biotope
Agence
Amazonie
Caraïbes

Le statut de conservation de *Bothrops lanceolatus*

Maël Dewynter, Vincent Rufray
avec la participation de Nathalie Dewynter & Sylvain Ursenbacher

Novembre 2012

Liberté • Égalité • Fraternité
RÉPUBLIQUE FRANÇAISE
DEAL Martinique

Cette étude a été réalisée pour le compte de la DEAL Martinique.

Nous tenons à remercier vivement **Julien Mailles** et **Cyrille Barnerias** (DEAL Martinique) qui nous ont fait l'honneur de nous confier cette étude. Au-delà du suivi administratif du dossier, ils se sont impliqués dans la recherche de témoignages et ont contribué à renseigner la base de données qui fonde cette étude.

Les agents de l'**Office National des Forêts** (ONF - Direction Régionale de la Martinique) ont apporté une aide très précieuse tout au long de l'étude, que ce soit par la transmission de localités précises ou par des prélèvements de tissus pour les analyses génétiques. Nos remerciements particuliers à **Rodrigue Doré** (ONF Martinique) et **Sébastien Batifoulier** (ONF Martinique), mais également à tous les agents qui leur ont transmis leurs données.
Jordy Reynes et **Rémi Ksas** de la société **Latoxan** nous ont fourni avec beaucoup d'enthousiasme leurs localités de captures. Cette étude leur doit beaucoup.

Les clubs de canyoning, en particulier les membres de l'Association **An Kanion La-Madinina** (Manon, Thierry, Richard, Marylou, Nicolas, Nathalie et Alexandre) ainsi que Sophie Sutter du **Bureau de la randonnée et du canyoning** nous ont fourni leurs observations.

Merci à Philippe Clery, Olivier Bristol et aux habitants de Rivière Pilote et du François (Bois Soldat) qui nous ont guidé dans des secteurs très favorables et à qui nous devons nos observations dans la nature.

Comité scientifique et technique

Les experts suivants ont été contactés pour intégrer un comité scientifique et technique chargé de valider toutes les étapes du projet. Nous proposons qu'ils soient destinataires des différents rapports d'études et qu'ils contribuent à améliorer les protocoles : **Jean-Raphaël Gros-Désormeaux** (Chercheur IRD/UAG) ; **Stéphane Kaidomar** (Service des urgences du CHU de Fort-de-France) ; **Dabor Résière** (Service des urgences du CHU de Fort-de-France) ; **Julien Mailles** (DEAL-Martinique) ; **Rodrigue Doré** (ONF Martinique) ; **Michel Tanasi** (Parc Amazonien de Guyane) ; **Antoine Fouquet** (CNRS Guyane - phylogéographie) ; **Benoît de Thoisy** (Institut Pasteur de la Guyane) ; **Sylvain Ursenbacher** (Université de Bâle, Suisse) ; **Jordy Reynes** (Latoxan) ; **Rémi Ksas** (Latoxan) ; **Kévin Pineau** (Biotope - Expert faune & Biostatisticien).

Liberté • Égalité • Fraternité
RÉPUBLIQUE FRANÇAISE
Direction de l'Environnement, de l'Aménagement et du Logement
MARTINIQUE

biotope

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

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

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

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

Prospections
Maël Dewynter, Vincent Rufray, Nathalie Dewynter

Cartographie & analyses
Maël Dewynter, Audrey Thonnel, Ludovic Salomon, Kévin Pineau

Rédaction & mise en page
Maël Dewynter

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

Fond cartographique
IGN (convention ONF-Biotope)

INTRODUCTION

Le Trigonocéphale (*Bothrops lanceolatus*) est l'un des rares vertébrés endémique de la Martinique. A l'instar de la sous-espèce du Moqueur gorge-blanche (*Ramphocinclus brachyurus brachyurus*), d'*Allobates chalcopis* ou de la Couresse (*Liophis cursor*), c'est une espèce à forte valeur patrimoniale dont la conservation représente un enjeu prioritaire pour la Martinique.

Wüster *et al*. (2002) ont démontré que le "Fer-de-lance" de la Martinique était un serpent **endémique**, parvenu aux Antilles par dispersion trans-océanique depuis l'Amérique du Sud puis en Martinique à partir de Sainte-Lucie, il y a entre 3,1 et 6,5 millions d'années, écartant ainsi l'hypothèse d'une introduction volontaire par l'Homme.

Comme la plupart des espèces qui cumulent insularité et endémisme, les populations de Fer-de-lance font face à des pressions croissantes. L'aménagement du territoire peu soucieux des milieux naturels, agissant probablement en synergie avec une prédation par des espèces introduites (mangouste, notamment) et les changements climatiques, ont installé un contexte très défavorable à la survie des espèces insulaires.

Face à ce constat, la DEAL Martinique a confié à l'agence Biotope Amazonie-Caraïbes, dans le cadre d'une convention de recherche, cette étude sur l'état de conservation des populations de *Bothrops lanceolatus* en Martinique.

Pour répondre aux attentes de la DEAL, une démarche en 7 étapes a été proposée :

❶
Mise en place d'un comité scientifique et technique.

❷
Etat des lieux de la distribution du Trigonocéphale.
Outils : enquêtes, entretiens, SIG
Rendu ⇢Cartographie de la répartition.

❸
Modélisation de la répartition à partir des occurrences récentes.
Outils : Variables environnementales (SIG), Algorithme MaxEnt (Maximum d'Entropie).
Rendu ⇢modélisation de niche présentant les secteurs les plus favorables à la survie du Bothrops ; Statut UICN (liste rouge)

❹
Etude, à titre exploratoire, de la phylogéographie du Trigonocéphale.
Outils : prélèvement de tissus sur 4 à 10 individus par populations ; séquençage de gènes mitochondriaux et nucléaires.
Rendu : Structuration génétique : la population est-elle génétiquement homogène (brassage génétique, expansion récente) ou y a t'il une structure génétique nette (clades bien distincts selon les régions) ?

❺
Evaluation de la probabilité de détection des Bothrops.
Outils : missions de terrains dans les secteurs les plus favorables (encadrement d'un stage de Master 2)
Rendu : Probabilité de détection, effort de prospection à fournir pour un suivi, évaluation du coût d'un suivi à long terme.

❻
Etude de l'histoire démographique et de la structure de la population de Bothrops lanceolatus.
Outils : prélèvement de tissus d'une 50aine d'individus ; séquençage de gènes mitochondriaux et nucléaires.
Rendu : Description de l'historique des populations (déclin : datation et quantification), migrations (flux de gènes), etc.

