

Chapitre 3. Herpétofaune des forêts sèches malgaches

Achille P. Raselimanana

Département de Biologie Animale, Université
d'Antananarivo, BP 906, Antananarivo 101,
Madagascar et Vahatra, BP 3972, Antananarivo 101,
Madagascar
E-mail : araselimanana@vahatra.mg

Résumé

Des investigations biologiques menées pendant la saison pluvieuse de 2001 à 2007 dans les forêts sèches malgaches ont permis de recenser 177 espèces dont 32 amphibiens et 145 reptiles. En outre, plusieurs autres espèces herpétofauniques sont aussi connues dans ces écosystèmes complexes. Trois techniques d'inventaire biologique dont : la méthode d'observation directe sur itinéraire échantillon, la fouille systématique et le système de trou-pièges sont utilisées d'une manière consistante pour uniformiser les efforts d'échantillonnage afin de pouvoir procéder à des analyses comparatives. Les forêts sèches malgaches sont riches en herpétofaune. Les 177 relevés représentent environ le 30% des espèces herpétofauniques connues à Madagascar et plus de 79 % de celles recensées dans les forêts sèches. Des nombreuses espèces dont certaines ont une aire de distribution restreinte et ne sont pas encore représentées dans le Système des Aires Protégées à Madagascar. Le micro-endémisme constitue l'une des caractéristiques des communautés amphibiennes et reptiliennes des forêts sèches. La nature de substrat, les barrières physiques comme le fleuve et les facteurs climatiques du milieu associés à la spécificité écologique de l'espèce jouent un rôle important dans le modèle biogéographique de l'herpétofaune des forêts sèches malgaches. L'étude a également mis en exergue que la structure des communautés refléterait les interactions pouvant existées au sein de l'écosystème et que la richesse spécifique est fonction de l'hétérogénéité des habitats naturels. La présente étude est unique en son genre dans la mesure où elle représente le premier article qui compile des informations à jour, géoréférencées et issues de l'utilisation des méthodes standard d'échantillonnage.

Extended abstract

Despite the importance of the Malagasy tropical dry forests in terms of the herpetofauna richness, a recent overall synthesis on the distribution and ecology of these animals is lacking. Between 2001 and 2007, intensive biological inventories, using standardized techniques and methods, were carried-out in 17 dry forest blocks comprising 35 different sites. Field surveys were conducted during the warm and rainy season, which corresponds to the period of maximum amphibian and reptile activity. A total of 177 species (32 amphibians and 145 reptiles) was recorded. Although the number of sampled sites is relatively small compared to the total surface area of the Malagasy dry forests, this level of species richness comprises nearly 30% of island's named herpetofauna, and approximately 80% of that documented from the ecoregion.

This current study reveals biogeographical structure in the regional herpetofauna. Climatic factors, substrate types, rivers, and different specific ecological parameters are correlated with some of the fundamental biogeographical patterns of the complex herpetofauna communities of the dry forests. However, it is difficult to precisely define the underlying origins of these patterns given the complexity of aspects such as climatic change over the past few millennia and human modifications of the landscape; this latter factor has certainly had a major impact on regional herpetofauna mega-communities. Biogeographical analyses, based on species shared in common between sites, demonstrates some geographical structure. Four distinct groups were identified: the northwest, the central western region, the extreme southwest, and the intermediate zone represented by the Parc National de Bemaraha; this last zone shows a remarkable variety of habitats, as compared to the other study regions, and hence the most diverse herpetofauna communities.

Local reptile and amphibian communities show clear functional adaptations with regards to environmental conditions. Moreover, the current study reveals that habitat heterogeneity and species richness are closely correlated. Within physically hostile habitats, like the sub-arid and dry ecosystems, the presence of particular habitats (e.g. gallery

forest, aquatic habitats or particular biotypes), play an important role in terms of local species richness. The herpetofauna communities within Malagasy dry forests show remarkable levels of local endemism and specifically micro-endemism. Despite the extraordinary local diversity and specificity of the reptile and amphibian fauna of this ecoregion, several species are insufficiently or not yet represented within the current protected area networks.

Introduction

Riche de 235 espèces décrites d'amphibiens et de plus de 363 reptiles (Glaw & Vences, 2007), Madagascar est classé parmi les pays les plus riches au monde pour son herpétofaune. Cette faune herpétologique malgache est particulièrement remarquable par un taux d'endémisme très élevé qui avoisine 100% pour les amphibiens et 92 % pour les reptiles (Glaw *et al.*, 2006 ; Glaw & Vences, 2007). La majorité de ces espèces d'amphibiens se rencontrent dans la forêt dense humide de l'est. Il en est de même pour certains groupes de reptiles comme les caméléons pour lesquels 65% des espèces connues de *Brookesia* se trouvent dans le nord-est malgache (Raxworthy & Nussbaum, 1995) ou encore les caméléons avec 48 sur 66 (soit 72,7%) espèces répertoriées qui sont confinées à la forêt humide (Raselimanana & Rakotomalala, 2003 ; 2008). Une telle distribution est directement liée à la disponibilité de toute une gamme de biotopes et de niches écologiques. En outre, la biologie et l'écologie des batraciens qui sont normalement directement liées à l'humidité et à la présence de l'eau impliquent le besoin de fréquentation des écosystèmes humides. L'hétérogénéité de la forêt dense humide offre en outre une grande variété d'habitats pour l'herpétofaune dont la spécificité écologique est remarquable. Le modèle de distribution de nombreuses espèces est influencé par la combinaison des facteurs écologiques tels que la pluviométrie, le type de végétation, l'altitude, le substrat et la latitude (Raxworthy, 2003 ; Raxworthy & Nussbaum, 1997).

La forêt tropicale humide est considérée comme le refuge d'une importante diversité faunique et floristique. La forêt tropicale malgache figure parmi les écosystèmes de haute priorité mondiale en matière de conservation (Myers *et al.*, 2000). Malgré ce fait, un grand nombre d'espèces de reptiles et d'amphibiens sont aussi connues comme étant confinées aux différents types de forêts sèches malgaches. C'est le cas de nombreuses espèces de Gerrhosauridés et des Iguanidés (Blanc, 1977 ; Raselimanana *et al.*,

2000a ; Raselimanana, 2003) dont la plupart ont une aire de répartition très restreinte.

Les forêts sèches malgaches sont bien connues pour leur importance en termes de biodiversité et d'endémisme (Goodman *et al.*, 2002). L'intérêt biogéographique de cette zone écofloristique de la région occidentale malgache s'avère non négligeable en particulier pour les reptiles (Brygoo, 1985 ; Raselimanana, 2004). Malgré tout, les forêts sèches malgaches ne sont pas suffisamment représentées dans le Système des Aires Protégées à Madagascar. Il s'est avéré que les aires protégées figurent parmi les stratégies clés pour la conservation et le maintien de la biodiversité (Defries *et al.*, 2005 ; Mezquida *et al.*, 2005). Les forêts sèches et en particulier les régions subarides de Madagascar restent encore mal connues du point de vue de la flore (Sussman & Rakotozafy, 1994) et de la faune (Blanc & Paulian, 1996). La déforestation ne cesse de s'aggraver et les forêts sèches caducifoliées en souffrent de plus en plus (Smith, 1997 ; Pons *et al.*, 2003 ; Elmqvist *et al.*, 2007). Parmi les vertébrés, l'herpétofaune est la plus sensible au changement de l'environnement naturel (Vallan, 2002, 2003) et elle constitue ainsi un élément de choix dans le processus d'identification des sites prioritaires en matière de conservation (Andreone *et al.*, 2005). La conservation à long terme de cette biodiversité dépend fondamentalement de la connaissance de la richesse spécifique, de la distribution et des caractéristiques biologiques et écologiques des communautés. Malheureusement, l'herpétofaune des forêts sèches malgaches demeure encore mal connue et les informations sont généralement éparpillées ou inaccessibles. La présente étude cherche à compiler les données que nous avons recueillies sur le terrain entre 2001 et 2007 dans différentes forêts sèches malgaches au cours d'inventaires biologiques durant lesquels, des techniques standard d'échantillonnage ont été adoptées.

D'une manière générale, les forêts sèches malgaches comprennent les formations végétales constituées par les forêts denses sèches caducifoliées de l'ouest et la végétation xérophile et le fourré épineux du sud et du sud-ouest (Koechlin *et al.*, 1997 ; Moat & Smith, 2007). La forêt sèche de l'ouest est rencontrée dans le domaine de l'Ouest et le domaine du Sud selon la classification d'Humbert (1955). Le domaine du Sud est dans son ensemble caractérisé par un fourré à Didiereacées et à Euphorbes. Ce fourré est représenté par des formations végétales climaciques adaptées à des conditions écologiques (climatiques

et édaphiques) suffisamment hostiles qui empêchent le développement d'une forêt dense, à l'exception des forêts riveraines rencontrées le long de certains cours d'eau. Rappelons que le Domaine de l'Ouest avec ses forêts caducifoliées est entrecoupé par le domaine du Sambirano dans la partie nord-ouest de Madagascar qui abrite une forêt sub-humide. Alors que les facteurs climatiques sont relativement homogènes sur l'ensemble du versant oriental il n'en est pas de même pour la partie ouest de Madagascar. La région nord est celle qui est la plus arrosée et la pluviométrie baisse au fur et à mesure que l'on passe vers le sud où le climat devient de plus en plus aride (Donque, 1975).

Madagascar figure parmi les pays prioritaires en matière de conservation (Myers, 1988 ; Mittermeier *et al.*, 1992, 1998). L'efficacité de la conservation de cette biodiversité dépend de la connaissance profonde de ce patrimoine naturel. La disponibilité des informations sur la diversité ainsi que sur la répartition écologique et géographique des espèces est cruciale pour la conception et la mise en œuvre de stratégies de gestion et de conservation à long terme.

Malgré les différentes études et recherches effectuées sur la faune herpétologique des forêts sèches malgaches, aucune analyse de l'ensemble n'a été encore faite pour mieux comprendre son schéma de distribution. Afin d'avoir une vision globale du modèle de l'herpétofaune de cet ensemble complexe d'écosystèmes, des investigations biologiques ont été effectuées dans 17 blocs forestiers englobant au total 35 sites d'échantillonnage (voir Chapitre 1 pour certains sites). L'objectif de l'investigation biologique est triple :

- 1) Collecter et compiler des informations relativement complètes et crédibles de l'herpétofaune représentative de ces écosystèmes afin de pouvoir évaluer l'importance des forêts sèches en matière de conservation du groupe.
- 2) Déterminer les caractéristiques de la distribution écologique, spatiale et structurale du groupe pour mieux comprendre son rôle et ses interactions dans l'écosystème.
- 3) Estimer le modèle biogéographique de l'herpétofaune des forêts sèches malgaches et voir sa représentativité au sein du réseau actuel des aires protégées pour mieux comprendre son statut de conservation.

Les données compilées vont constituer une base qui pourrait aider à l'analyse de représentativité des aires protégées existantes du point de vue

de la diversité herpétofaunique. Cette évaluation biologique contribue directement à la concrétisation de la « vision Durban » notamment dans le processus d'identification et de priorisation des nouveaux sites de conservation (voir Chapitre 9). A long terme, la meilleure compréhension de cette biodiversité pourrait aider à l'amélioration du système de gestion et de valorisation de la biodiversité.

Méthodologie

Les activités biologiques des amphibiens et des reptiles sont plus intenses pendant la saison chaude et pluviale. La période de reproduction de la majorité des espèces coïncide avec cette saison. Elles sont très actives pendant cette période pluvieuse et chaude et sont donc plus faciles à inventorier. Les missions d'investigation biologique se sont ainsi étendues entre le mois d'octobre d'une année et le mois d'avril de l'année suivante.

Sites d'échantillonnage

Coordonnées géographiques, altitudes et périodes de la visite

Afin d'avoir un aperçu global de l'herpétofaune que les forêts sèches hébergent, un total de 17 blocs forestiers regroupant 35 sites d'échantillonnage ont été visités au cours de l'inventaire qui s'est déroulé entre octobre 2001 et mars 2007 (Tableau 3-1 ; Figure 3-1). Parmi ces sites, 19 ont été visités pendant les saisons des pluies de 2004 à 2007 dans le cadre du projet RAP-Gasy. Les détails relatifs à ces 19 sites sont présentés dans le Chapitre 1.

Description sommaire et notes brèves sur les explorations herpétologiques

S1 : Forêt du PN (Parc National) d'Ankarana

Le paysage écologique est essentiellement représenté par des formations calcaires du jurassique moyen avec des roches fortement érodées et tranchantes (les *tsingy*), de profonds canyons ainsi que des grottes qui sont souvent associées à des lacs et des rivières souterraines. La forêt est principalement représentée par des formations végétales sèches et caducifoliées dont les compositions et la structure varient suivant le type de substrat. Elles sont plus denses, plus hautes et avec des grands arbres sur les sols humifères mais plutôt rabougries et clairsemées sur les *tsingy*. La forêt est relativement intacte bien que la zone périphérique soit généralement perturbée par la divagation des

Tableau 3-1. Sites d'échantillonnage et période d'investigation biologique. Les 19 sites en **gras** sont ceux qui ont été visités pendant les saisons humides de 2004 à 2007 dans le cadre du projet RAP-Gasy (voir Chapitre 1).

Blocs forestiers	Site d'échantillonnage	Latitude, S	Longitude, E	Altitude (m)	Période
Ankarana (S1)	Andrafiabe	12°55,9'	49°03,4'	30	21-25/01/01
	Anilotra	12°54,5'	49°06,6'	125	06-12/04/02
Belambo (S2)	Belambo	14°53,2'	47°43,9'	150	15-20/12/04
Sahamalaza (S3)	Anabohazo	14°18,6'	47°54,9'	120	4-11/12/04
Anjiamangirana (S4)	Anjiamangirana	15°09,4'	47°44,1'	120	18-24/11/06
Ankarafantsika (S5)	Ampondrabe	16°19,5'	46°55,4'	250	1-9/12/07
	Andasiravina	16°18,2'	46°55,8'	150	10-18/12/07
Namoroka (S6)	Ambovonaomby	16°28,2'	45°20,9'	200	7-9/10/02
	Andranomandevy	16°22,8'	45°20,7'	100	10-17/10/02
Andranomanintsy (S7)	Andranomanintsy	16°31,5'	44°29,4'	35	18-23/10/05
Bemaraha (S8)	Andranongidro	18°44,5'	44°42,7'	120	13-19/02/01
	Ankidroadroa	19°45,0'	44°37,0'	120	21-29/11/01
	Andolombazimba	19°08,9'	44°49,7'	100	30/11-6/12/01
Ambalimby/Masoarivo (S9)	Masoarivo 1	19°36,9'	44°46,1'	110	18-23/10/06
	Masoarivo 2	19°36,7'	44°44,6'	120	24-30/10/06
Kirindy (CFPF) (S10)	Kirindy (CFPF)	20°03,2'	44°41,0'	80	17-23/03/06
	Lambokely	19°52,2'	44°38,7'	85	24-31/03/06
Kirindy Mite (S11)	Ankotrofoty	20°47,4'	44°08,8'	30	9-14/11/02
	Ambavaloza	20°41,7'	44°11,9'	40	14-20/02/07
	Amponiloaky	20°47,3'	44°06,1'	40	21-28/02/07
	Antanivaky	20°56,6'	43°52,3'	10	01-07/03/07
Mikea (S12)	Ankazomafio	22°46,7'	43°31,4'	80	14-19/02/03
	Abrahama-Jiloriaky	22°48,0'	43°26,0'	60	20-26/02/03
	Andalandomo	22°15,9'	43°28,7'	80	01-07/03/03
	Ankindranoky	22°13,0'	43°19,8'	50	08-13/03/03
	Ankotapiky	21°52,5'	43°22,6'	80	13-20/03/03
	Maharihy	21°52,0'	43°39,6'	70	21-27/03/03
Tsimanampetsotsa (S13)	Mitoho	24°03,0'	43°45,0'	50	28/02-06/03/01
	Bemananteza	24°00,5'	43°53,9'	100	06-13/03/01
	Vombositse	24°11,3'	43°45,9'	15	17-23/04/05
Plateau Mahafaly (S14)	Antabore	24°23,9'	43°50,8'	80	26/02-04/03/05
	Tongaenoro	24°44,2'	44°01,8'	120	19-24/02/05
Mahavelo (S15)	Mahavelo	24°45,9'	46°09,2'	100	05-10/04/05
Vohondava (S16)	Vohondava	24°41,2'	46°27,2'	225	13-19/03/05
Andrendahy (S17)	Andrendahy	24°52,1'	46°23,9'	100	27/03-02/04/05

zébus. Des bouses des zébus sont visibles un peu partout sur la lisière du parc.

Quelques explorations herpétofauniques ont déjà été effectuées par l'équipe de l'Université de Michigan en 1992 à Amposatelo et aux environs du lac Vert, puis en 1996 près d'Andrafiabe. Ces visites sont à l'origine des types utilisés lors de la description de nouvelles espèces comme *Trachylepis tavaratra* (Ramanamanjato *et al.*, 1999a), *Paroedura karstophila* (Nussbaum & Raxworthy, 2000a) et *Zonosaurus tsingy* (Raselimanana *et al.*, 2000a). Des visites récentes effectuées en 2003 et 2004 ont révélé la découverte d'une nouvelle espèce d'amphibien (Glaw *et al.*, 2006).

