

Inventaires

LES PETITS MAMMIFÈRES NON VOLANTS DE LA FORÊT DE MAKIRA, MADAGASCAR

par

Zafimahery RAKOTOMALALA ^{1,2}, Vonjy ANDRIANJAKARIVELO ³,

Volatiana RASATAHARILALA ² et Steven M. GOODMAN ^{1,4}

Vu la surface occupée par la forêt de Makira (386 000 ha) dans la région nord-est de Madagascar, il semblerait très intéressant de connaître de la biodiversité de cette forêt. Un inventaire systématique des micro-mammifères (ordre des Rodentia, Afrosoricida et Soricomorpha) a eu lieu du 14 décembre 2002 au 28 février 2003 au niveau des six sites de la partie est de cette forêt. Avant la présente étude, aucune information n'était disponible concernant les petits mammifères de cette région. L'échantillonnage a été opéré le long de transects en utilisant des pièges permettant de capturer les animaux vivants. Pour chaque site, 700 nuits-pièges ont été effectuées grâce au déploiement de pièges métalliques et de 231 nuits-pièges au moyen de pots-enterrés ou « pit-falls » munis de barrières en plastique. Dix-sept espèces de micro-mammifères ont été recensées durant cette étude. À l'exception de *Rattus rattus* (Muridae, Rodentia) et de *Suncus murinus* (Soricidae, Soricomorpha), ces espèces sont toutes endémiques. L'analyse biogéographique des micro-mammifères des différents sites d'étude montre que la composition spécifique est bien distincte suivant l'altitude et l'état de la forêt. La forêt de Makira partage ses espèces avec les Aires Protégées environnantes : bien que cette forêt soit pauvre en espèces de rongeurs, les tenrécomorphes et soricomorphes semblent intéressants.

Non-volant small mammals of the Makira Forest, Madagascar

Considering the relatively pristine state and size (386 000 ha) of the Makira Forest in northeastern Madagascar, it was important to assess the status of its biodiversity. No information was previously available on the small mammals (orders Rodentia, Afrosoricida, and Soricomorpha) of this forest, and a survey was conducted at six sites from 14 December 2002 to 28 February 2003. Line transects were used to sample the local fauna with the aid of metal traps and pit-falls (with drift fences). For each site, 700 trap-nights for metal traps and 231 trap-nights for the pit-fall traps were accrued. During this study, 17 species of small mammals were documented. With the exception of two introduced species, a

rodent *Rattus rattus* (Muridae, Rodentia) and a shrew *Suncus murinus* (Soricidae, Soricomorpha), all are endemic to Madagascar. Biogeographical analysis of the different sites showed that the specific composition of rodents, tenrecs and shrews varied markedly according to altitude and condition of the forest. The Makira Forest and the closest protected areas share the majority of small mammal species. However, the Makira Forest holds relatively few species of rodents, although its Tenrecidae community is of particular interest.

Introduction

Avec 386 000 ha, la forêt de Makira représente le plus grand bloc de forêt encore intact et non encore protégé dans la partie nord-est de Madagascar. Sa position géographique fait qu'elle joue un grand rôle de connexion entre les Aires Protégées (AP) de cette partie de la Grande Ile. En effet, la forêt de Makira est encadrée par la Réserve Spéciale (RS) Anjanaharibe-sud (32 000 ha) au nord, le Parc National (PN) de Masoala (210 000 ha) à l'est, le PN de Mananara-nord (23 000 ha) et la RS de Marotandrano (42 200 ha) au sud. La partie nord-est de la forêt de Makira constitue un corridor entre la RS d'Anjanaharibe-sud et le PN de Masoala (figure 1). Aucune information n'est disponible quant aux micro-mammifères de la forêt de Makira, car aucun inventaire n'y a été fait avant la présente étude. Pourtant, on pense que cette forêt présente une forte diversité biologique vu sa taille et sa position au milieu de ces AP connues comme riche en matière de biodiversité (GOODMAN & JENKINS, 1998 ; RAHERIARISENA, 1999, 2001 ; SOARIMALALA & GOODMAN, 2003 ; ANDRIANJAKARIVÉLO *et al.*, 2005).

Le but de la présente étude est de donner des informations sur la diversité spécifique des petits mammifères de la forêt de Makira à partir des inventaires effectués au niveau des six sites. Ceci contribuera à la connaissance des structures du peuplement micro-mammalien, à évaluer son importance et à analyser les principaux facteurs régissant la distribution des espèces.

Matériels et méthodes

Description du groupe zoologique étudié

La faune micro-mammalienne non volante de Madagascar est composée des groupes taxinomiques monophylétiques que sont la sous-famille des Nesomyinae (famille des Nesomyidae, ordre des Rodentia) qui regroupe toutes les espèces de rongeurs endémiques de Madagascar (JANSA & CARLETON, 2003 ; MUSSER & CARLETON, 2005) et la famille des Tenrecidae (ordre des Afrosoricida) dans laquelle sont incluses toutes les espèces de tenrecomorphes endémiques de l'île (OLSON & GOODMAN, 2003 ; BRONNER & JENKINS, 2005). Trois espèces de rongeurs (*Rattus rattus*, *R. norvegicus* et *Mus musculus*) appartenant à la sous-famille des Murinae (famille des Muridae, ordre des Rodentia) et une espèce de Soricidae (*Suncus murinus*) de l'ordre des Soricomorpha sont introduites à Madagascar.

