HAL
open science

Diversité et remplacement longitudinal des espèces de petits mammifères dans les forêts des bassins versants des fleuves de l'ouest de Madagascar

Zafilnahery Rakotomalala, Steven M. Goodman

To cite this version:

Zafilnahery Rakotomalala, Steven M. Goodman. Diversité et remplacement longitudinal des espèces de petits mammifères dans les forêts des bassins versants des fleuves de l'ouest de Madagascar. Revue d'Écologie, 2010, 65 (4), pp.343-358. hal-03530610

HAL Id: hal-03530610

https://hal.science/hal-03530610

Submitted on 17 Jan 2022

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

DIVERSITÉ ET REMPLACEMENT LONGITUDINAL DES ESPÈCES DE PETITS MAMMIFÈRES DANS LES FORÊTS DES BASSINS VERSANTS DES FLEUVES DE L'OUEST DE MADAGASCAR

Zafimahery RAKOTOMALALA[1,2] & Steven M. GOODMAN[1,3]

SUMMARY. — *Diversity and longitudinal species turnover of small mammals in the forests of watersheds of western Madagascar*. — The species diversity of Malagasy small mammals is assessed along three different east-west flowing rivers passing through different forest formations and of different length: Soahany (short river), Manambolo (medium-length river), and the Mangoky (long river). The levels of species replacement (β-diversity) are evaluated along these three different longitudinal gradients. Twenty-two sites were inventoried, six along the Soahany River, five along the Manambolo River, and 11 along the Mangoky River. Thirty-five species of small mammals were documented at these sites, composed of 21 species of endemic Afrosoricida (Tenrecidae); two species of Soricomorpha including one endemic (*Suncus madagascariensis*) and one introduced (*S. murinus*); and 12 species of Rodentia including 10 endemics (Nesomyidae) and two introduced species (*Rattus rattus* and *Mus musculus*). There was a correlation between species richness and the length of each river basin: Mangoky has the greatest species richness (29 taxa), followed by the Manambolo (11 taxa) and the Soahany (10 taxa). α-diversity augments with increasing habitat complexity and surface area. Humid forest sites in the central highlands near the Zomandao River (the source of the Mangoky) possess high α-diversity. For dry forest sites, those towards the interior in relatively large forested areas have greater α-diversity measures than those of smaller or coastal forest sites. β-diversity augments along the river systems with increasing habitat heterogeneity. The transect along the Soahany River has the highest β-diversity values, indicating higher levels of species turnover than the other two river systems.

RÉSUMÉ. — Dans des sites situés le long de trois fleuves de différentes longueurs, coulant d'est en ouest vers le Canal de Mozambique (Soahany [fleuve court], Manambolo [fleuve de longueur moyenne] et Mangoky [fleuve long]), avec différents types des forêts, ont été évalués d'une part la diversité locale des petits mammifères et d'autre part le taux de remplacement des espèces suivant un gradient longitudinal. Vingt-deux sites ont été inventoriés dont six le long du Soahany, cinq pour le Manambolo et 11 le long du Mangoky. Au total 35 espèces de petits mammifères ont été recensées le long de ces transects dont 21 espèces endémiques d'*Afrosoricida* (*Tenrecidae*), deux espèces de *Soricomorpha* dont une endémique (*Suncus madagascariensis*) et une allogène (*S. murinus*) et 12 espèces de *Rodentia* dont 10 endémiques (*Nesomyidae*) et deux allogènes (*Rattus rattus* et *Mus musculus*). Il semblerait que la richesse spécifique varie proportionnellement avec la longueur de chaque transect : Mangoky est le plus riche (29 espèces) suivi de Manambolo (11 espèces) et de Soahany (10 espèces). La diversité α augmente avec le type d'habitat, sa superficie et sa complexité. Les sites des forêts humides situés dans le haut plateau central du côté de la rivière Zomandao (source du Mangoky) possèdent une diversité α élevée. Pour les sites des forêts sèches, ceux situés à l'intérieur des blocs forestiers de larges étendues ont la diversité α la plus élevée. La diversité β augmente avec l'hétérogénéité des habitats le long de chaque transect. Le transect Soahany, le plus court, possède la diversité β la plus élevée, traduisant un taux de remplacement d'espèce plus rapide que ceux des deux autres transects.

---

[1] Vahatra, BP 3972. Antananarivo 101, Madagascar, E-mail : zafimahery@yahoo.fr

[2] Département de Biologie Animale, Faculté des Sciences, BP 906, Université d'Antananarivo. Antananarivo 101, Madagascar

[3] Field Museum of Natural History, 1400 South Lake Shore Drive. Chicago, Illinois 60605, USA. E-mail : sgoodman@vahatra.mg ou sgoodman@fieldmuseum.org

Rev. Écol. (Terre Vie), vol. 65, 2010.

Au niveau des forêts tropicales, des questions biogéographiques fondamentales restent à résoudre telles que l'influence des traits abiotiques (géomorphologie des bassins versants, orographie, hydrographie) sur la distribution de la diversité terrestre et sur le changement de communautés le long des gradients environnementaux : la « *beta diversity* » de Whittaker (1972). Un des buts de l'écologie des communautés est de découvrir les mécanismes responsables d'un tel changement de structure et de diversité d'une communauté. À Madagascar, des études zoogéographiques menées durant ces dernières décennies ont déjà contribué à la connaissance des modèles de distribution des faunes et des facteurs associés à la diversité spécifique de l'île.

Concernant les petits mammifères malgaches, les inventaires biologiques entrepris durant les vingt dernières années ont apporté des connaissances sur les modèles de distribution de ce groupe mais certains sujets comme le rôle des rivières en tant que barrières ou corridors de dispersion restent quasiment non élucidés (Goodman *et al*., 2000 ; Soarimalala, 2007, 2008 ; Muldoon & Goodman, 2010). Deux facteurs pourraient être les causes de l'absence de synthèse biogéographique associée au rôle des rivières sur la dispersion des espèces de petits mammifères : 1) les données y afférentes sont assez rares concernant les petits mammifères : les forêts du versant ouest de Madagascar en dehors des systèmes des aires protégées, surtout le long du bord occidental du haut plateau central, sont très peu documentées. 2) Les caractéristiques géomorphologiques de cette partie occidentale de l'île sont considérablement complexes (de Wit, 2003 ; Du Puy & Moat, 1996, 2003).

Pour analyser certaines questions biogéographiques associées au rôle des rivières du versant ouest sur la dispersion des espèces animales, des inventaires des petits mammifères forestiers (*Afrosoricida, Rodentia* et *Soricomorpha*) ont été entrepris le long des bassins versants des trois fleuves, de la source jusqu'au cours inférieur. Ces trois fleuves n'ont pas la même longueur, sont soumis à des régimes météorologiques différents et traversent chacun des communautés végétales qui ne sont pas nécessairement les mêmes. Cette étude documente la question du remplacement longitudinal, mesuré par les diversités α et β, des espèces de petits mammifères le long des transects qui sont liés à des gradients environnementaux.

MÉTHODOLOGIE

Groupe étudié

Nous avons choisi la communauté de petits mammifères comme modèle biologique, parce qu'elle constitue actuellement un groupe de vertébrés assez facile à recenser et que leur taxinomie et leur distribution sont assez bien connues. À Madagascar, le groupe de petits mammifères est composé de quatre groupes, 1) les *Tenrecidae* endémiques (sous-familles des *Geogalinae*, *Tenrecinae* et *Oryzorictinae*) de l'ordre des *Afrosoricida*, 2) les *Soricidae* de l'ordre des *Soricomorpha*, avec deux taxa, *Suncus madagascariensis* (endémique) et *S. murinus* (introduit), 3) les rongeurs *Nesomyinae* endémiques, et 4) les rongeurs *Murinae* introduits (*Rattus rattus* et *Mus musculus*).

Zone d'étude

Madagascar présente une dissymétrie est-ouest par rapport à son grand axe. Le versant occidental, qui représente environ trois quarts de la superficie de l'île et une portion importante du haut plateau central, s'étale doucement vers le Canal de Mozambique et présente des larges plaines alluviales de basse altitude (Chaperon *et al*., 1993). Par contre, le versant oriental s'oriente vers l'océan Indien sur une distance assez courte mais avec une pente abrupte. La dissymétrie est-ouest est accentuée par la géologie et le climat. Le versant ouest est composé de nombreux types de sol et de substrats géologiques différents de ceux du versant est (Du Puy & Moat, 1996). La limite ouest du haut plateau central montagneux est géologiquement complexe et comprise dans trois blocs tectoniques avec des formations rocheuses hétérogènes (de Wit, 2003).

