

Combien y a-t-il d'espèces de coléoptères en Guyane ?

Une première analyse du référentiel TAXREF

Julien **TOUROULT**, Stéphane **BOUCHER**, Angélico **ASENJO**, Alberto **BALLERIO**, Paula **BATISTA DOS SANTOS**, Olivier **BOILLY**, Jacques **CHASSAIN**, Andrew **CLINE**, Robert **CONSTANTIN**, Pierre-Henri **DALENS**, Nicolas **DEGALLIER**, Charles **DHEURLE**, Terry **ERWIN**, François **FEER**, Camila **FEDIUK DE CASTRO-GUEDES**, Carlos A. H. **FLECHTMANN**, David **GONZALES**, Grey T. **GUSTAFSON**, Andreas **HERRMANN**, Mary-Liz **JAMESON**, Pascal **LEBLANC**, Daniel **LOHEZ**, Antoine **MANTILLERI**, Lúcia **MASSUTTI DE ALMEIDA**, Miguel Angel **MORÓN RÍOS**, Ivan **PAULMIER**, Yannig **PONCHEL**, Pierre **QUENEY**, Sébastien **ROJKOFF**, Joachim **RHEINHEIMER**, Cibeles Stramare **RIBEIRO-COSTA**, Franz **WACHTEL**, Isabelle **WITTÉ**, Jean-Hervé **YVINEC** & Stéphane **BRÛLÉ**

JT & IW : Muséum national d'Histoire naturelle, Service du Patrimoine naturel, touroult@mnhn.fr, iwitte@mnhn.fr ; **SB** : Muséum national d'Histoire naturelle, Entomologie, Paris, sbl@mnhn.fr ; **AA** : pukara8@yahoo.com ; **AB** : alberto.ballerio.bs@numerica.it ; **PBDS, LMDA & CFDCG** : Universidade Federal do Paraná, Brésil : **PBDS** : paulabsan@gmail.com ; **LMDA** : lalmeida@ufpr.br ; **CFDCG** : camife@yahoo.com ; **OB** : Musée d'Histoire naturelle de Lille, oboilly@voila.fr ; **JC** : jacques.chassain@wanadoo.fr ; **AC** : Plant Pest Diagnostics Center, Sacramento, andrew.cline@cdfa.ca.gov ; **RC** : robert.constantin@aliceadsl.fr ; **PHD** : pierrehenridalens@gmail.com ; **ND** : nicolas.degallier@free.fr ; **CD** : charles.dheurle@wanadoo.fr ; **TE** : Smithsonian Institution, National Museum of Natural History, Washington, erwint@si.edu ; **FF** : UMR7179 CNRS-MNHN, Laboratoire d'Écologie, feer@mnhn.fr ; **CAHF** : Dept Plant Protection, FEIS/UNESP, Ilha Solteira/SP, Brazil, flechtma@bio.feis.unesp.br ; **DG** : david-gonzales@orange.fr ; **GTG** : Department of Biology and Museum of Southwestern Biology, University of New Mexico, Albuquerque, USA, gtgustafson@gmail.com ; **AH** : herrmann@coleopterologie.de ; **MLJ** : Wichita State University, USA, maryliz.jameson@gmail.com ; **PL** : Muséum de Besançon, pascal.leblanc@citadelle.besancon.fr ; **DL** : daniel.lohez@sfr.fr ; **AM** : Muséum national d'Histoire naturelle, amantill@mnhn.fr ; **MAMR** : Instituto de Ecología, A.C. (INECOL), Mexico, miguel.moron@inecol.mx ; **IP** : Institut technologique FCBA, Bordeaux, ivan.paulmier@fcba.fr ; **YP** : dynastids@yahoo.fr ; **PQ** : pierre.queney@wanadoo.fr ; **SR** : sebtomoto@club-internet.fr ; **JR** : joachim.rheinheimer@basf.com ; **CSRC** : Universidade Federal do Paraná, cibeles.ribeiro-costa@gmail.com ; **FW** : Free Lancer of Zoologische Staatssammlung München, fwachtel@gmx.net ; **JHY** : jhyvinec@gmail.com ; **SB** : Société entomologique Antilles-Guyane (SEAG), stephanebrule973@hotmail.fr

Abstract. How many species of beetles are there in French Guiana? A first analysis of TAXREF database. This paper analyzes the Coleoptera part of the first global checklist of insects from French Guiana, up to the end of 2013, published online in the French species database TAXREF (<http://inpn.mnhn.fr>). We describe the level of knowledge by family, the pace of description and compare it with other insect Orders. We also focus on characterizing the patterns in the taxonomical work currently concerning this beetles fauna.

Excluding erroneous or dubious records, 5 830 species of Coleoptera are reported in 1852 genera belonging to 71 families. Currently at least 28% of the species are only known from French Guiana or from the Guiana shield region. Since Linné, the average rate of description has been of 23 species per year, but it has been increasing recently, reaching 84 species on average these last five years. Based on a sample of recent taxonomic and faunistic articles covering 625 added species for French Guiana, 47% came from new country records and 53% from the description of new species. The rate of faunistic progress (new species or new records) is of about 150 species per year (84 new species + 66 new country records) during the last five years. More than 65% of these faunal novelties came from non-professional entomologists and 73% of the holotypes of new species were collected by amateur entomologists. A rough extrapolation of the potential number of species using two independent methods yields a likely estimate of 28 000 to 29 000 species (overall between 20 000 and 39 000). Therefore, between 70 and 80% of the species remains to be recorded and, in a best-case scenario, at least 100 years would be needed to achieve a complete biotic survey. Although no family is exhaustively inventoried, the most popular ones are the best studied (Longhorns, Scarabs and Tiger beetles). The most in need of study are the largest families that have fewer taxonomists focusing on them (e.g. Curculionidae, Chrysomelidae and Staphylinidae) and the numerous small families which received no particular attention. These results and the fundamental role played by non-professional entomologists in collecting and describing species are discussed to explain why, unlike the general worldwide trend, there is no decline in beetles taxonomy concerning French Guiana.

Keywords. Regional checklist, neotropics, species database, Guiana Shield, biodiversity, fauna, Insecta, Coleoptera, taxonomic diversity, endemism, invasive species, descriptive taxonomy, taxonomic effort, Linnean shortfall.

Le nombre d'insectes dans les forêts tropicales a fait, et fait toujours, l'objet de spéculations et d'intenses débats, en particulier depuis l'extrapolation d'une diversité de 30 millions d'espèces (Erwin, 1982). Revue, l'estimation se situe actuellement autour de 8,7 millions tous taxons confondus sur terre et dans les océans (Mora *et al.*, 2011). Ce chiffre reste sujet à caution, en raison même de la difficulté inhérente à

une extrapolation d'une telle ampleur : à partir des 1,3 millions d'espèces décrites (Zhang, 2013), il s'agit d'extrapoler vers une valeur qui serait de 6 à 20 fois supérieure. S'il n'est heureusement pas nécessaire de connaître l'identité de chaque espèce pour étudier et commencer à conserver la biodiversité, l'exploration du vivant reste encore aujourd'hui d'un intérêt évident et immense.

La Guyane est un petit territoire de 84 000 km² situé dans le nord-est de l'Amérique du Sud, dans l'écorégion des forêts humides des Guyanes (Dinerstein *et al.*, 1995), recouverte à 95 % par des formations denses planitiaires relativement homogènes (Guitet *et al.*, 2013). Dans un récent ouvrage grand public consacré à la biodiversité, Charles-Dominique (2011) indique qu'il y a, en espèces d'insectes pour le territoire guyanais, 100 000 signalées et probablement de 400 000 à 1 million en tout ! Ce chiffre nous semble très improbable, mais il met surtout en lumière l'absence d'un référentiel taxinomique permettant de savoir ce qui est déjà répertorié. L'effort collectif de la Société entomologique Antilles-Guyane (SEAG), en association avec le Muséum national d'Histoire naturelle (MNHN) et dans le cadre du « *Référentiel taxonomique national TAXREF* » (Gargominy *et al.*, 2013), a permis de combler cette lacune.

Disposer d'un tel référentiel compilant les espèces connues de Guyane revêt au moins trois intérêts :

- (1) Permettre les échanges de données biogéographiques. Dans les bases de données, le référentiel taxinomique sert de répertoire interconnectant les divers systèmes d'information. C'est le pivot du Système d'information sur la Nature et les Paysages (SINP) qui vise à faciliter le partage des données de biodiversité. Leur compilation permet de combler le handicap biogéographique (« *Wallacean shortfall* », Cardoso *et al.*, 2011), d'étudier les répartitions et de déterminer objectivement les secteurs les plus importants pour la conservation (Margules *et al.*, 2002).
- (2) Construire des indicateurs globaux de diversité des espèces et de mesure de l'avancement de l'activité taxinomique, afin de communiquer auprès du public et des décideurs sur les enjeux de la diversité des invertébrés et sur le « handicap taxinomique » (« *Linnean shortfall* », Whittaker *et al.*, 2005).
- (3) Faciliter les travaux de taxinomie et de faunistique, ainsi que la vérification rapide de ce qui est déjà connu du département.

L'objet de cet article n'est pas de publier cette longue liste taxinomique, hautement évolutive, qui sera disponible en ligne (version 8 de TAXREF, sortie prévue le 2 novembre 2014) et régulièrement mise à jour. Pour consulter la liste, nous renvoyons le lecteur vers le site en ligne de l'Inventaire national du Patrimoine naturel (INPN ; MNHN, en ligne). Il s'agit ici de prendre du recul pour réaliser le bilan de ce qui est actuellement connu, d'évaluer l'effort taxinomique passé et actuel, les ressources humaines mobilisées dans cet effort, puis d'extrapoler la diversité potentielle des coléoptères de Guyane.

Matériel et méthode

Élaboration de la liste des espèces connues jusqu'en 2013

Certains taxons ont pu récemment bénéficier d'une liste d'espèces régionale (*cf.* par ex. : Boilly, 2011 ; Brûlé, 2011 ; Cassola, 2011 ; Constantin, 2013 ; Degallier *et al.*, 2010, 2012 ; Erwin *et al.*, 2012 ; Rheinheimer, 2012 ; Yvinec, 2010) et il existe une base de données mondiale sur les longicornes (Tavakilian & Chevillotte, 2012). Cependant, aucune liste globale des coléoptères guyanais n'était disponible pour la communauté scientifique. En 2008, nous avons lancé la réalisation d'une telle liste pour les insectes de Guyane, dans le cadre du TAXREF (Gargominy *et al.*, 2013) avec l'aide du réseau de spécialistes associés à la SEAG. En 2013, chacun des 35 experts a compilé dans son domaine de compétence la liste des espèces signalées de Guyane dans la littérature scientifique jusqu'à fin 2013. Plus de 45 familles de coléoptères ont ainsi pu être expertisées. Pour les familles non traitées par un expert, généralement des familles à diversité modeste, nous avons procédé à des recherches ciblées dans GoogleScholar et dans le Zoological Records. Pour ces familles, la liste produite est certainement assez incomplète et la taxinomie risque d'être en partie obsolète, mais cela n'enlève rien à son intérêt.