❼
Propositions de mesures conservatoires.
Outils : Intégration des résultats des précédentes étapes (répartition, modèle de distribution, génétique, probabilité de détection, etc.)
Rendu : Proposition de mesures conservatoires (proposition de sites prioritaires pour la conservation du *Bothrops*, proposition de statut de protection réglementaire, proposition de protocole de suivi à long terme pour évaluer l'impact des mesures conservatoires).

Etat des lieux de la distribution du Trigonocéphale

L'évaluation du statut de conservation d'une espèce peut faire appel, lorsque les données sont disponibles, à la comparaison à un état de référence ancien. Peu d'espèces disposent de données quantitatives historiques permettant d'apprécier l'évolution de ses populations à travers le temps. Toutefois, dans le cas du Trigonocéphale, l'existence d'une littérature ancienne et détaillée, en particulier le travail remarquable du Dr. Rufz (1859), nous offre un état des lieux précieux suggérant un déclin de l'espèce entre le début du 19ème et le début du 21ème siècle.

Données historiques

Rufz (1859) cite ainsi quelques 2.400 trigonocéphales tués dans l'enceinte du Fort Desaix (à Fort-de-France) entre 1818 et 1825 ! A Basse-Pointe, dans l'habitation Pécoul, 600 trigonocéphales ont été tués la première année d'exploitation sur 40 carrés de terre (soit environ 100 ha) et 300 la seconde année. A Fort Saint-Louis, une trentaine de trigonocéphales a été tuée dans l'enceinte seule du presbytère en 7 années. Citons également un maximum de 22 *Bothrops* tués en une semaine dans un carré de canne à sucre (environ 2,6 ha), au Saint-Esprit.
Ces informations indiquent donc des densités élevées avec parfois plus de 8 trigonocéphales à l'hectare (8,5 ind./ha à Saint-Esprit en une semaine). Une estimation rigoureuse des densités de l'espèce au 19ème siècle à partir des données historiques relevées n'est pas envisageable compte-tenu de la nature des données. Il est toutefois intéressant (ou néanmoins possible) d'indiquer que la moyenne du nombre de Trigonocéphales tués par hectare à Basse-Pointe semble être passée de 6 individus la première année d'exploitation à 3 individus pour la seconde année. De même, le relevé du nombre d'individus tués à Fort de France, dans l'emprise du Fort Desaix, entre 1818 et 1821 (370 adultes) permet d'effectuer une estimation grossière d'une densité d'adultes de Trigonocéphale s'élevant à plus de 7 ind./ha/an. Si l'on compte les vipéraux, on obtient - sur 7 années - une moyenne de 27 ind./ha/an !
Certains secteurs de la Martinique semblaient donc accueillir, dans les années 1820, des densités considérables comprises entre 6 et 8 individus/ha/an.
Une prime destinée à encourager la destruction des trigonocéphales est instituée vers 1842 (France Antilles du 03/08/78) et au tournant du siècle, vers 1890, la mangouste est introduite en Martinique pour notamment "lutter contre le serpent".
Dans le premier quart du siècle dernier, Amaral (1923) affirme que le Trigonocéphale a été éradiqué consécutivement à l'introduction de la mangouste en Martinique. Cependant, au début du 20ème siècle, il est fait mention de l'extermination de plus de 700 Trigonocéphales en à peine 3 mois sur l'habitation Anse Couleuvre (Palcy, 2009). Lazell (1964) montre que le Trigonocéphale est toujours présent en Martinique et estime que si l'espèce a subi le déclin suggéré par Amaral (1923) dans le premier quart du 20ème siècle, ses effectifs se sont reconstitués et consolidés pendant les quarante années qui ont suivi (période 1923-1964).

Données récentes

Les données de capture à la prime entre 1960 et 2002 ont été rendues publiques, notamment dans la presse locale. Elles révèlent qu'en 1960, quelques 6000 trigonocéphales sont tués annuellement et remis à la gendarmerie. Le nombre de serpents tués culmine en 1970 avec 12 000 captures enregistrées. Depuis, ce nombre ne cesse de décroitre avec environ 4000 captures au début des années 80, un millier dans les années 90 et moins de 500 captures au tournant du millénaire.
Il y a une décennie, on note entre 250 et 400 captures par an sur l'ensemble de la Martinique. Rappelons qu'il y a environ 200 ans, 600 trigonocéphales étaient tués en un an sur seulement 100 ha de l'habitation Pécoul !
Si la valence écologique du Trigonocéphale paraît large (on le retrouve hors des milieux naturels comme dans les plantations de canne et dans des secteurs anthropisés), ce qui suggèrait que ses populations présentent une forte capacité de résilience, les chiffres cités précédemment montrent un déclin continu des effectifs depuis (au moins) les années 70. Les données fournies par la gendarmerie, l'ONF et le Conseil Général sont cependant à interpréter avec précautions car elles ne proviennent pas d'un mode d'échantillonnage standardisé : il s'agit de serpents capturés lorsqu'une prime à la tête était en vigueur et on peut raisonnablement imaginer que les difficultés croissantes à se faire payer cette prime puis son interruption définitive sont en partie responsables de la chute apparente des effectifs capturés de 1970 à 2002. Quoiqu'il en soit, ces données associées aux témoignages récents de chasseurs de serpents, mettent en évidence une raréfaction du *Bothrops lanceolatus* et soulignent l'intérêt de mener une étude approfondie sur le statut de ses populations.

Méthodologie

Le Trigonocéphale est manifestement une espèce de plus en plus difficile à observer sur le terrain (Gros-Desormeaux & Tanasi, communication. pers.).
Avec une probabilité de détection (probabilité d'observer l'espèce dès lors que sa présence est attestée dans une station) *a priori* très faible, les méthodes classiques d'estimation de taille de population (Capture, Marquage & Recapture - CMR) risquent de s'avérer peu appropriées à l'évaluation de l'état de santé des populations du Trigonocéphale. Une méthode alternative, basée sur la **probabilité d'occupation de sites** (site occupancy) pourrait être plus adaptée, mais elle méritera une analyse préalable de la **probabilité de détection** dans plusieurs stations nécessitant un long travail de terrain.

Cette première étude s'est focalisée sur la **caractérisation de l'habitat de prédilection du Trigonocéphale**. En faisant appel à un outil moderne, la **modélisation de niche écologique** et en s'appuyant sur des observations récentes, il est possible d'élaborer une carte des secteurs les plus favorables à la présence de l'espèce.