S2 : Forêt de Belambo

Il s'agit d'une forêt sèche caducifoliée se développant sur un sol sableux de couleur blanchâtre. La canopée est relativement fermée et se trouve entre 8 à 10 m de hauteur. Il y a plusieurs blocs forestiers d'importance variable qui sont séparés par une zone herbeuse qui est régulièrement brûlée chaque année. Si le feu grignote la lisière forestière, il fait aussi des ravages considérables à l'intérieur même de la forêt. Cette forêt n'avait fait l'objet d'aucune exploration biologique avant nos travaux.

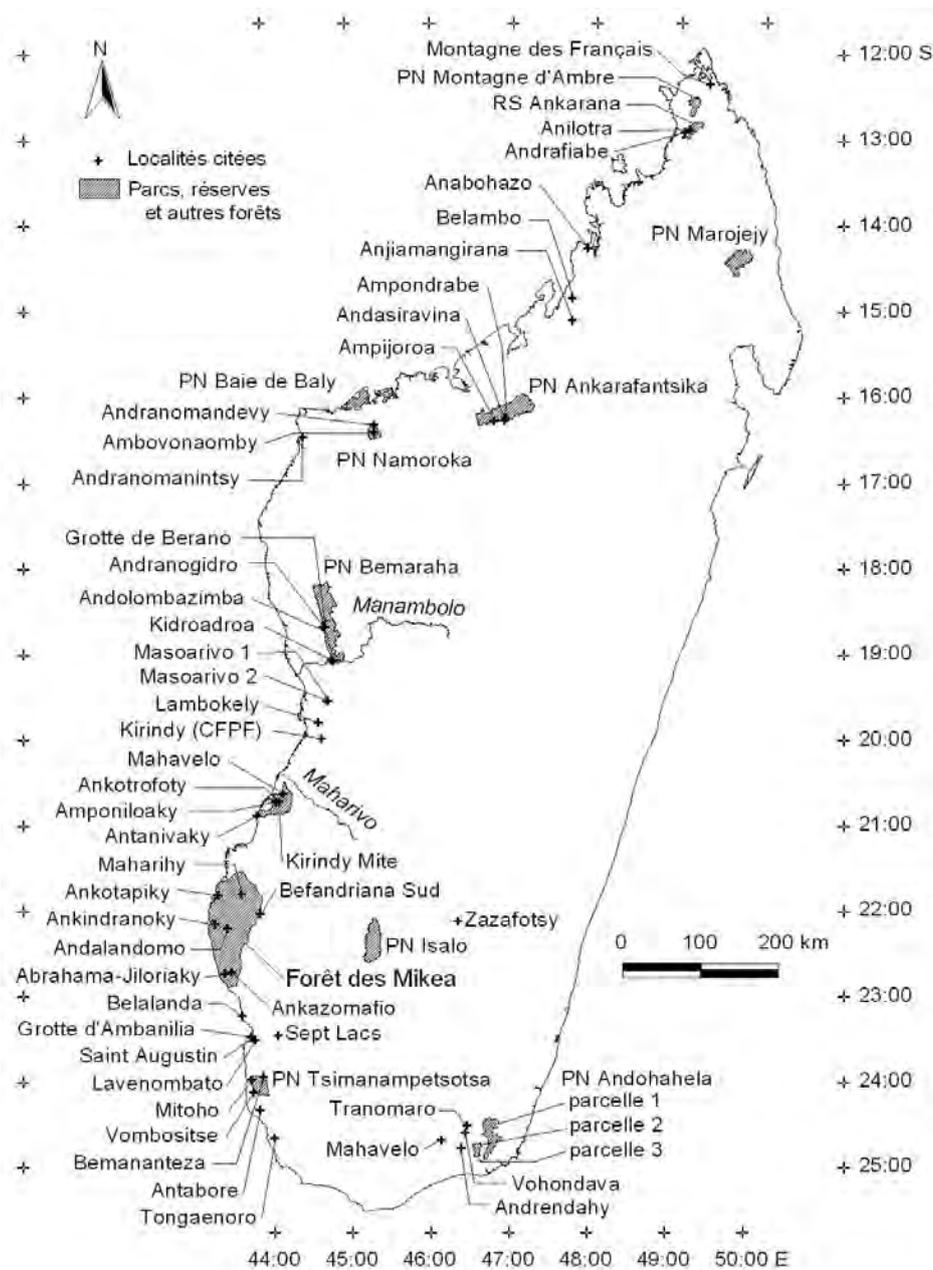


Figure 3-1. Carte montrant les localités considérées dans cette étude.

S3 : PN de Sahamalaza

Il représente une forêt sèche caducifoliée de l'ouest de Madagascar qui se développe essentiellement sur un sol latéritique ferrugineux et parfois rocheux. La formation végétale est dense, les grands arbres occupent le flanc inférieur du versant et le bas fond. Des cours d'eaux saisonniers sont présents. La forêt est perturbée, des coupes sélectives ont été observées et en 1996, nous avons constaté une exploitation commerciale de palissandre dans la partie est de la forêt. Une exploration biologique a été menée en 1996 en collaboration avec le Département de Biologie Animale de la Faculté

de Sciences, Université d'Antananarivo, mais les résultats y afférents n'ont pas encore été publiés. La péninsule de Sahamalaza a fait l'objet d'investigations biologiques à Berara (14°19,82'S ; 47°57,76'E) entre le 13 et 23 février 2000 (Andreone *et al.*, 2001). L'inventaire a permis de recenser 36 espèces dont 10 amphibiens et 26 reptiles. Au cours de cette visite des informations sur l'histoire naturelle comme l'écologie et la biologie de reproduction et de développement de *Boophis occidentalis* ont été collectées (Andreone *et al.*, 2002). Une nouvelle espèce de Microhylidae y a été aussi identifiée (Vences *et al.*, 2005).

S4 : Forêt d'Anjamangirana

Il s'agit d'un ensemble complexe de forêt galerie et de forêts sèches caducifoliées sur un substrat constitué par un sol sablonneux ou latéritique. Il fait partie des blocs forestiers de la région connue localement sous le nom de plateau du Bongolava. Les habitats sont dégradés et relativement perturbés par les feux de brousse, les coupes et collectes sélectives ainsi que par la divagation des zébus. L'érosion constitue en outre une pression considérable sur la végétation de ce bassin versant vulnérable et fragile avec des lavakas qui se sont formés un peu partout. L'équipe du Parc Botanique et Zoologique de Tsimbazaza (PBZT) a effectué du 25 mai au 5 juin 2000, un inventaire biologique préliminaire du site au cours duquel 23 espèces de reptiles ont été recensées (Rakotondraparany & Rakotondratsimba, 2000).

S5 : PN d'Ankarafantsika

Les recherches ont eu lieu dans deux sites localisés dans la partie sud-est du Parc. C'est une forêt dense sèche caducifoliée qui se développe sur un sol sableux très vulnérable à l'érosion et au passage du feu. Les arbres sont de grande taille et la canopée est plus haute sur la base du versant et dans la vallée que celle sur la crête. Des palmeraies, endroits gorgés d'eau et où abondent les raphias sont assez fréquents cette formation végétale est souvent associée à des *Pandanus* (Pandaceae). La canopée est principalement fermée et les arbres généralement à feuilles persistantes dans la forêt riveraine. La chasse, les feux et la collecte sélective des ressources constituent les principales sources de perturbation dans cette forêt (Nicoll & Langrand, 1989 ; Garcia & Goodman, 2003 ; Pons *et al.*, 2003).

Le PN d'Ankarafantsika a déjà fait l'objet de quelques inventaires herpétofauniques. Une investigation rapide de large envergure couvrant trois sites a eu lieu en 1997 (Ramanamanjato & Rabibisoa, 2002). Il s'agissait de la première expédition de mise à jour des informations sur l'herpétofaune du parc avec des références géographiques et temporelles bien définies. L'étude a reporté 47 espèces de reptiles et 12 espèces d'amphibiens. Deux années après, une autre investigation de l'herpétofaune y a été également menée et elle a permis de recenser 47 espèces de reptiles dont un tiers constituent un nouveau enregistrement pour cette aire protégée (Mori & Ikeuchi, 2006). Des recherches spécifiques ont également été menées, plus particulièrement sur l'écologie et la biologie d'espèces comme *Oplurus*

cuvieri (Randriamahazo, 2000 ; Randriamahazo & Mori, 2004, 2005) ou de *Phelsuma madagascariensis kochi* (Ikeuchi *et al.*, 2005).

S6 : PN de Namoroka

La forêt de Namoroka se situe sur une formation calcaire du même âge que celle de l'Ankarana. Les roches sont fortement érodées et forment de nombreuses gorges d'où naissent des cours d'eau artésiens comme celui du Mandevy. La forêt est sèche caducifoliée et elle occupe la zone où le sol est profond et humifère. Le *tsingy* est couvert d'une formation végétale rupicole et principalement xérophytique. La divagation des zébus et le passage quasi-annuel des feux de brousse constituent une source importante de pression qui affecte la forêt (Obs. pers.). La faune herpétologique du PN de Namoroka est relativement mal connue. Neuf espèces de reptiles seulement y étaient signalées (Nicoll & Langrand, 1989) en même temps qu'elles avaient d'ailleurs été mal identifiées. Une tentative d'investigation herpétologique rapide du parc a eu lieu en 1996 avec l'équipe de l'Université de Michigan mais les résultats n'ont malheureusement jamais été publiés à l'exception de la découverte de deux nouvelles espèces de geckos, *Paroedura karstophila* et *P. tanjaka* (Nussbaum & Raxworthy, 2000a).

S7 : Forêt d'Andranomanintsy

Il s'agit d'une forêt sèche caducifoliée se développant sur un sol sableux. La formation végétale est dense avec une canopée relativement fermée. L'arbre du voyageur *Ravenala madagascariensis* (Strelitziaceae) et le palmier *Bismarckia nobilis* (Arecaceae) abondent dans les endroits humides et gorgés d'eaux. Les feux de brousse et la divagation des zébus sont fréquents dans ce fragile écosystème forestier. La présente investigation constitue la première évaluation de la faune des amphibiens et des reptiles de ce bloc isolé de forêt sèche.

S8 : PN de Bemaraha

Il s'agit d'une formation calcaire avec des *tsingy* difficilement accessible à cause des rochers très tranchants et des falaises abruptes. Les profonds canyons abritent une forêt dense verdoyante traversée par des cours d'eau permanents ou temporaires. La formation végétale est du type caducifolié avec une structure, une architecture et une physionomie qui varient beaucoup suivant la nature du substrat,

l'hydrographie et l'exposition (Bousquet & Rabetaliana, 1992). Les arbres sont denses et hauts sur les sols riches des fonds de canyons alors qu'ils sont plutôt clairsemés et de taille basse sur les rochers. Les feux de brousse, l'envahissement de jujubes (*Ziziphus* sp., Rhamnaceae) constituent une menace pour l'intégrité de l'écosystème forestier (Nicoll & Langrand, 1989). Plusieurs investigations biologiques ont déjà été réalisées dans le PN de Bemaraha. Elles ont considérablement enrichi la connaissance sur ce groupe de vertébrés (ex. Emanuelli & Jesu, 1995 ; Schimmenti & Jesu, 1997 ; Jesu *et al.*, 1999 ; Puente *et al.*, 2005). Emanuelli & Jesu (1995) ont recensé 32 espèces herpétofauniques pour le parc. De nombreuses nouvelles espèces d'amphibiens et de reptiles ont été identifiées et décrites à l'issue de ces explorations. Il s'agit entre autres de la nouvelle espèce d'amphibiens, *Heterixalus carbonei* (Vences *et al.*, 2000) et de celles de reptiles dont *Zonosaurus bemaraha* (Raselimanana *et al.*, 2000a), *Z. maramaintso* (Raselimanana *et al.*, 2006), *Brookesia exarmata* (Schimmenti & Jesu, 1996), *Calumma nicosiai* (Jesu *et al.*, 1999), *Trachylepis volamenaloha* (Nussbaum *et al.*, 1999a) et de *Paroedura tanjaka* (Nussbaum & Raxworthy, 2000a).

S9 : Forêt de Masoarivo

Il s'agit d'une forêt sèche caducifoliée sur un substrat constitué d'un sol sableux assez profond et humifère. La canopée est principalement fermée avec une hauteur variant entre 10 et 15 m. Le sous bois est relativement dense bien qu'il reste accessible. Les feux de brousse ont grignoté la forêt et une grande partie de cette dernière a déjà disparu. La collecte des racines et tubercules laisse place à de nombreux trous profonds dans la forêt. Les bois sont abusivement exploités pour la construction de maisons et pour le bois de chauffe. Aucune exploration herpétofaunique n'avait encore été effectuée dans cette région.

S10 : Forêt de Kirindy (CFPF)

C'est une forêt dense sèche caducifoliée qui se développe sur un sol sableux ou latéritique. Des formations rupicoles sur des substrats rocailloux sont fréquemment observées. Les sous bois sont généralement bien fournis mais pénétrables. Le sol est plutôt riche mais vulnérable aux érosions notamment dans les endroits dénudés. La voûte est fermée et elle atteint souvent plus de 15 m de hauteur avec la présence remarquable de grands arbres et des baobabs. La collecte de tubercules est

très répandue dans cette forêt. Les fréquentes visites effectuées par des chercheurs dans ce bloc de forêt sont à l'origine de la découverte de nombreuses espèces nouvelles d'amphibiens et de reptiles. Il s'agit en particulier de *Boophis xerophilus* (Glaw & Vences, 1997), *Aglyptodactylus laticeps*, *A. securifer* (Glaw *et al.*, 1998) et *Scaphiophryne menabensis* (Glos *et al.*, 2005) pour les amphibiens, et de *Trachylepis tandrefana* (Nussbaum *et al.*, 1999a) comme reptiles.

S11 : PN de Kirindy Mite

Dans son ensemble, le parc présente une forêt sèche caducifoliée qui se développe sur un sol sablonneux. Il s'agit d'une formation assez dense et souvent impénétrable à cause des plantes épineuses. La canopée est généralement ouverte avec une hauteur qui varie de 10 à 15 m. L'abondance des baobabs (*Adansonia*, Malvaceae) et des farafatse (*Givotia madagascariensis*, Euphorbiaceae) est très remarquable surtout sur la partie ouest depuis le nord jusqu'à la limite sud. La partie nord du parc est plus humide que le sud avec la présence de lacs et de dépressions qui retiennent une grande quantité d'eau pendant l'été et qui ne se tarissent même pas pendant l'été. L'exploitation des gros arbres pour la fabrication de pirogues représente une énorme pression car elle s'accompagne en plus d'importants défrichements autour des arbres abattus. Le débardage des pirogues nécessite également la fabrication d'une large ouverture jusqu'à la mer. L'herpétofaune du parc était insuffisamment connue avant la présente exploration.

S12 : Forêt de Mikea

La forêt de Mikea représente un ensemble d'écosystèmes hétérogènes liés aux facteurs édaphiques et climatiques (Du Puy & Moat, 1996). La typologie de la végétation varie du type caducifolié à des formations végétales xérophiiles et épineuses suivant les substrats (Razanaka, 1995). Une intense investigation biologique a été menée dans six sites au sein de ce bloc forestier (voir Raselimanana, 2004 ; Raselimanana *et al.*, 2004). Cette forêt de Mikea a subi une importante dégradation qui se traduit par une perte considérable de la couverture forestière (Seddon *et al.*, 2000).

S13 : PN de Tsimanampetsotsa

Le Parc présente trois types de formation suivant la nature de substrat avec une partie ouest couverte de

forêt galerie sur sable blanc suivie vers l'intérieur, en allant vers l'est sur le plateau calcaire, d'un fourré caractérisé par des plantes épineuses et rabougries de 2 à 4 m de hauteur qui donne suite sur le sol latéritique et sur un sol sableux assez profond à une forêt sèche associée à un fourré épineux. La végétation est généralement ouverte, mais souvent impénétrable avec des branches enchevêtrées. La divagation des cheptels bovins et caprins est omniprésente. Il existe également des défrichements ainsi que des collectes illicites, en particulier l'exploitation de la tortue radiée (Nussbaum & Raxworthy, 2000b ; O'Brien *et al.*, 2003 ; Leuteritz *et al.*, 2005 ; Rakotondrainy, 2008). Des travaux de recherches herpétofauniques y ont déjà été faits, qui ont permis de documenter la richesse biologique du parc (ex. Nussbaum & Raxworthy, 1998 ; 2000a ; Goodman *et al.*, 2002).

S14 : Plateau Mahafaly

Il est généralement caractérisé par une formation épineuse dominée par des euphorbes et des Didiereacées associés à des arbustes et arbres comme *Cedrelopsis grevei* (Rutaceae). La canopée est ouverte et la végétation est clairsemée en de nombreux endroits. Le sol est sableux et meuble en laissant l'eau s'infiltrer facilement. La hauteur de la voûte atteint 6 à 8 m, mais sur le sol rocailleux se développe un fourré de 2 à 4 m. Quelques investigations ont déjà été effectuées sur le Plateau Mahafaly, mais les informations relatives à ces travaux sont très éparpillées (Goodman *et al.*, 2002).