Ces listes ont été codées pour chaque espèce selon les statuts biogéographiques de TAXREF (Gargominy *et al.*, 2013) :

- P = présente en Guyane (statut par défaut) ;
- G = décrite de Guyane et connue uniquement de Guyane pour l'instant ; ce statut a été ajouté temporairement pour distinguer des réels endémiques (le statut P a ensuite été attribué dans TAXREF) ;
- E = endémique (utilisé uniquement pour les taxons très bien connus, autrement G) ;
- S = sub-endémique (espèce bien connue limitée aux Guyanes atlantiques et/ou Plateau des Guyanes) ;
- I = introduite ;
- J = introduite et envahissante ;
- D = dont la présence est douteuse en Guyane ;
- Q = signalée par erreur de Guyane.

La nomenclature des familles suit la synthèse de Bouchard *et al.* (2011), utilisée comme référence dans TAXREF. Le rang des taxons supragénériques est loin d'être stabilisé et cette publication, qui n'est pas toujours suivie par les auteurs français et européens, a l'avantage de fournir un cadre complet et international.

Pour chaque taxon, la date de description a été extraite afin d'étudier la façon dont évoluent dans le temps les descriptions de la faune guyanaise. Ces courbes de descriptions dans le temps, en nombre absolu ou cumulé, ont été comparées aux courbes des lépidoptères et des autres ordres d'insectes. Un test de Kolmogorov-Smirnov a permis de vérifier si le rythme de descriptions était le même entre les coléoptères et les autres ordres.

Approches pour extrapoler la diversité réelle

Nous n'avons pas la prétention de chercher le chiffre exact de la richesse, mais d'obtenir un ordre de grandeur permettant de quantifier l'effort qu'il reste à fournir. Parmi les différentes méthodes possibles pour extrapoler la diversité réelle (Mora *et al.*, 2011), nous avons utilisé deux méthodes, l'une basée sur le ratio de richesse en espèces entre la Guyane et une faune de référence (sorte de « règle de trois » cf. Lewinsohn & Prado, 2005), l'autre fondée sur un ratio entre la flore et la diversité entomologique, établi au Panama lors d'une étude de grande ampleur (Basset *et al.*, 2012).

Méthode 1

Dans la première méthode, les experts ont fourni leur estimation du nombre de morpho-espèces en Guyane dans leur groupe taxinomique (32 groupes au total : 27 familles, 5 sous-familles), estimation complétée d'une extrapolation du nombre d'espèces non encore observées. Cette extrapolation a parfois été réalisée à l'aide d'estimateurs non paramétriques (Colwell & Coddington, 1994) ou, plus souvent, sur avis d'experts. Trois estimations ont été fournies :

- La richesse minimale. Il s'agit d'une valeur conservative, correspondant au décompte des morpho-espèces observées de Guyane par l'expert ;
- La richesse probable. Les espèces non observées sont estimées par le nombre de singletons et de doublons (méthode Chao 1 par exemple, Colwell & Coddington, 1994) ou par un avis d'expert basé sur le rythme de découvertes de nouveaux taxons dans le matériel collecté ;
- La richesse maximale correspond à l'intervalle de confiance à 95 % de l'estimateur non paramétrique (Chao 1 ou autre) ou à un avis d'expert.

Ces informations ont été compilées pour ces 32 groupes relativement bien connus. Nous considérons ces taxons comme des échantillons aléatoires représentatifs de la classification des coléoptères.

Ensuite, les richesses pour ces mêmes taxons dans la faune de France métropolitaine (source TAXREF, Gargominy *et al.*, 2013 ; ajusté in Tronquet coord., 2014) ont été compilées. La faune métropolitaine présente l'avantage d'être assez bien connue et sert de référence. On calcule ensuite pour les 32 groupes - chacun, puis cumulés - un ratio :

r_{GF} = nombre d'espèces de Guyane / nombre d'espèces de métropole.

Finalement, en considérant comme stable la proportion entre la richesse des 32 groupes et la richesse totale, une règle de trois permet d'extrapoler la richesse totale en Guyane. À titre d'illustration, si celle-ci comptait deux fois plus d'espèces que la métropole pour le panel de 32 familles bien connues, et si la faune de métropole comptait 10 000 espèces, alors on extrapolerait que la Guyane en compte 20 000.

Appliqué sur une ou quelques familles, un tel raisonnement serait peu défendable car chaque famille présente des caractéristiques écologiques, biogéographiques, etc., propres. Cependant, appliqué sur un échantillon représentatif de familles, l'ordre de grandeur obtenu devrait s'approcher de la réalité. La variabilité du ratio r_{GF} (espèces de Guyane / métropole) selon les familles considérées et les différences de richesses entre familles, impliquent que le ratio global varie en fonction des familles incluses dans l'analyse. Afin de s'assurer que ce ratio est suffisamment stable et représentatif des différences de richesses entre les deux faunes, nous avons appliqué une procédure de Monte-Carlo (100 tirages aléatoires) pour obtenir la courbe moyenne de ce ratio en fonction du nombre de familles et ses intervalles de confiance à 95 % (Fig. 6).

Méthode 2

La seconde méthode d'estimation de richesse en coléoptères s'appuie sur des travaux d'inventaires exhaustifs réalisés au Panama (Basset *et al.*, 2012). Ces travaux concluent à une assez bonne prédiction de richesses comparées entre arthropodes et végétaux : cette comparaison est stable dans la gamme d'échelle spatiale étudiée. Le matériel supplémentaire (Tabl. S3 in Basset *et al.*, 2012) indique que pour les coléoptères, la meilleure relation s'établit en effet avec le nombre d'espèces d'arbres, soit 6 030 *spp.* estimées de coléoptères pour 328 *spp.* d'arbres connues pour un secteur de 6 000 ha. Nous avons appliqué cette proportion à la Guyane.

Évaluation des progrès récents en faunistique et taxinomie

La Guyane appartenant au vaste ensemble des forêts humides des Guyanes atlantiques, elle partage naturellement un ensemble d'espèces très important avec les pays voisins, Suriname, Guyana, Venezuela, Brésil, pour ne citer que les plus proches. Ainsi, les espèces peuvent être décrites, soit de Guyane, soit d'une région voisine, puis signalées ultérieurement de Guyane (révisions, notes faunistiques). Comme ces signalements nouveaux sont une contribution importante à la connaissance, nous avons cherché à estimer le rythme d'entrées dans un échantillon de publications. Pour ce faire, nous avons examiné 144 articles et ouvrages parus entre 2008 et 2013, dont 107 sur les Coléoptères. Pour chaque publication, nous avons renseigné les informations suivantes : nombre d'espèces nouvelles et de nouveaux signalements, statut professionnel et nationalité des auteurs, ainsi que les détails sur l'origine des types. Afin d'estimer le nombre d'espèces effectivement décrites par catégorie d'auteur, pour chaque publication fut divisé le nombre d'espèces décrites par le nombre d'auteurs (cf. Holyński, 2013). Ensuite, nous avons synthétisé selon les catégories suivantes : taxinomiste professionnel,

non professionnel ou para-professionnel. Cette dernière catégorie regroupe des amateurs, affiliés à une institution d'après leur signature des articles (statuts d'attachés, de collaborateurs scientifiques, etc.) ou des biologistes professionnels dont le métier n'est pas la taxinomie.

Afin de confirmer l'influence du groupe taxinomique (coléoptères, lépidoptères, autres) sur la catégorie professionnelle des spécialistes œuvrant sur la faune de Guyane, nous avons fait un test de Khi-2 sur la table de contingence du nombre d'espèces nouvelles selon le groupe taxinomique et le statut des auteurs (Tabl. II).

Estimation du niveau relatif de connaissance par famille

Nous avons comparé les richesses par famille entre ce qui est connu de Guyane et au niveau mondial (synthèse de Slipinski *et al.*, 2011). La richesse attendue en Guyane selon la richesse mondiale a été calculée par proportionnalité. Afin de vérifier que la faune guyanaise était composée différemment de la faune mondiale, la différence entre attendu et constaté fut testée au moyen du Khi2. L'écart relatif entre richesse constatée et attendue est exprimé, par famille, selon la formule : Écart relatif = (richesse constatée - richesse attendue) / richesse attendue (Fig. 6).

L'écart doit être interprété au cas par cas car il peut avoir trois origines :

- un déficit ou un réel effort de connaissance en Guyane par rapport à la moyenne mondiale ;
- une réelle différence de richesse, pour des raisons d'affinité biogéographique de la famille ;
- une combinaison des deux origines précédentes.

Résultats analysés

Diversité globale connue

En s'arrêtant à fin 2013, ont été recensées 71 familles, 1 852 genres et 5 830 espèces de coléoptères (Tabl. I ; ces chiffres excluent les citations douteuses et, bien entendu, celles erronées, soit 78 espèces dans le référentiel TAXREF). Seuls 66 taxons sont représentés par des sous-espèces. Les coléoptères forment l'ordre dans lequel le plus grand nombre d'espèces est recensé, juste devant les lépidoptères (5 507) puis les hyménoptères (1 338) (Brûlé & Touroult, 2014). Ces proportions ne suivent pas celles connues dans les faunes tempérées ou au niveau mondial. En France métropolitaine, on compte pratiquement deux fois plus de coléoptères que de lépidoptères (TAXREF v7.0 : MNHN, en ligne) ; à l'échelle mondiale, on compte 158 500 lépidoptères et 392 400 coléoptères décrits (Zhang, 2013). Il n'existe aucune raison de penser qu'il y ait relativement moins de coléoptères en Guyane

qu'ailleurs et ce rapport défavorable vient vraisemblablement du fait qu'en Guyane les lépidoptères ont été bien davantage étudiés que les autres ordres, dont les coléoptères. Les figs. 2-3 confirment d'ailleurs un rythme passé des descriptions plus intense sur les lépidoptères, avec en revanche un effort récent soutenu sur les coléoptères.

Endémisme et espèces introduites

Comme pour la flore (Granville *et al.*, 1996), la faune de Guyane présente probablement un faible taux de réels endémiques car il n'y a pas de barrière géographique forte entre le territoire et ceux voisins vus ci-dessus. Il est donc plus prudent de parler de sub-endémiques, c'est-à-dire d'espèces à répartition assez classiquement limitée aux Guyanes atlantiques, ou de façon plus large au Plateau des Guyanes (*cf.* par ex. Boucher, 2006 ; Gargominy *et al.*, 2013). Actuellement, environ 28 % (1 650 *spp.*) des espèces de Guyane ne sont connues que de là ou des Guyanes atlantiques. On peut alors distinguer les espèces plutôt bien étudiées en Amérique du Sud qui sont de probables véritables sub-endémiques, soit 11 % (680 *spp.*) et les espèces décrites, souvent récemment, de Guyane et non répertoriées ailleurs, soit 17 % des coléoptères de Guyane. Dans cette dernière catégorie, avec la progression des connaissances, les espèces se répartiront entre de véritables sub-endémiques et des espèces finalement à plus large répartition. Dans le référentiel TAXREF (*l.c.*), nous avons fait le choix de coder comme endémique ou sub-endémique seulement la première catégorie, les autres espèces étant simplement mentionnées comme présentes. En général, les espèces répandues sont les premières décrites et, dans les faunes bien connues, ce sont des endémiques restreintes qui forment une part importante des découvertes d'espèces nouvelles (Essl *et al.*, 2013). Cependant, dans le contexte néotropical, certaines familles sont très peu étudiées, les inventaires faunistiques manquent dans de vastes régions et il est donc difficile d'estimer réellement la part de l'endémisme. Les répartitions péri-amazoniennes, c'est-à-dire des Guyanes jusqu'en Bolivie en évitant le bassin central de l'Amazonie (Granville, 1992), s'avèrent par exemple fréquentes chez les longicornes, au fur et à mesure que les connaissances chorologiques progressent. On peut mentionner un exemple d'espèce vraisemblablement sub-endémique des Guyanes, le Dynastinae *Ceratophileurus lemoulti* Ohaus, 1911, connu uniquement de Guyane et du Suriname (Gillett *et al.*, 2011). Compte tenu de son caractère spectaculaire et de l'intérêt porté à cette sous-famille, on peut estimer que l'espèce aurait été signalée si elle avait été trouvée en dehors de cette répartition sur le bouclier guyanais.