Dû en partie à l'orographie du versant ouest, situé à l'ombre des alizés, la pluviométrie de la région occidentale est limitée à la saison de mousson (fin novembre - mars), avec un cline accentué du nord au sud avec les précipitations annuelles qui varient de 1858 mm à Ambilobe à 1503 mm à Mahajanga, 780 mm à Morondava, 496 mm à Morombe et 390 mm à Toliara (Chaperon *et al*., 1993). Le climat tropical sec affecte le versant ouest avec une saison sèche (avril – octobre) qui dure cinq à dix mois ; cette période a une influence profonde sur l'ensemble des communautés végétales et animales.

La principale formation végétale dans le centre-ouest est la forêt sèche caducifoliée avec une canopée atteignant 15 m de hauteur au maximum, des sous-bois ouverts et une strate herbacée éparse. La nature du sol (défavorable à la culture), les conditions édaphiques et l'accès difficile ont permis la conservation de certains types de végétation

comme des forêts-galeries le long de certaines rivières, des forêts denses sèches et de la végétation xérophytique sur les massifs calcaires (karst). Cette région occidentale est actuellement caractérisée par une mosaïque de forêts sèches caducifoliées, des forêts secondaires dégradées et des savanes (Moat & Smith, 2007). Le versant est et une portion des hauts plateaux reçoivent des précipitations très élevées réparties sur toute l'année, avec une saison sèche moins prononcée. La dissimilarité inhérente au niveau de la topographie entre les versants est et ouest de Madagascar a révélé d'importants effets sur la biogéographie, par exemple, de celle des lémuriens (Goodman & Ganzhorn, 2004a, 2004b).

Sites d'étude

L'échantillonnage a été conduit au niveau de 22 sites (Tab. I ; Fig. 1) situés sur les deux rives des trois fleuves : Soahany, Manambolo et Mangoky.

1. Soahany : ce fleuve court (180 km de long) prend sa source dans le massif karstique de Bemaraha à 400 m d'altitude, la superficie de son bassin versant est inférieure à 5000 km^2 (Chaperon *et al*., 1993). Le long de ce fleuve six sites ont été échantillonnés, de l'amont vers l'aval : Mamakibetro, Ampidirabe, Betsatsango, Antsororoka, Ambohibary et Ankingalava.

2. Manambolo : ce fleuve de longueur moyenne (370 km de long) prend sa source dans le massif d'Ankaroka à 1250 m, son bassin versant couvre 13 970 km^2 (Chaperon *et al*., 1993). Pour ce transect, cinq sites ont été inventoriés, de l'amont vers l'aval : Mahajeby, Andranobe, Ankarongana, Andolombazimba et Ankidrodroa.

3. Mangoky : c'est le fleuve le plus long de Madagascar (714 km de long), il prend sa source vers 2500 m d'altitude dans le massif d'Andringitra, la superficie de son bassin versant est de 55 750 km^2 (Chaperon *et al*., 1993). Onze sites ont été inventoriés pour ce transect, de l'amont vers l'aval : Vohipia, Andohabatotany, Anjavidilava, Ingaro, Vohitsira, Zobihandro, Manarikitro, Kapoky, Antevankira, Beronto et Ankatrakatraka.

Ces trois fleuves se jettent tous dans le canal de Mozambique. La formation forestière traversée par le fleuve Soahany est du type forêt sèche de l'Ouest (Fig. 2B) tandis que les deux autres traversent à la fois des forêts humides au niveau de leur cours supérieur et des forêts sèches de l'Ouest dans leur cours inférieur (Fig. 2D et 2 F).

Méthode d'échantillonnage

Tous les sites ont été inventoriés au cours de la saison humide (novembre - avril) pendant laquelle la plupart de petits mammifères sont actifs. Deux techniques de piégeage ont été utilisées au niveau de chaque site, permettant de capturer des animaux vivants :

1) des trous-pièges ou « pit-falls » utilisés par plusieurs chercheurs pendant les deux dernières décennies pour capturer les espèces d'*Afrosoricida* et de *Soricomorpha* (voir Jenkins *et al*., 1996 ; Soarimalala, 2008 pour les détails). Au niveau de chaque site, trois lignes de trous-pièges ont été installées dans des microhabitats différents (crête, versant, vallée, plaine). Chaque ligne, composée de 11 seaux en plastique (capacité 15 l, 275 mm de profondeur interne et 220 mm de diamètre inférieur interne) est contrôlée deux fois par jour, à l'aube et à la fin de l'après-midi. Un seau mis en place pendant 24 heures est considéré comme une nuit-trou-piège. À l'exception de quelques sites du côté du PN d'Andringitra, toutes les lignes de trous-pièges ont été laissées pendant six nuits consécutives, correspondant à 198 nuits-trous-pièges (Tab. I).

2) des pièges standards, utilisés par plusieurs chercheurs (voir Goodman & Carleton, 1996 ; Soarimalala, 2008) pour capturer surtout les *Rodentia*. Pour chaque site, 100 pièges standards ont été mis en place dont 80 « Sherman » (22,5 x 8,6 x 7,4 cm) et 20 « National » (31,2 x 12,3 x 12,3 cm). Ces pièges ont été appâtés au beurre de cacahuète et l'appât était renouvelé chaque jour vers la fin de l'après-midi. Tous les pièges ont été contrôlés tous les jours à l'aube et à la fin de l'après-midi. Ces pièges ont été placés dans des milieux différents pour couvrir le maximum de microhabitats et ainsi pour mieux évaluer la richesse spécifique de chaque site. Une nuit-piège est définie comme un piège ouvert pendant 24 heures. À l'exception de quelques sites du côté du PN d'Andringitra, tous les pièges ont été laissés pendant six nuits consécutives, correspondant à 600 nuits-pièges (Tab. I).

La durée de piégeage est de six nuits par site pour les deux techniques. De plus, les espèces observées en dehors des systèmes de piégeage (*Tenrec ecaudatus* et *Setifer setosus*, sous-famille des *Tenrecinae*) ont été aussi notées.

Identification des spécimens

La taxinomie des petits mammifères malgaches, y qui compris ceux des forêts sèches de l'Ouest, a considérablement changé au cours de ces deux dernières décennies (e.g. Carleton *et al*., 2001 ; Goodman & Soarimalala, 2004, 2005 ; Olson *et al*., 2009). Les spécimens collectés au cours de cette étude ont été identifiés en utilisant des échantillons y compris les holotypes déposés au « Field Museum of Natural History » (FMNH) à Chicago ; au Département de Biologie Animale, Université d'Antananarivo (UADBA) à Antananarivo ; au « National Museum of Natural History » à Washington, D.C. ; au Muséum national d'Histoire naturelle à Paris ; et au « The Natural History Museum » à Londres. Les spécimens de référence sont déposés au FMNH et à l'UADBA.

Analyses des données

Variation longitudinale

La régression linéaire avec la méthode du LOWESS – « *LOcally WEighted Smoothing Scatter* » de Cleveland (1979) a été utilisée pour les analyses de la variation longitudinale (considérée comme une fonction des habitats et de l'altitude) de la richesse spécifique.