Avant d'aller plus avant dans la méthodologie, il convient d'apporter des précisions sur la modélisation de niche, les avantages et les défauts de la méthode.
La modélisation de niche utilise le principe de corrélation entre des localités de présence et des variables environnementales. Pas à pas, la contribution de chaque variable environnementale (pluviométrie, température, type de végétation, niveau d'anthropisation, etc.) est testée. Cela permet de dégager un modèle - c'est-à-dire une représentation théorique - de la niche écologique fondamentale d'une espèce.
La niche fondamentale est une construction multidimensionnelle (chaque variable est une dimension) qui intègre l'ensemble des conditions abiotiques et biotiques dans lesquelles la population d'une espèce peut se maintenir.
De nombreuses variables contribuent à un degré ou à un autre, à délimiter cette niche fondamentale. Cependant, dans la pratique, la prise en compte de quelques variables clés permet une bonne approximation de la niche écologique.
Modéliser la niche fondamentale consiste donc à déterminer les variables significatives. Il est alors possible de projeter les zones favorables sur une carte.

Il est important de noter qu'un modèle de niche fondamentale n'est pas une carte de répartition. Il arrive d'ailleurs fréquemment que des localités où l'espèce est connue se situent dans des secteurs considérés peu favorables par le modèle. Le modèle ne doit donc pas être considéré comme une représentation fidèle de la répartition de l'espèce, mais plus comme un outil d'aide à la décision. Quels sont les secteurs les plus favorables à au Trigonocéphale (qui justifieraient un statut réglementaire) ? Quels sont les secteurs à prospecter pour trouver de nouvelles populations ? Où peut-on concentrer l'effort d'étude pour un suivi de la population ? Quelles sont les zones à risques (morsure) pour les populations humaines ? Autant de questions qui peuvent être abordées à l'aide de la modélisation de niche.

Dans la pratique, il est rare que la répartition d'une espèce épouse parfaitement sa niche fondamentale. De nombreux facteurs (historiques : perturbations passées, anciennes barrières géographiques, mais également la compétition entre espèces ou la présence de prédateurs, etc.) contraignent l'aire de distribution et empêchent l'espèce de coloniser l'ensemble des secteurs favorables. On parle alors de niche écologique réalisée.

Afin de modéliser la répartition du Trigonocéphale, nous avons d'une part regroupé dans une base de données **65 localités récentes** (période 2007-2012) et d'autre part généré **une trentaine de couches d'informations géographiques environnementales.**

<u>Localités récentes du Trigonocéphale</u>

Les localités précises rassemblées dans la base de données s'appuient sur les sources suivantes : données personnelles, agents de l'ONF, ouvriers de plantations agricoles, "chasseurs" de serpents, associations de canyoning et de randonnée. Latoxan nous a fourni l'ensemble des données de ses deux campagnes de 2007 et 2009. Les blogs internet et les articles de presse (France Antilles) disponibles en ligne ont été étudiés. Enfin, des témoignages de naturalistes ont permis de compléter la base de données.

Certaines données, en particulier les localités de morsures de patients suivis par le CHU de Fort-de-France n'ont pas encore été intégrées à la base.

Modélisation de la répartition

La modélisation de la distribution a fait appel à un jeu de variables bioclimatiques issues du projet **WorldClim** (*http://www.worldclim.org/*), ainsi qu'a des variables décrivant le milieu (modèle numérique de terrain, pentes, degré d'anthropisation, proximité d'eau courante, type de végétation).
WorldClim regroupe un ensemble de données climatiques, à une **résolution spatiale d'un kilomètre carré**. Ces données ont été rééchantillonées en pixel d'1 ha et utilisées comme covariables pour la modélisation de la niche écologique du Trigonocéphale.

source : WorldClim

Température
BIO1 : Température annuelle moyenne
BIO2 : Amplitude thermique quotidienne (moyenne mensuelle (max temp - min temp))
BIO3 : Isothermality (BIO2/BIO7) (* 100)
BIO4 : Saisonalité de la Température (standard deviation *100)
BIO5 : Température maximum du mois le plus chaud
BIO6 : Température minimum du mois le plus froid
BIO7 : Amplitude thermique annuelle (BIO5-BIO6)
BIO8 : Température moyenne du quartier le plus humide
BIO9 : Température moyenne du quartier le plus sec
BIO10 : Température moyenne du quartier le plus chaud
BIO11 : Température moyenne du quartier le plus froid
Pluviométrie
BIO12 : Précipitations moyennes annuelles
BIO13 : Précipitations du mois le plus humide
BIO14 : Précipitations du mois le plus sec
BIO15 : Saisonalité des précipitations (Coefficient of Variation)
BIO16 : Précipitations du quartier le plus humide
BIO17 : Précipitations du quartier le plus sec
BIO18 : Précipitations du quartier le plus chaud
BIO19 : Précipitations du quartier le plus froid

source : IFN (Inventaire forestier national)

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

Autres sources de données

DEAL : réseau hydrographique, bâtiments.
SRTM 90 m Nasa : élévation, pentes, orientation des pentes.

Corrélation entre variables

Nous avons testé sous R et à l'aide du logiciel ENMTool la corrélation entre les variables susceptibles d'être appliquées au modèle.
Alors que les 17 variables de milieux sont peu ou pas corrélées, certaines variables bioclimatiques présentent de fortes corrélations.
Ainsi, à l'échelle d'une très petite région comme la Martinique, où les gradients altitudinaux sont notables, les températures tendent à être de simple fonctions linéaires de l'altitude. **Les variables Bio1 à Bio11, liées à la température, sont donc fortement corrélées entre elles et fortement corrélées à l'élévation**.
Bio12 à Bio19 sont des **variables de pluviométrie** également fortement corrélées entre elles. Dans ces conditions, il est difficile de distinguer la contribution précise de chaque variable.
Nous avons donc opté pour une réduction du nombre de variables pour alléger le modèle, en ne gardant que quelques variables bioclimatiques. Plusieurs modèles ont été testés en intervertissant les variables, mais les résultats demeurent finalement très proches.

22 variables parmi 33 ont été confrontées aux localités de présence à l'aide du logiciel de modélisation de niche **MaxEnt** (***Maximum Entropy Modeling*** : *http://homepages.inf.ed.ac.uk/lzhang10/maxent.html*).
Un modèle de la distribution du Trigonocéphale est donc proposé et analysé (Figures 1 et 2). La figure 2 met en exergue les secteurs les plus favorables à la présence du serpent et nous permet de discuter du statut de conservation UICN.