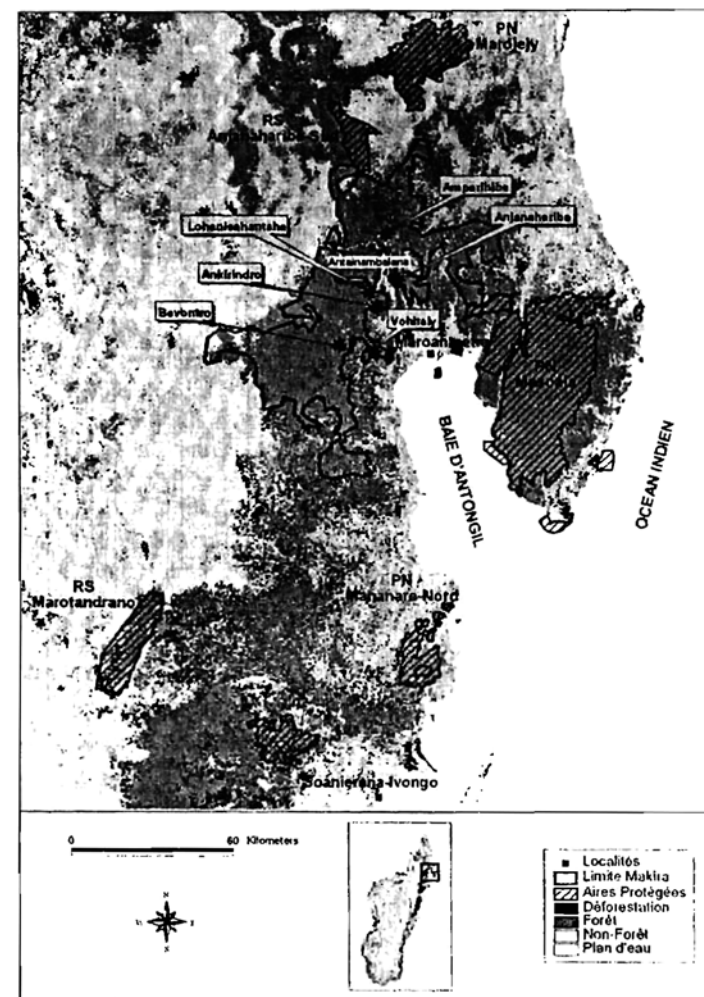


Figure 1

Localisation des sites d'études (PN= Parc national, RS = Réserve Spéciale).
Localisation of study sites (PN= National Park, RS = Special Reserve).

Zone d'étude

La zone d'étude de la forêt de Makira s'étend entre les latitudes 15°02' et 15°26' sud et les longitudes 49°26' et 49°36' est. Elle est recouverte d'une forêt dense humide sempervirente de basse et moyenne altitude, entre 300 et 1220 m (MEYERS, 2001). D'après KOECHLIN *et al.* (1974), la forêt dense ombrophile de basse altitude passe sans transition à la forêt de moyenne altitude. Quant à l'hydrologie, l'Antainambalana y constitue la principale rivière. Le climat de la région est de type perhumide chaud (DONQUE, 1975). L'inventaire a été mené dans six sites de la partie orientale de la forêt de Makira (figure 1 ; tableau 1).

Tableau 1
Caractéristiques des sites d'étude.
Characteristics of survey sites.

Site ¹	Coordonnées Géographiques ²	Date du début et fin d'échantillonnage	Altitudes	Habitat	Substrats géologiques	Type de sol
Beventro	S 15°24.059' E 049°26.153'	15-21 décembre 2002	700-800 m	Forêt quasi-intacte de basse et moyenne altitude avec pression de chasse	Basaltes labradorites (roches volcaniques du pléistocène et du néocène)	Sols ferrallitiques rajeunis ou fortement rajeunis
Vohitahy	S 15°26.358' E 049°32.062'	24-30 décembre 2002	540-700 m	Forêt quasi-intacte de basse altitude avec pression de chasse	Granite d'Antongil	Sol d'érosion
Ankirindro	S 15°17.421' E 049°32.848'	10-16 janvier 2003	600-680 m	<i>Savonka</i> ³ dans la partie inférieure. Dans la partie supérieure, forêt quasi-intacte de basse altitude avec pression de chasse	Granite d'Antongil	Sols ferrallitiques fortement rajeunis, humifères sous forêt
Lohansahanaha	S 15°13.554' E 049°31.765'	21-27 janvier 2003	300-500 m	Forêt quasi-intacte de basse altitude fortement perturbée par la culture sur brûlis	Marbres et cipolins	Sols ferrallitiques fortement rajeunis, humifères sous forêt
Anjanaharibe	S 15°11.407' E 049°36.866'	2-8 février 2003	480-600 m	Forêt quasi-intacte de basse altitude perturbée par un cyclone en 2000	Gneiss et quartzites	Sols ferrallitiques
Anparihibe	S 15°02.112' E 049°36.037'	21-27 février 2003	700-900 m	Forêt quasi-intacte de basse et moyenne altitude avec extraction sélective des bois	Basaltes labradorites	Sols ferrallitiques rajeunis

Méthodologie

Les études sur les petits mammifères de la forêt de Makira ont été effectuées pendant les mois de décembre 2002, janvier et février 2003. Cette période correspond à la saison chaude et pluvieuse de l'année pendant laquelle les micro-mammifères sont actifs (SOARIMALALA & GOODMAN, 2003).

Méthode de capture

Deux types de piégeages ont été adoptés dans tous les sites visités. Le premier utilise des pièges classiques de type Sherman et National destiné principalement aux rongeurs (GOODMAN & CARLETON, 1996). Pour chaque site, nous avons utilisé 100 pièges (80 Sherman et 20 National), qui ont été appâtés au beurre de cacahuète et l'appât a été renouvelé tous les après-midis. Le deuxième type de piégeage utilise des pots-enterrés ou « pit-falls », qui constitue la meilleur technique pour documenter la richesse spécifique des tenrécomorphes et soricomorphes dans la forêt humide de l'est de Madagascar (RAXWORTHY & NUSSBAUM, 1994 ; GOODMAN *et al.*, 1996). Pour chaque site, on a utilisé trois lignes de pots-enterrés installées dans trois micro-habitats différents (crête, versant, vallée). Chaque ligne a été vérifiée deux fois par jour à l'aube et à la fin de l'après-midi. La durée de la session a été fixée à sept jours par site pour les deux types de piégeage.

Observations directes

Toutes les espèces observées en dehors du piégeage ont été notées. Ce sont des observations opportunes, car il est fréquent qu'un animal ne puisse pas être capturé mais seulement observé.

Identification des espèces et conservation des spécimens

Des spécimens de référence ont été prélevés pour chaque espèce afin de documenter les taxons présents dans chaque site. Ils ont été préparés sous forme de corps entiers fixés dans un mélange aqueux de 12,5% de formol pendant au moins sept jours, puis rincés dans l'eau pendant 24 heures, et enfin transférés par la suite dans une solution à 70% d'éthanol. Les spécimens ont été déposés au laboratoire du Département de Biologie Animale de l'Université d'Antananarivo (Madagascar) et au Field Museum of Natural History de Chicago (États-Unis). Les animaux non retenus comme spécimens de référence ont été marqués par coupure d'une phalange du pied gauche puis relâchés à l'endroit même de leur capture.