TABLEAU I

Coordonnées géographiques, altitude, formations végétales dominantes (d'après Moat & Smith, 2007), date d'inventaire ainsi que les efforts de capture déployés au niveau de chaque site (nombre des lignes de pit-falls et leur emplacement : cr = crête, ve = versant, va = vallée, pl = plaine)

Transect	Zone	Site	Latitude (S)	Longitude (E)	Altitude (m)	Formations végétales dominantes	Date d'inventaire	Efforts de capture (Nombre de nuits-pièges)	
								Pièges standards	Pit-falls
SOAHANY	Bemaraha	Mamakibetro	18°30,9'	44°39,6'	120	FS sur karst	21-26.I.06	600	198 (1 cr, 2 va)
	Antsalova	Ampidirabe	18°31,8'	44°26,1'	170	FS	29.I-03.II.06	600	198 (1 cr, 2 va)
		Antsororoka	18°39,1'	44°36,2'	160	FS	15-20.II.06	600	198 (1 ve, 2 va)
		Betsatsango	18°39,2'	44°39,5'	80	FG	07-12.II.06	600	198 (3 pl)
		Ambohibary	18°47,4'	44°26,1'	20	FS	07-12.III.06	600	198 (1 cr, 1 ve, 1 va)
		Ankingalava	18°46,3'	44°22,2'	20	FS	25.II-03.III.06	600	198 (3 pl)
							sous-total	3 600	1 188
MANAMBOLO	Ambohijanahary	Mahajeby	18°16,2'	45°24,3'	1 020	FH	19-24.XI.06	600	198 (1 ve, 2 va)
		Andranobe	18°31,1'	45°25,5'	850	FH	05-10.XII.06	600	198 (1 cr, 1 ve, 1 va)
		Ankarongana	18°31,9'	45°28,1'	925	FH	28.XI-03.XII.06	600	198 (1 cr, 1 ve, 1 va)
	Bemaraha	Andolombazimba*	44°49,7'	19°08,4'	100	FS sur karst	30.XI-05.XII.01	600	198 (1 cr, 1 ve, 1 va)
		Ankidrodroa*	44°48,5'	19°07,9'	100	FS sur karst	21-27.XI.01	600	198 (1 cr, 1 ve, 1 va)
							sous-total	3 000	990
MANGOKY	Andringitra	Vohipia	22°09,7'	47°02,2'	1 600	FH	11-16.III.07	500	165 (1 cr, 1 ve, 1 va)
		Andohabatotany	22°08,7'	47°01.4'	1 300	FH	04-09.III.07	500	165 (1 cr, 2 va)
		Anjavidilava	22°09,4'	46°57,5'	1 990	FH	23-28.IV.08	750	220 (1 cr, 2 ve, 1 va)
	Plaine de Zomandao	Ingaro	21°36,0'	46°21,5'	800	FHB – FB	07-12.XII.07	600	198 (3 va)
		Vohitsira	22°03,6'	46°02.6'	770	FG	29.XI-04.XII.07	600	198 (3 va)
	Makay	Zobihandro	21°23,6'	45°12,2'	350	FSH	01-08.XI.07	600	198 (3 va)
		Manarikitro	21°27,6'	45°12,1'	300	FSH	10-15.XI.07	600	198 (3 va)
	Beroroha	Kapoky	22°02,6'	45°07,4'	350	FSH	20-25.II.07	600	198 (3 pl)
	Bas-Mangoky	Antevankira	21°56,7'	44°02,7'	120	FS	03-08.II.07	600	198 (3 va)
		Beronto	21°46,7'	43°58,6'	120	FS	23-28.I.07	600	198 (3 pl)
		Ankatrakatraka	21°27,1'	43°52,5'	70	FS	14-19.I.07	600	198 (3 pl)
							sous-total	6 550	2 134

FG : forêt-galerie ; FH : forêt humide ; FHB-FB : formation herbeuse boisée-formation buissonnante ; FS : forêt sèche de l'Ouest ; FSH : forêt subhumide de l'Ouest. *D'après Goodman (non publié).

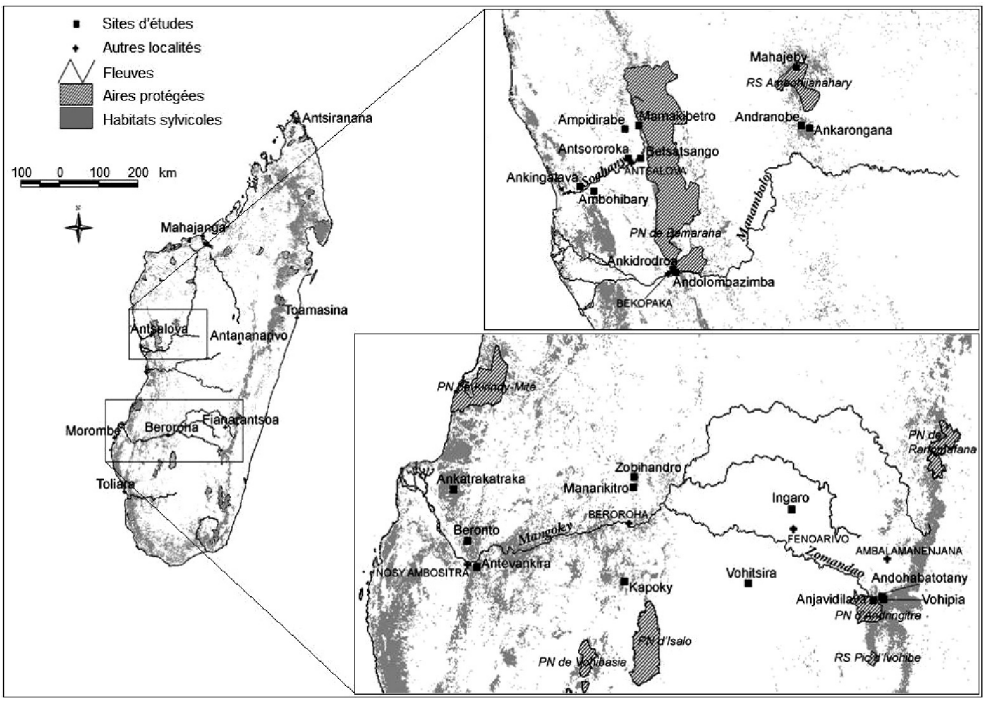

Figure 1.—Localisation des trois fleuves (Soahany, Manambolo et Mangoky) et des sites d'études. Les coordonnées précises de chaque site sont indiquées dans le Tableau I.

Diversité α

La diversité spécifique exprime la structure d'une communauté (Brower *et al*., 1990). Elle a été mesurée par l'indice de diversité de Shannon-Weaver (H'). Cet indice considère à la fois l'abondance et la richesse spécifique d'un site donné. Il est indépendant d'une hypothèse de distribution et se base sur les proportions d'espèces que l'on observe. La valeur de cet indice augmente avec la diversité, c'est-à-dire qu'un site à H' élevé est plus diversifié qu'un autre ayant un H' plus faible. L'indice de Shannon-Weaver a été employé pour les vertébrés dans des nombreuses comparaisons des gradients écologiques à grande échelle et peut être appliqué convenablement aux analyses que nous présentons ici (e.g., Pianka, 1966).

Diversité β

La diversité β est une mesure de la biodiversité à l'échelle régionale qui consiste à comparer la diversité des espèces entre écosystèmes ou le long de gradients environnementaux (Whittaker, 1972). C'est le taux de variation ou de changement en composition d'espèces dans l'ensemble des habitats. La diversité β donne aussi une mesure quantitative de la diversité des communautés des environnements changeants, autrement dit elle indique la différence de composition spécifique d'un habitat à l'autre. Plus la différence d'espèces entre habitats est grande, plus la diversité β est élevée.

Afin qu'on puisse faire des comparaisons directes entre les transects de dimension inégale, nous avons utilisé les deux indices Bêta-1 et Bêta-2 de Harrison *et al*. (1992). Bêta-1 mesure la proportion par laquelle une région (ou un transect) est plus riche que la moyenne des localités à l'intérieur du transect et Bêta-2 mesure la proportion par laquelle la diversité d'une région (ou d'un transect) dépasse la diversité maximum des localités à l'intérieur du transect. Les deux indices ont été calculés pour la communauté de petits mammifères de chaque transect (ensemble des sites le long d'un fleuve). La valeur de Bêta-1 varie de 0 (similarité complète) à 100 (dissimilarité totale). Bêta-2 varie également de 0 à 100, et converge vers Bêta-1 lorsque la variation de la diversité α est faible pour tous les sites à l'intérieur du transect.

Ils ont été aussi calculés pour examiner la différenciation entre chaque paire de sites le long d'un transect. Des régressions linéaires simples ont été réalisées pour chaque transect en utilisant les valeurs de Bêta-1 et Bêta-2 (variables Y) de chaque paire de sites en fonction de la distance inter-sites (variable X). Les distances entre chaque paire de sites ont été obtenues en utilisant le logiciel Arc View GIS 3.2 a (Environmental Systems Research Institute, Inc.) et comme référence la base de données « BD500 » de Foibe Taosaritanin'i Madagasikara, Antananarivo (FTM). Pour cette étude, la diversité β a été utilisée pour quantifier le taux de changement de la composition spécifique (« *turnover in species composition* ») le long du gradient longitudinal des trois fleuves.