Familles	Nombre de genres	Nombre d'espèces			Espèces décrites depuis 2000	
		Total* (T)	dont sub-endémiques	dont introduites	Nombre (N)	Ratio N/T (%)
Aderidae	1	1	0	0		0,0 %
Anthicidae	3	6	0	0		0,0 %
Anthribidae	15	75	0	0	2	2,7 %
Artematopodidae	1	3	0	0		0,0 %
Attelabidae	10	23	0	0	2	8,7 %
Biphyllidae	1	1	0	0		0,0 %
Bostrichidae	7	11	1	5		0,0 %
Brentidae	15	34	0	0	7	20,6 %
Buprestidae	30	273	127	2	91	33,6 %
Cantharidae	11	39	25	0	1	2,6 %
Carabidae	98	312	2	0	24	7,7 %
Cerambycidae	508	1236	86	0	307	24,8 %
Cerophytidae	1	1	0	0		0,0 %
Chelonariidae	1	5	0	0		0,0 %
Chrysomelidae	222	721	180	0	4	0,6 %
Ciidae	5	7	0	0		0,0 %
Cleridae	9	30	4	0	5	16,7 %
Coccinellidae	32	84	0	0	3	3,6 %
Cryptophagidae	1	1	0	0		0,0 %
Curculionidae	264	932	0	1	42	4,5 %
Dermestidae	3	10	0	2	1	10,0 %
Disteniidae	7	17	1	0	8	47,1 %
Dryophthoridae	12	21	0	0		0,0 %
Dryopidae	1	3	0	0		0,0 %
Dytiscidae	13	37	0	0		0,0 %
Elaterridae	53	178	2	0	24	13,5 %
Elmidae	10	23	0	0	1	4,3 %
Endomychidae	7	34	0	0		0,0 %
Erotylidae	25	167	9	0		0,0 %
Eucnemidae	28	62	0	0	2	3,2 %
Geotrupidae	3	11	4	0	2	18,2 %
Gyrinidae	2	10	0	0		0,0 %
Histeridae	61	231	23	1	61	26,4 %
Hybosoridae	6	21	0	0	2	9,5 %
Hydraenidae	1	1	0	0		0,0 %
Hydrophilidae	14	38	0	0	7	18,4 %
Laemophloeidae	1	1	0	0		0,0 %
Lampyridae	18	57	29	0	5	8,8 %
Leiodidae	1	1	0	0		0,0 %
Limnichidae	1	2	0	0		0,0 %
Lucanidae	2	2	0	0	1	50,0 %
Lycidae	11	33	16	0		0,0 %
Lymexylidae	1	1	0	0		0,0 %
Megalopodidae	2	26	15	0		0,0 %
Meloidae	3	6	0	0		0,0 %
Melyridae	6	14	12	0	12	85,7 %
Mordellidae	17	62	0	0	9	14,5 %

Familles	Nombre de genres	Nombre d'espèces			Espèces décrites depuis 2000	
		Total* (T)	dont sub-endémiques	dont introduites	Nombre (N)	Ratio N/T (%)
Nemonychidae	1	1	0	0		0,0 %
Nitidulidae	5	9	0	0		0,0 %
Nosodendridae	1	1	0	0	1	100,0 %
Noteridae	4	7	0	0		0,0 %
Oedemeridae	5	9	8	0		0,0 %
Passalidae	7	33	7	0	1	3,0 %
Phengodidae	1	1	0	0		0,0 %
Ptilodactylidae	2	8	0	0		0,0 %
Ptinidae	2	5	0	0		0,0 %
Pyrochroidae	1	1	0	0		0,0 %
Pythidae	2	2	0	0		0,0 %
Rhipiceridae	1	1	0	0		0,0 %
Rhysodidae	2	7	0	0	1	14,3 %
Ripiphoridae	1	1	0	0		0,0 %
Scarabaeidae	129	500	18	0	45	9,0 %
Scirtidae	3	8	0	0	1	12,5 %
Silphidae	1	1	0	0		0,0 %
Silvanidae	3	4	0	0		0,0 %
Staphylinidae	69	163	4	0	36	22,1 %
Telegeusidae	1	1	0	0		0,0 %
Tenebrionidae	58	164	106	0	2	1,3 %
Trogidae	2	2	0	0		0,0 %
Trogossitidae	3	16	1	1		0,0 %
Zopheridae	8	21	0	0		0,0 %
Total	1852	5830	680	12	710	12,2 %

Tableau I. Récapitulatif des 71 familles de Coléoptères signalées de Guyane dans les publications scientifiques jusqu'à fin 2013. Nombre de genres et d'espèces répartis par familles, et proportion d'espèces décrites récemment. *Chiffres totaux : espèces douteuses ou signalées par erreur non comprises. Le statut sub-endémique regroupe les espèces notées « E » et « S » dans TAXREF. Pour les autres familles, nous n'avons pas connaissance de données publiées.

Le nombre d'espèces citées comme introduites en Guyane est réduit (12 spp., 0,2 %), chiffre très faible en comparaison de ce que l'on peut trouver en milieu insulaire tropical humide (la proportion atteint 5 % en Martinique ; Peck, 2011). Des biais liés au faible intérêt des entomologistes pour ce sujet, d'un manque de publication en entomologie agricole ou d'un défaut de recherche bibliographique, ne sont pas à exclure. Cependant, il est aussi probable que le nombre d'espèces exotiques soit limité par la forte richesse des communautés autochtones et par l'intégrité de l'écosystème forestier, contexte généralement défavorable à l'implantation d'espèces allochtones (Hooper *et al.*, 2005). Un résultat similaire fut constaté pour la flore (Delnatte & Meyer, 2012).

Rythme de description

Le rythme moyen de descriptions est de 23 espèces par an (écart-type : 24,7) pour la faune guyanaise durant les 255 dernières années (de Linné à 2013). Toutefois, le

rythme varie beaucoup d'une année à l'autre comme en témoignent l'écart-type et le graphique de la fig. 1.

On peut y distinguer six grands pics de descriptions :

- 1787-1792 : travaux historiques de Fabricius et d'Olivier, couvrant de nombreuses familles, étudiées sur la base du matériel des anciennes grandes explorations. Dans ce matériel, la localité-type "Cayenne" signifie parfois seulement le port de départ des échantillons et non la provenance de collecte.
- 1801 : un ouvrage de Fabricius comprenant près de 170 espèces de Guyane.
- 1833-1845 : un ensemble d'auteurs très connus aussi, tels Laporte de Castelnau, Gory, Percheron, Lacordaire, Guérin-Méneville, Boheman, Buquet, Erichson, etc.
- 1863-1868 : cette période comprend de volumineux travaux, tels ceux de Bates sur les Cerambycidae et dans une moindre mesure, ceux de Suffrian, Candèze, Clark ou Thomson.

- 1935-1940 : divers travaux dont Fiedler, Schedl et Hustache sur les Curculionidae, Pic sur diverses familles, Breuning sur les Cerambycidae, Balthasar sur les Scarabaeidae.
- 2003-2013 : multiples publications sur de nombreuses familles. On notera celles, depuis 2010, dans la présente série des suppléments ACOREP-France, consacrées à la Guyane.

La forme des courbes cumulées de descriptions ne peut servir à estimer le nombre d'espèces total, mais elle permet de comparer les efforts relatifs de descriptions entre différents taxons (Bebber *et al.*, 2007). Les phases de descriptions ne sont pas synchrones entre les ordres (Fig. 2). Le rythme est notamment bien différent entre coléoptères et lépidoptères (Fig. 3, test de Kolmogorov-Smirnov Lepido. *vs* Coleo.: $D = 0.19$; $p < 0.001$). Les lépidoptères ont bénéficié de nombreux et importants travaux vers 1850-1880 et 1900-1920 ; ils présentent aujourd'hui un relatif palier malgré les études dont ils font toujours l'objet. La date médiane de descriptions des coléoptères est plus précoce que celle des lépidoptères et des autres ordres (Fig. 3). Ceci traduit le fait que de nombreux coléoptères ont été décrits au XIX^e siècle, puis relativement peu au XX^e siècle. L'ordre est actuellement dans une phase d'intense amélioration des connaissances, même sans précédent (Fig. 1-2). Le rythme moyen atteint 83,8 espèces décrites par an entre 2008 et 2013.

Les courbes figs. 1-3 ne signifient pas que chaque espèce fut décrite de Guyane. Un signalement peut avoir eu lieu des années après, lors de révisions ou de

faunes. Dans l'échantillon étudié de 107 publications récentes sur des coléoptères de Guyane, sur 625 nouveautés pour cette faune, un peu plus de la moitié, 330 (53 %), étaient des taxons nouveaux pour la science et 295 (47 %) des signalements faunistiques d'espèces décrites auparavant d'une région voisine. Le rythme actuel de progression des connaissances s'avère donc en réalité bien supérieur aux 83,8 *n. spp.* par an. En ajoutant les signalements, on atteint environ 150 ajouts par an à la faune de Guyane ces cinq dernières années.

Le tabl. I permet d'appréhender quelles sont les familles pour lesquelles la taxinomie descriptive avance le plus en Guyane. Près de 12 % des espèces ont été décrites depuis 2000. L'effort concerne 32 familles sur les 71 recensées en Guyane. Quantitativement, les principales avancées concernent les Cerambycidae, Buprestidae, Histeridae, Elateridae et Melyridae (*s. l.*).

Qui contribue à faire avancer les connaissances taxinomiques ?

Pour les coléoptères, plus de 65 % des nouveautés récentes de Guyane ont été publiées par des amateurs (Tabl. II). Cette proportion n'est pas la même selon les ordres ($\chi^2 = 69.6$; $df = 4$; $p < 0.001$), coléoptères et lépidoptères étant majoritairement étudiés par des non professionnels, contrairement aux diptères, hémiptères et hyménoptères. Les coléoptères sont cependant aussi fortement étudiés par les professionnels et para-professionnels. Ce phénomène peut en partie s'expliquer par la popularité de l'ordre pour les collectionneurs.