Pour l'identification des spécimens, les travaux de CARLETON & SCHMIDT (1990), CARLETON (1994) et CARLETON & GOODMAN (1998) ont été utilisés pour les rongeurs Nesomyidae, et ceux de JENKINS (1992, 1993), JENKINS *et al.* (1996) et GOODMAN & JENKINS (1998) pour les Afrosoricida.

Analyse biogéographique

Basé sur la présence et l'absence des espèces autochtones dans chaque forêt, l'indice de Jaccard a été calculé pour déterminer la similarité entre les zones considérées.

$$\text{Indice}_{\text{Jaccard}} = \frac{C}{(N_1 + N_2) - C}$$

avec N_1 = nombre d'espèces présentes dans la forêt 1 ; N_2 = nombre d'espèces présentes dans la forêt 2 et C = nombre d'espèces communes aux deux forêts. Les indices calculés ont été utilisés pour produire un dendrogramme de similarité faunistique entre les différentes forêts considérées.

Résultats

Pour chaque site, 700 nuits-pièges ont été déployées par les pièges métalliques et 231 nuits-pièges par les pots-enterrés. L'inventaire effectué dans les six sites cibles a révélé la présence de 17 espèces de micro-mammifères, dont 4 espèces de rongeurs et 13 espèces de tenrécomorphes et soricomorphes (tableau 2). Parmi les quatre espèces de rongeurs enregistrées, trois appartiennent aux rongeurs endémiques et une est introduite (*Rattus rattus*). En ce qui concerne les tenrécomorphes et soricomorphes, 12 espèces endémiques et une introduite (*Suncus murinus*) ont été documentées. Seulement trois espèces sont communes aux six sites : *Microgale talazaci*, *Oryzorictes hova* et *Hemicentetes semispinosus*. L'espèce *M. principula* était absente dans un seul site (Lohanisahantaha).

L'observation visuelle a permis de détecter la présence de certaines espèces non capturées dans quatre sites : *H. semispinosus* à Anjanaharibe, *Tenrec ecaudatus* à Beventro et *Nesomys audeberti* à Ankirindro et à Amparihibe.

Richesse spécifique par site

Le site d'Amparihibe, entre 700 et 900 m, paraît être le site le plus riche en espèces (tableau 2). Au total 13 espèces de micro-mammifères ont été recensées dans ce site, dont la présence de *Nesomys audeberti* qui pourrait être un *N. rufus* a été révélée par observation. Lohanisahantaha a été le site le plus pauvre en espèces avec 5 espèces de micro-mammifères. Les autres sites possèdent une richesse spécifique entre 9 et 11 espèces.

Distribution suivant l'altitude

Le tableau 3 présente la composition et la richesse spécifiques pour chaque classe d'altitude. La zone de basse altitude (300-500 m avec un site) semble avoir une richesse spécifique faible en micro-mammifères. Seulement cinq espèces de petits mammifères ont été capturées au niveau de cette zone, dont deux espèces de rongeurs (*Eliurus minor* et *E. webbi*), et trois espèces de Tenrecidae (*Hemicentetes semispinosus*, *Microgale talazaci* et *Oryzorictes hova*). L'effort d'échantillonnage déployé au niveau de la troisième

Petits mammifères de N.-E. Madagascar

Tableau 2

Distribution des espèces de petits mammifères par site.
Distribution of small mammal species at different sites.

Taxons	Site et altitudes					
	Beventro 700-800 m	Vohitaly 540-700 m	Ankirindro 600-680 m	Lohanisahantaha 300-500 m	Anjanaharibe 480-600 m	Amparihibe 700-900 m
Rodentia						
<i>Eliurus minor</i>	+		+	+		
<i>Eliurus webbi</i>		+	+	+	+	
<i>Nesomys audeberti</i>		+	*			*
<i>Rattus rattus</i>						+
Tenrecidae						
<i>Hemicentetes semispinosus</i>	+	+	+	+	*	+
<i>Microgale dobsoni</i>	+				+	+
<i>Microgale dryas</i>	+	+	+			+
<i>Microgale foisifotsy</i>			+			
<i>Microgale longicaudata</i>						+
<i>Microgale parvula</i>		+	+		+	+
<i>Microgale principula</i>	+	+	+		+	+
<i>Microgale taiva</i>	+					+
<i>Microgale talazaci</i>	+	+	+	+	+	+
<i>Oryzorictes hova</i>	+	+	+	+	+	+
<i>Setifer setosus</i>			+		+	+
<i>Tenrec ecaudatus</i>	*					+
Soricidae						
<i>Suncus murinus</i>		+	+		+	
Nombre total d'espèces de micro-mammifères	9	9	11	5	9	13

+ Espèce capturée.

* Espèce révélée par observation.

† Espèce introduite à Madagascar.

zone d'altitude (700-900 m) est inférieur à celui de la deuxième (500-700 m) ; or, ces deux zones d'altitude présentent des richesses spécifiques semblables en rongeurs, tenrécomorphes et soricomorphes. En effet, 13 espèces de micro-mammifères ont été capturées dans chacune de ces deux zones. Cette constatation permet de dire que les forêts situées entre 700 et 900 m d'altitude présentent probablement un nombre plus élevé d'espèces de micro-mammifères par rapport aux forêts de basse altitude.

Pour les rongeurs

Il semblerait que la richesse spécifique soit similaire pour toutes les classes d'altitude. Pourtant la composition spécifique n'est pas la même. *Eliurus webbi* aurait plutôt une affinité pour les zones de basse altitude, car elle n'a jamais été capturée dans la

Tableau 3

Richesse spécifique au niveau de chaque zone d'altitude.
Species richness in different elevational zones.

	300-500 m (n=1)	500-700 m (n=3)	700-900 m (n=2)
Nombre total de nuit-piège par les pièges métalliques par les pots-enterrés	700 231	2100 693	1400 462
Rodentia			
<i>Eliurus minor</i>	+	+	+
<i>Eliurus webbi</i>	+	+	
<i>Nesomys audeberti</i>		+	*
¹ <i>Rattus rattus</i>			+
Tenrecidae			
<i>Hemicentetes semispinosus</i>	+	+	+
<i>Microgale dobsoni</i>		+	+
<i>Microgale dryas</i>		+	+
<i>Microgale fotsifotsy</i>		+	
<i>Microgale longicaudata</i>			+
<i>Microgale parvula</i>		+	+
<i>Microgale principula</i>		+	+
<i>Microgale taiva</i>			+
<i>Microgale talazaci</i>	+	+	+
<i>Oryzorictes hova</i>	+	+	+
<i>Setifer setosus</i>		+	+
<i>Tenrec ecaudatus</i>			+
Soricidae			
¹ <i>Suncus murinus</i>		+	
Nombre total d'espèces capturées	5	13	13

+ Espèce capturée.

