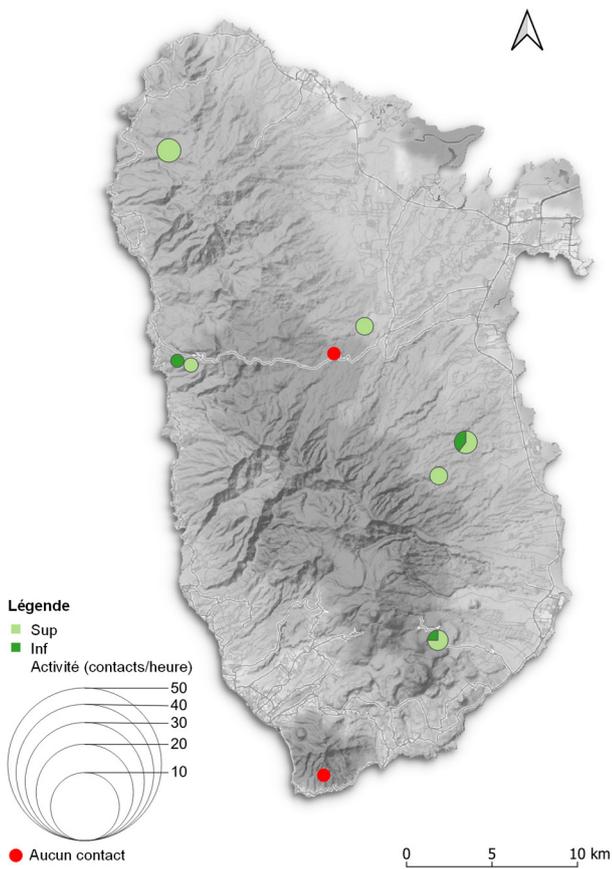
*Artibeus sp.*



*Chiroderma improvisum*



*Ardops nichollsi*



*Sturnira thomasi*