Ordre	Non professionnels	Para-professionnels	Professionnels
Coleoptera	407 (65 %)	83 (13 %)	134 (21 %)
Lepidoptera	64 (88 %)	1 (1 %)	8 (11 %)
Autres ordres	5 (13 %)	8 (21 %)	26 (67 %)
Total	476 (65 %)	92 (13 %)	169 (23 %)

Tableau II. Nombre d'espèces d'insectes ajoutées à la faune de Guyane (nouvelles espèces et nouveaux signalements) selon la catégorie professionnelle des auteurs. Bilan établi sur un panel de 144 publications récentes.

Les entomologistes français, dont ceux de Guyane bien sûr, sont les plus actifs sur cette faune, suivis des autres européens, des nord-américains et des latino-américains (Fig. 4a). Dans le détail, les non professionnels décrivent presque la moitié des espèces nouvelles (Fig. 4c), mais ils sont aussi auteurs de plus de 80 % des nouveaux signalements.

Ce constat particulier sur les signalements faunistiques vient certainement du faible intérêt qu'ils portent dans

la sphère académique, alors qu'ils sont considérés comme d'intérêt étendu par les spécialistes, les écologues et les biogéographes, les naturalistes en général. Certains signalements par des professionnels pourraient également ne pas avoir été comptabilisés si le résumé ou les mots-clés des révisions n'indiquaient pas cet aspect ou la présence d'informations sur la Guyane.

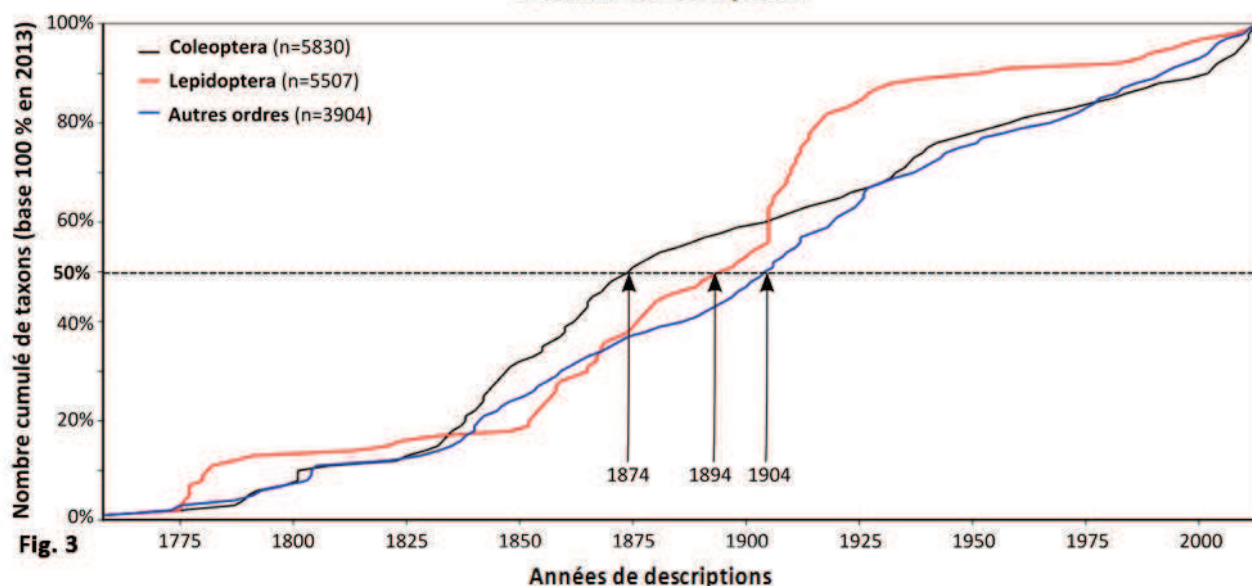
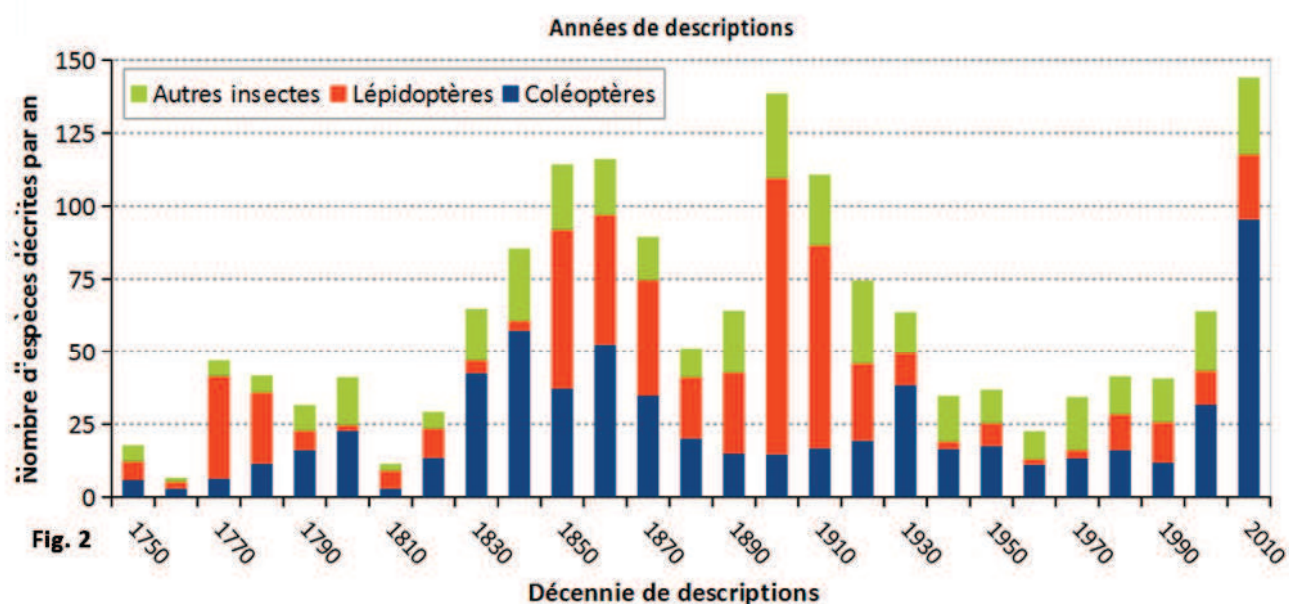


Figure 1. Rythme annuel de descriptions d'espèces de coléoptères existant en Guyane (décrites ou non de Guyane), depuis Linné jusqu'à 2013. Moyenne glissante sur 5 ans permettant de lisser en partie les fluctuations annuelles.

Figure 2. Rythme de descriptions des 15 100 espèces d'insectes connus de Guyane depuis Linné jusqu'à 2013. Par décennie, il s'agit de la moyenne annuelle du nombre d'espèces décrites ; pour la décennie 2010-2020, la moyenne est calculée sur 4 années (2010-2013).

Figure 3. Courbe d'accumulation du nombre d'espèces d'insectes de Guyane depuis Linné (base 100 % en 2013) : coléoptères, lépidoptères et autres ordres regroupés. Les flèches indiquent les dates médianes des descriptions.

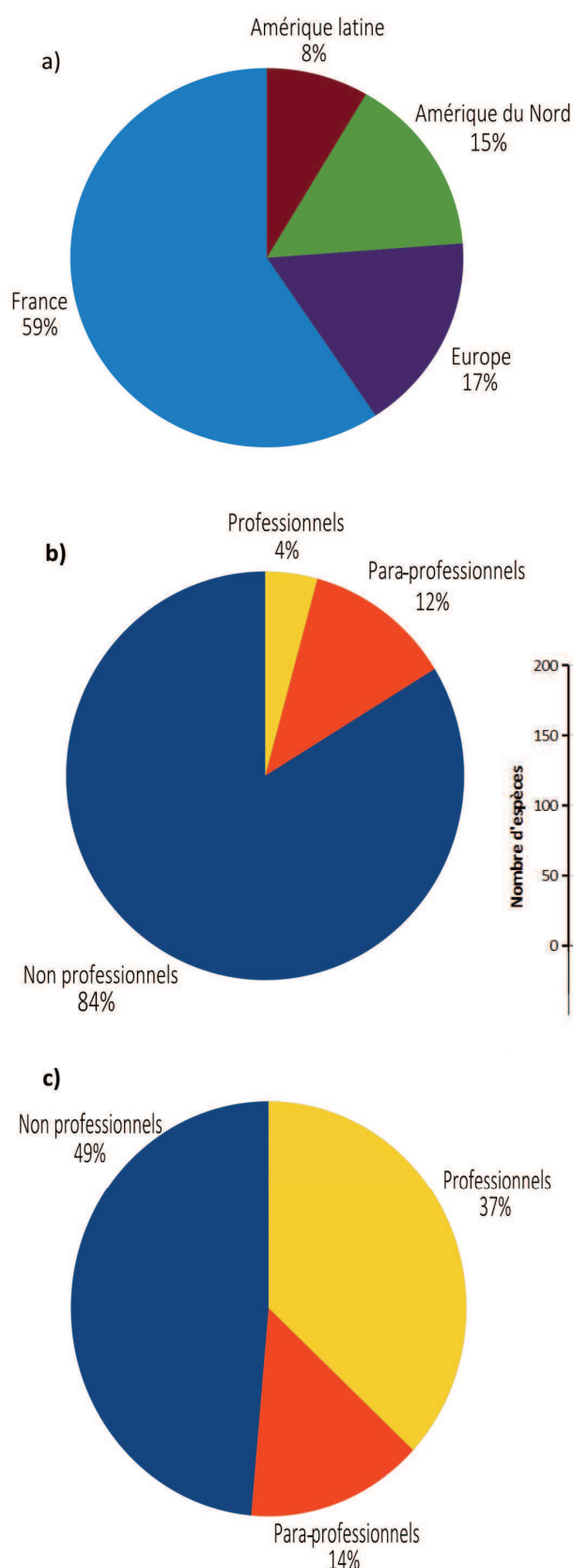


Figure 4. Distribution du nombre d'espèces d'insectes ajoutées à la faune de Guyane selon le type d'auteur des publications. a) Proportion des nouvelles espèces (n = 330) selon l'origine géographique des auteurs. b) Proportion des nouveaux signalements faunistiques (n = 295) selon le statut professionnel des auteurs. c) Proportion des nouvelles espèces décrites de Guyane (n = 330) selon le statut professionnel des auteurs.

Ces constats sur les coléoptères guyanais confirment toute l'importance des entomologistes amateurs, ce qui fut déjà mis à évidence à propos de la taxinomie des espèces d'Europe (Fontaine *et al.*, 2012). En s'intéressant à l'origine des spécimens décrits dans les 107 publications analysées, le rôle des amateurs est encore plus frappant (Fig. 5). Plus de 73 % des types ont été collectés par des amateurs, généralement lors de prospections menées à leurs frais. Dans cet ensemble, une part importante (22 %) provient de missions aidées et commanditées par les gestionnaires d'espaces protégés (réserves naturelles, ONF et Parc amazonien de Guyane). Les missions et recherches académiques ont fourni peu de matériel à l'origine de descriptions, environ 14 %, dont une très faible part (2 %) provenant d'études écologiques. Une part non négligeable (7 %) des types provient de vendeurs ou revendeurs d'insectes. Ce matériel parvient ensuite, plus ou moins directement, dans les mains des spécialistes aptes à décrire les nouveautés.