* Espèce révélée par observation.

¹ Espèce introduite à Madagascar.

n : nombre de site.

zone supérieure à 700 m d'altitude. *Eliurus minor* aurait une répartition plus large, car elle a été capturée dans toutes les zones d'altitude échantillonnées dans cette étude (300 à 900 m). Il semble que *Nesomys audeberti* ait aussi une valence altitudinale assez large ; elle a été capturée à 550 m d'altitude au niveau du site de Vohitaly, mais les observations ont montré que *N. audeberti* se voit jusqu'à 800 m d'altitude. C'est une espèce de basse et de moyenne altitude (CARLETON & SCHMIDT, 1990 ; GOODMAN *et al.*, 1999a).

Pour les tenrécomorphes et soricomorphes

La composition spécifique en tenrécomorphes et soricomorphes est différente d'une zone d'altitude à une autre. Deux espèces de Tenrecidae, *Microgale longicaudata* et *M. taiva* ont été uniquement capturées dans les zones supérieures à 700 m d'altitude.

Les données ne sont pas nombreuses quant à la répartition altitudinale de *M. fotsifotsy*, le seul spécimen ayant été capturé à 640 m d'altitude à Ankirindro. Il faut noter aussi que l'espèce introduite *Suncus murinus* a été observée seulement dans les zones comprises entre 500 et 700 m. Les trois espèces *Hemicentetes semispinosus*, *M. talazaci* et *Oryzorictes hova* auraient une distribution altitudinale plus large que les autres Tenrecidae. Ces trois espèces sont les plus courantes et les plus répandues dans cette forêt.

Affinités biogéographiques

En ajoutant les espèces recensées dans la forêt de Makira à celles des AP environnantes, 27 espèces de micro-mammifères autochtones sont connues jusqu'à présent dans cette région, dont 10 rongeurs (tableau 4) et 17 Tenrecidae (tableau 5). La RS d'Anjanaharibe-sud est la plus riche parmi les cinq forêts. Concernant les rongeurs, Makira et la RS de Marotandrano sont très pauvres, car elles ne contiennent chacune que 3 des 10 espèces de cette région. Pourtant pour les Tenrecidae, Makira et la RS d'Anjanaharibe-sud sont les plus riches. Elles possèdent respectivement 12 et 13 des 17 espèces autochtones connues dans cette région. Une espèce de rongeur endémique,

Tableau 4

Liste comparative des espèces de rongeurs inventoriées
dans la forêt de Makira et les aires protégées environnantes.

Comparative list of rodent species inventoried in the Makira Forest and surrounding protected areas.

	PN de Mananara- nord ¹	PN de Masoala ²	RS de Marotandrano ³	RS d'Anjanaharibe- sud ⁴	Forêt de Makira ⁵
Altitude	0-570 m	0-1000 m	800-1200 m	875-1260 m	300-900 m
<i>Brachytarsomys albicauda</i>	-	-	-	+	-
<i>Brachytarsomys villosa</i>	-	-	-	+	-
<i>Eliurus grandidieri</i>	+	-	+	+	-
<i>Eliurus majori</i>	-	-	-	+	-
<i>Eliurus minor</i>	+	+	+	+	+
<i>Eliurus tanala</i>	+	+	-	+	-
<i>Eliurus webbi</i>	+	+	-	+	+
<i>Gymnuromys roberti</i>	-	-	-	+	-
<i>Nesomys audeberti</i>	-	+	-	-	+
<i>Nesomys rufus</i>	+	+	+	+	-
* <i>Rattus rattus</i>	+	+	+	+	+
Nombre total d'espèces de rongeurs autochtones	5	5	3	9	3

* Espèce introduite à Madagascar.

¹ Raheriarisena (2001).

² Andrianjakarivelo *et al.* (2005).

³ Raheriarisena (1999).

⁴ Soarimalala & Goodman (2003).

⁵ D'après cette étude.

Tableau 5

Liste comparative des espèces de Tenrecidae et Soricidae inventoriées dans la forêt de Makira et les aires protégées environnantes.
Comparative list of Tenrecidae and Soricidae species inventoried in the Makira Forest and surrounding protected areas.

	PN de Mananara-nord ¹	PN de Masoala ²	RS de Marotandrano ³	RS d'Anjanaharibe-sud ⁴	Forêt de Makira ⁵
Altitude	0-570 m	0-1000 m	800-1200 m	875-1260 m	300-900 m
Tenrecidae					
<i>Hemicentetes semispinosus</i>	+	+	+	-	+
<i>Microgale brevicaudata</i>	-	+	-	-	-
<i>Microgale cowani</i>	-	+	+	+	-
<i>Microgale dobsoni</i>	+	+	-	+	+
<i>Microgale dryas</i>	-	-	-	+	+
<i>Microgale fotsifotsy</i>	-	-	+	+	+
<i>Microgale gracilis</i>	-	-	-	+	-
<i>Microgale gymnorhyncha</i>	-	-	-	+	-
<i>Microgale longicaudata</i>	-	-	+	+	+
<i>Microgale parvula</i>	+	+	-	+	+
<i>Microgale principula</i>	+	-	+	+	+
<i>Microgale soricoides</i>	-	-	-	+	-
<i>Microgale taiva</i>	-	+	+	-	+
<i>Microgale talazaci</i>	+	+	+	+	+
<i>Oryzomys hova</i>	+	+	-	-	+
<i>Setifer setosus</i>	+	+	+	+	+
<i>Tenrec ecaudatus</i>	+	+	+	+	+
Soricidae					
* <i>Suncus murinus</i>	-	+	-	-	+
Nombre total d'espèces de Tenrecidae	8	10	9	13	12

* Espèce introduite à Madagascar.

¹ Raheriarisena (2001).

² Andrianjakarivelo *et al.* (2005).

³ Raheriarisena (1999).

⁴ Goodman & Jenkins (1998) et Soarimalala & Goodman (2003).