S15 : Forêt de Mahavelo

La forêt de Mahavelo est représentée par une formation végétale épineuse, enchevêtrée et généralement impénétrable. Elle se développe sur un sol rocailleux ou sur des substrats rocheux. La rivière Santoria qui traverse la forêt est bordée par une falaise abrupte. Les arbres sont de petite taille avec une hauteur qui varie de 6 à 8 m. Ce bloc de forêt était insuffisamment connu quant à sa biodiversité et plus particulièrement son herpétofaune.

S16 : Forêt de Vohondava

C'est une forêt sèche épineuse qui est dominée par des euphorbes et des Didiereacées. Elle se développe sur un substrat rocailleux avec un sol peu profond. Les arbres sont clairsemés et de petite taille, mais la végétation est souvent impénétrable. Une étroite bande de forêt galerie longe la rivière Vohondava. Le noyau du site est relativement intact, mais les

zones périphériques sont perturbées. Cette forêt n'avait jamais été explorée pour évaluer sa richesse biologique.

S17 : Forêt d'Andrendahy

C'est une zone forestière dominée par le Didiereacées. La formation végétale est relativement ouverte mais l'accès est limité par l'enchevêtrement des branches avec des épines. La hauteur de la canopée varie de 8 à 10 m. Le sol meuble et assez profond laisse facilement l'eau s'infiltrer. La divagation des zébus constitue la principale source de perturbation de la forêt. Il s'agissait d'un site mal connu du point de vue de sa biodiversité malgré la facilité pour accéder au bloc forestier.

Méthodes et techniques d'échantillonnage

La régularité du protocole portant sur les techniques d'échantillonnages est cruciale pour permettre une analyse comparative des données. Ainsi, trois méthodes déjà préconisées depuis presque deux décennies ont été utilisées pour évaluer la richesse herpétofaunique d'un site donné. Il s'agit de la méthode d'observation directe sur itinéraire échantillon, de la technique de fouille et enfin du piégeage à l'aide de trous-pièges (Raxworthy & Nussbaum, 1994a). Les trois techniques sont complémentaires pour obtenir des résultats représentatifs et comparables d'après nos expériences en investigation biologique depuis plus de 15 ans.

La première méthode consiste à observer et à recenser directement le long des itinéraires échantillons. Les lignes d'échantillonnage sont établies de manière à ce qu'elles traversent les différents types d'habitats que renferme le site inventorié. Plus le milieu est écologiquement hétérogène, plus l'itinéraire échantillon est complexe. En effet, les échantillons doivent être aussi représentatifs tant sur le plan écologique que biologique. Par ailleurs, une telle approche qui tient compte de l'hétérogénéité du milieu permet d'apprécier la distribution et les préférences écologiques de chaque espèce. Ce qui permet de faciliter l'intégration des informations dans le processus de gestion et de conservation.

L'herpétofaune est représentée par des animaux poïkilothermes dont la température du corps varie avec celle du milieu extérieur. Les périodes chaudes de la matinée et de l'après-midi juste avant que la température ne commence à baisser sont les plus favorables pour l'inventaire des animaux diurnes.

D'après les expériences vécues sur le terrain, la chaleur, l'obscurité (sans lune) et l'humidité de la nuit constituent des facteurs importants qui influencent beaucoup le rythme d'activité des espèces nocturnes. Les résultats d'inventaire biologique dépendent de ces facteurs externes. Les animaux sont d'autant plus actifs pendant les nuits chaudes après une pluie de fin de journée. Nous avons ainsi effectué le recensement des animaux nocturnes de la tombée de la nuit jusqu'à minuit. La réflexion par les yeux de la lumière d'une lampe torche frontale de 6 V a permis de repérer les espèces nocturnes. Toutefois, des espèces diurnes qui s'endorment et se perchent sur de support sont également faciles à inventorier la nuit à l'aide de la lumière de cette lampe. Ces animaux se distinguent nettement de leur perchoir par une coloration vive ou beige blanchâtre ou par une allure typique (corps allongé ou replié, queue enroulée ou étirée, membres écartés ou ramassés).

La deuxième méthode est habituellement menée en parallèle avec la première. Cependant, elle s'effectue uniquement pendant le jour. Cette méthode de fouille consiste à explorer tout endroit susceptible de constituer un lieu de refuge, d'habitation, de chasse ou de reproduction des animaux fouisseurs ou à biotope spécial. Ces biotopes ou microhabitats peuvent être des bois morts en décomposition ou des écorces desséchées qui se détachent du tronc. Ils comprennent aussi les interstices et les fissurations des rochers ou des talus. Les trous sur les arbres, les plantes comme les bambous (Poaceae), les palmiers (Arecaceae) et les baobabs, des plantes à feuilles engainantes comme les *Pandanus* et *Ravenala* font également partie de ces biotopes spécifiques. Les termitières, les tas de litières et de débris organiques entassés au pied des grands arbres comme le tamarinier (*Tamarindus indicus*, Fabaceae) sont un endroit idéal pour les espèces fouisseuses. Les points d'eau comme les cours d'eau et les lacs ainsi que les formations de *tsingy* et les avens constituent un type de biotope qui fait l'objet d'une fouille minutieuse. Cette technique permet de mieux apprécier la particularité écologique et les exigences des espèces en matière de microhabitats et elle permet en outre de recenser les espèces qui mènent une vie cryptique. La fouille convient aussi bien pour les animaux diurnes actifs que pour ceux qui sont nocturnes en train de se reposer.

La troisième méthode consiste à l'utilisation des trous-pièges. Théoriquement, trois lignes de pièges sont utilisées dans chaque site. Toutefois, pour des raisons techniques, comme l'abondance des rochers,

il a parfois été impossible de mettre en place les trois lignes dans des sites donnés. La dispersion des lignes est fonction de l'hétérogénéité et de l'accessibilité de chaque site. Elles sont mises en place dans différents types d'habitat. Une ligne de trous-pièges mesure 100 m de long, tous les 10 m, un seau en plastique de 15 l de capacité est enfoncé dans la terre, l'ouverture tournée vers le haut et affleure la surface du sol. Le long de la ligne se dresse une bande de cellophane d'environ 0,50-0,60 m de hauteur et dont la partie inférieure est maintenue horizontale à la surface du sol. Cette partie inférieure est ensuite recouverte par divers débris organiques pour la dissimuler et pour la stabiliser. La barrière plastique joue un rôle de guide pour les animaux en les empêchant de passer à travers le film. Le fond de chaque seau est percé de plusieurs trous afin de permettre l'écoulement de l'eau de pluie. Les pièges sont laissés en place pendant six nuits consécutives. Une nuit-piège correspond à une durée de 24 heures de piégeage. La visite du piège s'effectue deux fois par jour, le matin avant 6 h et l'après-midi vers 16h30.

Un maximum de cinq individus par espèce par site a été collecté pour servir de collections de référence. Ces spécimens ont été déposés dans la salle de collection du Département de Biologie Animale, Facultés de Sciences, Université d'Antananarivo. Un individu par espèce a été photographié dans son milieu pour enregistrer la coloration naturelle de l'animal. Les spécimens à préserver ont d'abord été anesthésié avec une solution de chloro-butanol avant de les fixer dans du formol à 10%. La conservation finale s'effectue au laboratoire dans de l'alcool éthylique (75%) après lavage et rinçage à l'eau claire pendant 2-3 jours. Des échantillons de tissus ont aussi été prélevés pour d'éventuelles études moléculaires (ADN). Les tissus prélevés ont été conservés dans une solution d'EDTA.

Les informations relatives à l'écologie et à la biologie de chaque espèce et en particulier les individus collectés ont été documentées. Ces renseignements concernent plus particulièrement le type et la nature de l'habitat, les références géo-spatiales et temporelles ainsi que le comportement et l'activité de l'animal au moment de l'observation. Des données ont également été relevées sur les environs immédiats de l'animal comme la présence éventuelle d'un prédateur ou d'un compétiteur.

Caractéristiques écologiques des espèces

La connaissance des habitats et des biotopes fréquentés par l'espèce est d'une importance capitale

pour la compréhension de son exigence écologique et par conséquent de sa condition de survie. À partir des observations directes et des analyses des conditions de capture de chaque espèce, elle va être classée suivant la nature du biotope et le rythme d'activité. Il est aussi intéressant de connaître l'affinité de l'espèce avec le type d'habitat. Suivant leurs mœurs, leurs préférences écologiques et leurs biotopes, les espèces seront réparties dans différentes catégories.

Mœurs :

- Espèce nocturne (**N**) : active essentiellement pendant la nuit.
- Espèce diurne (**D**) : sort principalement durant le jour.

Affinité écologique :

- Espèce forestière (**F**) : elle vit aux dépens de la forêt.
- Espèce de lisière forestière (**L**) : elle fréquente les zones ouvertes à proximité de la forêt.
- Espèce ubiquiste (**U**) : elle utilise indifféremment différents types d'habitats avec ou sans couverture végétale.

Biotope :

- Espèce fousseuse (**Fo**) : elle vit sous le sol ou la litière, dans les bois morts en décomposition, etc.
- Espèce aquatique ou semi-aquatique (**Aq**) : elle dépend des milieux dulçaquicoles.
- Espèce terrestre (**Tr**) : elle vit au niveau du sol.
- Espèce rupicole (**Ro**) : elle fréquente les milieux rochers.
- Espèce arboricole ou à biotope végétal (**Bv**) : elle utilise les plantes comme refuge.

Analyse d'affinité biogéographique

Une analyse globale basée sur l'indice de présence (1) ou d'absence (0) de l'espèce dans chaque site sera effectuée. La base de données relative à cette analyse est disponible chez l'auteur. L'affinité biogéographique va être déduite à partir du dendrogramme obtenu à partir des analyses des indices de Jaccard par Systat (Wilkinson, 1990), la distance euclidienne reflétant le degré d'affinité. Les sites qui ont le plus grand nombre d'espèces en commun se trouvent logiquement côte à côte sur les branches. Ces sites partagent généralement des particularités écologiques et biologiques, vraisemblablement des pans d'histoire commune.

Analyse des pressions et des menaces

Cette étude est essentiellement basée sur des observations directes et des analyses bibliographiques. La perturbation et l'état des habitats sont directement constatés sur le terrain. Les causes à l'origine de ces problèmes peuvent être identifiées sur place comme le passage des feux, la divagation des cheptels, les défrichements et les collectes. La présente analyse ne concerne que les problèmes affectant l'herpétofaune. Une étude globale des pressions et des menaces qui touchent l'ensemble de la biodiversité des forêts sèches fait l'objet d'un autre chapitre (voir Chapitres 7, 8).

Résultats

Diversité

Richesse spécifique

Un total de 177 espèces a été recensé au cours de ces investigations dont 32 amphibiens et 145 reptiles. Le Tableau 3-2 récapitule la richesse spécifique en amphibiens et en reptiles par site. La liste complète des espèces répertoriées dans chaque bloc ainsi que les caractéristiques écologiques de chacun des relevés sont présentées en annexe dans le Tableau 3-3.

Tableau 3-2. Richesse spécifique en amphibiens et en reptiles par site. S1: Ankarana, S2: Belambo, S3: Sahamalaza, S4: Anjamangirana, S5: Ankarafantsika, S6: Namoroka, S7: Andranomanintsy, S8: Bemaraha, S9: Masoarivo, S10: Kirindy (CFPF), S11: Kirindy Mite, S12: Mikea, S13: Tsimanampetsotsa, S14: Tongaenoro, S15: Mahavelo, S16: Vohondava, S17: Andrendahy.

Taxa	Blocs forestiers S																
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
Amphibiens	10	6	9	5	10	6	6	17	3	14	6	6	4	2	3	5	5
Reptiles	40	15	31	25	44	29	30	54	26	42	31	58	53	21	23	29	23
Total	50	21	40	30	54	35	36	71	29	56	37	64	57	23	26	34	28

Le Tableau 3-2 montre que sur 17 blocs visités, six sont nettement plus riches en ce qui concerne l'herpétofaune. Chacune de ces six forêts héberge au moins une cinquantaine d'espèces de reptiles et d'amphibiens avec, du nord au sud, 50 espèces dans l'Ankarana (S1) ; 54 espèces dans l'Ankarafantsika (S5) ; 71 espèces dans le Bemaraha (S8) ; 56 espèces à Kirindy (CFPF) (S10) ; 65 espèces à Mikea (S12) et 57 espèces à Tsimanampetsotsa (S13). Chacun de ces sites est plus riche que certains autres blocs du nord-ouest comme Berara avec 36 espèces (Andreone *et al.*, 2001), mais relativement moins

riche que la forêt semi-caducifoliée de l'île de Nosy Be (Lokobe) et des îlots avoisinants qui hébergent 81 espèces de reptiles et d'amphibiens (Andreone *et al.*, 2003). La Figure 3-2 représente la richesse spécifique en amphibiens et reptiles de chaque bloc. Les forêts sèches sont plus riches en espèces de reptiles qu'en amphibiens car il est bien connu que les reptiles sont plus adaptés aux conditions écologiques sèches que les amphibiens. Toutefois, il est à noter que certains blocs hébergent au moins dix espèces d'amphibiens. Il s'agit de l'Ankarana (S1) et de l'Ankarafantsika (S5) avec 10 espèces, de Kirindy (CFPF) (S10) avec 14

Tableau 3-3. Richesse spécifique par site et caractéristiques écologiques des espèces.

Espèces	Caractères	Sites																
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
Classe des AMPHIBIENS																		
Hyperoliidae																		
<i>Heterixalus betsileo</i>	N, L, Bv						+		+			+						
<i>Heterixalus carbonei</i>	N, L, Bv								+		+							
<i>Heterixalus luteostriatus</i>	N, L, Bv		+						+	+		+		+				
<i>Heterixalus tricolor</i>	N, F, Bv						+					+						
Ptychadenidae																		
<i>Ptychadena mascareniensis</i>	D, U, Aq	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+
Dicroglossidae																		
<i>Hoplobatrachus tigerinus</i>	D, L, Aq	+																
Mantellidae																		
<i>Aglyptodactylus laticeps</i>	N, F, Tr									+		+						
<i>Aglyptodactylus securifer</i>	N, F, Tr	+		+					+	+		+						
<i>Boophis doulioti</i>	N, F & L, Bv			+		+	+	+	+		+		+				+	
<i>Boophis madagascariensis</i>	N, F, Bv					+												
<i>Boophis aff. occidentalis</i>	N, F, Bv			+														
<i>Boophis xerophilus</i>	N, F, Bv											+	+					
<i>Laliostoma labrosum</i>	N, L, Tr & Fo	+	+		+	+		+	+	+	+	+	+	+		+	+	+
<i>Mantella betsileo</i>	D, F & L, Tr							+	+	+		+						
<i>Mantella ebenau</i>	D, F & L, Tr			+	+													
<i>Mantella aff. viridis</i>	D, F & L, Tr	+																
<i>Mantidactylus bellyi</i>	D, F & L, Aq	+																
<i>Mantidactylus aff. corvus</i>	D, F & L, Aq										+							
<i>Mantidactylus ulcerosus</i>	D, F & L, Aq		+		+	+	+											+
<i>Blommersia wittei</i>	N, F, Bv					+				+								
<i>Gephyromantis pseudoasper</i>	D, F, T & Bv	+		+														
<i>Tsingymantis antitra</i>	N, F, Ro	+																
Cophylinae																		
<i>Cophyla berara</i>	N, F, Bv			+														
<i>Cophyla phyllodactyla</i>	N, F, Bv	+																
<i>Dyscophus guineti</i>	N, F, Tr											+						
<i>Dyscophus insularis</i>	N, F, Tr					+				+		+	+		+			+
<i>Rhombophryne sp.</i>	N, F, Tr										+							
<i>Scaphiophryne brevis</i>	N, F & L, Tr		+							+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Scaphiophryne calcarata</i>	N, F & L, Tr		+	+		+				+		+	+	+				+
<i>Scaphiophryne menabensis</i>	N, F, Tr									+		+						
<i>Stumpffia gimmeli</i>	N, F, Bv & Ro	+																
<i>Stumpffia aff. pygmaea</i>	D, F, Tr			+	+	+												
<i>Stumpffia aff. helenae</i>	D, F, Fo & Tr										+							
Total AMPHIBIENS : 32		10	6	9	5	10	6	6	17	3	14	6	6	4	2	3	5	5