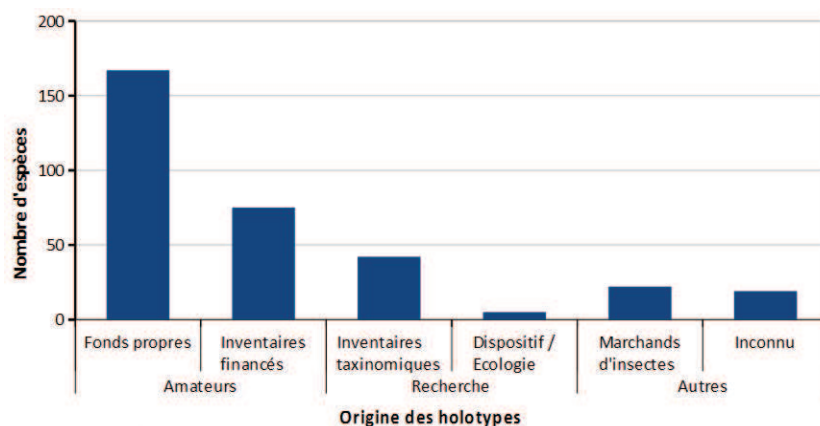


Figure 5. Origine des types d'espèces nouvelles de coléoptères décrits de Guyane de 2008 à 2013 (107 publications ; 330 espèces).

Combien d'espèces pourrait-il y avoir ?

Nous avons compilé la diversité estimée en Guyane pour 27 familles et 5 sous-familles relativement bien étudiées (Tabl. III). Dans cet échantillon de la classification des coléoptères, quelques taxons ont une diversité plus faible en Guyane qu'en France métropolitaine (Lucanidae, Melyridae, etc.), d'autres, également peu nombreux, ont une diversité comparable (Cantharidae, Carabidae, Coccinellidae, Geotrupidae, etc.), d'autres encore sont absents d'Europe (Passalidae, etc.), enfin la majorité présente une diversité supérieure, voire très supérieure. Les familles phytophages, xylophages et mycétophages réunies semblent particulièrement favorisées par rapport à d'autres guildes, même si certains taxons prédateurs sont également très diversifiés en Guyane. Tous ces taxons ont été utilisés pour calculer le ratio entre la faune de métropole et celle de Guyane.

La faune de Guyane est probablement de l'ordre de 2,3 à 2,5 fois plus riche que celle de métropole (Tabl. III).

Taxons	Richesse estimée en Guyane			Type d'estimation	Experts consultés	Métropole (TAXREF, 2013 ; Tronquet, 2014)	Ratio Guyane / métropole
	Mini- mum	Maxi- mum	Vraisem- blable				
Anthribidae	200	400	300	Avis d'expert	Joachim Rheinheimer	31	9,7
Brentidae	90	150	120	Avis d'expert	Antoine Mantilleri	1	120,0
Buprestidae	500	700	600	Estimation statistique	Stéphane Brûlé	171	3,5
Cantharidae	84	170	140	Avis d'expert	Robert Constantin	150	0,9
Carabidae	500	1500	1000	Avis d'expert	Terry Erwin	1037	1,0
Cerambycidae	1800	2200	2000	Estimation statistique	Pierre-Henri Dalens & Julien Touroult	241	8,3
Chrysomelidae sauf Bruchinae	940	2000	1500	Avis d'expert	Robert Constantin	750	2,0
Cleridae	55	100	80	Avis d'expert	Robert Constantin	30	2,7
Coccinellidae	100	150	120	Estimation statistique	Lucia Massutti de Almeida & Paula Batista Dos Santos	112	1,1
Curculionidae s. l. (excl. Scolytinae)	2500	4000	3000	Avis d'expert	Joachim Rheinheimer	1530	1,9
Melyridae, Dasytinae	1	4	3	Avis d'expert	Robert Constantin	78	0,04
Dytiscidae	400	800	600	Avis d'expert	Daniel Lohez	197	3,0
Elateridae	360	450	400	Avis d'expert	Jacques Chassain	240	1,7
Erotylidae	215	320	300	Estimation statistique	Jean-Hervé Yvinec	15	20,0
Eucnemidae	111	130	120	Avis d'expert	Jacques Chassain	23	5,2
Geotrupidae	11	20	15	Avis d'expert	Olivier Boilly	17	0,9
Histeridae	400	2000	600	Avis d'expert	Nicolas Degallier	152	4,0
Hybosoridae	40	60	50	Avis d'expert	Alberto Ballerio	1	50,0
Lampyridae	108	200	150	Avis d'expert	Robert Constantin	12	12,5
Lucanidae	2	3	2	Avis d'expert	Pierre-Henri Dalens	11	0,2
Lycidae	80	150	120	Avis d'expert	Robert Constantin	8	15,0
Melyridae, Malachiinae	13	25	20	Avis d'expert	Robert Constantin	91	0,2
Megalopodidae	27	50	40	Avis d'expert	Robert Constantin	0	--
Mordellidae & Scraptiidae	400	700	600	Avis d'expert	Pascal Leblanc	150	4,0
Oedemeridae	20	40	30	Avis d'expert	Robert Constantin	40	0,8
Passalidae	38	42	40	Avis d'expert	Stéphane Boucher	0	--
Phengodidae	18	30	25	Avis d'expert	Robert Constantin	0	--
Scarabaeidae, Dynastinae	142	155	145	Avis d'expert	Yannig Ponchel & Julien Touroult	7	20,7
Scarabaeidae, Melolonthinae	18	50	36	Avis d'expert	Miguel Angel Moron Rios	30	1,2
Scarabaeidae, Scarabaeinae	200	300	260	Avis d'expert	François Feer & Olivier Boilly	47	5,5
Telegeusidae	1	4	3	Avis d'expert	Robert Constantin	0	--
Tenebrionidae	311	400	387	Estimation statistique	David Gonzales	186	2,1
Total	6117	11657	8400			3388	2,39

Tableau III. Richesses estimées en Guyane et comparaison avec la diversité métropolitaine, pour 32 familles (ou groupes ou sous-familles) expertisées. Le rapport Guyane/métropole est calculé à partir de l'estimation « probable » pour la Guyane. À noter que les estimations produites sont dépendantes des méthodes de collecte : des méthodes inédites et plus performantes peuvent faire revoir à la hausse ce type d'estimation.

Très variable selon les taxons, le rapport devient relativement stable si l'on considère un échantillon d'au moins 5 familles (Fig. 6). Ce qui permet de conclure que ce rapport est assez robuste.

En utilisant une simple règle de proportionnalité entre la faune de Guyane et celle de référence de métropole (11 650 *spp.* selon Tronquet, coord., 2014), à partir du Tabl. III, le nombre probable d'espèces attendu pour la Guyane varie entre 20 000 en estimation minimale et très prudente, et 39 000 en estimation haute, celle vraisemblable étant située à 28 000. Cette fourchette large donne un ordre de grandeur de la diversité et surtout de l'effort qu'il reste à fournir avant d'atteindre une connaissance satisfaisante.

En considérant qu'il existe 1 580 espèces d'arbres en Guyane (Molino *et al.*, 2009), l'approche basée sur le rapport entre la richesse en arbres et en coléoptères au Panama aboutit à une richesse en coléoptères de l'ordre de 29 000 espèces. Cette valeur élevée s'avère très cohérente vis-à-vis de celle obtenue avec la méthode précédente.

Degré de connaissance par famille

Les cinq familles présentant le plus d'espèces connues sont (Tabl. I) : Cerambycidae (1236 *spp.*), Curculionidae (932), Chrysomelidae (721), Scarabaeidae (500), puis nettement plus loin les Buprestidae (271). Ces familles sont en effet extrêmement diversifiées à l'échelle mondiale, mais ce classement pour la Guyane est lié à un effort de connaissance, lui-même conditionné par l'attractivité de la famille pour les entomologistes.

Pour les 26 familles les plus riches, plus un groupe constitué des « autres familles », l'analyse de l'écart entre le nombre d'espèces connues de Guyane et le nombre attendu - si la faune de Guyane était représentative de la faune mondiale - indique que la faune connue de Guyane n'est pas comparable à la faune mondiale connue ($\chi^2 = 3569$; $df = 26$; $p < 0,001$). Ceci met en avant des groupes d'espèces et des situations contrastées au sein même de ces groupes (Fig. 7). L'écart peut résulter de trois situations :

- un déficit ou un réel effort de connaissances sur la Guyane par rapport à la moyenne mondiale ;
 - une réelle différence de richesse, pour des raisons d'affinités écologiques et biogéographiques plus ou moins anciennes de la famille ;
 - une combinaison des deux situations précédentes.
- S'agissant d'une mesure relative, le résultat de la comparaison est influencé par la connaissance de la faune mondiale, qui peut elle-même être très lacunaire.

Quelques exemples commentés, à partir de la Fig. 7 :

- Les Cerambycidae sont de « beaux » coléoptères et attirent de nombreux amateurs (Hequet, 1996).

L'effort intense récent sur cette famille vient de travaux professionnels menés depuis les années 1980 par l'IRD (ex-ORSTOM), appuyé par un réseau dynamique d'amateurs.

- Les Scarabaeidae sont moins diversifiés, mais ils sont assez bien étudiés tant à l'échelle guyanaise que mondiale, même si la Guyane nécessite encore de nombreuses révisions, notamment sur les Scarabaeinae (Boilly & Vaz-de-Mello, 2013).
- Les Curculionidae forment sans doute la famille la plus riche en Guyane, mais leur taxinomie est difficile et l'ampleur de la tâche est quelque peu rebutante.
- Les Mordellidae de Guyane sont peu connus, malgré des travaux récents (Leblanc, 2013). Ce groupe laisse espérer de nombreuses découvertes, tandis qu'il demeure très peu étudié à l'échelle mondiale.
- Les Passalidae sont à présent bien connus de Guyane (Boucher, 1986, 2006, *in litt.*). La faune s'avère très riche dans son contexte écologique et biogéographique.

Mis à part les Passalidae, il reste encore beaucoup d'espèces à décrire dans les familles dites « bien représentées ou bien connues » (*cf.* Tabl. I et III). Ceci suppose un potentiel dans les familles moins connues !

Dans certain cas, la situation est à nuancer par sous-famille. Par exemple, chez les Carabidae, les Cicindelinae (44 *spp.* : Dheurle, 2013), groupe très attractif pour les collectionneurs, sont bien mieux connus.

Parmi les familles moins connues ou moins représentées en Guyane, les Melyridae *s.l.* (Tabl. III) sont moins diversifiés que dans les régions méditerranéennes.

On peut constater des faits comparables pour les Staphylinidae, famille la plus riche à l'échelle mondiale (56 000 espèces selon Slipinski *et al.*, 2011). Il n'est pas certain que la Guyane en soit spécialement riche, même si le chiffre actuel (163 *spp.*) est très loin de la réalité. Les autres familles dans ce cas reflètent sans ambiguïté un déficit de connaissance (Cleridae, Hydrophilidae, Dytiscidae, Nitidulidae, etc.).

On note enfin un gros déficit dans les familles à petit nombre d'espèces (« autres familles »), soit avec 60 % d'espèces en moins que ce que l'on attendrait si la Guyane reflétait une assez bonne connaissance globale.