RÉSULTATS

Au total 35 espèces de petits mammifères ont été recensées le long des trois transects Soahany, Manambolo et Mangoky dont 21 espèces endémiques d'*Afrosoricida* (*Tenrecidae*), deux espèces de *Soricomorpha* dont une endémique (*Suncus madagascariensis*) et une allogène (*S. murinus*) et 12 espèces de *Rodentia* dont 10 endémiques (*Nesomyidae*) et deux allogènes (*Rattus rattus* et *Mus musculus*). Le transect Mangoky est le plus riche (29 espèces) suivi de Manambolo (11 espèces) et de Soahany (10 espèces) (Tab. II-IV).

TABLEAU II

*Résultats de capture et diversité spécifique pour chaque site inventorié le long du fleuve Soahany. FG : forêt-galerie ; FS : forêt sèche de l'Ouest ; *espèce introduite*

Sites	Mamakibetro	Ampidirabe	Betsatsango	Antsororoka	Ankingalava	Ambohibary
Végétation	FS sur karst	FS	FG	FS	FS	FS
Altitude (m)	120	170	160	80	20	20
AFROSORICIDA						
Microgale brevicaudata					2	
Microgale grandidieri	1					
Echinops telfairi						2
Setifer setosus	1	1				1
Tenrec ecaudatus		2				
SORICOMORPHA						
Suncus madagascariensis	2					
*Suncus murinus**	1					
Nombre d'espèces d'*Afrosoricida* et de *Soricomorpha* endémiques : 6	3	2	0	0	1	2
Nombre total d'individus d'*Afrosoricida* et de *Soricomorpha*	5	3	0	0	2	3
Diversité spécifique H' (*Afrosoricida* et *Soricomorpha*)	0,6	0,3	0	0	0	0,3
RODENTIA						
Eliurus myoxinus	1					
*Mus musculus**		1		2		
*Rattus rattus**		3		1		
Nombre d'espèces de rongeurs endémiques : 1	1	0	0	0	0	0
Nombre total d'individus de rongeurs	1	4	0	3	0	0
Diversité spécifique H' (rongeurs)	0	0,2	0	0,3	0	0
TOTAUX						
Nombre total d'espèces de petits mammifères endémiques : 7	4	2	0	0	1	2
Nombre total d'espèces de petits mammifères : 10	6	4	0	2	1	2

TABLEAU III

*Résultats de capture et diversité spécifique pour chaque site inventorié le long du fleuve Manambolo. FH : forêt humide ; FS : forêt sèche de l'Ouest ; *espèce introduite*

Sites	Mahajeby	Andranobe	Ankarongana	Andolombazimba	Ankidrodroa
Végétation	FH	FH	FH	FS sur karst	FS sur karst
Altitude (m)	1020	850	925	100	100
AFROSORICIDA					
Microgale grandidieri				6	1
Microgale longicaudata			1		
Microgale majori	2	3	1		
Setifer setosus	2			9	3
Tenrec ecaudatus	3	2		1	9
SORICOMORPHA					
*Suncus murinus**	3	3	2		
Nombre d'espèces d'*Afrosoricida* et de *Soricomorpha* endémiques : 5	3	2	2	3	3
Nombre total d'individus d'*Afrosoricida* et de *Soricomorpha*	10	8	4	16	13
Diversité spécifique H' (*Afrosoricida* et *Soricomorpha*)	0,6	0,5	0,2	0,4	0,3
RODENTIA					
Eliurus antsingy				4	1
Eliurus myoxinus	1	1	4	3	5
Nesomys lambertoni				1	1
*Mus musculus**				1	
*Rattus rattus**	23		10	2	
Nombre d'espèces de rongeurs endémiques : 3	1	1	1	3	3
Nombre total d'individus de rongeurs	24	1	14	11	7
Diversité spécifique H' (rongeurs)	0,1	0	0,3	0,6	0,4
TOTAUX					
Nombre total d'espèces de petits mammifères endémiques : 8	4	3	3	6	6
Nombre total d'espèces de petits mammifères : 11	5	3	4	8	6

TABLEAU IV

*Résultats de capture et diversité spécifique pour chaque site inventorié le long du fleuve Mangoky. FH : forêt humide ; FHB-FB : formation herbeuse boisée-formation buissonnante ; FG : forêt-galerie ; FSH : forêt subhumide de l'Ouest ; FS : forêt sèche de l'Ouest ; *espèce introduite*

Sites	Vohipia	Andohabatotany	Anjavidilava	Ingaro	Vohitsira	Zobihandro	Manarikitro	Kapoky	Antevankira	Beronto	Ankatrakatraka
Végétation	FH	FH	FH	FHB-FB	FG	FSH	FSH	FSH	FS	FS	FS
Altitude (m)	1600	1300	1990	800	770	350	300	350	120	120	70
AFROSORICIDA											
Geogale aurita								3		9	3
Microgale cowani	4	4	13								
Microgale dobsoni	14	14	3								
Microgale fotsifotsy	1	2	1								
Microgale gracilis		3									
Microgale gymnorhyncha	1	4	2								
Microgale longicaudata	1		2								
Microgale majori		1	1								
Microgale parvula		3	4								
Microgale principula	1		1								
Microgale soricoides	6	6	1								
Microgale taiva	18	15	10								
Microgale talazaci		1									
Microgale thomasi	1	4	2								
Oryzorictes hova		1									
Echinops telfairi					4			2	1	15	10
Hemicentetes semispinosus		5									
Setifer setosus					1			6			3
Tenrec ecaudatus						2	2	1		5	3
SORICOMORPHA											
Suncus madagascariensis							1	3	3		1
Nombre d'espèces d'*Afrosoricida* et de *Soricomorpha* endémiques : 20	9	13	11	0	2	1	2	5	2	3	5
Nombre total d'individus d'*Afrosoricida* et de *Soricomorpha*	47	63	40	0	5	2	3	15	4	29	20
Diversité spécifique H' (*Afrosoricida* et *Soricomorpha*)	0,7	1	0,9	0	0,2	0	0,3	0,6	0,2	0,4	0,6
RODENTIA											
Eliurus majori	2	5	2								
Eliurus minor	1	6									
Eliurus myoxinus						3	1				
Eliurus tanala		3									
Gymnuromys roberti	1	2									
Macrotarsomys bastardi								1			1
Monticolomys koopmani	1										
Nesomys rufus		1	3								
*Rattus rattus**	2	1	3			9	3				
Nombre d'espèces de rongeurs endémiques : 8	4	5	2	0	0	1	1	1	0	0	1
Nombre total d'individus de rongeurs	7	18	8	0	0	12	4	1	0	0	1
Diversité spécifique H' (rongeurs)	0,7	0,7	0,5	0	0	0,2	0,2	0	0	0	0
TOTAUX											
Nombre total d'espèces de petits mammifères endémiques : 28	13	18	13	0	2	2	3	6	2	3	6
Nombre total d'espèces de petits mammifères : 29	14	19	14	0	2	3	4	6	2	3	6

Tenrecidae et Soricidae

Six espèces endémiques ont été relevées le long de ce transect. La richesse spécifique varie de une à trois espèces endémiques pour chaque site situé le long du fleuve Soahany. Cette variation est non significative d'après la régression avec LOWESS (r = 0,75 ; P = 0,083 ; Fig. 2A). Il est à noter que ce fleuve prend sa source dans le bloc forestier de Bemaraha. Le seul site inventorié possédant plus de deux espèces est Mamakibetro, situé dans le bloc forestier de