Espèces	Caractères	Sites																
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
<i>Voeltzkowia fierinensis</i>	N, F, Fo													+				
<i>Voeltzkowia lineata</i>	N, F & L, Fo												+	+				+
<i>Voeltzkowia petiti</i>	N, F, Fo												+					
<i>Voeltzkowia rubrocaudata</i>	N, F, Fo												+	+				
<i>Voeltzkowia n. sp.</i>	N, L, Fo													+				
Gerrhosauridae																		
<i>Tracheloptychus madagascariensis</i>	D, F & L, Tr												+		+	+	+	+
<i>Tracheloptychus petersi</i>	D, F, Tr												+					
<i>Zonosaurus bemaraha</i>	D, F, Ro									+								
<i>Zonosaurus haraldmeieri</i>	D, F, Tr.	+																
<i>Zonosaurus karsteni</i>	D, U, Tr								+	+	+	+	+	+				
<i>Zonosaurus laticaudatus</i>	D, F & L, Tr & Ro			+	+	+	+	+	+	+	+			+		+	+	
<i>Zonosaurus quadrilineatus</i>	D, F & L, Tr												+					
<i>Zonosaurus rufipes</i>	D, F, Tr.	+																
<i>Zonosaurus trilineatus</i>	D, F & L, Tr													+	+		+	
<i>Zonosaurus tsingy</i>	D, F, Ro	+																
Chamaeleonidae																		
<i>Brookesia brygooi</i>	D, F, Tr & Bv								+		+							
<i>Brookesia decaryi</i>	D, F, Tr & Bv					+												
<i>Brookesia ebenau</i>	D, F, Tr & Bv	+																
<i>Brookesia exarmata</i>	D, F, Tr & Bv									+								
<i>Brookesia minima</i>	D, F, Tr & Bv			+														
<i>Brookesia perarmata</i>	D, F, Bv									+								
<i>Brookesia stumpffi</i>	D, F, Tr & Bv	+		+	+													
<i>Furcifer angeli</i>	D, F, Bv				+		+											
<i>Furcifer antimena</i>	D, F, Bv													+				
<i>Furcifer labordi</i>	D, F, Bv											+	+	+				
<i>Furcifer lateralis</i>	D, L, Bv												+	+		+	+	
<i>Furcifer nicosiai</i>	D, F, Bv									+								
<i>Furcifer oustaleti</i>	D, L, Bv	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+				+
<i>Furcifer pardalis</i>	D, L, Bv	+		+														
<i>Furcifer petteri</i>	D, F & L, Bv	+																
<i>Furcifer rhinocerotus</i>	D, F, Bv					+		+										
<i>Furcifer tuzetae</i>	D, F, Bv		+	+														
<i>Furcifer verrucosus</i>	D, F, Bv											+	+	+	+	+	+	+
<i>Furcifer n. sp.</i>	D, F, Bv										+							
Iguanidae																		
<i>Chalarodon madagascariensis</i>	D, L, Tr											+	+	+	+		+	+
<i>Oplurus cuvieri</i>	D, F, Bv		+	+	+	+	+	+	+	+	+							
<i>Oplurus cyclurus</i>	D, F, Ro & Bv											+	+	+	+	+	+	+
<i>Oplurus quadrimaculatus</i>	D, F & L, Ro													+		+	+	
<i>Oplurus saxicola</i>	D, F & L, Ro													+		+	+	
Colubridae																		
<i>Alluaudina bellyi</i>	N, F, Tr	+								+								
<i>Alluaudina mocquardi</i>	N, grotte, Tr	+																
<i>Compsophis albiventris</i>	N, F, Bv									+								
<i>Dromicodryas bernieri</i>	D, U, Tr		+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+		+	+	+
<i>Dromicodryas quadrilineatus</i>	D, L, Tr	+		+	+	+	+	+										
<i>Heteroliodon lava</i>	N, F, Tr	+																
<i>Heteroliodon occipitalis</i>	N, F, Fo						+			+	+	+	+					
<i>Ithycyphus miniatus</i>	D, F, Bv			+	+	+		+		+	+							
<i>Ithycyphus oursi</i>	D, F, Bv											+	+	+				
<i>Langaha alluaudi</i>	D, F, Bv											+						
<i>Langaha madagascariensis</i>	D, F, Bv	+				+					+	+	+	+				
<i>Leioheterodon geayi</i>	D, F & L, Tr										+	+	+	+	+		+	
<i>Leioheterodon madagascariensis</i>	D, F & L, Tr	+		+	+	+		+	+	+	+	+	+					
<i>Leioheterodon modesta</i>	D, L, Tr	+	+	+		+	+	+	+		+	+	+					
<i>Liophidium apperti</i>	D, F, Fo												+	+	+		+	+
<i>Liophidium chabaudi</i>	D, F, Fo										+		+					

Espèces	Caractères	Sites																
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
<i>Liophidium therezieni</i>	D, F, Fo			+	+	+												
<i>Liophidium torquatum</i>	D, F, Tr	+		+	+	+		+	+	+	+	+						
<i>Liophidium trilineatus</i>	D, F, Fo													+				
<i>Liophidium vaillanti</i>	D, L, Tr												+					
<i>Liopholidophis doliocercus</i>	D, F, Tr								+									
<i>Liopholidophis lateralis</i>	D, L, Tr & Aq			+		+			+									
<i>Madagascarophis citrinus</i>	N, F, Tr & Bv				+													
<i>Madagascarophis colubrinus</i>	N, U, Tr & Bv	+		+		+	+	+	+		+	+	+	+				
<i>Madagascarophis meridionalis</i>	N, U, Tr & Bv												+	+	+	+	+	
<i>Madagascarophis ocellatus</i>	N, F, Tr												+	+				+
<i>Mimophis mahfalensis</i>	N, U, Tr & Bv	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Pararhadinea melanogaster</i>	N, F, Fo	+																
<i>Pseudoxyrhopus kely</i>	N, F, Fo								+									
<i>Pseudoxyrhopus quinquelineatus</i>	N, F, Tr & Fo					+		+										
<i>Stenophis variabilis</i>	N, F, Bv					+												
<i>Stenophis capuroni</i>	N, F, Bv	+																
<i>Stenophis citrinus</i>	N, F, Bv & Ro						+		+		+							
<i>Stenophis inornatus</i>	N, F, Bv												+					
<i>Stenophis granuliceps</i>	N, F, Bv			+					+									
<i>Stenophis pseudogranuliceps</i>	N, F, Bv					+	+	+	+		+		+					
<i>Stenophis tulearensis</i>	N, F, Bv								+				+					
<i>Stenophis n. sp.</i>	N, F, Bv								+									
Boidae																		
<i>Acrantophis dumerili</i>	N, F, Tr							+	+			+	+	+		+	+	+
<i>Acrantophis madagascariensis</i>	N, F, Tr	+		+	+	+				+		+						
<i>Sanzinia madagascariensis</i>	N, F, Bv					+		+	+	+	+							
Typhlopidae																		
<i>Typhlops arenarius</i>	N, F, Fo					+			+		+	+	+	+	+			
<i>Typhlops decorsei</i>	N, F, Fo					+	+						+	+	+			
<i>Typhlops mucronatus</i>	N, F, Fo	+			+										+			
Testudinidae																		
<i>Erymnochelys madagascariensis</i>	D, F & L, Aq					+												
<i>Pelomedusa subrufa</i>	D, U, Aq										+		+			+	+	+
Geochelonidae																		
<i>Astrochelys radiata</i>	D, F & L, Tr													+	+		+	
<i>Pyxis arachnoides</i>	D, F, Tr											+		+	+	+		+
<i>Pyxis planicauda</i>	D, F, Tr											+						
Crocodylidae																		
<i>Crocodylus niloticus</i>	N, U, Aq	+	+			+		+	+		+							
REPTILES : 145		40	15	31	25	44	29	30	54	26	42	31	58	53	21	23	29	23
Amphibiens & Reptiles : 177		50	21	40	30	54	35	36	71	29	56	37	64	57	23	26	34	28

espèces et enfin du Bemaraha (S8) qui est le plus riche en amphibiens avec 17 espèces.

Le regroupement général des sites suivant la richesse spécifique en reptiles permet de distinguer trois catégories de blocs :

- 1) Le bloc moins riche avec moins de 20 espèces, la forêt de Belambo (S2) avec 15 espèces.
- 2) Les blocs relativement riches avec 20 à 35 espèces, dont Sahamalaza (S3) avec 31 espèces ; Anjamangirana (S4) avec 25 espèces ; Namoroka (S6) avec 29 espèces ; Andranomanintsy (S7) avec 30 espèces ; Masoarivo (S9) avec 26 espèces ; Kirindy Mite (S11) avec 31 espèces ; Tongaenoro (S14)

avec 21 espèces ; Mahavelo (S15) avec 23 espèces ; Vohondava (S16) avec 29 espèces et Andrendahy (S17) avec 23 espèces.

- 3) Les blocs qui hébergent une faune importante en reptiles avec au moins une quarantaine d'espèces dont l'Ankarana (S1) avec 40 espèces ; Ankarafantsika (S5) avec 44 espèces ; Bemaraha (S8) avec 54 espèces ; Kirindy (CFPF) (S10) avec 42 espèces ; Mikea (S12) avec 59 espèces et Tsimanampetsotsa (S13) avec 53 espèces.

De sorte que la distribution du nombre d'espèces recensées n'est pas homogène pour les divers blocs forestiers échantillonnés.

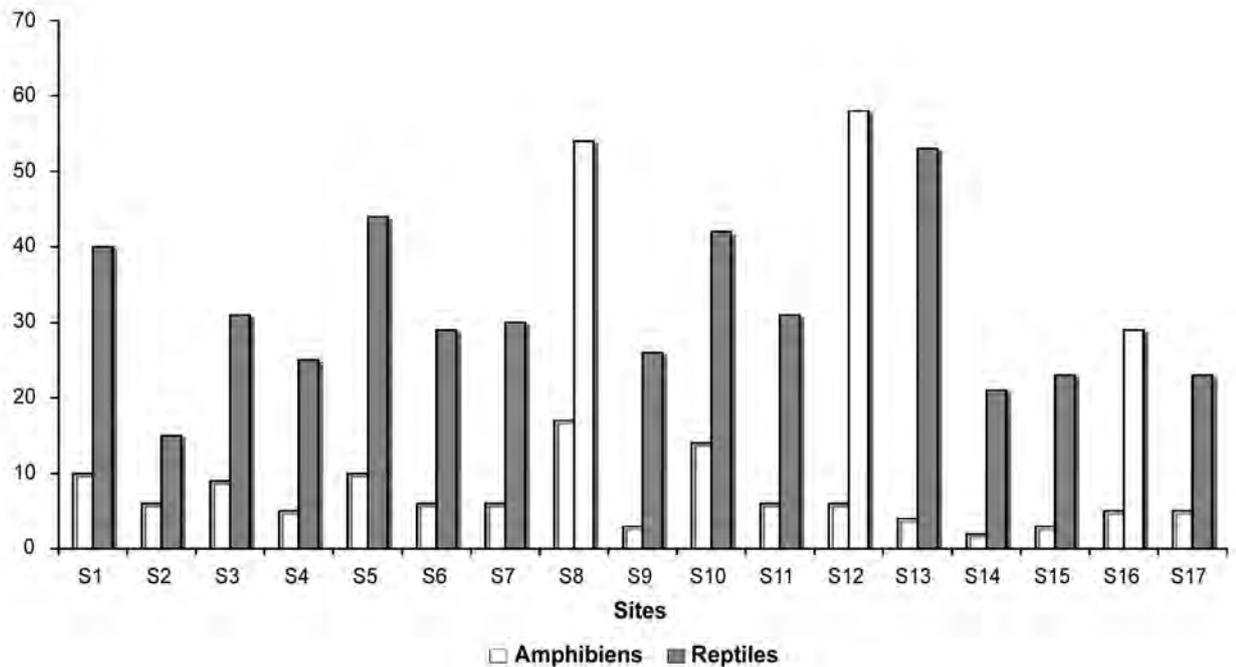


Figure 3-2. Richesse spécifique en amphibiens et reptiles de chaque bloc. Légende: S1: Ankarana, S2: Belambo, S3: Sahamalaza, S4: Anjamangirana, S5: Ankarafantsika, S6: Namoroka, S7: Andranomanintsy, S8: Bemaraha, S9: Masoarivo, S10: Kirindy (CFPF), S11: Kirindy Mite, S12: Mikea, S13: Tsimanampetsotsa, S14: Tongaenoro, S15: Mahavelo, S16: Vohondava, S17: Andrendahy.

Espèces nouvelles pour la science

L'un des intérêts particuliers des inventaires biologiques menés à large ou à petite échelle géographiques, notamment pour l'herpétofaune, est la possibilité de découvrir de nouvelles espèces pour la science. Sur 145 espèces de reptiles recensées quatre ne sont pas encore décrites. Il s'agit de deux espèces de scinques appartenant aux genres *Madascincus* et *Voeltzkowia*. La première forme a été répertoriée dans la forêt sèche de l'Ankarana tandis que la seconde dans les sables associés aux formations végétales rabougries dominées par des euphorbes sur la formation dunaire de Tsimanampetsotsa. La troisième forme nouvelle est un caméléon appartenant au genre *Furcifer*. Elle n'est connue pour le moment que de la forêt sèche caducifoliée de Kirindy (CFPF), dans la région du Menabe. La dernière espèce est un serpent arboricole du genre *Stenophis*. Il a été récolté la nuit sur un arbre à plus de 3 m du sol, dans la forêt sèche semi-caducifoliée du PN de Bemaraha. C'est une espèce d'assez grande taille et très longue avec une longueur de plus de 190 cm. Ces quatre nouvelles espèces sont en cours de description. Certains des individus identifiés sur le terrain comme appartenant à des taxons nouveaux pour la science ont été récemment décrits par d'autres scientifiques. Il s'agit entre autres des amphibiens *Tsingymantis antitra* (Glaw *et al.*, 2006) de l'Ankarana et de *Scaphiophryne menabensis* de Kirindy (CFPF) (Glos *et al.*, 2005).

Caractéristiques de l'herpétofaune

Composition de la communauté herpétofaunique

Afin de faciliter la compréhension de la composition et du rôle que peut jouer chaque communauté au sein de l'écosystème, il est préférable de faire un regroupement générique des animaux. Nous proposons ainsi d'établir six groupes pour présenter cette composition (Tableau 3-4).

Pour tous les blocs, on observe généralement une prédominance nette en nombre d'espèces de grenouilles, de lézards et d'Ophidiens. Un tel aspect de la structure de la composition pourrait être assimilé à une relation fonctionnelle dans la mesure où chacun de ces groupes occupe des positions intermédiaires sur les maillons de la chaîne alimentaire en tant que proie et prédateur. Autrement dit, la structure de la composition de l'herpétofaune pourrait refléter les interactions entre les différentes espèces. Le Tableau 3-4 met en évidence une diversité plus élevée des espèces proie (grenouilles et lézards) que des prédateurs (serpents). Il faut cependant noter que le régime alimentaire de ces Ophidiens n'est pas exclusivement constitué par des amphibiens et des lézards mais inclut également des caméléons et des micro-mammifères dans plusieurs cas. Les tortues et le crocodile sont rarement répertoriés. Ils représentent d'ailleurs le groupe le moins diversifié à Madagascar. Les caméléons englobent les vrais caméléons dans

Tableau 3-4. Tableau récapitulatif de la structure des communautés herpétofauniques des forêts sèches. S1: Ankarana, S2: Belambo, S3: Sahamalaza, S4: Anjamangirana, S5: Ankarafantsika, S6: Namoroka, S7: Andranomanintsy, S8: Bemaraha, S9: Masoarivo, S10: Kirindy (CFPF), S11: Kirindy Mite, S12: Mikea, S13: Tsimanampetsotsa, S14: Plateau Mahafaly Sud, S15: Mahavelo, S16: Vohondava, S17: Andrendahy.

Groupes	Blocs (S)																
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
Grenouilles	10	6	8	5	11	5	3	17	2	11	6	6	3	1	2	5	5
Lézards	20	9	14	13	21	18	15	29	18	19	18	29	33	10	16	18	15
Caméléons	5	2	5	2	3	2	2	5	1	4	3	5	3	1	2	2	2
Tortues	0	0	0	0	1	0	0	0	0	3	0	2	2	2	1	3	1
Ophidiens	14	3	12	10	18	9	12	19	7	15	10	23	15	8	4	6	5
Crocodile	1	1	0	0	1	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0
Total	50	21	39	30	55	34	33	71	28	53	37	65	56	22	25	34	28

les genres *Calumma* et *Furcifer* et les caméléons nains du genre *Brookesia*. Ils font partie des groupes les moins représentés dans la forêt sèche malgache. La Figure 3-3 illustre l'aspect de la composition des communautés herpétofauniques dans chaque bloc visité.