Discussion générale et conclusion

Nombre d'espèces

Le chiffre de 5 830 espèces de coléoptères répertoriées de Guyane doit être considéré comme un minimum : nous ont inévitablement échappé une série d'articles, notamment sur les « petites familles ».

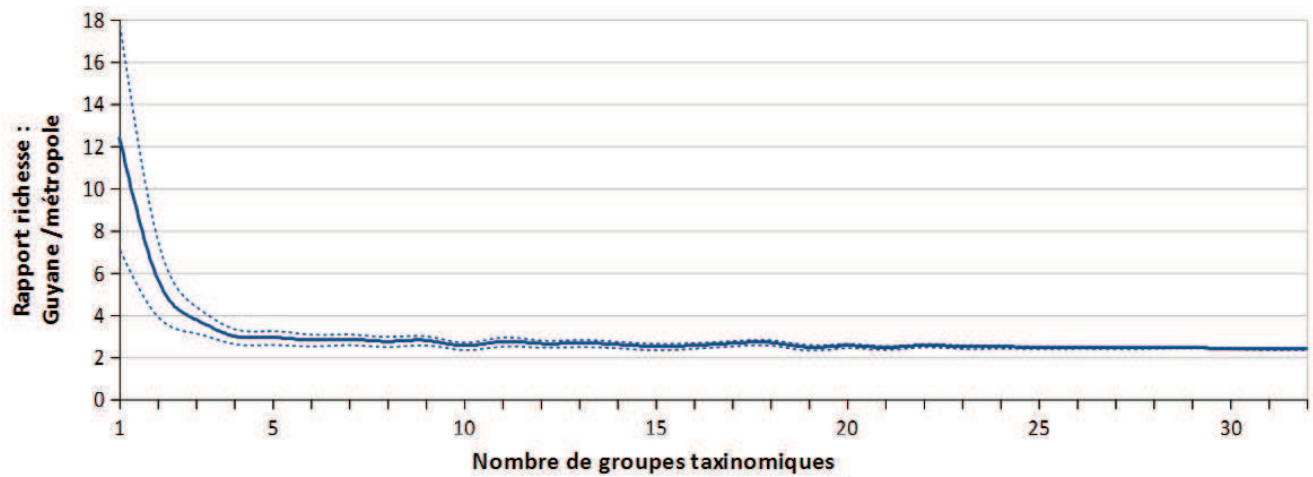
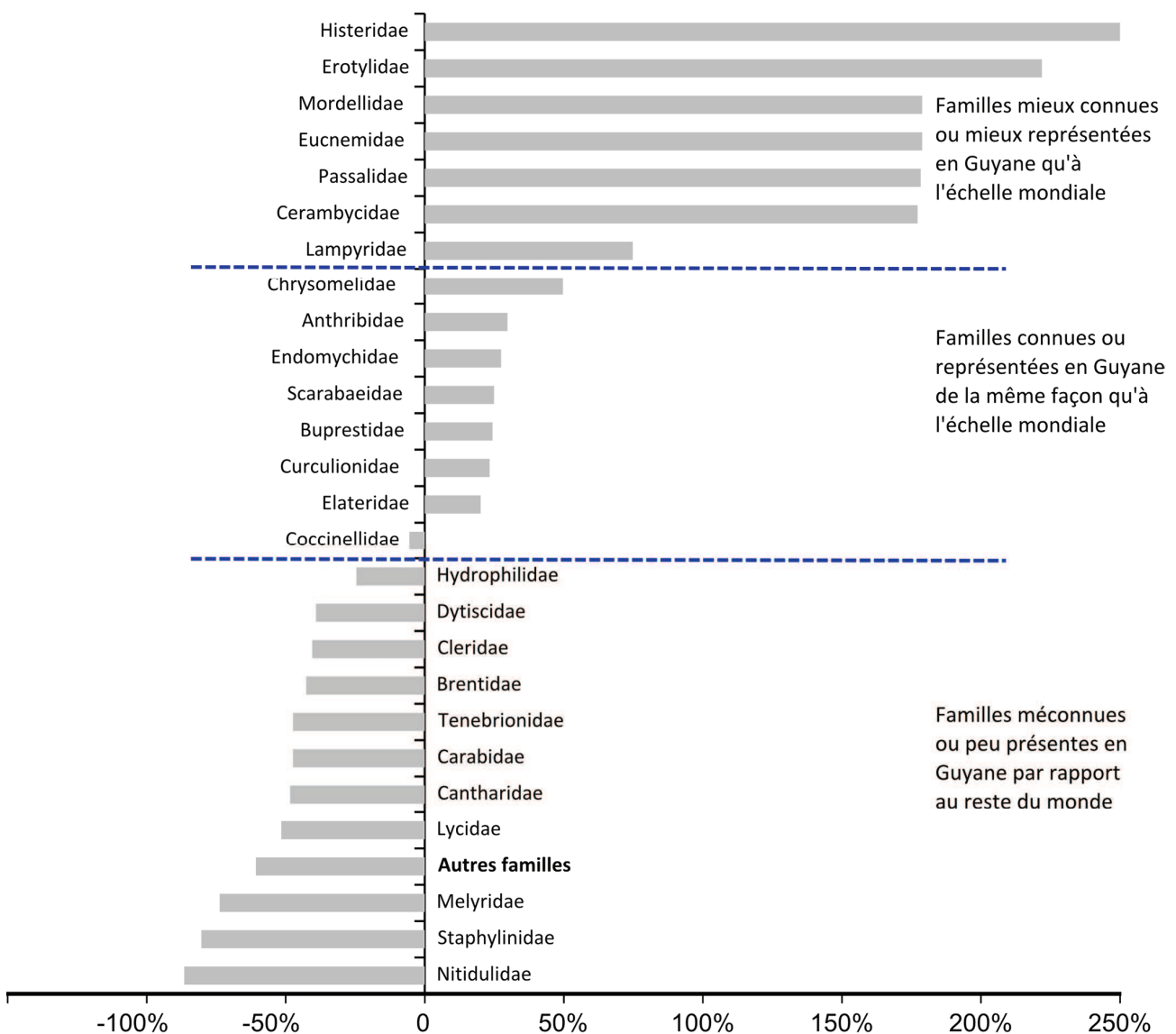


Figure 6. Évolution du rapport de richesse spécifique entre Guyane et France métropolitaine, en fonction du nombre de groupes taxinomiques considérés (groupes listés dans le tableau III). La courbe moyenne et son intervalle de confiance à 95 % sont obtenus par un tirage aléatoire de n groupes au sein des 32 étudiés.



Ecart entre le nombre d'espèces connues en Guyane et le nombre prédit en suivant la ventilation de la faune mondiale

Figure 7. Écart (en %) entre la richesse connue et la richesse attendue de Guyane, par comparaison avec la répartition de la richesse mondiale des Coléoptères (d'après Slipinski *et al.*, 2011). Sont considérées les 26 familles les plus diversifiées au monde, plus une catégorie « autres » (toutes autres familles). L'écart peut être engendré par deux causes : le niveau de connaissance en Guyane ou le niveau de représentation de la famille en Guyane.

La principale difficulté concerne l'indexation de révisions et de notes diverses traitant d'un périmètre parfois beaucoup plus large que la Guyane, et dans lesquelles n'apparaît pas le mot-clé « Guyane ». En croisant notre liste avec des publications identifiées indépendamment on observe un fort recoupement. Ceci traduit un relativement bon niveau d'exhaustivité. Compte tenu de ces considérations, on estime que pourraient être connues de Guyane, fin 2013, un maximum de 6 500 espèces. La dynamique se poursuit, à l'image du présent supplément ACOREP-France. C'est cette dynamique qu'il convient de suivre et d'encourager.

L'extrapolation d'une richesse probable de 28 000 espèces trouve sa cohérence grâce à deux approches indépendantes. Elle reste cependant un ordre de grandeur car elle est conditionnée par plusieurs variables. Concernant l'approche par rapport de proportionnalité sur un échantillon représentatif de familles, on peut noter la forte hétérogénéité du rapport Guyane / métropole (Tabl. III). Malgré la relative stabilité de ce ratio (Fig. 6), ceci rend difficile une généralisation. Des familles peu étudiées, notamment les Staphylinidae, ne suivent peut-être pas le ratio moyen de richesse. En effet, la structuration spatiale de la biodiversité d'une forêt amazonienne est notablement distincte de celles observables en Europe. En forêt équatoriale, la diversité β (changement de composition faunistique par habitat ou zone géographique) est faible (cf. par ex. Basset *et al.*, 2012), tandis que la France métropolitaine comporte plusieurs grandes zones biogéographiques, avec des ensembles d'espèces bien différents (ex. : zones alpine, méditerranéenne, continentale), ainsi qu'un endémisme localisé dans les refuges glaciaires (Deharveng *et al.*, 2000). Notre panel de familles n'est pas aléatoire : il traduit probablement une étude préférentielle des groupes plus diversifiés en Guyane, au risque de surestimer le rapport Guyane / métropole, en écartant des groupes pauvres en Guyane. Par ailleurs, la liste métropolitaine utilisée comme support à l'extrapolation est elle-même évolutive (Tronquet, coord, 2014) ; elle ne peut donc être une référence stabilisée. Quant à l'estimation utilisant le rapport arbres / coléoptères, elle peut souffrir d'une différence d'échelles entre le site d'étude du Panama (6 000 ha) et le territoire guyanais (84 000 km²). De plus, l'intégration d'une plante ligneuse comme « arbre » est sujette à contradictions, or nous n'avons pas confronté la méthode employée par Molino *et al.* (2009) avec celle retenue par Basset *et al.* (2012).

Quoi qu'il en soit, le chiffre de 20 000 espèces semble un minimum prudent, mais assez solide, équivalant pratiquement au double de la faune métropolitaine. Considérant le scénario tendanciel le plus favorable (6 500 *spp.* connues, 150 *spp.* ajoutées par an et 20 000 *spp.* en tout), il faudrait pratiquement un siècle pour

achever l'inventaire des espèces de Guyane. En fait, cette durée est optimiste car le rythme des descriptions devrait ralentir lorsque les familles les plus attractives auront été davantage étudiées (Gaston, 1991). Il restera alors des familles difficiles à collecter, ou négligées, ou des complexes d'espèces cryptiques (Bickford *et al.*, 2007). Il resterait donc entre 70 et 80 % des espèces à découvrir. Cette proportion est colossale, bien qu'elle soit un peu inférieure à la moyenne de 86 % indiquée par Mora *et al.* (2011) pour l'ensemble des taxons terrestres. Même dans des familles très étudiées, il reste encore beaucoup à découvrir : pour les seuls Cerambycidae, pourtant collectés et étudiés intensivement depuis plus de 30 ans, au moins un tiers des espèces sont encore inconnues ou non signalées (Tabl. I et III).

Pas de déclin pour la taxinomie guyanaise ?