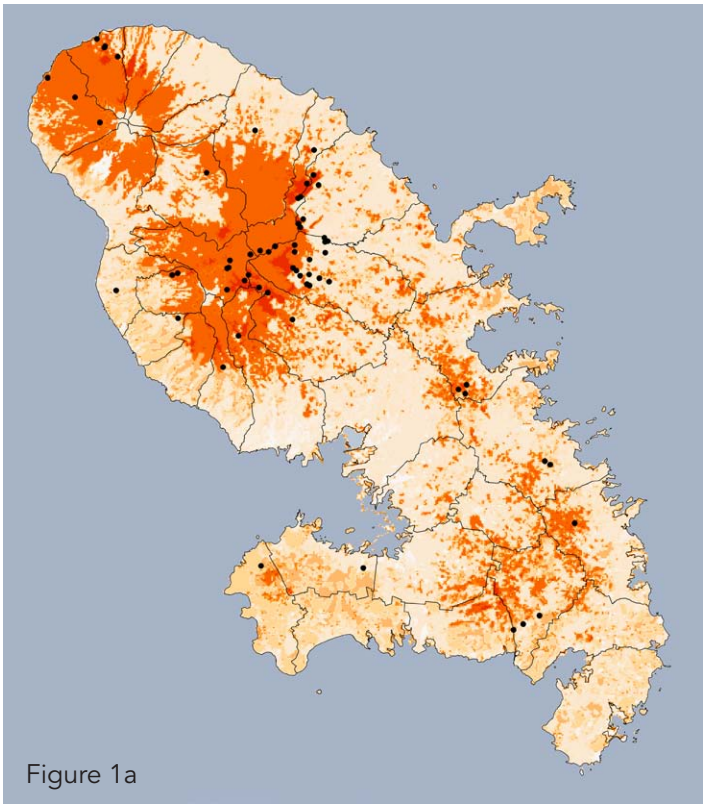


Figure 1a

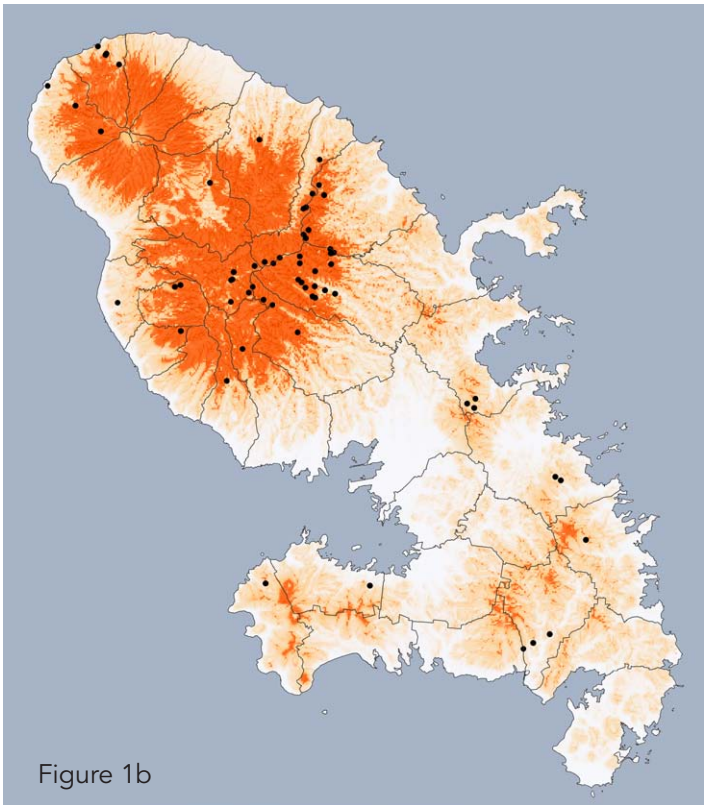


Figure 1b

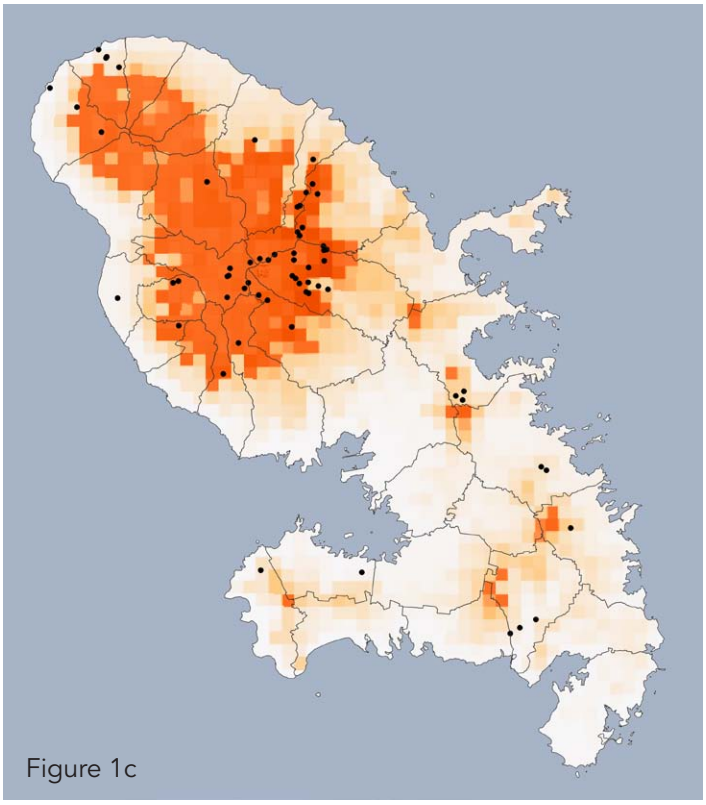


Figure 1c

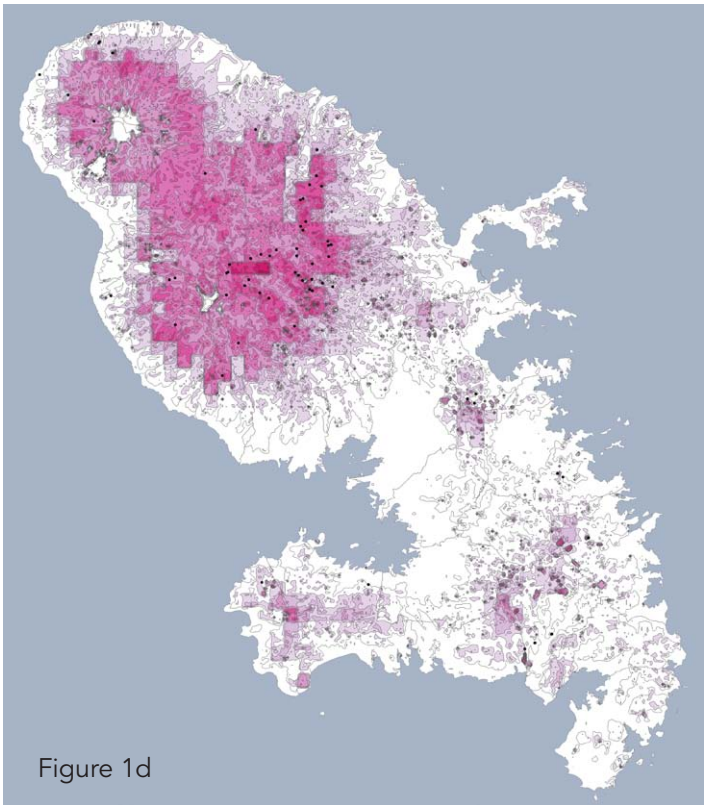


Figure 1d

Figure 1 : Modèles de distribution du Trigonocéphale basé sur les variables suivantes :

a - Types forestiers et taux d'urbanisation (10 variables)
b - Elévation, pente, linéaire de rivière, taux d'urbanisation
c - Variables bioclimatiques (19 variables)
d - Modèle synthétique reprenant les 22 variables dont la contribution aux modèles (a, b, c) est la plus importante.