Endémisme

Parmi les 177 espèces recensées, seules quatre ne sont pas endémiques dont les deux grenouilles *Hoplobatrachus tigerinus* et *Ptychadena mascareniensis* et deux reptiles représentés par un

scinque, *Cryptoblepharus boutonii*, et le crocodile de Nil, *Crocodylus niloticus*. Par ailleurs, plusieurs espèces (14 sur 32 espèces d'amphibiens) ne sont connues que des forêts sèches malgaches et certaines présentent une aire de répartition extrêmement restreinte. C'est le cas de *Tsingymantis antitra* confiné à l'Ankarana ou de *Cophyla berara* à Sahamalaza. Un micro-endémisme remarquable caractérise également cette herpétofaune comme le montrent les nombreuses espèces de lézards dont, entre autres, les espèces de geckos nocturnes *Ebenavia maintimainty* et *Paroedura maingoka* qui ne

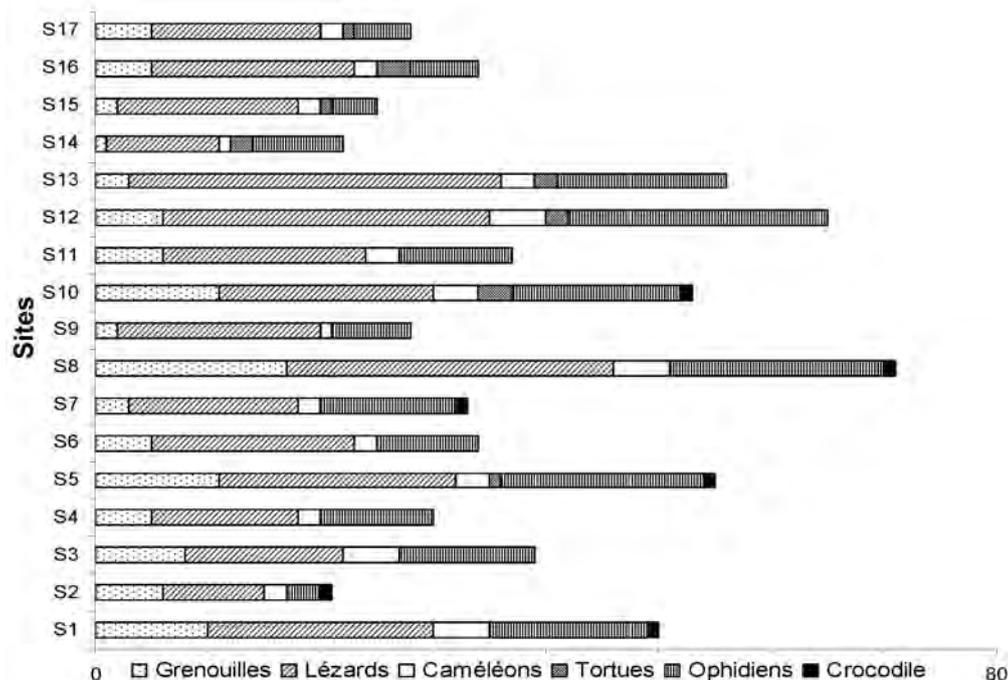


Figure 3-3. Structure de la Composition de l'herpétofaune de chaque bloc. Légende: S1: Ankarana, S2: Belambo, S3: Sahamalaza, S4: Anjamangirana, S5: Ankarafantsika, S6: Namoroka, S7: Andranomanintsy, S8: Bemaraha, S9: Masoarivo, S10: Kirindy (CFPF), S11: Kirindy Mite, S12: Mikea, S13: Tsimanampetsotsa, S14: Tongaenoro, S15: Mahavelo, S16: Vohondava, S17: Andrendahy.

sont actuellement connues que du plateau calcaire Mahafaly, dans le PN de Tsimanampetsotsa. Il en est de même pour le lézard *Zonosaurus bemaraha*, qui n'a jamais recensé ailleurs que dans le PN de Bemaraha.

Certaines espèces ont une aire de distribution assez vaste mais limitée dans une zone bien définie. Il s'agit par exemple de *Z. quadrilineatus* et de *Z. trilineatus* qui ne sont connues que des forêts sèches et du bush épineux du sud-ouest et du sud, la première espèce étant rencontrée au nord du fleuve Onilahy et la seconde dans la zone subaride au sud. Un autre exemple typique est le cas de *Tracheloptychus madagascariensis* et de *T. petersi*. Si la première est largement répandue dans le sud et le sud-ouest, la seconde présente une aire plus restreinte incluant une partie de la forêt de Mikea et la forêt du PK 32 (Ranobe) au nord de Toliara (Raselimanana, 2000).

Modèle de la distribution écologique

La fréquentation d'un biotope et le mode d'utilisation de micro-habitats par une espèce permettent d'estimer les liens entre l'herpétofaune et le milieu naturel. Il est alors possible d'évaluer la fidélité écologique de l'espèce. Les espèces à biotope végétal sont principalement dépendantes des forêts. Le changement de l'état de cet écosystème et les modifications des conditions écologiques auraient une influence directe et probablement négative sur la population de ces espèces. Le Tableau 3-5 résume la structure de la distribution écologique des espèces recensées.

Plus de 67 % (120/177) des espèces relevées sont strictement forestières. Un pourcentage élevé 22,4 % (53/237) des espèces rencontrées en milieu ouvert reste cependant liées à la forêt en étant rencontrées sur la lisière forestière. Plus de 35 % des espèces utilisent des plantes comme biotope. La survie de

l'herpétofaune est en effet liée au milieu forestier, avec la présence de formation végétale. Suivant le type et la nature du substrat fréquenté, nous pouvons avoir les cinq catégories d'espèces suivantes :

- 1) Espèces fouisseuses : vivant dans l'humus, sous la litière et les débris de bois morts ;
- 2) Espèces aquatiques : se développant dans l'eau libre et dans les marécages ;
- 3) Espèces terrestres : vivant sur le sol ;
- 4) Espèces rupicoles : fréquentant les rochers ;
- 5) Espèces arboricoles : utilisant des plantes comme biotope.

La Figure 3-4 illustre le mode d'exploitation du milieu naturel par les espèces. Ce mode d'utilisation des habitats correspond au type de biotope fréquenté. La spécificité écologique est remarquable pour la faune herpétologique car les espèces de reptiles et d'amphibiens exploitent différemment les habitats qui sont à leur disposition. Plusieurs espèces (32,1 %) sont terrestres, mais un pourcentage non négligeable (12,7 %) présente un biotope particulier comme les roches calcaires, les rochers ou les grottes. Malgré l'aridité de ces régions occidentales et méridionales de Madagascar, les points d'eau restent un micro-habitat privilégié pour l'herpétofaune. Quelques uns des taxons (6,8 %) relevés vivent dans des écosystèmes aquatiques ou marécageux. Une espèce de scinque, *Amphiglossus reticulatus*, qui est rarement rencontrée mène une vie aquatique, mais toujours associée à un écosystème forestier.

Distribution géographique

Les résultats des inventaires herpétofauniques de l'ensemble des écosystèmes forestiers des zones sèches malgaches révèlent une distribution limitée pour un grand nombre d'espèces. La délimitation des aires de distribution semblent être apparemment d'ordre écologique. Sur la partie ouest des plateaux

Tableau 3-5. Etat et structure de la distribution écologique de l'herpétofaune.

Biotores	Affinité écologique			Total	%
	Forêt	Lisières et zones ouvertes	Espèces ubiquistes		
Humus, litières et débris des bois morts	28	4	0	32	13,5
Eaux et marécages	6	7	3	16	06,8
Substrat sol ou sable	50	20	6	76	32,1
Rochers et <i>tsingy</i>	21	8	1	30	12,7
Plante et végétation	66	14	3	83	35,0
Total	171	53	13	237	100,0

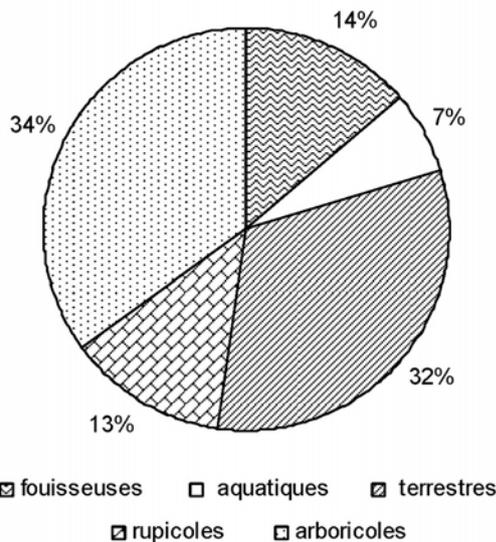


Figure 3-4. Structure des communautés herpétofauniques dans chaque site.

calcaires entre les fleuves Mangoky et Onilahy, l'Iguanidé *Oplurus fierinensis* est bien représenté, alors qu'il fait défaut au sud de l'Onilahy (Blanc, 1977). Il en est de même pour *Zonosaurus quadrilineatus* et *Z. trilineatus*. Leurs aires de répartition sont séparées par le fleuve Onilahy. Dans les deux cas, les types écologiques sont identiques. *Zonosaurus bemaraha* n'est connue que dans une portion de la forêt de Bemaraha au nord du fleuve Manambolo (Raselimanana, 2000 ; Raselimanana *et al.*, 2000a).

Un autre aspect remarquable de la distribution est celui des deux espèces de *Tracheloptychus*. En effet, l'aire de répartition de *T. madagascariensis* s'étend de l'extrême sud-est jusqu'au sud-ouest dans la région du Menabe au nord du fleuve Mangoky, celle de *T. petersi* se cantonne dans la forêt sèche sur sable roux entre les fleuves Fiherenana et Mangoky. Du point de vue écologique, *T. madagascariensis* est plus généraliste par rapport à *T. petersi* qui ne fréquente que la forêt sèche sur sable roux. Cette restriction au niveau du choix du substrat semble constituer un facteur limitant pour la distribution géographique de cette espèce (Raselimanana, 2000).

Les investigations herpétofauniques menées dans le contexte de nos inventaires révèlent également une extension des aires de distribution connues de certaines espèces. Auparavant, la limite nord connue de la distribution de *Tracheloptychus madagascariensis* était Befandriana-Sud (Brygoo, 1985). La présente exploration a révélé la présence de cette espèce jusqu'au PN de Kirindy Mite à plus de 150 km au nord sans s'étendre cependant au delà du fleuve Maharivo (Figure 3-1). Il en est de même pour la nouvelle espèce de scinque *Sirenoscinus*

yamagishii décrite par Sakata & Hikida (2003) et qui n'était connue que de sa *terra typica* Ampijoroa (Figure 3-1) (16° 20'S, 46° 48'E, 100 m d'altitude) dans le PN d'Ankarafantsika. Nous l'avons recensée dans le PN d'Ankarafantsika (16°19,5'S, 46°55,4'E, 250 m d'altitude) ainsi que plus au nord dans la forêt de Belambo (14°53,2'S, 47°43,9'E, 150 m d'altitude). Cette nouvelle localité étend ainsi son aire de distribution à plus de 125 km vers le nord. Il est à noter que les deux blocs font partie de la chaîne du Bongolava.

Une situation remarquable apparaît aussi dans la distribution du gecko nocturne et rupicole *Paragehyra petiti*. Cette espèce qui n'était connue que de sa *terra typica*, Lavenombato, un village au sud du fleuve Onilahy et au sud-est de Saint Augustin, depuis sa description (Nussbaum & Raxworthy, 1994) présente apparemment une aire de distribution plus étendue. Nous avons observé et collecté quelques individus pendant la nuit sur la paroi des rochers à Lavenombato ainsi que dans la grotte d'Ambalia (23°32,4'S, 43° 44,7' E, 5-10 m d'altitude) située au nord de l'Onilahy près de Saint Augustin. Au cours du présent inventaire, nous en avons récolté dans la grotte de Berano (18°44,5'S, 44°42,7'E, environ 120 m d'altitude) sur des roches calcaires dans le Tsingy de Bemaraha. Les analyses comparatives de la morphologie externe des spécimens d'Ambalia et de Berano ne révèlent aucune différence particulière.

Quelques espèces présentent une aire de distribution étrange. Il s'agit de deux serpents nocturnes dont l'un appartient au genre *Pseudoxyrhopus* et l'autre au genre *Compsophis*. La première forme mène une vie fousseuse alors que la deuxième est arboricole. L'application des clés dichotomiques les plus récentes pour l'identification des espèces appartenant à ces genres (Raxworthy & Nussbaum, 1994b; Cadle, 1996) a suggéré *P. kely* pour le premier serpent et *C. albiventris* (synonyme de *Geodipsas inquirenda* d'après Cadle, 1996) pour le deuxième. Toutefois, *P. kely* semble être confiné à la forêt littorale de l'extrême sud-est (Raxworthy & Nussbaum, 1994b ; Ramanamanjato *et al.*, 2007). Il est fort probable que le spécimen de Bemaraha représente une sous-espèce voire une autre espèce. La forme de l'extrême Sud-est est confinée à la forêt littorale sur substrat sableux, alors que celle du PN de Bemaraha se trouve plutôt dans une forêt sèche semi-caducifoliée sur sol principalement argileux. Les deux localités sont diamétralement opposées géographiquement et appartiennent à des zones bioclimatiques distinctes. Toutefois, comme *P. kely* est

une espèce assez tolérante vis à vis des conditions du milieu (Ramanamanjato *et al.*, 2007), une étude plus approfondie est nécessaire pour élucider son statut d'autant que l'espèce est discrète et fousseuse, donc difficile à recenser et qui a pu passer inaperçue dans bien des localités. Le cas de *C. albiventris* est assez intéressant car l'espèce a été découverte pour la première fois dans la forêt semi-sèche de la Montagne d'Ambre et les autres individus ont tous été collectés ultérieurement de cette même localité (Cadle, 1996). Toutefois, ils sont tous recensés dans des zones forestières relativement humides à proximité de points d'eau. Les conditions écologiques où ces deux reptiles sont collectés sont relativement identiques à celles des autres localités connues.

Modèle de la distribution géographique

L'affinité biogéographique basée sur le critère présence/absence de l'espèce a permis d'obtenir le diagramme représenté par la Figure 3-5. Quatre groupements bien définis se distinguent qui représentent chacun une aire géographique plus ou moins déterminée. Nous retrouvons ainsi :

- 1) le groupe du Nord-Ouest avec l'Ankarana et Sahamalaza ;
- 2) le groupe de l'Ouest incluant l'Ankarafantsika, l'Andranomanintsy, Masoarivo, l'Anjiamangirana, Belambo, Namoroka et Kirindy (CFPF) ;
- 3) le groupe du Sud-Ouest et du Sud avec Kirindy Mite, Andrendahy, Mahavelo, Vohondava, Tongaenoro, Tsimanampetsotsa et Mikea ;
- 4) le groupe isolé qui inclut le Bemaraha.

D'après la Figure 3-5, il y a une structure plus ou moins définie pour le modèle de la distribution géographique de l'herpétofaune des forêts sèches malgaches.

Pression et Menace

L'exploitation directe comme la collecte illicite de la tortue radiée est assez fréquente dans le sud-ouest malgache. Cette espèce de tortue terrestre est intensivement exploitée pour le trafic mais aussi pour la consommation (Nussbaum & Raxworthy, 2000b ; O'Brien *et al.*, 2003 ; Leuteritz *et al.*, 2005 ; Rakotondrainy, 2008). La divagation des zébus, les défrichements et les feux sont fréquents dans les forêts sèches, même au sein des aires protégées. Des accidents liés à ces différents types de perturbation comme des carapaces défoncées ont été enregistrés chez quelques individus de tortue radiée (*Astrochelys radiata*) à Tongaenoro. A Bemananteza, nous avons rencontré deux individus dont une grande partie de la carapace dorsale avait été brûlée. Il en est de même pour la tortue araignée (*Pyxis arachnoides*) qui fait l'objet de chasse pour la consommation ainsi que de prélèvement pour le commerce illicite d'animaux exotiques (Walker *et al.*, 2007). Par ailleurs, la destruction d'origine anthropique de l'habitat est considérable et constitue une forte pression pour les populations herpétofauniques et en particulier les tortues terrestres comme *P. arachnoides* et *P. planicauda* (Tidd *et al.*, 2001 ; Walker *et al.*, 2007). Des accidents liés à la construction des routes sont également reportés pour la tortue radiée (ex. Goodman *et al.*, 1994).

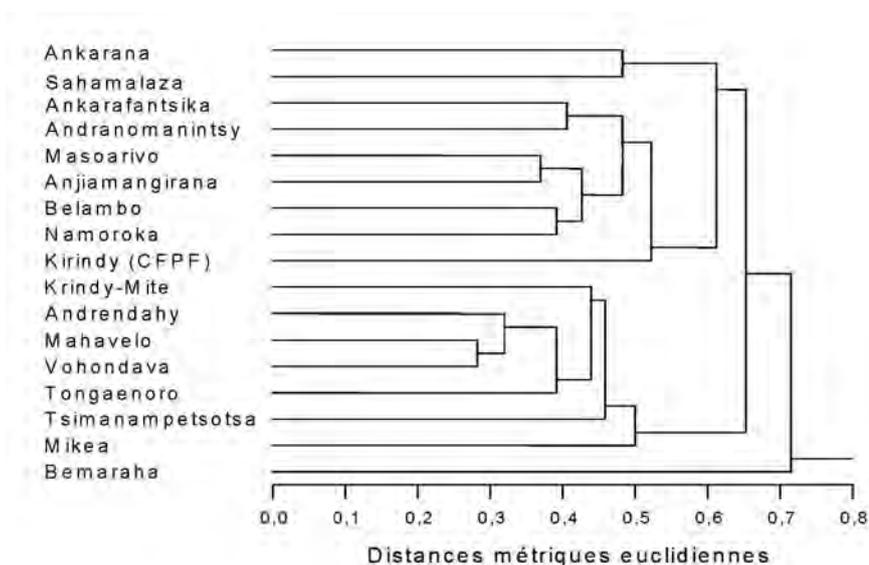


Figure 3-5. Affinité géographique des blocs suivant la distribution des espèces herpétofauniques.

Discussion

Richesse spécifique

Aspect général

Actuellement, la richesse herpétofaunique de Madagascar est évaluée à 235 espèces d'amphibiens et 363 espèces de reptiles (Glaw & Vences, 2007). Ce nombre va certainement encore augmenter car beaucoup de formes nouvelles ont déjà été identifiées et attendent leur description. Au cours des investigations biologiques dans 17 blocs forestiers regroupant 35 sites d'échantillonnage, 177 espèces ont été recensées dont 32 amphibiens et 145 reptiles. Ces résultats combinés représentent approximativement 29,9 % de la richesse de l'herpétofaune malgache et 77,0 % de l'herpétofaune actuellement connue des forêts sèches.