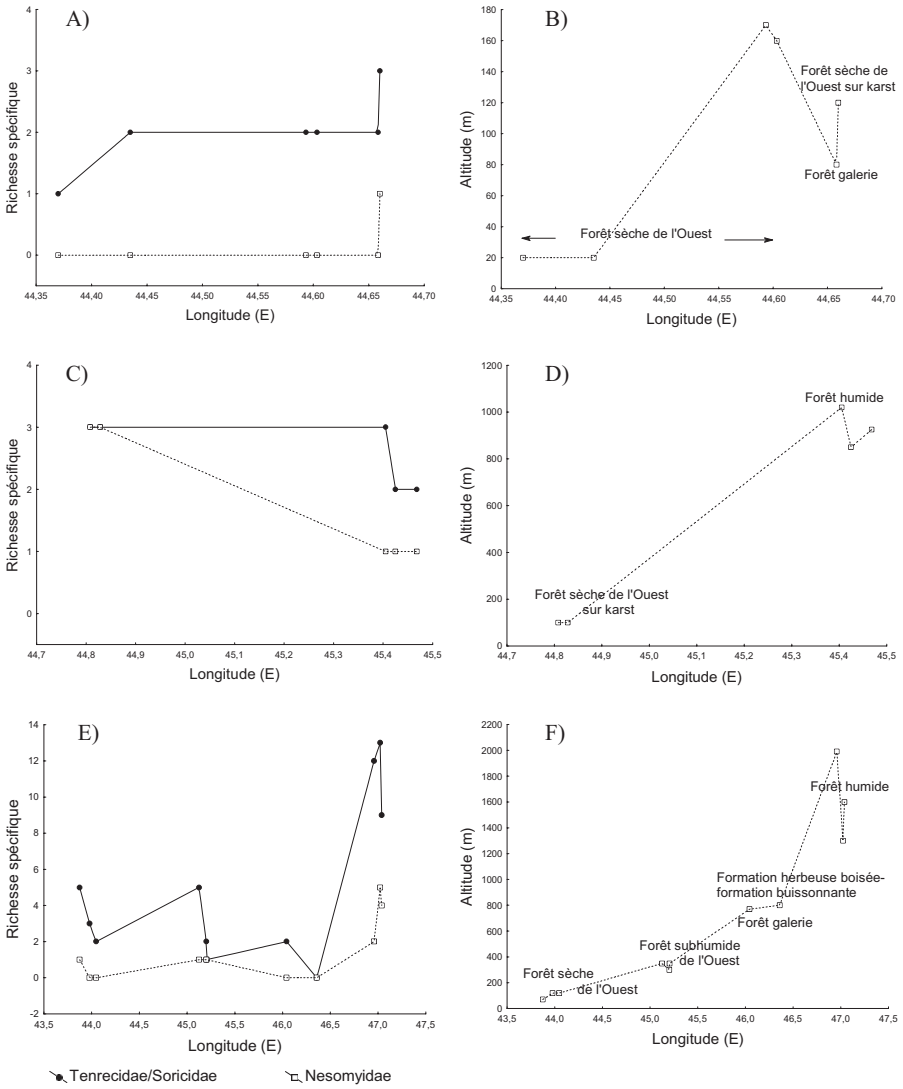

Figure 2.—Variation longitudinale de la richesse spécifique en petits mammifères endémiques des sites situés le long des trois fleuves : A) Soahany (*Tenrecidae/Soricidae* : y = -172,33 + 3,91*x ; *Nesomyidae* : y = -63,95 + 1,44*x), C) Manambolo (*Tenrecidae/Soricidae* : y = 54,14 - 1,14*x ; *Nesomyidae* : y = 148,14 - 3,24*x) et E) Mangoky (*Tenrecidae/Soricidae* : y = -91,24 + 2,11*x ; *Nesomyidae* : y = -39,36 + 0,89*x). Les projections dans la partie droite sont les profils altitudinaux et les formations végétales le long de chaque transect : B) Soahany, D) Manambolo et F) Mangoky.

Bemaraha et proche de la source de Soahany ; trois espèces endémiques de *Tenrecidae* et de *Soricidae* y ont été capturées. Les autres sites situés en aval possèdent une richesse spécifique variant de zéro à deux espèces endémiques.

Nesomyidae

La seule espèce de rongeur endémique (*Eliurus myoxinus*) présente le long de ce transect est confinée dans la forêt de Bemaraha à Mamakibetro, située en amont du fleuve Soahany. Aucune espèce de rongeur endémique n'a été capturée dans tous les autres sites situés le long de ce fleuve. Cette variation de la richesse spécifique en rongeurs est non significative suivant la régression avec LOWESS (r = 0,43 ; P = 0,396 ; Fig. 2A).

VARIATION DE LA RICHESSE SPÉCIFIQUE LE LONG DU FLEUVE MANAMBOLO (SOURCE À 1250 M D'ALTITUDE, LONGUEUR 370 KM)

Tenrecidae et Soricidae

Cinq espèces endémiques ont été relevées pour le transect Manambolo. Au niveau de chaque site, la richesse spécifique varie de deux à trois espèces endémiques. Cette variation n'est pas significative pour l'ensemble des sites situés le long de ce fleuve (r = - 0,70 ; P = 0,186 ; Fig. 2C). Les sites situés aux environs du cours inférieur possèdent des richesses spécifiques semblables à celles des sites en amont mais la composition spécifique est différente. Les deux espèces *Microgale longicaudata* et *M. majori* sont caractéristiques des sites situés en amont du fleuve, au niveau des forêts humides ; par contre *M. grandidieri* a été capturé au niveau des deux sites de forêt sèche de basse altitude. *Setifer setosus* et *Tenrec ecaudatus* sont répartis sur toute la longueur du transect.

Nesomyidae

Le long de ce transect, trois espèces endémiques ont été relevées. La richesse spécifique par site varie de façon significative (r = - 0,99 ; P < 0,001 ; Fig. 2C). Les sites situés en amont (forêts humides), du côté de la Réserve Spéciale d'Ambohijanahary, sont moins riches (avec une espèce endémique : *Eliurus myoxinus*) que ceux des forêts sèches situés aux environ du cours inférieur de ce fleuve, du côté du PN de Bemaraha (trois espèces endémiques à Madagascar : *E. antsingy*, *E. myoxinus* et *Nesomys lambertoni*). *Eliurus myoxinus* a été relevé sur toute la longueur du transect.

VARIATION DE LA RICHESSE SPÉCIFIQUE LE LONG DU FLEUVE MANGOKY (SOURCE À 2500 M D'ALTITUDE, LONGUEUR 714 KM)

Tenrecidae et Soricidae

Vingt espèces endémiques ont été révélées le long de ce transect. La variation de la richesse spécifique n'est pas significative pour les tenrecidés et les soricidés (r = 0,58 ; P = 0,061 ; Fig. 2E). La richesse spécifique des sites situés en amont du transect (sites de forêt humide situés entre 1600 et 1990 m), du côté de la source de Zomandao (un des affluents de Mangoky) est très élevée (neuf à 13 espèces endémiques). Cette richesse spécifique descend brusquement dans la vaste région de la plaine de Zomandao (sites : Ingaro et Vohitsira, formations herbeuses buissonnantes et forêts-galeries, notablement dégradées), puis remonte de nouveau à partir de la région de Beroroha (site : Kapoky, forêt subhumide de l'Ouest) jusqu'au cours inférieur de ce fleuve (où la formation végétale est du type forêt sèche de l'Ouest) pour atteindre un maximum de cinq espèces endémiques.

Nesomyidae

Pour ces rongeurs endémiques, huit espèces ont été notées le long de ce transect. La richesse spécifique varie significativement le long de la Mangoky (r = 0,65 ; P = 0,029 ; Fig. 2E). Le modèle de distribution des rongeurs est similaire à celui des *Tenrecidae/Soricidae*, c'est-à-dire que les richesses spécifiques sont toujours élevées pour les sites situés au niveau du cours supérieur (deux à cinq espèces), dans les forêts humides. Pour les sites situés en aval, la richesse spécifique varie de zéro à une espèce, soit *Eliurus myoxinus* ou *Macrotarsomys bastardi*.

DIVERSITÉ α

Beaucoup de sites n'abritent aucune espèce de *Tenrecidae/Soricidae* ou de *Nesomyidae* ou du moins une seule espèce y a été recensée (H' = 0). Les sites des forêts humides situés aux environ de la source de Mangoky (Andohabatotany, Anjavidilava et Vohipia) représentent une diversité spécifique importante surtout pour les *Tenrecidae*.

Concernant les autres sites, Kapoky (forêt subhumide de l'Ouest) montre une diversité importante pour les *Tenrecidae* et *Soricidae* (H' = 0,63) suivi d'Ankatrakatraka (forêt sèche de l'Ouest, H' = 0,59). Ces deux sites sont situés dans le cours inférieur du fleuve Mangoky. Pour les rongeurs des forêts sèches de l'Ouest, l'indice de diversité le plus élevé est obtenu dans le site Andolombazimba (H' = 0,64) situé à l'intérieur du PN de Bemaraha. En général la diversité spécifique des rongeurs est faible pour tous les sites des forêts sèches de l'Ouest.