⁵ D'après cette étude.

Tableau 6

Coefficients de similarités de Jaccard pour les espèces de micro-mammifères de quelques forêts de la partie nord-est de Madagascar.

Jaccard's similarity coefficients of small mammal species in some forests of northeastern Madagascar.

	Mananara-nord ¹	Masoala ²	Marotandrano ³	d'Anjanaharibe-sud ⁴	Makira ⁵
Mananara-nord	1				
Masoala	0,65	1			
Marotandrano	0,47	0,42	1		
Anjanaharibe-sud	0,46	0,37	0,42	1	
Makira	0,56	0,58	0,50	0,42	1

Petits mammifères de N.-E. Madagascar

Eliurus minor, est commune à toutes ces cinq forêts. *Eliurus webbi* est absent seulement dans la RS de Marotandrano. Trois espèces de Tenrecidae sont communes à ces cinq forêts : *M. talazaci* et les deux espèces de Tenrecidae (*Tenrec ecaudatus* et *Setifer setosus*).

En analysant la composition spécifique de chaque forêt, le PN de Masoala et la RS d'Anjanaharibe-sud possèdent le même nombre d'espèces communes avec la forêt de Makira, soit 11 espèces autochtones. Le PN de Mananara-nord et la RS de Marotandrano contiennent respectivement 10 et 9 espèces communes avec la partie orientale de Makira.

Concernant l'analyse biogéographique, les coefficients de similarité de Jaccard pour chaque paire de forêts sont donnés dans le tableau 6. Cette analyse a révélé qu'il existe une affinité plus étroite entre les forêts situées dans des bandes altitudinales voisines (figure 2). Le premier groupe rassemble les forêts situées entre 0 et 1000 m d'altitude de la partie est de cette région. Le second regroupe les deux RS de la partie ouest de cette zone, situées entre 800 et 1260 m d'altitude.

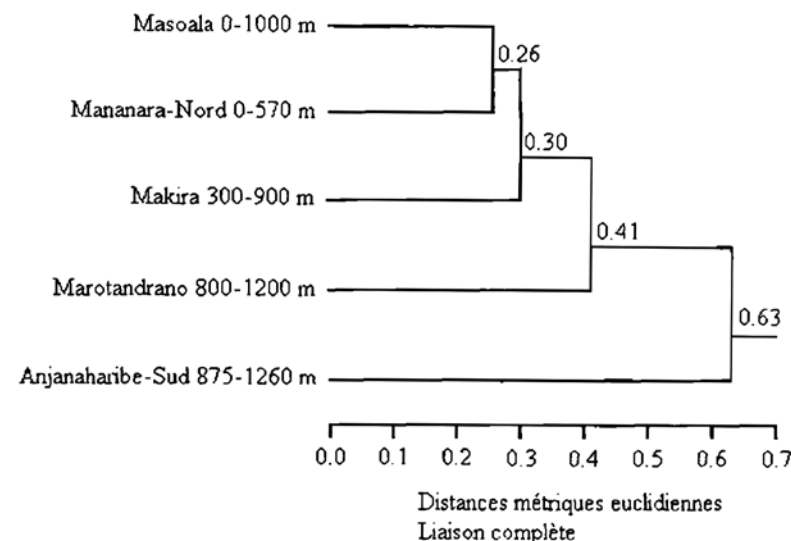


Figure 2

Dendrogramme de similarité (Indice de Jaccard) entre les forêts humides du nord-est de Madagascar selon les espèces de micro-mammifères (rongeurs et Tenrecidae).
Similarity dendrogram between humid forests of northeastern Madagascar for small mammal species (rodents and Tenrecidae).

Discussion

Richesse spécifique

Comparé à celui des AP environnantes le nombre d'espèces de rongeurs recensées à Makira semble très faible à l'exception de la RS de Marotandrano (RAHERIARISENA, 1999) à 800-1200 m d'altitude. Dans les autres AP environnantes, la richesse spécifique est relativement élevée, soit 5 espèces endémiques dans le PN de Masoala (0-1000 m) (ANDRIANJAKARIVELO *et al.*, 2005), 6 dans le PN de Mananara-nord (0-570 m) (RAHERIARISENA, 2001) et 11 dans la RS d'Anjanaharibe-sud (875-1260 m) (SOARIMALALA & GOODMAN, 2003). Ceci semble être dû au fait que la plupart de ces forêts ont déjà été soumises à des inventaires intensifs concernant ce groupe.

Par contre le nombre d'espèces de tenrécomorphes et soricomorphes recensées est relativement élevé, soit 13 espèces dont 12 endémiques et une introduite *Suncus murinus*. Seul la RS d'Anjanaharibe-sud a une richesse spécifique comparable à celle de Makira. Au niveau de la partie orientale de Makira, la richesse spécifique diffère d'un site à un autre suivant le degré de perturbation de la forêt. STEPHENSON (1993) a fait une comparaison entre les zones relativement intactes et les zones perturbées de la RS d'Analamazaotra, et a trouvé que la richesse spécifique ainsi que l'abondance des micro-mammifères diminuent dans les zones où les activités humaines sont plus intenses. Ainsi, le site de Lohanisahantaha, qui est le plus pauvre en espèces, présente des traces d'activités humaines intenses.

Particularité et endémisme

Malgré la pauvreté des rongeurs dans la partie orientale de Makira, les Tenrecidae semblent y être intéressants. Aucune espèce micro-endémique n'a été relevée ; toutefois deux espèces de Tenrecidae méritent d'être remarquées :

– la présence de *Microgale taiva* dans la forêt de Makira est inattendue. Cette espèce a aussi été relevée par SOARIMALALA & GOODMAN (2003) sur le versant nord-ouest du PN de Marojejy et de Betaolana, une zone forestière reliant les massifs de Marojejy et Anjanaharibe-sud. En effet *M. taiva* est connue dans la partie sud-est de Madagascar, notamment au sud-est d'Ambositra et dans les environs du Massif d'Andringitra (GOODMAN & RASOLONANDRASANA, 2001) ;

– *Microgale dryas* est décrit pour la première fois par JENKINS (1992) suite aux travaux de BARDEN *et al.* (1991) dans la forêt humide de la RS d'Ambatovaky, située dans la partie nord-est près de Soanierana-Ivongo. Un indice de sa présence a été reporté par GOODMAN & JENKINS (1998) à Antsahamifelana, situé dans le versant est de la RS d'Anjanaharibe-sud, à la suite de la découverte de fragments de crânes dans une pelote de régurgitation de *Tyto soumagnei*. Aucune autre présence de cette espèce n'a été relevée nulle part à Madagascar jusqu'à présent. Sa capture dans la partie est de Makira permet d'enregistrer une nouvelle extension de l'aire de distribution de cette espèce de Tenrecidae.