Le fait remarquable est la faible représentation des batraciens. Effectivement, les amphibiens dont la physiologie exige une certaine humidité pour la respiration, les échanges osmotiques et la reproduction ont du mal à s'adapter dans des habitats relativement secs. Néanmoins, il existe des espèces qui sont capables de profiter du court passage des pluies pour effectuer la partie de leur cycle biologique qui nécessite un milieu aqueux. Un des cas le plus spectaculaire est celui de *Tsingymantis antiitra* dans l'Ankarana. Une courte période de pluie vers la fin des journées du 21, 23 et 25 janvier 2001, nous a permis de récolter cinq individus au cours des sorties nocturnes et d'en dénombrer quelques dizaines. Il en est de même pour les autres espèces de Microhylidae recensées dans la région Ouest de Madagascar. Après une pluie vers la fin de l'après-midi ou pendant la nuit, de nombreuses grenouilles sont observées tôt le lendemain. De sorte qu'il existe un risque certain de rater certaines espèces lors d'un inventaire si les conditions météorologiques ne sont pas favorables pour permettre une activité biologique optimale. La richesse spécifique de l'herpétofaune de la forêt sèche malgache reste ainsi encore sous évaluée. Des investigations biologiques d'autres blocs forestiers et des inventaires renouvelés dans les sites déjà documentés sont souvent utiles pour compléter les lacunes.

Autres espèces herpétofauniques des forêts sèches de Madagascar

Outre les espèces recensées au cours de la présente investigation, nous avons également collecté des amphibiens et des reptiles durant d'autres visites

dans les sites concernés ou des zones avoisinantes. Il s'agit de trois reptiles avec *Furcifer belalandaensis* dans la forêt sèche au nord du fleuve Fiherenana tout près du village de Belalanda, *Oplurus fierinensis* sur les plateaux calcaires entre Saint Augustin et la forêt du PK 32 qui présentent des formations végétales rabougries et épineuses, et enfin le scinque *Trachylepis vezo* qui fréquente le même type d'habitats bien que cette dernière espèce n'est actuellement connue que du plateau calcaire au sud de l'Onilahy (Ramanamanjato *et al.*, 1999b) près du village de Lavenombato (Figure 3-1). Le gecko nocturne et terrestre *Paroedura androyensis* est également signalé dans le bush épineux du Sud et du Sud-ouest malgache comme dans la parcelle 2 du PN d'Andohahela (Nussbaum *et al.*, 1999b).

Un certain nombre d'espèces ont été signalées par d'autres chercheurs dans les forêts sèches que nous avons inventoriées mais que nous n'avons pu documenter au cours de la présente étude. Il s'agit d'amphibiens comme la nouvelle espèce (Glaw *et al.*, 2007) de *Plethodontohyla fonetana*, de *Boophis occidentalis* et de *B. tampoka* dans le PN de Bemaraha (Glaw & Vences, 2007 ; Köhler *et al.*, 2007). C'est aussi le cas de *Mantella* aff. *expectata* dans la forêt sèche de Tranomaro (Figure 3-1) et du PN de Bemaraha (Glaw & Vences, 2007). Il y a également des reptiles comme le serpent liane *Langaha pseudoalluaudi* dans la forêt sèche d'Ankarafantsika (Kuchling, 2003), le gecko vert *Phelsuma hielscheri* dans la forêt de Kirindy (CFPF) (Glaw & Vences, 2007) et enfin *Pygomeles petteri* qui est connu de la forêt caducifoliée d'Ankarafantsika (Pasteur & Paulian, 1962). Plusieurs espèces ont également été signalées dans diverses localités de la région d'après la littérature. Il s'agit entre autres des geckos *Geckolepis anomala*, *G. petiti* et *G. polylepis* dans les régions subarides du sud et dans la forêt sèche de l'ouest (Glaw & Vences, 2007). Une nouvelle espèce de serpent *Bibilava martae* a récemment été découverte dans la forêt sèche de la Montagne des Français, ainsi que d'autres espèces comme *Amphiglossus arduini*, *Paroedura lohatsara* et *Heteroliodon fohy* (Glaw *et al.*, 2005 ; D'Cruze *et al.*, 2007). La tortue à soc *Astrochelys yniphora* est bien connue du PN de la baie de Baly (Figure 3-1).

D'autres formes considérées comme nouvelles par Glaw & Vences (2007) avaient été répertoriées lors de notre visite comme dans le cas d'un *Phelsuma* que nous avons identifié *P. mutabilis*. Le complexe *mutabilis* est à présent scindé mettant ainsi à part une nouvelle espèce occidentale d'après Glaw & Vences (2007) mais une analyse moléculaire plus approfondie

est attendue pour élucider la situation. Toutes ces observations suggèrent une importante richesse de l'herpétofaune des forêts sèches pour laquelle la liste est loin d'être close. La compréhension de la diversité biologique d'un ensemble complexe d'écosystèmes forestiers nécessite alors des travaux continus.

Les forêts sèches malgaches sont riches, cependant des investigations biologiques restent encore à faire pour mieux connaître cette richesse comme le montre les différentes publications sur la faune herpétologique (ex. Andreone *et al.*, 2001, 2003 ; D'Cruze *et al.*, 2007).

Analyse comparative des sites

Les résultats d'investigation ont également mis en évidence la richesse particulière de l'herpétofaune dans six sites à savoir, Ankarana (S1) avec 50 espèces, Ankarafantsika (S5) avec 55 espèces, Bemaraha (S8) avec 71 espèces, Kirindy (CFPF) (S10) avec 53 espèces, Mikea (S12) avec 65 espèces et Tsimanampetsotsa (S13) avec 56 espèces. D'une manière générale, ces sites ont été les mieux échantillonnés car deux à sept lieux d'échantillonnage ont été effectués et les visites ont parfaitement coïncidé avec la période d'activité biologique maximale de l'herpétofaune, à savoir la période chaude et pluvieuse dans la région (Tableau 3-1).

Les milieux écologiques de ces sites sont relativement hétérogènes, offrant ainsi une variété d'habitats pour ces deux groupes de vertébrés (amphibiens et reptiles). La présence d'un type d'habitat particulier (exemple point d'eau ou endroit humide) dans un ensemble d'écosystèmes avec des conditions écologiques relativement dures favorise néanmoins le développement des communautés herpétofauniques. Les profonds canyons entre les *tsingy* calcaires, les forêts galeries longeant les falaises ou les *tsingy* eux mêmes constituent des éléments essentiels pour favoriser la concentration d'un grand nombre d'espèces. Sur une petite surface de 3 x 5 m dans la forêt sèche d'Ankarafantsika, nous avons observé des dizaines de *Blommersia wittei*, sept individus de *Stenophis pseudogranuliceps* et un *S. variabilis*. Il en est de même dans la forêt caducifoliée du PN de Bemaraha où l'hétérogénéité du paysage écologique est assez remarquable. La spécificité écologique de nombreuses espèces de reptiles et d'amphibiens est assez commune ce qui laisse penser que plus les milieux sont diversifiés, plus les espèces sont nombreuses, étant entendu que l'investigation biologique est bien préparée par rapport au calendrier

pour permettre un bon échantillonnage. Une phase de reconnaissance de l'ensemble du paysage écologique pour mieux apprécier la diversité des écosystèmes permet d'établir un échantillonnage plus représentatif. L'influence des conditions climatiques affecte beaucoup les résultats escomptés d'après nos expériences sur le terrain. Des visites effectuées à différentes périodes de l'année permettent de rencontrer certaines espèces cryptiques dont la saison d'activité est très limitée. C'est le cas de nombreuses espèces du PN d'Ankarana, par exemple. Nous avons visité l'endroit à quatre reprises et lors de chacune d'entre elles, d'autres espèces ont pu être ajoutées à la liste précédente.

Pour les onze autres sites, la richesse de l'herpétofaune est relativement faible, notamment à Belambo (S2) avec 21 espèces, Anjiamangirana (S4) avec 30 espèces, Masoarivo (S9) avec 28 espèces, Tongaenoro (S14) avec 22 espèces, Mahavelo (S15) avec 25 espèces et Andrendahy (S17) avec 28 espèces. Cette situation pourrait vraisemblablement correspondre à l'homogénéité de l'écosystème de ces sites malgré la présence de quelques habitats spécifiques comme les zones humides. Les milieux sont en outre plus dégradés et n'offrent à l'herpétofaune que des habitats fragmentés et perturbés. La divagation des zébus et les feux non contrôlés dans la forêt sont plus intenses en particulier à Belambo, Tongaenoro, Andrendahy et Mahavelo. Malgré ce faible nombre d'espèces, ces blocs de forêts demeurent importants en matière de conservation de l'herpétofaune car ils représentent une zone tampon pour les aires protégées à proximité (cas de Tongaenoro avec le PN de Tsimanampetsotsa) ou de transition (Mahavelo et Andrendahy par rapport à la forêt sèche de la parcelle 2 du PN d'Andohahela). La forêt de Belambo prolonge vers le nord la forêt d'Anjiamangirana sur le plateau du Bongolava et constitue ainsi un refuge ainsi qu'un couloir pour un certain nombre d'espèces.

Analyses des caractéristiques de l'herpétofaune des forêts sèches malgaches

Analyse de la composition

Les communautés les mieux représentées dans la forêt sèche sont vraisemblablement les lézards et les Ophidiens. Les grenouilles sont parfois assez nombreuses dans certaines localités comme dans les cas de Bemaraha (17 espèces), de l'Ankarana (10 espèces), de Kirindy (CFPF) (14 espèces) et de l'Ankarafantsika (10 espèces). Les biotopes humides

comme les forêts galeries, les points d'eau permanents ou les profonds canyons associés à des formations végétales semi-caducifoliées assurent une humidité quasi-totale pour le développement de ces animaux. Il existe souvent une corrélation positive entre la diversité écologique et la richesse en herpétofaune comme l'ont montré les résultats d'inventaires biologiques menés au cours de ces quinze dernières années (Raxworthy & Nussbaum, 1996 ; Nussbaum *et al.*, 1999b ; Raselimanana *et al.*, 2000b).

Des interactions entre espèces existent et pourraient impliquer une interdépendance entre différentes composantes de la communauté. Cette interdépendance est dictée par la nature et la structure de la chaîne trophique et impliquerait l'ensemble des éléments biotiques des communautés animales dans le milieu donné (Adite & Winemiller, 1997). La relation naturelle proie-prédateur constitue un exemple fréquemment observé dans la nature. La présence des geckos (*Blaesodactylus* spp., *Hemidactylus* spp. et *Phelsuma* spp.) dans le contenu stomacal de serpents comme *Dromicodryas bernieri*, *Madagascarophis colubrinus* et *Langaha madagascariensis* ou de l'iguanidé *Chalarodon madagascariensis* dans le contenu stomacal de *Mimophis mahfalensis* a été souvent observé. L'abondance de proies permet aux prédateurs d'être mieux représentés dans les écosystèmes. Il faut cependant noter qu'aucun régime alimentaire spécifique n'a été constaté. La fréquentation d'un type d'habitat particulier est liée à la chaîne alimentaire au sein d'une communauté. Le cas de grenouilles, de serpents et d'autres lézards autour d'un point d'eau dans l'Ankarafantsika constitue un exemple. Bien que les serpents aient avérés comme quasiment sourds, la direction du déplacement de chaque serpent convergeait vers un endroit où se trouvaient les grenouilles.

Le fait que le serpent *Leioheterodon geayi* soit commun dans des endroits où pullulent les Iguanidés (*Chalarodon madagascariensis*, *Oplurus cuvieri*) ou les Gerrhosauridae (*Tracheloptychus* spp., *Zonosaurus karsteni*, *Z. laticaudatus*, etc.) a été observé à Kirindy (CFPF), à Kirindy Mite et à Mikea. Ce serpent est souvent surpris en train de déterrer les œufs de ces lézards. Un serpent de cette espèce a été observé une fois en train de poursuivre un *C. madagascariensis* dans la forêt de Mikea jusqu'à son refuge qu'il fouillait avec le nez mais la victime a réussi à s'échapper par une autre ouverture de la galerie souterraine. Un régime alimentaire spécialisé ne semble pas être le cas chez tous les serpents. Nous avons ainsi observé un *Madagascarophis meridionalis* qui s'est attaqué

à un oiseau (*Vanga curvirostris*) endormi sur son perchoir dans la forêt de Mikea. Un autre individu de la même espèce a présenté un crâne d'un caméléon (*Furcifer oustaleti*) dans son contenu stomacal.

Endémisme local et régional

Dans la forêt humide pluviale orientale, une distribution altitudinale bien définie caractérise la structure de l'herpétofaune (Raxworthy & Nussbaum, 1996 ; Nussbaum *et al.*, 1999b ; Raselimanana *et al.*, 2000b) qui montre ainsi un micro-endémisme remarquable. Certaines espèces ne sont connues que d'une bande d'altitude assez restreinte comme c'est le cas de *Furcifer peyrierasi* qui n'est rencontré que de 1675 à 1950 m d'altitude dans la forêt du Marojejy (Raselimanana *et al.*, 2000b) ou de *Calumma capuroni* entre 1400 et 1920 m d'altitude dans la forêt pluviale de la parcelle 1 du PN d'Andohahela (Nussbaum *et al.*, 1999b). La spécificité écologique qui est un cas assez fréquent pour l'herpétofaune fait qu'à un type d'habitat donné correspond une communauté ou une population bien définie. Toutes ces particularités écologiques contribuent à l'endémicité des formes ayant une préférence spécifique très poussée pour un type d'habitat.

Les terrains des forêts sèches sont généralement peu accidentés avec des gradients altitudinaux faibles et une altitude qui varie communément entre le niveau de la mer zéro et 200 m d'altitude. Néanmoins, plusieurs espèces sont endémiques d'une localité ou d'une zone restreinte dans les forêts sèches malgaches mais dans de nombreux cas, ce micro-endémisme est lié à une spécificité écologique, et en particulier à la nature et au type de substrat. Les deux espèces de geckos nocturnes *Ebenavia maintimainty* et *Paroedura maingoka* ne sont connues que du PN de Tsimanampetsotsa sur le plateau Mahafaly (Nussbaum & Raxworthy, 1998, 2000a ; Goodman *et al.*, 2002). La première espèce est inféodée au substrat calcaire alors que la seconde préfère le sol sableux. Cette préférence spécifique pour le type de substrat contribue au partage de l'espace disponible en illustrant un cas de séparation interspécifique spatiale pour les communautés de reptiles qui est d'ailleurs connu chez les lézards (Howard & Hailey, 1999). La fréquentation d'un biotope particulier est généralement accompagnée d'une adaptation morphologique. Ce phénomène influence en général la capacité de l'animal à se déplacer dans ces habitats et affecte la performance locomotrice de l'animal (Verwajen *et al.*, 2002 ; Llewelyn *et al.*, 2006).

Un isolement géographique est généralement constaté avec un endémisme local remarquable pour certaines espèces. Il en est ainsi de *Tracheloptychus petersi* qui est cantonné à un substrat associé à du sable roux. Cette espèce forestière est endémique du sud-ouest malgache entre les fleuves Fiherenana et Mangoky. Dans d'autres cas, les espèces montrent des exigences encore plus strictes en termes de biotopes comme ces espèces qui fréquentent les roches calcaires. La présence de grottes, de fissures ou de trous et de cavités sur les parois relativement lisses semble être importante pour *Paragehyra petiti*, *Paroedura karstophila*, *P. homalorhina* et *P. tanjaka*. Ces trous et fissures sont utilisés comme refuge mais ces animaux utilisent toute la surface lorsqu'ils chassent. Ces espèces sont endémiques du sud-ouest et du nord-ouest de Madagascar. L'iguanidé *Oplurus fierinensis* est une espèce rupicole qui ne fréquente que les formations calcaires. Son aire de distribution est comprise entre Saint Augustin au sud et le fleuve Mangoky au nord. Les deux fleuves Onilahy et Mangoky délimitent ainsi son aire de répartition géographique. L'animal peut se déplacer sur le sol, mais ne le fait que pour atteindre les roches calcaires se trouvant à proximité.

Dans certaines conditions, la présence de barrières physiques comme un fleuve constitue également une autre explication plausible de l'endémisme. C'est plus fréquemment le cas chez de nombreuses espèces de reptiles pour lesquels les fleuves Onilahy, Mangoky, Tsiribihina, Manambolo, Mahavavy Sud, Betsiboka, Sofia et Sambirano sont les plus importants dans la détermination de la distribution de l'herpétofaune. Ces fleuves délimitent en effet l'aire de distribution de plusieurs espèces comme c'est le cas de l'Onilahy pour la distribution de *Zonosaurus quadrilineatus* et de *Z. trilineatus*. Il en est de même pour *Tracheloptychus petersi* avec le Mangoky car cette espèce est absente au nord de ce fleuve. *Pyxis planicauda* est inféodé à la forêt sèche caducifoliée au sud de la Tsiribihina et *Z. boettgeri* n'a jamais été rencontré au sud du fleuve Sambirano.

Les fleuves ne constituent pas obligatoirement une barrière pour la distribution de l'herpétofaune dans la forêt sèche de Madagascar. Ils pourraient parfois jouer le rôle d'un filtre ou même de couloir pour la dispersion spatiale des espèces. *Zonosaurus laticaudatus* est quasiment fidèle aux forêts sèches et avec une distribution assez large, les fleuves ne semblent pas avoir constitué un obstacle. Nous avons procédé à un test à Sept Lacs et près des gorges du Manambolo en faisant glisser dans l'eau un adulte *Z. laticaudatus*.