DIVERSITÉ β

Pour l'ensemble de la communauté de petits mammifères, suivant le gradient longitudinal, les deux indices de diversité β (Bêta-1 et Bêta-2) sont élevés pour l'ensemble des sites situés le long du fleuve Soahany (Fig. 3A). Ceci indique un fort taux de changement de la composition spécifique entre les sites situés en amont (Mamakibetro, dans le massif karstique de Bemaraha) et en aval de ce fleuve (sites en dehors de la zone karstique). Le long du fleuve Mangoky, Bêta-1 est relativement élevé tandis que la valeur de Bêta-2 est moindre (Fig. 3A). Cette divergence entre ces deux indices indique une forte variation de la diversité α (H') pour les sites situés le long de ce fleuve. Pour les sites situés du côté du fleuve Manambolo, les deux indices de diversité bêta convergent entre eux, indiquant ainsi une faible différence de l'indice de diversité α entre ces sites (Fig. 3A). Ces mêmes constatations ont été observées le long de chaque transect pour chacun des deux groupes taxinomiques séparés (Fig. 2B & 2C).

Il y a une corrélation positive entre les matrices de diversité β et celle de la distance inter-site le long des gradients longitudinaux pour les trois fleuves (Fig. 4A-C). Cette analyse montre que le taux de changement de la composition spécifique augmente avec la distance inter-site.

DISCUSSION

En se basant sur nos résultats, le fleuve Mangoky, le plus long, possède la diversité spécifique la plus élevée. Ce fleuve traverse différents types d'habitats forestiers, y compris la source qui se trouve dans une vaste forêt humide de montagne à 2500 m. Les deux autres fleuves traversent en grande partie des formations forestières sèches bien que le fleuve Manambolo prend sa source quasiment en périphérie des Hautes Terres Centrales vers 1250 m, et le fleuve Soahany traverse des canyons relativement secs dans le plateau de Bemaraha avec sa source à 400 m. Dans tous les cas, la réduction drastique des richesses spécifiques est directement associée aux passages brusques des forêts humides aux forêts sèches qui ont été plus évidents le long du transect Mangoky.

On fait généralement appel à deux hypothèses principales pour expliquer la répartition de la diversité d'espèces de petits mammifères dans la région sèche de l'île. La première est que la faible diversité qui caractérise la région occidentale de l'île serait le reflet des caractéristiques et de la physionomie de sa végétation liées aux facteurs bioclimatiques et pédologiques. Les espèces de petits mammifères non-volants de Madagascar sont pour la plupart dépendants des

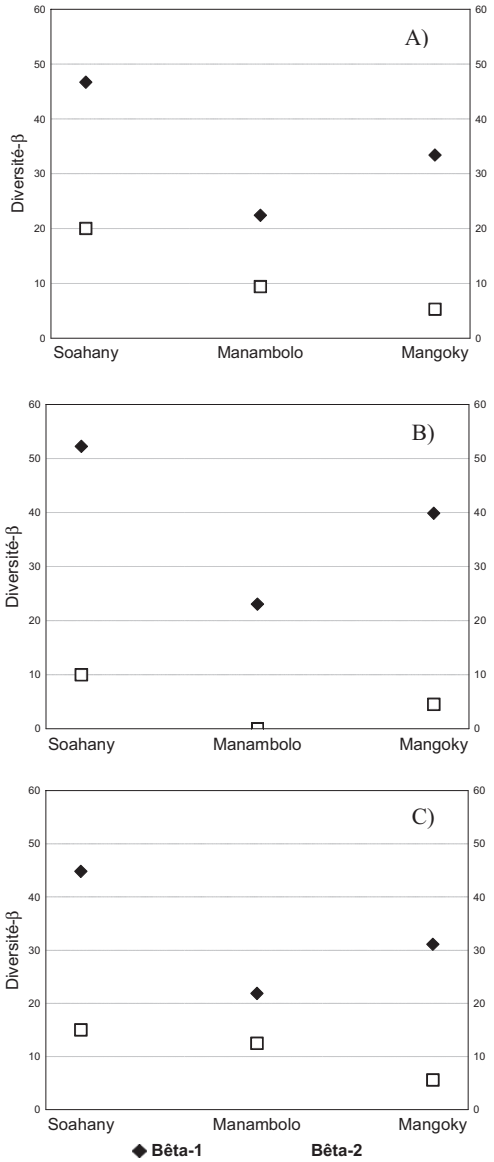

Figure 3. — Diversités Bêta-1 et Bêta-2 pour A) l'ensemble de la communauté de petits mammifères, B) les rongeurs, C) les tenrecidés et soricidés suivant le gradient longitudinal des trois fleuves Soahany, Manambolo et Mangoky.

habitats naturels relativement intacts (Soarimalala, 2008). Les espèces de petits mammifères des forêts sèches peuvent être soumises à des grandes variations annuelles dans la disponibilité de la nourriture. Cette région est caractérisée par une saison sèche prolongée qui a son impact sur la floraison des plantes et la phénologie des fruits, source de nourriture pour la majorité des petits mammifères, surtout les rongeurs. La disponibilité des ressources est liée à la façon dont elles doivent être partagées et, d'une certaine manière, à la compétition interspécifique (Palkovacs, 2003). Soarimalala & Goodman (2004) ont évoqué la disponibilité d'eau douce et des ressources alimentaires comme facteurs explicatifs de la pauvreté en espèces des sites de la zone côtière par rapport à ceux plus humides situés à l'intérieur des terres.

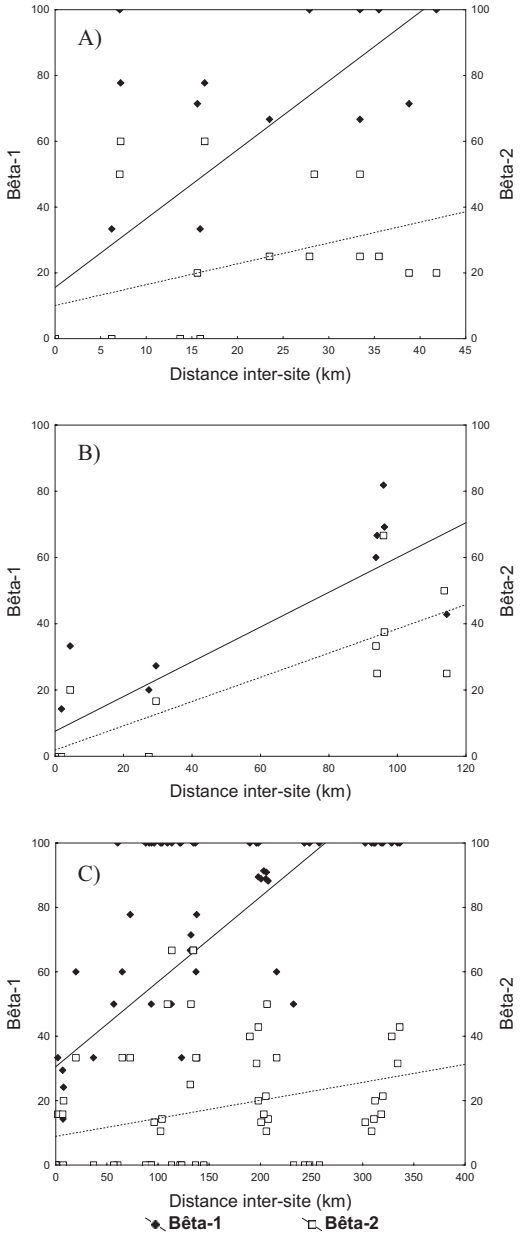

Figure 4. — Régressions linéaires simples basées sur les valeurs de Bêta-1 et Bêta-2 pour chaque paire de site et la distance inter-site le long des trois fleuves A) Soahany – Bêta-1 : r = 0,75 ; $p < 0{,}001$; y = 15,56 + 2,09*x, Bêta-2 : r = 0,42 ; $p = 0{,}055$; y = 10,08 + 0,63*x ; B) Manambolo – Bêta-1 : r = 0,88 ; $p < 0{,}001$; y = 7,55 + 0,52*x, Bêta-2 : r = 0,84 ; $p < 0{,}001$; y = 1,91 + 0,37*x ; et C) Mangoky – Bêta-1 : r = 0,72 ; $p < 0{,}001$; y = 30,55 + 0,26*x, Bêta-2 : r = 0,31 ; $p = 0{,}011$; y = 8,92 + 0,06*x.