Modélisation de niche & aire de distribution

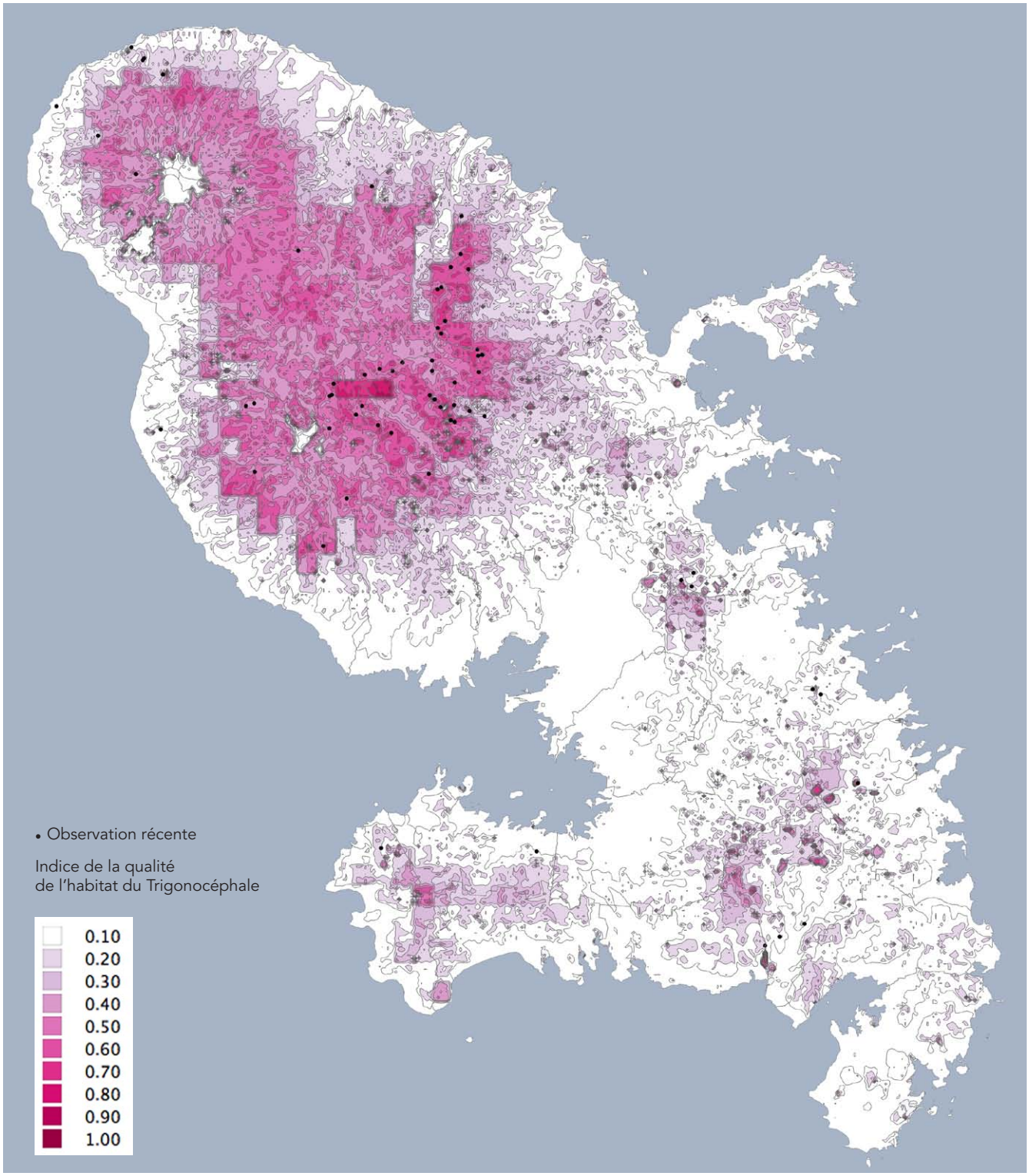
Différents modèles, faisant appel à des "familles de variables" ont été testés pour dégager celles dont la contribution était significative. Les figures 1a à 1c illustrent ces modèles (types de végétation et urbanisation ; altitude, pentes et disponibilité en eau courante ; variables bioclimatiques).
On constate un patron global commun aux trois modèles. Ceci peut s'expliquer notamment par les corrélations altitude/température et pluviométrie/type de végétation. De chacun des trois modèles, nous avons sélectionné les variables à plus forte contribution. Un nouveau modèle synthétique (Figure 1d & Figure 2) a alors été généré à partir des 22 variables suivantes : l'altitude, le linéaire de cours d'eau dans chaque cellule, la surface de 15 différents types forestiers, le taux d'urbanisation, l'amplitude thermique quotidienne (Bio2), la température moyenne du quartier le plus froid (Bio11), les précipitations du quartier le plus humide (Bio16) et les précipitations du quartier le plus froid (Bio19).

Le modèle synthétique, présenté en Figure 2 permet de constater que les grands massifs de la Montagne Pelée-Mont Conil et des Pitons du Carbets forment un vaste ensemble dont les habitats sont éminemment favorables au Trigonocéphale ; les secteurs forestiers de moyenne altitude présentant le meilleur indice de qualité. Les secteurs de haute altitude, avec une végétation non forestière, paraissent peu favorables.

Au sud d'une ligne Le Robert-Fort-de-France, la répartition parait beaucoup plus morcelée avec des secteurs favorables restreints, isolés dans une matrice peu "avenante". On distingue cependant trois ensembles collinéens assez étendus susceptibles de maintenir des populations du Trigonocéphale : le secteur du Morne de la Plaine et du Morne Gardier au sud-ouest, le secteur allant de la Montagne du Vauclin à Sainte-Luce et le secteur Duchêne-Belle-âme-Morne Serpent.
En dehors de ces trois régions, de nombreuses petites enclaves isolées paraissent également favorables au Trigonocéphale.