L'animal a pu traverser sans problème le fleuve à la nage. Sa longue queue facilite sa progression dans l'eau et en effectuant des mouvements latéraux, il s'en sert comme d'une nageoire caudale. Cette espèce semble même utiliser les bords des fleuves comme refuge privilégié et sa présence dans toutes les forêts galeries le montre. Cette situation facilite la dispersion des espèces en particulier celles qui se trouvent dans les blocs des forêts entre les divers fleuves. Malgré la capacité assez limitée des amphibiens et des reptiles à se déplacer en dehors de leurs zones d'habitation, des habitats intermédiaires (en termes de distance spatiale) pourraient jouer le rôle de couloir. La distribution des espèces de Gerrhosauridae malgaches est apparemment en accord avec cette hypothèse d'utilisation des zones de transit (Raselimanana, 2000, 2004). Le cas des grenouilles comme *Mantidactylus ulcerosus* et *Boophis occidentalis* constitue vraisemblablement un exemple remarquable. *Boophis occidentalis* est bien connu de la partie sud-ouest des hautes terres (Zazafotsy et Isalo), c'est une espèce arboricole fréquentant en particulier les forêts galeries. Par contre, *M. ulcerosus* est une espèce aquatique qui fréquente notamment les points d'eau stagnante et peu profonde le long des cours d'eau et des mares, et se contente d'une petite quantité d'eau pour survivre et se développer. Par ailleurs, cette espèce semble avoir une grande tolérance pour les différents types d'habitats à condition qu'il y ait de l'eau comme en témoigne sa vaste aire de répartition (Glaw & Vences, 2007). Certaines espèces sont capables d'utiliser d'autres types de micro-habitats suivant les zones géographiques où elles se trouvent comme le montre l'iguanidé *Oplurus quadrimaculatus*. Il s'agit d'une espèce rupicole qui vit sur les rochers avec des fissures qu'elle peut utiliser comme refuge. Dans le Sud, le Sud-est et sur les hautes terres, elle fréquente les roches métamorphiques alors qu'elle montre une préférence pour les formations calcaires dans l'ouest. Cette plasticité écologique est assez fréquente pour les espèces à large aire de répartition, par exemple chez les lézards qui vivent dans les zones sub-aride d'autres pays (Asbury & Adolph, 2007).

Des cas où l'aire de distribution est influencée aussi bien par le type de substrat que par une barrière géographique illustrent également certains micro-endémismes. Le gecko diurne *Phelsuma breviceps* est endémique du sud-ouest malgache et il ne fréquente que les formations végétales rabougries. Les fourrés et les euphorbes sont vraisemblablement le biotope préféré de l'espèce qui vit en particulier

sur le plateau calcaire ou les zones rocailleuses surélevées adjacentes. Son aire de répartition s'étend du sud du fleuve Fiherenana jusqu'au PN de Tsimanampetsotsa. Le cas de *Zonosaurus bemaraha* constitue un autre exemple typique. Elle fréquente la forêt sèche de Bemaraha sur la formation calcaire au nord du fleuve Manambolo.

Quelques aspects éco-morphologiques

L'écomorphologie est un phénomène bien connu chez les différents groupes de vertébrés comme chez les lézards (Verwajen *et al.*, 2002 ; Molina-Borja & Rodriguez-Dominguez, 2004). Des espèces de grenouilles avec une prédilection pour les endroits secs et qui sont généralement fouisseuses présentent un tubercule métatarsien externe bien développé. Ce dispositif leur permet de creuser le sol pour s'enfouir à la recherche d'humidité. Un tel comportement est mainte fois observé dans la nature chez *Laliostoma labrosum* lorsqu'il fait chaud. D'autres cas d'adaptation écomorphologique sont rencontrés chez les geckos. La physiologie et la morphologie des lamelles sous-digitales varient suivant le type de substrat fréquenté. Les espèces arboricoles ont de nombreuses lamelles plus développées et allongées. C'est par exemple le cas de *Phelsuma* spp. et de *Blaesodactylus* spp. Par contre les espèces terrestres ou rupicoles, à l'exception de *Paragehyra petiti*, ont généralement une plante avec une ou trois plaques de forme arrondie et bombée.

La fréquentation d'un biotope ou d'un refuge particulier est généralement accompagnée d'une adaptation morphologique remarquable. Chez les Iguanidés malgaches, l'aplatissement dorso-ventral du corps est lié à l'utilisation des fissures de rochers comme refuge (Blanc, 1977). En effet, *Oplurus fierinensis*, *O. quadrimaculatus* et *O. saxicola* sont parmi les espèces rupicoles qui présentent une telle forme d'adaptation à ce type de biotope. Les espèces arboricoles ou rupicoles qui utilisent des trous comme nid ont quant à elles une forme arrondie. C'est le cas d'*O. cyclurus* et d'*O. cuvieri*. Par ailleurs les fortes épines au niveau des verticilles caudaux sont utilisées pour boucher l'entrée contre toute invasion. La réduction des membres et l'allongement du corps chez les espèces fouisseuses de scinques sont un phénomène bien connu. Des adaptations morphologiques en relation avec le régime alimentaire existent également bien qu'elles soient assez discrètes chez les amphibiens et les reptiles.

Il y a des cas où l'adaptation morphologique face aux conditions écologiques est remplacée par un

comportement écobiologique. Les espèces mènent une vie fouisseuse par temps sec et elles ne sortent de leur refuge que lorsqu'il fait un peu humide. Certaines espèces se cachent ainsi sous des piles de plaques de boues à plus de 30 cm sous la surface ou encore à l'intérieur des bois morts en décomposition pour attendre la bonne saison. Plus d'une dizaine de *Mantella viridis* ont, par exemple, été rencontrées dans un tronc de *Ficus* (Moraceae) en décomposition, mesurant approximativement 40 cm de diamètre et 125 cm de long dans une petite forêt sur le versant nord de la Montagne de Français (Figure 3-1). Des cas similaires ont été observés avec *M. betsileo* dans la forêt de Kirindy (CFPF) au nord de Morondava. Autrement dit, seule la fouille minutieuse des microhabitats ou de biotopes spécifiques permettrait de bien recenser certaines espèces cryptiques, en particulier pendant la saison où elles ne sont pas très actives. En outre, les conditions climatiques jouent un rôle important lors de l'investigation dans la mesure où les rythmes d'activités biologiques de ces groupes d'animaux sont directement influencés par les facteurs écologiques comme la température, la pluviométrie et l'humidité.

Analyse biogéographique

La distribution spatiale des espèces s'avère dans un premier lieu d'ordre écologique. Les changements au fil des temps de la nature ou de la qualité des conditions écologiques sont souvent considérés comme le facteur à l'origine du schéma de la répartition géographique actuelle des espèces. Un autre aspect de la biogéographie de l'herpétofaune des forêts sèches malgaches est la présence de zones d'endémisme dont l'échelle géographique varie suivant le cas, du micro-endémisme ou endémisme local à l'endémisme régional. Les spécificités écologiques, le type et la nature des substrats, la vulnérabilité aux barrières écologiques et la latitude sont vraisemblablement les principaux facteurs à la base de la distribution spatiale de l'herpétofaune de ces forêts sèches malgaches. Les oscillations climatiques auraient joué un certain rôle dans le modèle actuel de la biogéographie de l'herpétofaune. Malheureusement très peu d'informations sont disponibles pour mieux expliquer les situations. Il est probable que des mégapopulations existaient dans les temps passés et que le changement climatique affectant l'ensemble du territoire aurait conduit vers l'extinction locale de certaines populations. La discontinuité des aires de distribution d'un grand nombre d'espèces sans raison apparente semble

être en faveur de cette hypothèse mais des données issues de fouilles paléontologiques devraient apporter plus de détails. Dans la forêt humide malgache, l'altitude influence considérablement les schémas de distribution des reptiles et des amphibiens (Raxworthy & Nussbaum, 1997).

Le schéma de la distribution des espèces de reptiles et des amphibiens dans les forêts sèches malgaches semble être dicté par le schéma général des régimes hydrographiques et de la nature et du type de substrat. En ne considérant que les trois clades du Nord-ouest (Ankarana et Sahamalaza), de l'Ouest (Ankarafantsika, Andranomanintsy, Masoarivo, Anjamangirana, Belambo, Namoroka et Kirindy [CFPF]) et du Sud-ouest et du Sud (Kirindy Mite, Andrendahy, Mahavelo, Vohondava, Plateau Mahafaly Sud, Tsimanampetsotsa et Mikea), la présence d'une structure spatiale de la distribution dans la direction Nord-Sud ou vice versa est évidente. Les précipitations diminuent au fur et à mesure qu'on passe du nord vers le sud dans la partie occidentale malgache (Donque, 1975). La région du sud est la plus sèche et est caractérisée par une aridité plus accentuée. Ce changement progressif des conditions écologiques correspondrait vraisemblablement à une différenciation des communautés animales conduisant vers un regroupement naturel suivant les milieux. L'écartement du site de Bemaraha par rapport à l'ensemble suscite plusieurs questions d'ordre écologique (hétérogénéité) et biogéographique (couloir biologique, barrière naturelle, etc.). Le schéma de la distribution de l'herpétofaune des forêts sèches pourrait être dicté par un ensemble complexe de facteurs incluant la nature des substrats, l'histoire géologique commune, la présence de filtres et barrières naturelles ou encore des facteurs climatiques.

Analyse de représentativité au réseau des Aires Protégées.

La majeure partie des espèces répertoriées est connue dans les aires protégées qui existent actuellement. Les espèces qui ne l'étaient pas auparavant sont maintenant représentées dans le système des aires protégées actuel suite à la mise en œuvre de la « vision de Durban ». C'est le cas de *Furcifer antimena*, *Langaha alluaudi*, *Voeltzkowia petiti*, *Liophidium apperti* et *L. chabaudi* recensés dans la forêt de Mikea (Raselimanana, 2004). La forêt de Mikea figure parmi les sites prioritaires qui ont reçu le statut temporaire d'aire protégée. Il est cependant indispensable de souligner que la délimitation de la nouvelle aire de conservation devrait tenir compte de

ces espèces pour qu'elles y soient bien représentées. D'autres espèces demeurent encore inconnues dans le réseau actuel dont *Trachylepis vezo* qui n'est actuellement connu que du plateau calcaire de Lavenombato et d'*Oplurus fierinensis* qui fréquente le même type d'habitat entre les fleuves Onilahy et Mangoky. Rappelons que nous avons recensé ces espèces parmi tant d'autres au cours des différentes visites spécifiquement destinées à l'exploration rapide de ces plateaux calcaires.

D'autres espèces ne sont connues que d'une ou de deux aires protégées seulement. Citons entre autres le cas de *Madagascarophis ocellatus* dans le PN de Tsimanampetsotsa, *Heteroliodon lava* dans la RS d'Ankarana et de *Pararhadinea melanogaster* qui n'est connu que de la RS d'Ankarana et du PN de Marojejy. La nouvelle espèce de grenouille *Scaphiophryne menabensis* n'est connue dans aucune aire protégée que la RS de Marotandrano et plusieurs autres espèces pourraient être encore citées, ce qui signifie que plusieurs blocs de forêts sèches malgaches qui hébergent une importante richesse en herpétofaune pourraient encore être mal représentés ou pas du tout dans le réseau actuel des aires protégées.

Analyse des menaces et des pressions

L'herpétofaune malgache par ses caractéristiques (aspect morphologique, coloration, etc.) et de l'endémisme de la plupart des espèces attire beaucoup l'attention des amateurs de faune sauvage. Plusieurs opérateurs agréés sont spécialisés dans l'exportation des amphibiens et des reptiles malgaches pour le marché international. Malgré la présence de fermes pour l'élevage des espèces à exporter, les produits acheminés sont principalement issus des collectes directes sur le terrain. D'après nos observations sur la façon dont les collecteurs sur place opèrent, les sources de problème tiennent du système et des conditions de collecte. Les collecteurs font généralement peu d'attention à la survie de la population et ont tendance à ramasser tous les individus qu'ils voient. Par ailleurs, les conditions de stockage sont lamentables avec des centaines d'individus de *Mantella viridis* qui sont par exemple mis dans un petit panier avec quelques feuilles de manguier. La plupart d'entre eux ont succombé peu de temps après l'arrivée en ville. L'exploitation massive et abusive constitue en effet une menace potentielle pour la survie de plusieurs espèces commercialisées. Celles qui ont une aire de répartition restreinte et celle qui sont le plus convoitées sont les plus vulnérables.

Les exploitations illicites pour le commerce ou pour la consommation constituent un problème majeur pour certaines espèces. *Astrochelys radiata* est la plus vulnérable à ce genre de trafic (Nussbaum & Raxworthy, 2000b ; O'Brien *et al.*, 2003 ; Leuteritz *et al.*, 2005 ; Rakotondrainy, 2008) bien que *Pyxis arachnoides* ne soit pas aussi épargnée par cette pression (Walker *et al.*, 2007). Il est nécessaire de souligner que même *A. yniphora* qui présente une aire de répartition très restreinte et fait l'objet d'un programme de conservation rigoureux n'est pas à l'abri d'une exploitation illicite. Des centaines d'individus d'*A. radiata* et d'*A. yniphora* sortent clandestinement de la Grande île chaque année. Par ailleurs, la consommation locale n'est pas négligeable avec de la viande séchée de tortue radiée qui est souvent saisie par les autorités sur le marché local dans certaines régions comme Tolagnaro. La collecte des tortues dans la nature est une affaire de famille ou même d'un village tout entier et elles sont probablement destinées pour la consommation. La vente des peaux de boas est aussi très commune dans plusieurs centres urbains de Madagascar.

Dans certains endroits, la croyance et le tabou ou *fady* peuvent protéger certaines espèces ou constituer une pression. Le boa est un animal *fady* qui porte malheur selon la tradition de quelques tribus ou groupes ethniques dans le sud qui doivent alors le tuer dès qu'ils le voient au cours de la journée. Par contre dans la région ouest il est souvent considéré comme un animal sacré en étant respecté car ce serpent s'attaque aux rats qui font des ravages dans les cultures. Il faut cependant remarquer que la plupart des Malgaches n'aiment pas les serpents. Plusieurs mythes et croyances autour de certaines espèces existent partout à travers la grande île. Le fait de tuer l'animal est considéré comme le moyen le plus efficace pour chasser le mal. Autrement dit, dans le pays où les croyances et les traditions jouent encore un rôle important dans la vie de la société, il pourrait y avoir des impacts négatifs ou positifs suivant le cas sur la survie des animaux sauvages. La croyance de résurrection est à l'origine du respect du crocodile dans la partie nord de Madagascar.

Malgré ces différentes formes de pression et de menace, la dégradation des habitats et la déforestation massive qui affectent les forêts (Harper *et al.*, 2007), constituent les principales sources de la perte de nombreuses espèces de l'herpétofaune. Les forêts sèches caducifoliées ne sont pas épargnées par ce phénomène de déforestation (Sandy, 2006). Malheureusement aucune étude approfondie n'a

jamais été effectuée pour évaluer d'une manière fiable l'impact de la déforestation et de la dégradation des écosystèmes forestiers secs sur l'extinction des espèces. L'analyse de vulnérabilité à l'extinction des amphibiens et de reptiles est capitale pour la conservation (Raxworthy & Nussbaum, 2000). Par exemple, le serpent *Liophidium appertia* été considéré comme éteint (IUCN/UNEP/WWF, 1987) mais nous l'avons rencontré dans plusieurs localités dans le sud et sud-ouest malgache au cours de nos investigations biologiques. Plusieurs sources de perturbation (divagation de zébus et de chèvres, chiens errants, etc.), créent de sérieux problèmes pour les populations de tortue radiée dans le sud-ouest malgache aux environs d'Itampolo (Rakotondrainy, 2008). Les petits sont les plus vulnérables, mangés par les chiens ou broyés par les sabots des troupeaux.

Conclusion

Malgré les lacunes sur la connaissance de la faune des forêts sèches malgaches, elles représentent un complexe d'écosystèmes importants pour la conservation et en particulier pour l'herpétofaune. Les investigations biologiques menées dans les divers blocs forestiers au cours de ces années ont permis d'avoir un aperçu global du modèle de la biodiversité des écosystèmes des forêts sèches malgaches. Le micro-endémisme représente un des aspects qui caractérise la faune de reptiles et d'amphibiens des forêts sèches. La spécificité écologique, plus particulièrement en matière de substrat, l'influence des régimes hydrographiques, l'ensemble des paysages écologiques et la performance de locomotion sont vraisemblablement les principales sources de cet endémisme local remarquable. La restriction de l'aire de répartition d'une ou de plusieurs espèces peut être également liée au phénomène d'extinction des populations, au changement climatique ou aux maladies mais les recherches et les études approfondies font encore défaut pour considérer ces aspects.

L'importance biogéographique de l'ensemble des régions occidentales du nord au sud est considérable. La structure des aires de distribution des espèces donne non seulement une idée sur leur histoire naturelle, mais aussi sur le phénomène de spéciation. Le cas de *Tracheloptychus madagascariensis* et de *T. petersi* est un exemple typique. La première est plus généraliste et présente une aire de répartition plus vaste, la seconde est beaucoup plus spécialisée dans un milieu sableux de couleur rousse, et présente une aire géographique restreinte. Les deux espèces

ne sont pas sympatriques bien que leurs aires de distributions se trouvaient côte à côte dans le sud-ouest. L'absence de chevauchement des aires de distributions pour des espèces affines illustre un phénomène de spéciation récente.