Distribution altitudinale

Pour les rongeurs, la présente étude montre en général l'absence des espèces de moyenne et de haute altitudes telles que *Eliurus tanala* et *E. grandidieri*, qui sont des espèces communes de la forêt humide du nord-est (RAHERIARISENA, 1999, 2001 ; GOODMAN *et al.*, 2003). Compte tenu de la situation altitudinale basse des sites prospectés (300-900 m), le nombre réduit d'espèces de rongeurs recensées était attendu, car la plupart des rongeurs malgaches sont des espèces de moyenne et de haute altitudes (GOODMAN, 2003).

Pour les tenrécomorphes et soricomorphes, il semblerait que la richesse spécifique s'accroisse avec l'altitude. Elle est plus élevée dans le site d'Amparihibe (700-900 m), où 11 espèces ont été trouvées alors qu'à Lohanisahantaha (300-500 m), elle n'était que trois (*Hemicentetes semispinosus*, *Microgale talazaci* et *Oryzorictes hova*). Ce mode de distribution des Tenrecidae est conforme à celui qui a été trouvé dans les zones de montagne de Madagascar dont le PN d'Andringitra (GOODMAN & RASOLONANDRASANA, 2001), le PN d'Andohahela (GOODMAN *et al.*, 1999b), et dans le complexe de la RS d'Anjanaharibe-sud et du PN de Marojejy (SOARIMALALA & GOODMAN, 2003), où la richesse spécifique est plus importante dans les zones d'altitudes comprises entre 850 et 1650 m.

De nombreuses espèces de micro-mammifères, qui n'ont été recensées que dans la RS d'Anjanaharibe-sud (par exemple *M. monticola*, *E. majori* et *Voalavo gymnocaudus*, pour ne citer qu'elles), sont absentes dans la partie orientale de Makira. En effet, *M. monticola* se trouve entre 1550 et 1950 m d'altitude (GOODMAN & JENKINS, 1998), *E. majori* entre 1260 et 1950 m et *V. gymnocaudus* a été capturé à 1950 m d'altitude (CARLETON & GOODMAN, 1998). L'absence de ces espèces est probablement due à la plus faible altitude des sites inventoriés.

La variation altitudinale des sites inventoriés pour cette étude est de 300 à 900 m, alors que SOARIMALALA & GOODMAN (2003) ont noté que la plupart des espèces de Tenrecidae et de Nesomyinae sont distribuées dans la bande d'altitude située entre 1175 et 1600 m. En se basant sur les données de capture, deux groupes de petits mammifères ont été notés selon leur distribution altitudinale : ceux qui ont une large distribution altitudinale et ceux qui ont une préférence stricte en altitude. Parmi le premier groupe, il y a *M. talazaci*, *O. hova* et *H. semispinosus*. Ces trois espèces ont été capturées dans tous les sites prospectés. *M. talazaci* est une espèce généraliste (NICOLL *et al.*, 1988) en terme de tolérance environnementale. GOODMAN *et al.* (2003) ont signalé que cette espèce se trouve entre 450 m et 1990 m d'altitude. *Microgale dobsoni* est aussi une espèce à large distribution altitudinale (SOARIMALALA & GOODMAN, 2003). Elle se trouve entre 440 et 2050 m d'altitude (GOODMAN *et al.*, 2003). Cette espèce n'a pas été capturée dans le site le plus bas (Lohanisahantaha : 300-500 m).

Setifer setosus et *Tenrec ecaudatus* sont des espèces très communes de la forêt humide de basse et moyenne altitude qui montrent une large tolérance à l'habitat (GOODMAN, 2003). Dans la présente étude, *S. setosus* n'a pas été trouvé dans les zones au-dessous de 500 m, alors que *T. ecaudatus* semblerait préférer les zones au-dessus de 700 m. La distribution de ces deux espèces pourrait être expliquée par la pression de la chasse (anthropique) dans cette région. GANZHORN *et al.* (1990) ont constaté que la

chasse aux Tenrecinae a un impact négatif sur le niveau de la population des ces espèces. En effet, les sites de basse altitude se trouvent à proximité des villages, et cette situation pourrait expliquer la diminution de l'abondance de ces deux espèces.

Microgale parvula et *M. principula* n'ont pas été observés à Lohanisahantaha (site au-dessous de 500 m d'altitude). SOARIMALALA & GOODMAN (2003) ont noté la présence de *M. parvula* à 450 m d'altitude sur le versant est du PN de Marojejy. *Microgale principula* a été rencontré entre 440 et 1200 m dans le PN d'Andohahela (GOODMAN *et al.*, 1999b). L'absence de ces deux espèces à Lohanisahantaha pourrait être en relation avec l'état dégradé de ce site.

Microgale taiva semblerait avoir une préférence altitudinale assez stricte. En effet cette espèce se cantonne dans les zones au-dessus de 700 m d'altitude. SOARIMALALA & GOODMAN (2003) ont capturé cette espèce à 1175 m d'altitude sur le versant nord-ouest du PN de Marojejy.

Concernant les rongeurs, la présente étude montre que *E. minor* a une large distribution altitudinale. Cette espèce a été capturée entre 300 et 800 m d'altitude, alors que dans les autres forêts denses humides, elle peut exister jusqu'à 1600 m (SOARIMALALA *et al.*, 2001 ; SOARIMALALA & GOODMAN, 2003). Cette espèce a été rencontrée entre 720 et 1960 m d'altitude dans le PN d'Andringitra (GOODMAN & RASOLONANDRASANA, 2001). Il semblerait que l'abondance de *Rattus rattus* à Amparihibe ne favorise pas sa présence dans ce site. Malgré la large tolérance altitudinale de *E. webbi*, sa présence dans la partie orientale de Makira était limitée aux zones au-dessous de 600 m d'altitude. Cette restriction de l'aire de distribution altitudinale a été aussi remarquée dans les massifs montagneux de Marojejy et d'Anjanaharibe-sud (SOARIMALALA & GOODMAN, 2003), où *E. webbi* est confiné entre 450 et 875 m. Pourtant, dans la forêt humide du sud-est de Madagascar, cette espèce a été trouvée jusqu'à 1200 m d'altitude (SOARIMALALA *et al.*, 2001).