Contrairement au constat dégagé, par certains, d'un déclin général numérique de la taxinomie et des taxinomistes (Hopkins & Freckleton, 2002), la dynamique actuelle pour la Guyane est bien plus favorable qu'elle ne l'était il y a quelques décennies. Ceci semble donner raison, globalement, à la vision optimiste de Costello *et al.* (2013a), laquelle suggère qu'il serait possible de décrire la diversité du vivant avant que les espèces aient disparu en grand nombre. Nous partageons également l'analyse de Costello *et al.* (2013b), sur le fait que davantage de taxinomistes publient en moyenne moins d'espèces par article que dans le passé. Cependant, moins d'espèces décrites par article et par auteur ne signifie pas que l'inventaire soit en cours d'achèvement (Holyński, 2013). De plus, la situation guyanaise est un cas particulier, notamment pour quatre raisons : 1) la récolte d'insectes n'est pas interdite par la loi hors des aires protégées, atout stimulant beaucoup le travail de collecte, puis de mise en collection, notamment des amateurs, français et étrangers, et pour lesquels nous avons vu toute l'importance de leurs contributions ; 2) depuis quelques années, les gestionnaires d'espaces naturels (Réserves des Nouragues, de la Trinité, du Mont Grand Matoury ; Parc amazonien de Guyane, Office national des Forêts, etc.), ainsi que la DEAL pour les ZNIEFF, sont demandeurs et financent des inventaires dans des zones préservées et souvent difficiles d'accès ; 3) depuis 2007, l'association entomologique SEAG développe des méthodes de collecte d'ampleur, notamment des pièges d'interception et transmet le matériel collecté à tout un réseau de taxinomistes (durant les six dernières années, près de 50 % des holotypes proviennent de cette équipe) ; 4) il existe une longue tradition d'entomologie amateur en France, reconnue de très bon niveau, comprenant des spécialistes de tous âges, très actifs en taxinomie descriptive et en faunistique. Ces tâches apparemment élémentaires requièrent toutefois de fortes compétences, aujourd'hui de moins en moins

valorisées dans un cursus académique de chercheur (Holyński, 2013). Ainsi, ces facteurs tranchent-ils avec les autres pays tropicaux (Holyński, 2013), notamment ceux limitrophes de la Guyane et dont la situation générale de développement rend plus difficile l'expression de la taxinomie comme des connaissances sur la distribution des espèces qui y vivent.

Perspectives

Dans le contexte économique actuel et considérant les critères de qualité des recherches académiques en systématique, il est peu vraisemblable que l'effort de description soit prochainement repris en main par la sphère professionnelle. De même, les nouvelles technologies, comme le séquençage moléculaire, n'apportent pour l'instant qu'une maigre contribution à l'effort de description. Il est probable que la situation actuelle perdure. Pour combler le handicap taxinomique « *Linnean shortfall* » et s'attaquer au défi biogéographique « *Wallacean shortfall* » (Cardoso *et al.*, 2011), pour améliorer les connaissances fondamentales et faciliter les travaux appliqués à la conservation, le rôle des entomologistes amateurs doit être reconnu, accompagné et une synergie doit être trouvée avec les systématiciens professionnels, dont le rôle reste essentiel. Une complémentarité intéressante serait de favoriser les recherches académiques en taxinomie intégrative des familles, celle-ci n'attirant pas l'intérêt général des amateurs (ou qui n'en ont pas les moyens techniques et financiers). Il serait aussi souhaitable de mettre à disposition des amateurs les capacités de séquençage ADN et de les accompagner dans l'analyse des résultats.

Comme dit plus haut, la Guyane reste, avec le Chili et l'Argentine, l'un des derniers pays d'Amérique du Sud à ne pas avoir interdit la collecte d'insectes sur l'ensemble de son territoire. Seuls les espaces officiellement protégés ont une réglementation de ce type. Certains esprits « bien-pensants » y verraient un retard en matière de politique de protection de la nature, à l'instar de l'absence d'une réelle réglementation de la chasse au gibier à poil ou plume. Nous pensons, au contraire, que cette liberté a globalement facilité le développement des recherches taxinomiques, tant en Guyane qu'en métropole ou à l'étranger. La France, dont la Guyane, en bénéficie à un

coût des plus faibles par rapport à ce qu'aurait nécessité un nombre équivalent de techniciens de terrain et de chercheurs professionnels. Les prélèvements effectués, même avec des techniques efficaces, sont insignifiants par rapport à la dynamique des populations d'insectes (cycles courts, fortes fluctuations naturelles, densités colossales par ha, etc.) et également, mécaniquement, par la très faible surface concernée par rapport à la surface forestière.

L'établissement et la mise à jour d'une liste des insectes de Guyane (dont les coléoptères analysés ici) constituent une nécessité pratique et une opportunité pour faire prendre conscience de la diversité et du handicap dans la simple connaissance de la faune. La base de données sera régulièrement mise à jour, corrigée et rendue accessible en téléchargement sur l'INPN (MNHN, en ligne). Nous invitons finalement tous les collègues intéressés par cette faune à rejoindre le projet de référentiel taxinomique et à nous transmettre tous compléments utiles. Dans cette perspective, nous les encourageons à publier leurs nouvelles espèces ou nouveaux signalements.

REMERCIEMENTS. Nous remercions les gestionnaires d'espaces naturels qui nous sollicitent pour des inventaires entomologiques, source de matériel de qualité permettant de nombreuses découvertes : Réserves naturelles des Nouragues, de la Trinité et du Mont Grand Matoury et leurs organismes gestionnaires, l'ONF et le CNRS ; le Parc amazonien de Guyane pour la mission Itoupé et l'étude du belvédère de Saül ; la DEAL qui subventionne l'inventaire des ZNIEFF ; M. Francillonne, exploitant de la carrière de la Montagne des Chevaux, qui nous facilite l'accès à ce site. Nous remercions également nos collègues de la SEAG, non coléoptéristes, qui contribuent aux collectes et parfois au tri : Eddy Poirier, Serge Fernandez, Frédéric Bénénez et Philippe Collet.

Merci à Thierry Deuve (MNHN) pour ses déterminations et la fourniture d'une liste des Paussinae ; à Fabio Cassola pour ses travaux sur les Cicindelinae ainsi qu'à Geovan H. Corrêa pour sa contribution à la détermination des Coccinellidae.

Nous remercions Claire Régner et Olivier Gargominy (MNHN, Service du Patrimoine naturel) pour la coordination du référentiel taxinomique et leur aide à l'exploitation des données, ainsi que Piotr Daszkiewicz pour son aide en matière de recherche bibliographique.

Références

- BASSET Y., CIZEK L., CUÉNOUD P., DIDHAM R. K., GUILHAUMON F., MISSA O., NOVOTNY V., ØDEGAARD F., ROSLIN T., SCHMIDL J., TISHECHKIN A. K., WINCHESTER N. N., ROUBIK D. W., ABERLENC H.-P., BAIL J., BARRIOS H., BRIDLE J. R., CASTAÑO-MENESES G., CORBARA B., CURLETTI G., DUARTE DA ROCHA W., DE BAKKER D., DELABIE J. H. C., DEJEAN A., FAGAN L. L., FLOREN A., KITCHING R. L., MEDIANERO E., MILLER S.E., GAMA DE OLIVEIRA E., ORIVEL J., POLLET M., RAPP M., RIBEIRO S. P., ROISIN Y., SCHMIDT J. B., SØRENSEN L. & LEPONCE M. 2012. Arthropod diversity in a tropical forest. *Science*, 338 : 1481-1484. DOI: 10.1126/science.1226727
- BEBBER D. P., MARRIOTT F. H. C., GASTON K. J., HARRIS S. A. & SCOTLAND R. W. 2007. Predicting unknown species numbers using discovery curves. *Proceedings of the Royal Society B*, 274 : 1651-1658. doi: 10.1098/rspb.2007.0464
- BICKFORD D., LOHMAN D. J., SODHI N. S., NG P. K. L., MEIER R., WINKER K., INGRAM K. K. & DAS I., 2007.