La diversité spécifique en petits mammifères semblerait liée aux habitats et à l'histoire naturelle des certaines espèces (e.g. habitudes, régimes alimentaires). La majorité des *Oryzorictinae*, particulièrement le genre *Microgale*, requièrent surtout un sol friable humide pour creuser leurs galeries et leurs terriers ainsi qu'un bon couvert au sol composé d'une strate

herbacée dense et de débris ligneux en décomposition (Adler, 1985 ; Degraaf *et al*., 1991). Ces espèces vivent en contact étroit avec le sol en raison de leur mode de vie semi-fouisseur. En plus, le sol présente, par sa nature chimique et physique complexe, une diversité d'habitats, de structure et de composition très variables, exerçant des contraintes sur les stratégies adaptatives des petits mammifères et leur offrant aussi des niches trophiques multiples. Dans la forêt humide du PN d'Andringitra (Goodman *et al*., 1996), la diversité spécifique des *Tenrecidae* mesurée à l'aide des pièges « pit-fall » est plus élevée dans les vallées que sur les pentes et les crêtes. Ces espèces auraient donc une préférence pour les habitats et surtout des sols plus humides, probablement en relation avec l'abondance de leur nourriture. Goodman *et al*. (1996), au cours de ce même inventaire ont effectué des collectes d'invertébrés du sol parallèlement aux lignes de « pit-fall » et ont conclu que l'abondance des invertébrés et celles des *Microgale* spp. montrent une tendance générale parallèle.

La qualité et la quantité de la ressource nutritive végétale jouent des rôles importants sur les communautés de petits mammifères dans d'autres régions du monde (*e.g*. Birney *et al*., 1976 ; Taitt & Krebs, 1985). De toute évidence, le rôle de la végétation varie selon la saison, son agencement spatial au sein du paysage, et sa conjonction avec d'autres variables comme le relief et les ressources en eau.

La réduction spectaculaire de la densité et de la diversité spécifique des petits mammifères est corrélée avec notre transect longitudinal le long des trois rivières. Les forêts denses sèches possèdent des diversités spécifiques particulièrement moins élevées par rapport aux forêts montagneuses. Le long du fleuve Mangoky, la transition entre les forêts humides et les forêts sèches est directement corrélée avec une variation notable sur la diversité des petits mammifères. Certaines espèces ont des distributions longitudinales très larges et peuvent être considérées comme des généralistes : cas des tenrecs épineux des genres *Tenrec* et *Setifer* ; tandis que d'autres espèces des genres *Hemicentetes*, *Microgale* et *Oryzorictes* requièrent des habitats plus spécifiques et sont limitées aux étages humides du transect. Par conséquent, la distribution de ce dernier groupe d'espèces est restreinte par l'habitat, et le fleuve Mangoky ne jouera pas de rôle majeur en tant que couloir de dispersion sur ses quelque 700 km de longueur. Ce dernier fait constitue un facteur important à l'égard de l'importance des variations climatiques sur les distributions de ces animaux lors des périodes géologiques récentes associées aux expansions et aux contractions des différents habitats qui correspondaient à des changements climatiques et à ceux des structures végétales.

Une seconde hypothèse se base sur le fait que l'actuelle répartition des petits mammifères dans cette région peut s'expliquer par les phases successives d'expansion et de régression des forêts sèches. Les glaciations du Pléistocène, ou peut-être du Pliocène, ont entraîné des périodes froides et sèches dans les régions tropicales, si bien que les forêts tropicales ont régressé pour se limiter à des refuges isolés (Happold, 1996 ; Leal, 2004). Les variations climatiques du Quaternaire ont joué un rôle important dans la distribution et la spéciation d'organismes à Madagascar (Burney, 1997 ; Wilmé *et al*., 2006), comme dans d'autres parties du monde (Taberlet *et al*., 1998 ; Hewitt, 1999 ; Guttierrez Larena *et al*., 2002).

Des explorations géologiques récentes ont fourni les preuves de la présence de glaciers à Madagascar il y a 12 000 ans dans la zone sommitale de l'Andringitra (Vidal Romani *et al*., 2002) et ceci a pu jouer un rôle important dans l'isolement de certains organismes sur une échelle locale. D'après Leal (2004), pendant la dernière glaciation (18 000 ans BP), les forêts tropicales de basse altitude avaient des aires réduites parce que le climat était plus froid et sec et les formations végétales de haute montagne avaient leur limite plus bas. Pendant cette période de glaciation, quand le climat était plus frais et plus sec, les habitats de basse altitude ont subi des conditions arides plus prononcées que ceux des zones à de plus hautes élévations (Haffer, 1969). Sous ces conditions de sécheresse accentuée, on pense que les forêts, réduites à des reliques, n'ont pu survivre que sur les collines et les régions de hautes altitudes à cause de la présence des nuages et du brouillard due à l'absence de pluie et aussi le long des rivières. Ces reliques forestières sont considérées comme des refuges. De plus les forêts d'altitudes recueillaient également de l'eau à partir de l'humidité provenant du brouillard et des nuages. Toute cette eau permettait ainsi aux rivières de ne pas s'assécher pendant les saisons sèches très

froides, permettant ainsi l'expansion de la forêt sèche à partir de reliques forestières situées le long des rivières. Ainsi, il semblerait que les rivières constituent des frontières entre les aires de distribution géographique ou délimitent la vicariance des allotaxons (des taxons séparés spatialement) à l'intérieur de zones forestières.

Récemment, Muldoon & Goodman (2010) ont examiné la relation entre d'une part les écorégions à Madagascar, représentées par les modèles climatiques régionaux et les types d'habitat, et d'autre part les structures des communautés mammaliennes non volantes, représentées par la composition taxinomique et la diversité écologique de 35 communautés différentes à travers la Grande Île. Leurs résultats ont mis en évidence des regroupements ou des affinités des communautés mammaliennes selon les écorégions ; les richesses spécifiques étant significativement moins élevées dans les forêts sèches que dans les forêts humides. Ces auteurs ont mené leurs études dans des sites qui n'étaient pas nécessairement connectés par des forêts continues ou des fleuves/rivières. Cependant, les données de la présente étude, qui ont été collectées en majeure partie dans des habitats forestiers ininterrompus, mettent clairement en évidence que les changements des paramètres écologiques jouent un rôle prépondérant sur les modèles spatiaux de diversité et de structure des communautés qui sont cohérents avec les permutations ou changements des espèces à travers les gradients environnementaux.

REMERCIEMENTS

Nous tenons à remercier la « National Science Foundation » (bourse DEB 05-16313) et la « Volkswagen Foundation » pour avoir financé la réalisation de ces inventaires biologiques. Notre reconnaissance va à tous les collègues au niveau de l'association Vahatra et du Département de Biologie Animale de l'Université d'Antananarivo. Nous remercions le service de l'Environnement et des Forêts, le CAFF/CORE et le Madagascar National Parks (ex ANGAP) qui ont bien voulu nous délivrer le permis de recherche pour ce travail. Jean-Marc Duplantier et un rapporteur anonyme ont apporté leurs commentaires constructifs sur une version antérieure du présent manuscrit.

RÉFÉRENCES

ADLER, G.H. (1985). — Habitat selection and species interactions : An experimental analysis with small mammal populations. *Oikos*, 45 : 380-390.

BIRNEY, E.C., GRANT, W.E. & BAIRD, D.D. (1976). — Importance of vegetative cover to cycles of *Microtus* populations. *Ecology*, 57 : 1043-1051.

BROWER, J.E., ZAR, J.H. & VON ENDE, C.N. (1990). — *Field and laboratory methods for general ecology*. Third edition. W.C. Brown, Dubuque, Iowa.

BURNEY, D.A. (1997). — Theories and facts regarding Holocene environmental change before and after human colonization. Pp 75-89 *in* : S.M. Goodman & B.D. Patterson (eds.). *Natural change and human impact in Madagascar*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.

CARLETON, M.D., GOODMAN, S.M. & RAKOTONDRAVONY, D. (2001). — A new species of tuffed-tailed rat, genus *Eliurus* (Muridae : Nesomyinae), from western Madagascar, with notes on the distribution of *E. myoxinus*. *Proc. Biol. Soc. Washington*, 114 : 972-987.