Conclusion

Cet inventaire a permis de connaître la richesse spécifique et la distribution des petits mammifères de la forêt de Makira. Cet inventaire a aussi apporté plus d'informations sur la répartition géographique des espèces de petits mammifères dans la forêt pluviale de l'est. Parmi ces informations, on note en particulier un nouveau site pour *Microgale dryas*.

En ce qui concerne les rongeurs, la présence est certaine pour les trois espèces endémiques *Eliurus minor*, *E. webbi* et *Nesomys audeberti*. Cette richesse spécifique en rongeurs semble très faible comparée à celles des AP environnantes. La faiblesse de la richesse spécifique des rongeurs de la partie orientale de la forêt de Makira paraît être en relation avec le facteur altitudinal, tous les sites prospectés étant au-dessous de 900 m d'altitude. Pour avoir un bon échantillonnage faunistique de la forêt de Makira, nous suggérons pour le futur l'exploration des zones supérieures à 900 m. À la différence des rongeurs, on note pourtant une richesse spécifique considérable des Tenrecidae par rapport aux autres AP environnantes.

En tant que couloir forestier, la forêt de Makira pourrait jouer un rôle fondamental pour la conservation et le maintien de la diversité biologique en petits mammifères endémiques dans la forêt dense humide de l'est. Cette forêt constitue un pont de dispersion entre les AP voisines, qui peut éviter que ces dernières ne deviennent îlots d'habitats isolés. La fragmentation est dangereuse pour la longévité des espèces trouvées dans ces AP, à cause de l'isolation génétique. Quand des populations sont isolées, les échanges génétiques par émigration-immigration nécessaires à leur survie ne peuvent avoir lieu. Les ponts de dispersion, y compris les corridors des habitats viables comme la forêt de Makira, sont les moyens les plus efficaces de maintenir la biodiversité des parcs et réserves.

Remerciements

La réalisation de l'inventaire sur le terrain a été financée par le Wildlife Conservation Society (WCS) Madagascar dans le cadre du « Projet Makira ». Nous remercions vivement tous ceux qui ont contribué à la réalisation de ce travail, en particuliers Madame H. Crowley, représentant du WCS Madagascar, les membres du comité scientifique du WCS : Madame E. Razafimahatratra, Messieurs L. Andriamampianina et H. Randriamahazo, les personnels du WCS Madagascar, les assistants locaux et toute l'équipe participant à cet inventaire. Nous remercions aussi la Direction des Eaux et Forêts pour l'autorisation de recherche.

1. Vahatra, BP 3972, Antananarivo (101), Madagascar.
2. Département de Biologie animale, Faculté des Sciences, Université d'Antananarivo, BP 906, Antananarivo (101), Madagascar.
3. Wildlife Conservation Society, BP 8500, Antananarivo (101), Madagascar.
4. Field Museum of Natural History, 1400 South Lake Shore Drive, Chicago, Illinois 60605, États-Unis. E-mail: sgoodman@fieldmuseum.org

RÉFÉRENCES

- ANDRIANJAKARIVELO, V., RAZAFIMAHATRATRA, E., RAZAFINDRAKOTO, Y., M. & GOODMAN, S.M. (2005).- The terrestrial small mammals of the Parc National de Masoala, northeastern Madagascar. *Acta Theriologica*, **50**, 537-549.
- BARDEN, T.L., EVANS, M.I., RAXWORTHY, C.J., RAZAFIMAHAIMODISON, J.C. & WILSON, A. (1991).- The mammals of Ambatovaky Special Reserve. In: *A survey of Ambatovaky Special Reserve, Madagascar*. P.M. Thompson & M.I. Evans (eds), Madagascar Environmental Research Group, London.
- BRONNER, G.N. & JENKINS, P.D. (2005).- Order Afrosoricida. In: *Mammal species of the world. A taxonomic and geographical reference*, 3rd edition. D. E. Wilson & D. M. Reeder (eds). The John Hopkins University Press, Baltimore. 71-81.
- CARLETON, M.D. (1994).- Systematic studies of Madagascar's endemic rodents (Muroidea: Nesomyinae): Revision of the genus *Eliurus*. *Amer. Mus. Nov.*, **3087**, 1-55.
- CARLETON, M.D. & GOODMAN, S.M. (1998).- New taxa of Nesomyinae rodents (Muroidea : Muridae) from Madagascar's northern highlands, with taxonomic comments on previously described forms. In: *A floral and faunal inventory of the Réserve Spéciale d'Anjanaharibe-sud: With reference to elevational variation*. S.M. Goodman (ed.), *Feldiana: Zoology*, new series, **90**, 163-200.