L'une des interprétations de ce modèle est l'éclatement de l'aire de répartition en quatre "populations" disjointes. La population du nord présente probablement un état de conservation correct tandis que les trois populations du sud paraissent fragmentées et fragilisées. Ces constats sont appuyés par les témoignages convergents reccueillis pendant la mission, à savoir le sentiment d'un déclin continu du Trigonocéphale dans le sud et d'une relative constance des observations du serpent dans le nord.

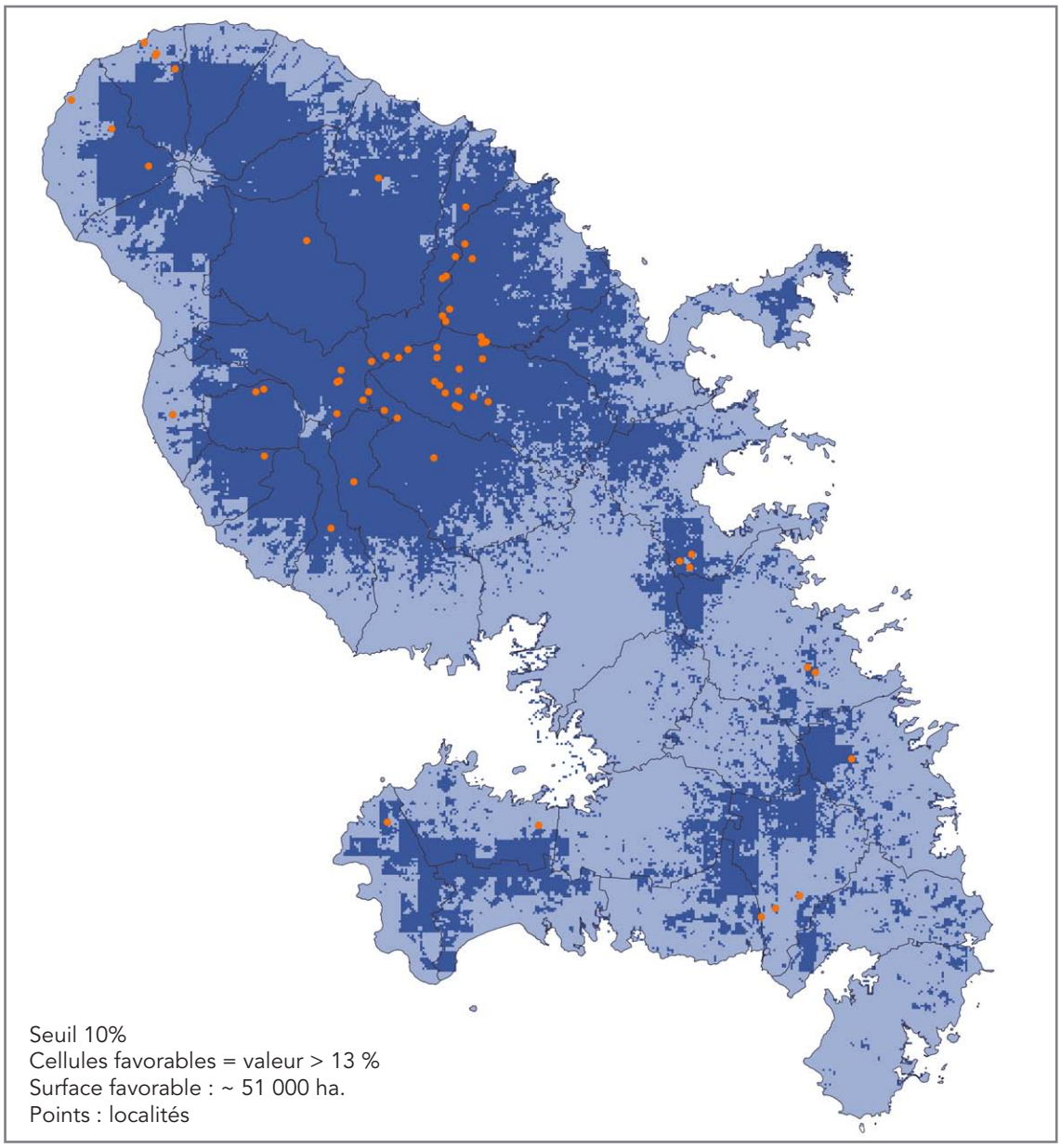
Figure 2 : Modèle synthétique de la distribution du Trigonocéphale.
La densité de couleur exprime un indice de qualité de l'habitat.



Représentation graphique et seuils

Afin de faciliter l'interprétation du modèle, nous faisons figurer ci-dessous (Figure 3) **une représentation** "binaire" de la répartition qui permet de distinguer des zones "favorables" de zones "défavorables". **Ce type de représentation impose de fixer un seuil de favorabilité sous lequel une cellule sera considérée comme défavorable.** Trois types de seuils sont généralement appliqués : le LPT (Lowest Presence Threshold), qui considère comme favorable toute zone dont la probabilité de présence est au moins égale à la plus faible probabilité où nous disposons d'une donnée de présence. Dans notre modèle, toute cellule de probabilité supérieure à 5 % apparaîtra alors comme favorable au Trigonocéphale. L'approche est cependant trop conservatrice car elle considère que toute cellule où l'espèce a été observée lui est favorable. Dans la pratique, il arrive que des individus soient observés dans des secteurs peu favorables (individus erratiques). Nous estimons donc que ce seuil est bien trop bas et nous préférons, comme le conseillent Pearson *et al*. (2007), appliquer un seuil sous lequel sont rejetées 10 % des plus basses valeurs prédites : en imposant ce seuil, les zones favorables sont celles dont la valeur est supérieure à 13 %.

Figure 3 : Secteurs les plus favorables à la présence du Trigonocéphale



Seuil 10%
Cellules favorables = valeur > 13 %
Surface favorable : ~ 51 000 ha.
Points : localités

Interprétation de la niche écologique

La modélisation de niche écologique est un outil très pratique pour estimer l'aire de distribution d'espèces dont la probabilité de détection est faible.
L'algorythme MaxEnt a ainsi été testé avec succès sur des espèces très difficiles à observer comme les geckos *Uroplatus* de Madagascar (Pearson *et al.* 2007). Bien qu'il soit conseillé d'utiliser au moins 30 localités, 5 localités permettent parfois de développer un modèle robuste. Il semble, enfin, que le bénéfice de nouvelles données atteigne un plateau autour de 50 localités.
Dans le cas de notre étude, nous disposions de 65 localités, ce qui a permis d'utiliser 25 % des localités (soit 16 localités choisies aléatoirement) pour tester le modèle sans pour autant l'affaiblir. Les 49 autres localités ont permis de monter le modèle.
Avec une valeur d'AUC (Area Under Curves) de 0.94, le modèle est considéré comme très bon (Swets, 1988 ; Baldwin, 2009). Nous pouvons donc considérer la carte comme un bon estimateur de la répartition de l'espèce ; les zones de plus forte probabilité constituant des secteurs où l'espèce a le plus de chance de se maintenir. Le cas échéant, ces secteurs sont de bons candidats à des zones réglementées.