- Cryptic species as a window on diversity and conservation. *Trends in Ecology & Evolution*, 22 : 148-155. <http://dx.doi.org/10.1016/j.tree.2006.11.004>
- BOILLY O. 2011. Les Bolboceratidae de Guyane. In : TOUROULT J. (Ed.). *Contribution à l'étude des Coléoptères de Guyane, tome IV*. ACOREP-France, Paris, 19-31.
- BOILLY O. & VAZ-DE-MELLO F. Z. 2013. Les Scarabaeinae de Guyane: clé illustré des genres (Coleoptera, Scarabaeidae). In : TOUROULT J. (Ed.). *Contribution à l'étude des Coléoptères de Guyane, tome VII*. ACOREP-France, Paris, 103-112.
- BOUCHARD P., BOUSQUET Y., DAVIES A.E., ALONSO-ZARAZAGA M.A., LAWRENCE J.F., LYAL C.H.C., NEWTON A.F., REID C.A.M., SCHMITT M., SLIPINSKI S.A. & SMITH A.B.T. 2011. Family-group names in Coleoptera (Insecta). *Zookeys*, 1-972. doi:10.3897/zookeys.88.807
- BOUCHER S. 1986. Contribution à l'étude des Passalidae guyano-amazoniens (Coleoptera, Scarabaeoidea). *Annales de la Société entomologique de France* (N.S.), 22(4) : 491-533.
- BOUCHER S. 2006. Évolution et phylogénie des Coléoptères Passalidae (Scarabaeoidea). Les taxons du groupe famille. La tribu néotropical de Proculini et son complexe *Veturinus*. *Annales de la Société entomologique de France* (N.S.), 41(3-4) [2005] : 237-604.
- BRÛLÉ S. 2011. État des connaissances sur les Buprestes de Guyane (Coleoptera, Buprestoidea). In : TOUROULT J. (Ed.). *Contribution à l'étude des Coléoptères de Guyane, tome III*. ACOREP-France, Paris, 46-70.
- BRÛLÉ S. & TOUROULT J. 2014. Insects of French Guiana: a baseline for diversity and taxonomic effort. *Zookeys*, 434 : 111-130.
- CARDOSO P., ERWIN T.L., BORGES P.A.V. & NEW T.R. 2011. The seven impediments in invertebrate conservation and how to overcome them. *Biological Conservation* 144 : 2647-2655. <http://dx.doi.org/10.1016/j.biocon.2011.07.024>
- CASSOLA F. 2011. Études sur les Cicindèles. CLXXXVIII. Les Cicindèles de Guyane, avec description de deux nouvelles espèces de *Ctenostoma* Klug, 1821 (Coleoptera, Cicindelidae). In : TOUROULT J. (Ed.). *Contribution à l'étude des Coléoptères de Guyane, tome III*. ACOREP-France, Paris, 8-16.
- CHARLES-DOMINIQUE P. 2011. *Guyane. Milieux, faune, flore*. CNRS éditions, Paris, 224 pp.,
- COLWELL R. K & CODDINGTON J. A. 1994. Estimating Terrestrial Biodiversity through Extrapolation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 345 : 101-118. doi: 10.1098/rstb.1994.0091
- CONSTANTIN R. 2013. Les Malachiidae et Dasytidae Rhadalinae de Guyane, avec description de douze espèces nouvelles (Coleoptera, Cleroidea). In : TOUROULT J. (Ed.). *Contribution à l'étude des Coléoptères de Guyane, tome VII*. ACOREP-France, Paris, 56-72.
- COSTELLO M. J., MAY R. M. & STORK N. E. 2013a. Can we name Earth's species before they go extinct? *Science*, 339 : 413-416. DOI: 10.1126/science.1230318
- COSTELLO M. J., WILSON S. & HOULDING B. 2013b. More taxonomists describing significantly fewer species per unit effort may indicate that most species have been discovered. *Systematic Biology*, 62(4) : 616-624. doi: 10.1093/sysbio/syt024
- DEGALLIER N., ARRIAGADA G., BRÛLÉ S., TOUROULT J., DALENS P.-H. & POIRIER E. 2010. Coleoptera Histeridae de Guyane. VI. Mise à jour du catalogue et contribution à la connaissance des Hololeptini. In : TOUROULT J. (Ed.). *Contribution à l'étude des Coléoptères de Guyane, tome II*. ACOREP-France, Paris, 62-75.
- DEGALLIER N., ARRIAGADA G., CATERINO M. S., KANAAR P., MOURA D. P., TISHECHKIN A. K., WARNER W. B. 2012. Coleoptera Histeridae de Guyane. VII. Compléments au catalogue avec des données sur la faune du Surinam et une contribution à la connaissance des Saprininae. In : TOUROULT J. (ed.). *Contribution à l'étude des Coléoptères de Guyane, Tome VI*. ACOREP-France, Paris, 33-52.
- DEHARVENG L., DALENS H., DRUGMAND D., SIMON-BENITO J.C., GAMA M. DA, SOUSA P., GERS C. & BEDOS A., 2000. Endemism mapping and biodiversity conservation in western Europe: an arthropod perspective. *Belgian Journal of Entomology*, 2(1) : 59-75.
- DELNATTE C. & MEYER J.-Y., 2012. Plant introduction, naturalization, and invasion in French Guiana (South America). *Biological Invasions*, 14 : 915-927. doi:10.1007/s10530-011-0129-1
- DHEURLE C. 2013. Signalement d'*Iresia* (*Palaeoiresia*) *egregia* Chaudoir, 1860 en Guyane (Coleoptera, Cicindelidae). In : TOUROULT J. (Ed.). *Contribution à l'étude des Coléoptères de Guyane, tome VII*. ACOREP-France, Paris, 46-48.
- DINERSTEIN E., OLSON D. M., GRAHAM D.J., WEBSTER A. L., PRIMM S. A., BOOKBINDER M. P. & LEDEC G. 1995. *A conservation assessment of the terrestrial ecoregions of Latin America and the Caribbean*. World Bank, Washington DC, 157 pp. DOI: <http://dx.doi.org/10.1596/0-8213-3295-3>
- ERWIN T. L. 1982. Tropical forests: their richness in Coleoptera and other arthropod species. *Coleopterists Bulletin*, 36 : 74-75. Stable URL: <http://www.jstor.org/stable/4007977>
- ERWIN T. L., MICHELI C. J. & HEVEL G. F. 2012. The Beetle family Carabidae of Guyane (French Guyana): the tribes, genera, and number of species known with notes on their ways of life (Insecta, Coleoptera, Adaphaga). *Contribution à l'étude des Coléoptères de Guyane, tome V*. ACOREP-France, Paris, 1-88.
- ESSL F., RABITSCH W., DULLINGER S., MOSER D. & MILASOWSKY N. 2013. How well do we know species richness in a well-known continent? Temporal patterns of endemic and widespread species descriptions in the European fauna. *Global Ecology and Biogeography*, 22 : 29-39. DOI: 10.1111/j.1466-8238.2012.00787.x
- FONTAINE B., VAN ACHTERBERG K., ALONSO-ZARAZAGA M. A., ARAUJO R., ASCHE M., ASPÖCK H., ASPÖCK U., AUDISIO P., AUKEMA B., BAILLY N., BALSAMO M., BANK R. A., BELFIORE C., BOGDANOWICZ W., BOXSHALL G., BURCKHARDT D., CHYLARECKI P., DEHARVENG L., DUBOIS A., ENGHOF H., FOCHETTI R., FONTAINE C., GARGOMINY O., LOPEZ M. S. G., GOUJET D., HARVEY M. S., HELLER K. G., VAN HELSDINGEN P., HOCH H., DE JONG Y., KARSHOLT O., LOS W., MAGOWSKI W., MASSARD J. A., MCINNES S. J., MENDES L. F., MEY E., MICHELSEN V., MINELLI A., NAFRIA J. M. N., VAN

- NIEUKERKEN E. J., PAPE T., DE PRINS W., RAMOS M., RICCI C., ROSELAAR C., ROTA E., SEGERS H., TIMM T., VAN TOL J. & BOUCHET P. 2012. New Species in the Old World: Europe as a Frontier in Biodiversity Exploration, a Test Bed for 21st Century Taxonomy. *PLoS One*, 7(5) : e36881. doi:10.1371/journal.pone.0036881
- GARGOMINY O., TERCERIE S., RÉGNIER C., RAMAGE T., DUPONT P., VANDEL E., DASZKIEWICZ P. & PONCET L. (2013). *TAXREF v7.0, référentiel taxonomique pour la France. Méthodologie, mise en œuvre et diffusion*. Rapport SPN 2013-22. Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, 104 pp. <http://inpn.mnhn.fr/programme/referentiel-taxonomique-taxref?lg=en>
- GASTON K. 1991. Body size and probability of description: the beetle fauna of Britain. *Ecological Entomology*, 16 : 505-508. DOI: 10.1111/j.1365-2311.1991.tb00242.x
- GUITET S., CORNU J. F., BRUNAU O., BETBEDER J., CAROZZA J. M. & RICHARD-HANSEN C. 2013. Landform and landscape mapping, French Guiana (South America). *Journal of Maps*, 9(3) : 1-11. DOI: 10.1080/17445647.2013.785371
- GILLET C., DRUMONT A. & PONCHEL Y. 2010. The rare rhinoceros beetle, *Ceratophileurus lemoulti* Ohaus, 1911, in French Guiana and Suriname (Coleoptera, Scarabaeidae, Dynastinae, Phileurini). *ZooKeys*, 34 : 193-198. doi: 10.3897/zookeys.34.240
- GRANVILLE J.-J. DE, CREMERS G. & HOFF M. 1996. L'endémisme en Guyane. In : GUILLAUMET J.L., BELIN M., PUIG H (Eds.) *Phytogéographie Tropicale: Colloque International en Hommage au Professeur Raymond Schnell*, 1993/07/06-08. ORSTOM, Paris, pp. 101-113. http://herbier.unistra.fr/uploads/media/endemisme_guyane.pdf
- GRANVILLE J.-J. de 1992. Un cas de distribution particulier : les espèces forestières péri-amazoniennes. *Compte rendu des séances de la société de biogéographie* 68 : 1-33. <http://www.documentation.ird.fr/hor/fdi:34638>
- HEQUET V. 1996. *Longicornes de Guyane*. ORSTOM-Silvolab, Cayenne. 36 pp
- HOLYŃSKI R. B. 2013. Have most species already been, or will they never be discovered? (are optimists or pessimists realists?). *Genus*, 24(3-4) : 261-273. http://www.biol.uni.wroc.pl/cassidae/Holynski_Have%20most%20species.pdf
- HOOPER D. U., CHAPIN F. S., EWEL J. J., HECTOR A., INCHAUSTI P., LAVOREL S., LAWTON J. H., LODGE D. M., LOREAU M., NAEEM S., SCHMID B., SETÄLÄ H., SYMSTAD A. J., VANDERMEER J. & WARDLE D. A. 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs* 75 : 3-35. <http://dx.doi.org/10.1890/04-0922>
- HOPKINS G. W. & FRECKLETON R. P. 2002. Declines in the numbers of amateur and professional taxonomists: implications for conservation. *Animal Conservation*, 5 : 245-249. doi:10.1017/S1367943002002299
- LEBLANC P. 2013. Contribution à la connaissance des Mordellidae de Guyane (1ère note). In: TOUROULT J. (Ed.) *Contribution à l'étude des Coléoptères de Guyane, tome VII*. ACOREP-France, Paris, 94-102.
- LEWINSOHN T. M. & PRADO P. I. 2005. How many species are there in Brasil? *Conservation Biology*, 19 : 619-624. DOI: 10.1111/j.1523-1739.2005.00680.x
- MARGULES C.R., PRESSEY R.L. & WILLIAMS P.H. 2002. Representing biodiversity: Data and procedures for identifying priority areas for conservation. *Journal of Biosciences*, 27 : 309-326. DOI: 10.1007/BF02704962
- MNHN (Ed.). En ligne. *Inventaire national du Patrimoine naturel, site Web* : <http://inpn.mnhn.fr>.
- MOLINO J.-F., SABATIER D., PRÉVOST M.-F., FRAME D., GONZALEZ S. & BILOT-GUÉRIN V. 2009. *Etablissement d'une liste des espèces d'arbres de la Guyane - Rapport final*. Ministère de l'Agriculture et de la Pêche, IRD, UMR AMAP - Herbier de Guyane. 59 p. http://agriculture.gouv.fr/IMG/pdf/7_ListeArbresGuyane-2.pdf
- MORA C., TITTENSOR D. P., ADL S., SIMPSON A. G. B. & WORM B. 2011. How Many Species Are There on Earth and in the Ocean? *PLoS Biol*, 9(8): 1001127. DOI: 10.1371/journal.pbio.1001127
- PECK S.B. 2011. The beetles of Martinique, Lesser Antilles (Insecta: Coleoptera); diversity and distributions. *Insecta Mundi*, 0178 : 1-57.
- RHEINHEIMER J. 2012. Les Anthribidae de Guyane (Coleoptera). In : TOUROULT J. (Ed.) *Contribution à l'étude des Coléoptères de Guyane*, tome VI. ACOREP-France, Paris, 4-15.
- SLIPINSKI S. A., LESCHEN R. A. B., & LAWRENCE J. F. 2011. Order Coleoptera Linnaeus, 1758. In: ZHANG Z.-Q. (Ed.) *Animal biodiversity: An outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness*. *Zootaxa* 3148 : 203-208.
- TAVAKILIAN G.L. & CHEVILLOTTE H. 2012. Titan: base de données internationales sur les Cerambycidae ou Longicornes. Version 3.0. Available from: <http://lully.snv.jussieu.fr/titan/> (Accessed on 12/14/2013)
- TRONQUET M. (coord.) 2014. *Catalogue des Coléoptères de France*. Supplément au tome XXIII, R.A.R.E, 1052 p.
- WHITTAKER R. J., ARAÚJO M. B., PAUL J., LADLE R. J., WATSON J. E. & WILLIS K. J. 2005. Conservation biogeography: assessment and prospect. *Diversity and Distributions*, 11 : 3-23. DOI: 10.1111/j.1366-9516.2005.00143.x
- YVINEC J.-H. 2010. Introduction à la faune des Erotylinae de Guyane (Coleoptera, Cucujoidea, Erotylidae). In : TOUROULT J. (Ed.) *Contribution à l'étude des Coléoptères de Guyane, tome II*. ACOREP-France, Paris, 3-13.
- ZHANG Z.Q. 2013. Phylum Arthropoda. In : Zhang ZQ (Ed) *Animal Biodiversity: An Outline of Higher-level Classification and Survey of Taxonomic Richness* (Addenda 2013). *Zootaxa*, 3703: 17-26. <http://www.mapress.com/zootaxa/list/2013/3703%281%29.ht>