- CARLETON, M.D. & SCHMIDT, D.F. (1990).- Systematic studies of Madagascar's endemic rodents (Muroidea: Nesomyinae): An annotated gazetteer of collecting localities of known forms. *Amer. Mus. Nov.*, **2987**, 1-36.
- DONQUE, G. (1975).- *Contribution géographique à l'étude du climat de Madagascar*. Nouvelle Imprimerie des Arts Graphiques, Antananarivo.
- GANZHORN, J.U., GANZHORN, A.G., ABRAHAM, J.P., ANDRIAMANARIVO, L. & RAMANANJATOVO, A. (1990).- The impact of selective logging on forest structure and tenrec populations in western Madagascar. *Oecologia*, **84**, 126-133.
- GOODMAN, S.M. (2003).- Checklist to the extant land mammals of Madagascar. In: *The natural history of Madagascar*. S.M. Goodman & J.P. Benstead (eds), The University of Chicago Press, Chicago, 1187-1190.
- GOODMAN, S.M. & CARLETON, M.D. (1996).- The rodents of the Réserve Naturelle Intégrale d'Andringitra In: A floral and faunal inventory of the eastern slopes of the Réserve Naturelle Intégrale d'Andringitra, Madagascar: With reference to elevational variation. S.M. Goodman (ed.), *Fieldiana: Zoology*, new series, **85**, 257-283.
- GOODMAN, S.M. & JENKINS, P.D. (1998).- The insectivores of the Réserve Spéciale d'Anjanaharibe-sud. In: A floral and faunal inventory of the Réserve Spéciale d'Anjanaharibe-sud, Madagascar: With reference to elevation variation. S.M. Goodman (ed.), *Fieldiana: Zoology*, new series, **90**, 139-161.
- GOODMAN, S.M. & RASOLONANDRASANA, B.P. (2001).- Elevational zonation of birds, insectivores, rodents and primates on the slopes of Andringitra Massif, Madagascar. *J. Nat. Hist.*, **35**, 285-305.
- GOODMAN, S.M., CARLETON, M.D. & PIDGEON, M. (1999a).- Rodents of the Réserve Naturelle Intégrale d'Andohahela, Madagascar. In: A floral and faunal inventory of the Réserve Naturelle Intégrale d'Andohahela, Madagascar: With reference to elevational variation. S.M. Goodman (ed.), *Fieldiana: Zoology*, new series, **94**, 217-249.
- GOODMAN, S.M., GANZHORN, J.U. & RAKOTONDRAVONY, D. (2003).- Introduction to the mammals. In: *The natural history of Madagascar*. S.M. Goodman & J.P. Benstead (eds), The University of Chicago Press, Chicago, 1159-1186.
- GOODMAN, S.M., JENKINS, P.D. & PIDGEON, M. (1999b).- The Lipotyphla (Tenrecidae and Soricidae) of the Réserve Naturelle Intégrale d'Andohahela, Madagascar. In: A floral and faunal inventory of the Réserve Naturelle Intégrale d'Andohahela, Madagascar: With reference to elevational variation. S.M. Goodman (ed.), *Fieldiana: Zoology*, new series, **94**, 187-216.
- GOODMAN, S.M., RAXWORTHY, C.J. & JENKINS, P.D. (1996).- Insectivore ecology in the Réserve Naturelle Intégrale d'Andringitra In: A floral and faunal inventory of the eastern slopes of the Réserve Naturelle Intégrale d'Andringitra, Madagascar: With reference to elevational variation. S.M. Goodman (ed.), *Fieldiana: Zoology*, new series, **85**, 218-230.
- JANSA, S.A. & CARLETON, M.D. (2003).- Systematics and phylogenetics of Madagascar's native rodents. In: *The natural history of Madagascar*. S.M. Goodman & J.P. Benstead (eds), The University of Chicago Press, Chicago, 1187-1190.
- JENKINS, P.D. (1992).- Description of a new species of *Microgale* (Insectivora : Tenrecidae) from eastern Madagascar. *Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. (Zool.)*, **58**, 53-59.
- JENKINS, P.D. (1993).- A new species of *Microgale* (Insectivora : Tenrecidae) from eastern Madagascar with an unusual dentition. *Amer. Mus. Nov.*, **3067**, 1-11.
- 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: A floral and faunal inventory of the eastern slopes of the Réserve Naturelle Intégrale d'Andringitra, Madagascar: With reference to elevational variation. S.M. Goodman (ed.), *Fieldiana: Zoology*, new series, **85**, 191-271.
- KOECHLIN, J., GUILLAUMET, J.L. & MORAT, P. (1974).- *Flore et végétation de Madagascar*. Cramer, Vaduz.

- MEYERS, D. (2001).- *Projet forêt de Makira - Madagascar*. MEF - IRG/PAGE - USAID. Rapport. Madagascar Wildlife Conservation Society. Non publié.
- MUSSER, G.G. & CARLETON, M.C. (2005).- Superfamily Muroidea. In: *Mammal species of the world. A taxonomic and geographical reference*, 3rd edition. D. E. WILSON & D. M. REEDER (Eds.), The John Hopkins University Press, Baltimore, 894-1531.
- NICOLL, M.E., RAKOTONDRAPARANY, F. & RANDRIANASOLO, V. (1988).- Diversité des petits mammifères en forêt tropicale humide de Madagascar, Analyse préliminaire. In: *L'équilibre des écosystèmes forestiers à Madagascar*. L. Rakotovo, V. Barre & J. Sayer (eds), IUCN, Gland et Cambridge.
- OLSON, L.E. & GOODMAN, S.M. (2003).- Phylogeny and biogeography of tenrecs. In: *The natural history of Madagascar*. S.M. Goodman & J.P. Benstead (eds), The University of Chicago Press, Chicago, 1187-1190.
- RAHERIARISENA, M. (1999).- *Inventaire rapide des petits mammifères dans la Réserve Spéciale d'Ambiniviny/Marotandrano*. Rapport final. Conservation International, Antananarivo.
- RAHERIARISENA, M. (2001).- *Inventaire biologique des petits mammifères non volants dans la Réserve de Biosphère de Mananara-nord*. Rapport non publié.
- RAXWORTHY, C.J. & NUSSBAUM, R.A. (1994).- A rainforest survey of amphibians, reptiles and small mammals at Montagne d'Ambre, Madagascar. *Biol. Cons.*, **69**, 65-73.
- SOARIMALALA, V. & GOODMAN, S.M. (2003).- Diversité biologique des micromammifères non volants (Lipotyphla et Rodentia) dans le complexe Marojejy-Anjanaharibe-sud. In: Nouveaux résultats faisant référence à l'altitude dans la région des massifs montagneux de Marojejy et d'Anjanaharibe-sud. S.M. Goodman & L. Wilmé (eds), *Recherche pour le développement, Série Sciences biologiques*. Centre d'Information et de Documentation Scientifique et Technique, Antananarivo, **19**, 231-276.
- SOARIMALALA, V., GOODMAN, S.M., RAMIARINJANAHARY, H., FENOHERY, L.L. & RAKOTONIAINA, W. (2001).- Les micromammifères non-volants du Parc National de Ranomafana et du couloir forestier qui le relie au Parc National d'Andringitra. In: Inventaire biologique du Parc National de Ranomafana et du couloir forestier qui le relie au Parc National d'Andringitra. S.M. Goodman & V.R. Razafindratsita (eds), *Recherche pour le développement, Série Sciences biologiques*, Centre d'Information et de Documentation Scientifique et Technique. Antananarivo, **17**, 197-229.
- STEPHENSON, P.J. (1993).- The small mammal fauna of Réserve Spéciale d'Analamazaotra, Madagascar: The effect of human disturbance on endemic species diversity. *Biodiv. and Cons.*, **2**, 603-615.

(reçu le 23/04/06 ; accepté le 07/06/07)