La modélisation de niche permet d'explorer l'influence des variables sur la répartition du Trigonocéphale.

Tout d'abord, on note que la probabilité de présence du Trigonocéphale diminue avec le taux d'urbanisation (pourcentage bâti par ha). Cette variable contribue cependant très peu au modèle ce qui suggère que le trigonocéphale s'adapte aux environnements anthropisés avec un bâti dispersé.
L'altitude contribue pour beauccoup à expliquer la répartition de l'espèce qui préfère les secteurs supérieurs à 200 voir 400 m d'élévation. La proximité de cours d'eau est également un critère essentiel.
Parmi les 15 types forestiers testés, les forêts humides et les plantations de Mahogany (gagnées sur les forêts humides) sont de loin les plus favorables.
Mais l'essentiel de la contribution au modèle de niche écologique est dû à des variables climatiques dont les gradients semblent influencer la répartition de l'espèce. Les secteurs les plus pluvieux et les plus frais étant plus favorables à l'espèce.
De façon synthétique, on peut donc conclure que l'espèce trouve son optimum écologique dans les forêts humides des étages montagneux et collinéens. Le Trigonocéphale semble peu sensible à la secondarisation des milieux naturels car les plantations de Mahogany et l'habitat humain dispersé lui conviennent. C'est donc une espèce susceptible de survivre dans un habitat raisonnablement fragmenté dès lors que le couvert forestier maintient des températures fraîches et que la pluviométrie reste importante.

Proposition d'un statut de conservation UICN

Selon les seuils appliqués, la superficie des terrains favorables à la présence du Trigonocéphale se situe dans une fourchette de 280 à 500 km^2 ce qui représente entre 25% et 50 % de surface de la Martinique.

Mais le fait qu'un milieu naturel soit favorable à une espèce n'est pas systématiquement gage d'un bon état de santé de ses populations. Au contact de l'Homme, le Trigonocéphale est pratiquement systématiquement éliminé, que ce soit à proximité des habitations, dans les forêts aménagées ou encore dans les exploitations agricoles.
La fragmentation, notamment dans le sud et en périphérie du secteur nord, constitue ainsi une menace pour l'espèce : ces petites populations isolées sont certainement plus vulnérables que les grandes populations du nord qui disposent encore de vastes secteurs peu fréquentés par l'Homme.

L'appartenance d'un taxon à l'une des catégories du groupe "menacé" de la Liste rouge (En danger critique, En danger et Vulnérable) de l'UICN s'établit par une grille d'analyse qui fait appel à des critères standards (UICN France, 2011).

Dans la cas du Trigonocéphale, deux critères croisés permettent de proposer un statut de conservation : la répartition géographique et

la réduction de la population estimée sur 10 ans.

Répartition géographique

Avec "**une zone d'occurence (B1) inférieure à 5000 km²**" (la superficie de la Martinique est de l'ordre de 1100 km²) et "**une zone d'occupation (B2) inférieure à 500 km²**", le Trigonocéphale est candidat à l'une des catégories "menacée" de l'UICN.
Nous ne disposons cependant pas d'éléments permettant de juger de la réduction de son aire de répartition. En revanche, certains chiffres disponibles suggèrent une réduction drastique de la population ces dernières décennies.

Réduction de la population sur 10 ans.

Deux menaces pèsent sur le Trigonocéphale : la pression de prédation par l'Homme fragilise les populations particulièrement dans les secteurs fragmentés, et de façon plus sourde, les changements climatiques sont susceptibles de modifier l'enveloppe climatique favorable au Trigonocéphale et donc de réduire les surfaces favorables.
La destruction quasi-systématique du Trigonocéphale est illustrée d'une part par les chiffres fournis par la gendarmerie (tableau 1) et d'autre part par les témoignages des agents de l'ONF et des exploitations forestières. Les articles de presse témoignent également d'une fierté de la population face à l'éradication du serpent.

Notons qu'en 1978, malgré le doublement de la prime à la tête qui passe de 5 Fr à 10 Fr, le chiffre des captures ne cesse de baisser.
Les données comparées des décennies 1990 et 2000 montrent une chute de l'ordre de 50 % des captures.
Bien que ces chiffres soient à interpréter avec précaution, ils démontrent une baisse régulière des captures depuis le début des années 1960 : les données de la décennie 2000 ne représentent ainsi que 5% des données de capture de la décennie 1960.

Ces chiffres alarmants - que l'on peut considérer comme un "**indice d'abondance adapté au taxon** (critère b)" démontrent une "**réduction de la population, déduite, dans le passé, dont les causes n'ont peut-être pas cessé** (critère A2)".

Dès lors, l'espèce répond aux critères :
A2 (b) > 50%
B1 < 5000 km²
B2 < 500 km² assorti d'un déclin continu (critère b) du nombre d'individus matures (critère v).

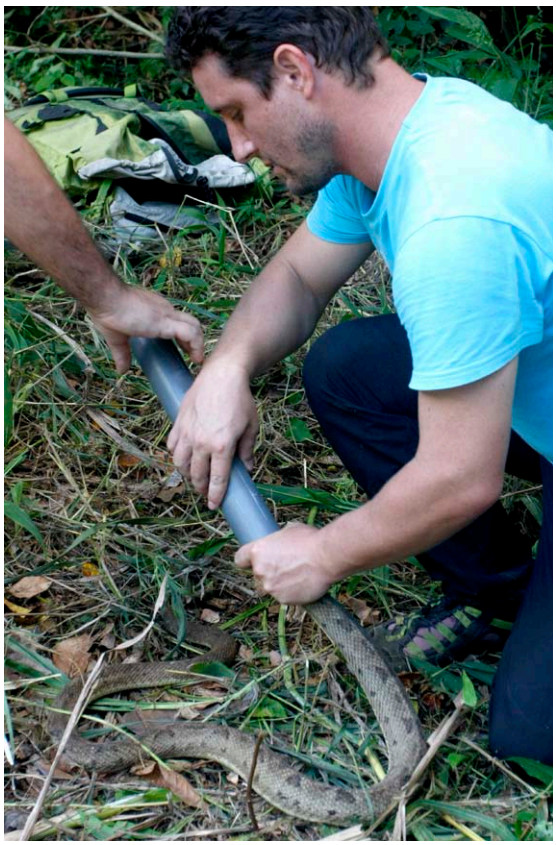
Nous considérons donc pertinent de classer l'espèce dans la catégorie **Vulnérable** de l'UICN.