CHAPERON, P., DANLOX, J. & FERRY, L. (1993). — *Fleuves et rivières de Madagascar*. ORSTOM, Paris.

CLEVELAND, W.S. (1979). — Robust locally weighted regression and smoothing scatterplots. *J. Amer. Stat. Assoc.*, 74 : 829-836.

DE WIT, M.J. (2003). — Madagascar : heads it's a continent, tails it's an island. *Ann. Rev. Earth & Planet. Sc.*, 31 : 213-248.

DEGRAAF, R.M., SNYDER, D.P. & HILL, B.J. (1991). — Small mammal habitat associations in poletimber and sawtimber stands of four forest cover types. *For. Ecol. Manage.*, 46 : 227-242.

DU PUY, D.J. & MOAT, J. (1996). — A refined classification of the primary vegetation of Madagascar based on the underlying geology : Using GIS to map its distribution and to assess its conservation status. Pp 205-218 *in* : W.R. Lourenço (ed.). *Biogéographie de Madagascar*. ORSTOM, Paris.

DU PUY, D.J. & MOAT, J. (2003). — Using geological substrate to identify and map primary vegetation types in Madagascar and the implications for planning biodiversity conservation. Pp 51-67 *in* : S.M. Goodman & J.P. Benstead (eds.). *The natural history of Madagascar*. The University of Chicago Press, Chicago.

GOODMAN, S.M. & CARLETON, M.D. (1996). — The rodents of the Réserve Naturelle Intégrale d'Andringitra, Madagascar. *In* : S.M. Goodman (ed.). A floral and faunal inventory of the eastern slopes of the Réserve Naturelle Intégrale d'Andringitra, Madagascar : With reference to elevational variation. *Fieldiana* : *Zoology*, new series, 85 : 231-250.

GOODMAN, S.M. & GANZHORN, J.U. (2004a). — Biogeography of lemurs in the humid forests of Madagascar : The role of elevational distribution and rivers. *J. Biogeogr.*, 31 : 47-55.

GOODMAN, S.M. & GANZHORN, J.U. (2004b). — Elevational ranges of lemurs in the humid forests of Madagascar : The role of geological history in molding community composition. *Intern. J. Primat.*, 25 : 331-350.

GOODMAN, S.M. & SOARIMALALA, V. (2004). — A new species of *Microgale* (Lipotyphla : Tenrecidae : Oryzorictinae) from the Forêt des Mikea of southwestern Madagascar. *Proc. Biol. Soc. Washington*, 117 : 251-265.

GOODMAN, S.M. & SOARIMALALA, V. (2005). — A new species of *Macrotarsomys* (Rodentia : Muridae : Nesomyinae) from the Forêt des Mikea of southwestern Madagascar. *Proc. Biol. Soc. Washington*, 118 : 450-464.

GOODMAN, S.M., JENKINS, P.D. & RAKOTONDRAVONY, D. (2000). — Biogeography of rodents (Rodentia : Muridae : Nesomyinae) and tenrecids (Lipotyphla : Tenrecidae) in the eastern forests of Madagascar : An assessment of altitudinal zonation along a latitudinal gradient. Pp 127-138 *in* : W.R. Lourenço & S.M. Goodman (eds.). *Diversité et endémisme à Madagascar*. Mémoires de la Société de Biogéographie, Paris.

GOODMAN, S.M., RAXWORTHY, C.J. & JENKINS, P.D. (1996). — Insectivore ecology in the Réserve Naturelle Intégrale d'Andringitra, Madagascar. *In* : S.M. Goodman (ed.). A floral and faunal inventory of the Eastern slopes of the Réserve Naturelle Intégrale d'Andringitra, Madagascar : With reference to elevational variation. *Fieldiana : Zoology*, new series, 85 : 218-230.

GUTTIERREZ LARENA, B., FUERTES AGUILAR, J. & NIETO FELINER, G. (2002). — Glacial-induced altitudinal migrations in *Armeria* (Plumbaginaceae) inferred from patterns of chloroplast DNA haplotype sharing. *Mol. Ecol.*, 11 : 1965-1974.

HAFFER, J. (1969). — Speciation in Amazonian forest birds. *Science*, 165 : 131-136.

HAPPOLD, D.C.D. (1996). — Mammals of the Guinea-Congo rain forest. *Proc. R. Soc. Edinburgh*, 104B : 243-284.

HARRISON, S., ROSS, S.J. & LAWTON, J.H. (1992). — Beta diversity on geographic gradients in Britain. *J. Anim. Ecol.*, 61 : 151-158.

HEWITT, G. (1999). — Post-glacial re-colonization of European biota. *Biol. J. Linn. Soc.*, 68 : 87-112.

JENKINS, P.D., GOODMAN, S.M. & RAXWORTHY, C.J. (1996). — The shrew tenrecs (*Microgale*) (Insectivora : Tenrecidae) of the Réserve Naturelle Intégrale d'Andringitra, Madagascar. *In* : S.M. Goodman (ed.). A floral and faunal inventory of the eastern slopes of the Réserve Naturelle Intégrale d'Andringitra, Madagascar : with reference to elevational variation. *Fieldiana* : *Zoology*, new series, 85 : 191-217.

LEAL, M.E. (2004). — *The African rain forest during the Last Glacial Maximum, an archipelago of forests in a sea of grass.* PhD thesis, Wageningen University.

MOAT, J. & SMITH, P. (2007). — *Atlas de la végétation de Madagascar*. Royal Botanic Gardens, Kew.

MULDOON, K.M. & GOODMAN, S.M. (2010). — Ecological biogeography of Malagasy non-volant mammals : community structure is correlated with habitat. *J. Biogeogr.*, 90 : 1144-1159.

OLSON, L.E., RAKOTOMALALA, Z., HILDEBRANDT, K.B.P., LANIER, H.C., RAXWORTHY, C.J. & GOODMAN, S. M. (2009). — Phylogeography of *Microgale brevicaudata* (Tenrecidae) and description of a new species from western Madagascar. *J. Mammal.*, 90 : 1095-1110.

PALKOVACS, E.P. (2003). — Explaining adaptive shifts in body size on islands : A life history approach. *Oikos*, 103 : 37-44.

PIANKA, E.P. (1966). — Latitudinal gradients in species diversity : a review of concepts. *Am. Nat.*, 100 : 33-46.

SOARIMALALA, V. (2007). — *Contribution à l'étude biogéographique de petits mammifères des hautes terres de Madagascar.* Thèse de Doctorat, Département de Biologie Animale, Faculté des Sciences, Université d'Antananarivo.

SOARIMALALA, V. (2008). — Les petits mammifères non-volants des forêts sèches malgaches. *In* : S.M. Goodman & L. Wilmé (eds.). Les forêts sèches de Madagascar. *Malagasy Nature*, 1 : 106-134.

SOARIMALALA, V. & GOODMAN, S.M. (2004). — Les Rodentia, Lipotyphla et Carnivora de la forêt de Mikea. *In* : A.P. Raselimanana & S.M. Goodman (eds.). Inventaire floristique et faunistique de la forêt de Mikea : Paysage écologique et diversité biologique d'une préoccupation majeure pour la conservation. *Recherches pour le Développement, Série Sciences Biologiques*, 21 : 69-80.

TABERLET, P., FUMAGALLI, L., WUST SAUCY, A.G. & COSSON, J.F. (1998). — Comparative phylogeography and post-glacial colonization routes in Europe. *Mol. Ecol.*, 7 : 453-464.

TAITT, J. & KREBS, C.J. (1985). — Population dynamics and cycles. Pp 567-620 *in* : R.H. Tamarin (ed.). *Biology of New World* Microtus. American Society of Mammalogists, New York.

VIDAL ROMANI, J.R., MOSQUERA, D.F. & CAMPOS, M.L. (2002). — A 12,000 yr BP record from Andringitra Massif, (southern Madagascar) : post-glacial environmental evolution from geomorphological and sedimentary evidence. *Quatern. Intern.*, 93 :45-51.

WHITTAKER, R.H. (1972). — Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*, 21 : 213-251.

WILMÉ, L., GOODMAN, S.M. & GANZHORN, J.U. (2006). — Biogeographic evolution of Madagascar's microendemic biota. *Science,* 312 : 1063-1065.