Année	Nombre
1960	6107
1961	5776
1962	7521
1963	8314
1964	7982
1965	7231
1966	8297
1967	9902
1968	10246
1969	10009
1970	11636
1971	12030
1972	8000
1973	7575
1974	6244
1975	5972
1976	4447
1977	4028
1978	3999
1979	4354
1980	3810
1981	3293
1982	3265
1983	3706
1984	3504
1985	2994
1986	4395
1987	2432
1988	2889
1989	3379
1990	1030
1991	692
1992	1286
1993	1135
1994	1218
1995	1367
1996	1073
1997	766
1998	214
1999	194
2000	614
2001	262
2002	386

Tableau 1 : Nombre de captures à la prime de Trigonocéphales. Source : France Antilles.

Manipulation d'un Trigonocéphale pour un prélèvement de tissus.
Deux trigonocéphales ont été manipulés pour les besoins de l'étude. La capture et la manipulation se font à l'aide d'un crochet à serpent et d'une longue pince pour minimiser le risque de morsure. Le trigonocéphale est ensuite maintenu dans un tube en PVC.
Les 5 autres biopsies ont été obtenues sur des individus morts (conservés au congélateur ou mommifiés).

Photos : Nathalie Dewynter



Manipulation d'un Trigonocéphale pour un prélèvement de tissu.
Un tiers de la longueur du *Bothrops* est maintenu dans un tube en PVC dont le diamètre est légèrement supérieur à celui du corps du corps. La manipulation est donc sans danger.
Quatre à cinq prélèvements d'écailles ventrales sont réalisés à l'aide de ciseaux fins et conservés dans de l'alcool à 95° en vue d'analyses génétiques.
Le serpent est ensuite relâché.

Photos : Nathalie Dewynter

Phylogéographie

Par Sylvain Ursenbacher

Le but de cet aspect du projet était de déterminer si plusieurs groupes génétiques historiques étaient présents au sein des populations de Trigonocéphale en Martinique. Pour cela, neuf biopsies ont été réalisées sur des animaux vivants ou trouvés morts et ces échantillons ont été transmis à l'Université de Bâle (Department of Environmental Sciences, Section of Conservation Biology) pour analyse de l'ADN mitochondrial. Après extraction de l'ADN total par des méthodes standards (produits Qiagen), une partie du cytocrhome b, du ND4 et du 16S (des zones de l'ADN mitochondrial régulièrement utilisées pour la phylogéographie des serpents) ont été amplifiés et séquencés suivant le protocole décrit dans Ursenbacher et al. (2008) et Pook et al. (2000).

Des résultats ont été obtenu que pour 4 des échantillons (2 étant encore en cours d'analyse), les amplifications ne fonctionnant pas toujours avec des échantillons dégradés. Avec les séquences déjà obtenues (plus particulièrement du ND4), très peu de mutations ont été observées entre les échantillons analysés. En effet, seulement un maximum de 2 mutations (sur 830 bp) ont été observées, soit 0.2%. Les séquences actuellement obtenues pour le cytochrome b tendent aussi à montrer une grand similitude génétique des individus. Le 16S, zone en général moins variable, présente aucune différence entre les spécimens analysés.

Ce manque de différence suggère qu'une seul unité génétique soit présente chez le Trigonocéphale en Martinique.

L'hypothèse d'une colonisation relativement récente, ou l'occurrence d'une forte réduction de la taille de la population peut aussi être émise puisque très peu de mutations

ont été observées entre les différents individus analysés.

Au niveau de la conservation, une seule unité génétique doit être considérée.
Cependant, les marqueurs utilisés ne permettent de détecter que des événements anciens (≥ 100.000 ans) et le développement et l'utilisation de marqueurs plus fin (par exemple microsatellites) permettraient de détecter d'autres éléments, tels que la fragmentation de la population, le flux de gène (ou son absence), un fort niveau de consanguinité, etc...

Ces outils sont intéressants pour la conservation de l'espèce car ils permettraient d'étudier l'impact des intenses prélèvements des dernières décennies sur l'espèce et de vérifier les tendances démographiques (population stable, en augmentation ou en déclin).

Bibliographie

Amaral, A. Do. 1923
New genera and species of snakes. Proceedings of the New England Zoological Club, 7:85–105.

Baldwin R. A., 2009
Use of Maximum Entropy Modeling in Wildlife Research. Entropy, 11, 854-866 ; doi:10.3390/e11040854

Lazell, D. 1964
The lesser antillean representatives of Bothrops and Constrictor. U.S.A (Cambridge) : Harvard University, Bulletin of the Museum of Comparative Zoology, vol. 132 : 3.

Pearson, R.G.; Raxworthy, C.J.; Nakamura, M.; Peterson, A.T. 2007
Predicting species distributions from small numbers of occurrence records: a test case using cryptic geckos in Madagascar. J. Biogeogr. 34, 102–117.

Pook, C.E., Wuster, W. & Thorpe, R.S., 2000)
Historical biogeography of the western rattlesnake (serpentes : Viperidae : Crotalus viridis), inferred from mitochondrial DNA sequence information. Molecular Phylogenetics and Evolution, 15, 269-282

Swets, J.A. 1998
Measuring the accuracy of diagnostic systems. Science, 240 : 1285–1293.

Rufz de Lavison E., 1859
Enquête sur le serpent de la Martinique (vipère fer de lance, bothrops lancéolé, etc.), 2e édition.

UICN France, 2011
Guide pratique pour la réalisation de Listes rouges régionales des espèces menacées - Méthodologie de l'UICN & démarche d'élaboration. Paris, France.

Ursenbacher, S., Schweiger, S., Tomovic, L.J., Crnobrnja-Isailovi ̧ J., Fumagalli, L. & Mayer, W., 2008
Molecular phylogeography of the nose-horned viper (vipera ammodytes, linnaeus (1758)): Evidence for high genetic diversity and multiple refugia in the balkan peninsula. Molecular Phylogenetics and Evolution, 46, 1116-1128

Wüster W., Thorpe R.S., Salomão M.D.G., Thomas L., Puorto G., Theakston R.D.G., Warrell D.A., 2002
Origin and phylogenic position of the Lesser Antillean species of Bothrops (Serpentes Viperidae): Biogeographic and medicals implications. Bull. Nat. Hist. Mus. Lond. (Zool.) 68:101–106.