Les aires de conservation sont unanimement acceptées dans le monde entier comme le moyen le plus approprié pour assurer la pérennisation de la biodiversité. Par ailleurs, l'hétérogénéité des milieux écologiques reflèterait l'importance de la zone en matière de richesse du fait qu'il correspond à la diversité de l'habitat et à la disponibilité des biotopes divers. Malgré l'apparence quasi-homogène des forêts sèches, la nature et le type de substrat, le réseau hydrographique (qui joue un rôle dans la distribution des taxons et qui abrite un habitat particulier comme la forêt galerie) et la localisation géographique du milieu dans cet axe Nord-Sud sont des points importants à considérer pour la priorisation des sites pour la conservation. Plusieurs espèces déjà recensées ne sont connues d'aucune aire protégée, entre autres *Trachylepis vezo*, *Voeltzkowia petiti* et *Liophidium apperti*. Une analyse détaillée de représentativité aussi bien pour l'habitat et la faune et plus particulièrement pour les reptiles et amphibiens (spécificité écologique remarquable) est nécessaire afin de mieux assurer l'intégration des écosystèmes dans le réseau.

Références bibliographiques

- Adite, A. & Winemiller, K. O. 1997.** Trophic ecology and ecomorphology of fish assemblages in coastal lakes of Benin, West Africa. *Ecoscience*, 4: 6-23.
- Andreone, A., Vences, M. & Randrianirina, J. E. 2001.** Patterns of amphibian and reptile diversity at Berara Forest (Sahamalaza Peninsula), NW Madagascar. *Italian Journal of Zoology*, 68: 235-241.
- Andreone, F., Vences, M., Guarino, F. M., Glaw, F. & Randrianirina, J. E. 2002.** Natural history and larval morphology of *Boophis occidentalis* (Anura: Mantellidae: Boophinae) provide new insights into the phylogeny and adaptive radiation of endemic Malagasy frogs. *Journal of Zoology, London*, 257: 425-438.
- Andreone, A., Glaw, F., Nussbaum, R. A., Raxworthy, C. J., Vences, M. & Randrianirina, J. E. 2003.** The amphibians and reptiles of Nosy Be (NW Madagascar) and nearby islands: A case study of diversity and conservation of an insular fauna. *Journal of Natural History*, 37: 2119-2149.
- Andreone, F., Cadle, J. E., Cox, N., Glaw, F., Nussbaum, R. A., Raxworthy, C. J., Stuart, S. N., Vallan, D. & Vences, M. 2005.** Species review of amphibian extinction risks in Madagascar: Conclusions from the Global Amphibian Assessment. *Conservation Biology*, 19: 1790-1802.
- Asbury, D. A. & Adolph, S. C. 2007.** Behavioural plasticity in an ecological generalist: microhabitat use by western fence lizards. *Evolutionary Ecology Research*, 9: 801-815.
- Blanc, C. P. 1977.** Reptiles Sauriens Iguanidae. *Faune de Madagascar*, 45: 1-195.
- Blanc, C. P. & Paulian, R. 1996.** Originalité biogéographique de la faune du sud malgache. Dans *Biogéographie de Madagascar*, ed. W. R. Lourenço, pp. 231-244. Editions ORSTOM, Paris.
- Bousquet, B. & Rabetaliana, H. 1992.** *Site du patrimoine mondial des Tsingy de Bemaraha et autres sites d'intérêt biologique et écologique du Fivondronana d'Antsalova*. UNESCO, Gembloux, Belgique.
- Brygoo, E. R. 1985.** Les Gerrhosauridnae de Madagascar (Sauria : Cordylidae). *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, Zoologie*, 134: 1-65.
- Cadle, J. E. 1996.** Systematics of the snakes genus *Geodipsas* (Colubridae) from Madagascar, with descriptions of new species and observations on natural history. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, 155 (2): 33-87.
- D'Cruxe, N., Sabel, J., Green, K., Dawson, J., Gardner, C., Robinson, J., Starkie, G., Vences, M. & Glaw, F. 2007.** The first comprehensive survey of amphibians and reptiles at Montagne des Français, Madagascar. *Herpetological Conservation and Biology*, 2(2): 87-99.
- Defries, R., Hansen A., Newton, A. C. & Hansen, M. C. 2005.** Increasing isolation of protected areas in tropical forests over the past twenty years. *Ecological Applications*, 15: 19-26.
- Donque, G. 1975.** *Contribution géographique à l'étude du climat de Madagascar*. Nouvelles Imprimerie des Arts Graphiques, Antananarivo.
- 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. Dans *Biogéographie de Madagascar*, ed. W. R. Lourenço, pp. 205-218. ORSTOM, Paris.
- Elmqvist, T., Pykönen, M., Tengö, M., Rakotondrasoa, F., Rabakonandrianina, E. & Radimilahy, C. 2007.** Patterns of loss and regeneration of tropical dry forest in Madagascar. The social institutional context. *PLoS ONE* 2 (5): e402.
- Emanueli, L. & Jesu, R. 1995.** The herpetofauna of the World Heritage Site « Tsingy de Bemaraha » (western Madagascar). *Scientia Herpetologica*, 1995: 341-348.
- Garcia, G. & Goodman, S. M. 2003.** Hunting of protected animals in the Parc National d'Ankarafantsika north-western Madagascar. *Oryx*, 37: 115-118.
- Glaw, F. & Vences, M. 1997.** New species of the *Boophis tephraeomystax* group (Anura: Ranidae: Rhacophorinae) from arid western Madagascar. *Copeia*, 1997 (3): 572-578.
- Glaw, F. & Vences, M. 2007.** *A field guide of the amphibians and reptiles of Madagascar*, 3rd edition. Vences & Glaw Verlag, Cologne.
- Glaw, F., Vences, M. & Böhme, W. 1998.** Systematic revision of the genus *Aglyptodactylus* Boulenger, 1919

- (Anura: Ranidae) and analysis of its relationships with other ranoid genera from Madagascar (*Tomopterna*, *Boophis*, *Mantidactylus* and *Mantella*). *Journal of Zoological Systematic and Evolutionary Research*, 36: 17-37.
- Glaw, F., Vences, M. & Nussbaum, R. A. 2005.** A new species of *Heteroliodon* (Reptilia: Squamata: Colubridae) from Montagne des Français, far northern Madagascar. *Herpetologica*, 61(3): 275-280.
- Glaw, F., Hoegg, S. & Vences, M. 2006.** Discovery of a new basal relict lineage of Madagascar frogs and its implications for mantellid evolution. *Zootaxa*, 1334: 27-43.
- Glaw, F., Köhler, J., Bora, P., Rabibisoa, N. H. C., Ramilijaona, O. & Vences, M. 2007.** Discovery of the genus *Plethodontohyla* (Anura: Microhylidae) in dry western Madagascar: description of a new species and biogeographic implications. *Zootaxa*, 1577: 61-68.
- Glos, J., Glaw, F. & Vences, M. 2005.** A new species of *Scaphiophryne* from western Madagascar. *Copeia*, 2005: 252-261.
- Goodman, S. M., Pidgeon, M. & O'Connor, S. 1994.** Mass mortality of Madagascar radiated tortoise caused by road construction. *Oryx*, 28: 115-118.
- Goodman, S. M., Raherilalao, M. J., Rakotondravony, D., Rakotomalala, D., Raselimanana, A. P., Razakarivony, H. V. & Soarimalala, V. 2002.** Inventaire des vertébrés du Parc National de Tsimanampetsotsa (Toliara). *Akon'ny Ala*, 28: 1-36.
- Harper, G. J., Steininger, M. K., Tucker, C. J., Juhn, D. & Hawkins, F. 2007.** Fifty years of deforestation and fragmentation in Madagascar. *Environmental Conservation*, 34 (4): 1-9.
- Howard, K. E. & Hailey, A. 1999.** Microhabitat separation among diurnal saxicolous lizards in Zimbabwe. *Journal of Tropical Ecology*, 15: 367-378.
- Humbert, H. 1955.** Les territoires phytogéographiques de Madagascar-leur cartographie. *Année biologique*, série 3, 31: 195-204.
- Ikeuchi, I., Mori, A. & Hasegawa, M. 2005.** Natural history of *Phelsuma madagascariensis kochi* from a dry forest in Madagascar. *Amphibia-Reptilia*, 26: 475-483.
- IUCN/UNEP/WWF. 1987.** *Madagascar, an environmental profile*. International Union for Conservation of Nature and Natural Resources, IUCN, Gland, Switzerland.
- Jesu, R., Mattioli, F. & Schimmenti, G. 1999.** On the discovery of a new large chameleon inhabiting the limestone outcrops of western Madagascar: *Furcifer nicosiai* sp. nov. (Reptilia, Chamaeleonidae). *Doriana*, VII (311): 1-14.
- Koechlin, J., Guillaumet, J.-L. & Morat, P. 1997.** *Flore et végétation de Madagascar*. J. Cramer, Vaduz.
- Köhler, J., Glaw, F. & Vences, M. 2007.** A new green tree frog, genus *Boophis* Tschudi 1838 (Anura Mantellidae), from arid western Madagascar: phylogenetic relationships and biogeographic implications. *Tropical Zoology*, 20: 215-227.
- Kuchling, G. 2003.** New record, range extension, and colouration in life of *Langaha pseudoalluaudi* (Reptilia: Colubridae) in north-western Madagascar. *Salamandra, Rheinbach*, 39 (3/4): 235-240.
- Leuteritz, T. E. J., Lamb, T. & Limberaza, J. C. 2005.** Distribution, status, and conservation of radiated tortoises (*Geochelone radiata*) in Madagascar. *Biological Conservation*, 124: 451-461.
- Llewelyn, J., Shine, R. & Webb, J.K. 2006.** Time of testing affects locomotor performance in nocturnal versus diurnal snakes. *Journal of Thermal Biology*, 31: 268-273.
- Mezquida, J. A. A., Fernández, J. D. De L. & Yangüas, M. A. M. 2005.** A framework for designing ecological monitoring programs for protected areas: A case study of the Galachos Del Ebro Nature Reserve (Spain). *Environmental Management*, 35: 20-33.
- Mittermeier, R. A., Konstant, W. R., Nicoll, M. E. & Langrand, O. 1992.** *Lemurs of Madagascar: an action plan for their future conservation 1993-1999*. IUCN, Gland.
- Mittermeier, R. A., Myers, N. & Thomsen, J. B. 1998.** Biodiversity hotspots and major tropical wilderness areas: Approaches to setting conservation priorities. *Conservation Biology*, 12: 516-520.
- Moat, J. & Smith, P. 2007.** *Atlas of the vegetation of Madagascar (Atlas de la végétation de Madagascar)*. Royal Botanic Gardens, Kew.
- Molina-Borja, M. & Rodriguez-Dominguez, M. A. 2004.** Evolution of biometric and life-history traits in lizards (*Gallotia*) from the Canary Islands. *Journal of Zoology Systematics and Evolutionary Research*, 42: 44-53.
- Mori, A. & Ikeuchi, I. 2006.** Herpetofauna of Amphijoroa, Ankarafantsika Strict Nature Reserve, a dry forest in northwestern Madagascar. *Herpetological Natural History*, 10 (1): 31-60.
- Myers, N. 1988.** Threatened biotas: "Hotspots" in tropical forests. *Environmentalist*, 8: 1-20.
- Myers, N., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., da Fonseca, G. A. B. & Kent, J. 2000.** Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403: 853-858.
- Nicoll, M. E. & Langrand, O. 1989.** *Madagascar : Revue de la conservation et des aires protégées*. World Wide Fund for Nature, Gland.
- Nussbaum, R. A. & Raxworthy, C. J. 1994.** The genus *Paragehyra* (Reptilia: Sauria: Gekkonidae) in southern Madagascar. *Journal of Zoology, London*, 232: 37-59.
- Nussbaum, R. A. & Raxworthy, C. J. 1998.** Revision of the genus *Ebenavia* Boettger (Reptilia: Squamata: Gekkonidae). *Herpetologica*, 54(1): 18-34.
- Nussbaum, R. A. & Raxworthy, C. J. 2000a.** Systematic revision of the genus *Paroedura* Günther (Reptilia: Squamata: Gekkonidae), with the description of five new species. *Miscellaneous Publications, Museum of Zoology, University of Michigan*, 189: 1-26.
- Nussbaum, R. A. & Raxworthy, C. J. 2000b.** Commentary on conservation of "Sokatra" the radiated tortoise

- (*Geochelone radiata*) of Madagascar. *Amphibian and Reptile Conservation*, 2(1): 6-14.
- Nussbaum, R. A., Raxworthy, C. J. & Ramanamanjato, J.-B. 1999a.** Additional species of *Mabuya* Fitzinger (Reptilia: Squamata: Scincidae) from western Madagascar. *Journal of Herpetology*, 33(2): 264-280.
- Nussbaum, R. A., Raxworthy, C. J., Raselimanana, A. P. & Ramanamanjato, J.-B. 1999b.** Amphibians and reptiles of the Réserve Naturelle Intégrale d'Andohahela, Madagascar. In A faunal and floral inventory of the Réserve Naturelle Intégrale d'Andohahela, Madagascar: with reference to elevational variation, ed. S. M. Goodman. *Fieldiana: Zoology*, new series, 94: 155-173.
- O'Brien, S., Emahalala, E. R., Beard, V., Rakotondrainy, R. M., Reid, A., Raharisoa, V. & Coulson, T. 2003.** Decline of the Madagascar radiated tortoise *Geochelone radiata* due to overexploitation. *Oryx*, 37 (3): 338-343.
- Pasteur, G. & Paulian, R. 1962.** Diagnose d'un lézard apode de Madagascar : *Pygomeles petteri* n. sp. (Scincidae). *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, Paris, série 2, 34: 66.
- Pons, P., Rakotobearison, G. & Wendenburg, C. 2003.** Immediate effects of a fire on birds and vegetation at Ankarafantsika Strict Nature Reserve, NW Madagascar. *Ostrich*, 74: 146-148.
- Puente, M., Raselimanana, A. P. & Vences, M. 2005.** Rediscovery and redescription of the Malagasy dwarf gecko *Lygodactylus klemmeri*. *Zootaxa*, 1073: 31-35.
- Rakotondrainy, R. M. 2008.** Contribution à l'étude de la population de tortues radiées *Astrochelys radiata* (Gray, 1873) dans la région d'Itampolo, sud-ouest de Madagascar. Mémoire de Diplôme d'Etudes Approfondies, Faculté des Sciences, Université d'Antananarivo.
- Rakotondraparany, F. & Rakotondratsimba, J. A. 2000.** Inventaire préliminaire des reptiles dans la forêt classée d'Anjiamangirana-Antsohihy. Dans *Inventaire biologique et étude socio-économique pour un programme d'éducation environnementale dans la région forestière de Manasamody-Anjiamangirana*, eds. F. Rakotondraparany, T. Shima, G. Rakotoarisoa, A. Randrianjafy, & J.C.X. Ramasy, pp.1-62. Parc Botanique et Zoologique de Tsimbazaza, Antananarivo.
- Ramanamanjato, J.-B. & Rabibisoa, N. 2002.** Evaluation rapide de la diversité biologique des reptiles et amphibiens de la Réserve Naturelle Intégrale d'Ankarafantsika. Dans *Une évaluation biologique de la Réserve Naturelle Intégrale d'Ankarafantsika Madagascar*, eds. L. E. Alonso, T. S. Schulenberg, S. Radilofe & O. Missa, pp. 98-103. Bulletin RAP d'Evaluation Rapide 23, Conservation International.
- Ramanamanjato, J.-B., Nussbaum, R. A. & Raxworthy, C. J. 1999a.** A new species of *Mabuya* Fitzinger (Reptilia: Squamata: Scincidae: Lygosominae) from northern Madagascar. *Occasional Papers of the Museum of Zoology, The University of Michigan*, 728: 1-22.
- Ramanamanjato, J.-B., Nussbaum, R. A. & Raxworthy, C. J. 1999b.** A new species of *Mabuya* Fitzinger (Reptilia: Squamata: Scincidae) from the Onilahy River of south-west Madagascar. *Herpetological Journal*, 9: 65-72.
- Ramanamanjato, J.-B., Jenkins, R. K. B. & Randrianantoandro, C. J. 2007.** Conservation of a rare Malagasy snake: The case of *Pseudoxyrhopus kely* (Family Colubridae). In *Biodiversity, ecology and conservation of littoral ecosystems in southeastern Madagascar, Tolagnaro (Fort Dauphin)*, eds. J. U. Ganzhorn, S. M. Goodman & M. Vincelette. Smithsonian Institution/Monitoring and Assessment of Biodiversity Program, series 11: 181-186.
- Randriamahazo, H. J. A. R. 2000.** Sexual size dimorphism in the lizard *Oplurus cuvieri cuvieri* (Squamata, Opluridae) from Madagascar. *African Zoology*, 35(2): 287-293.
- Randriamahazo, H. J. A. R. & Mori, A. 2004.** Thermal biology of an iguanian lizard, *Oplurus cuvieri*, in a tropical dry forest of Madagascar. *Current Herpetology*, 23 (2): 53-62.
- Randriamahazo, H. J. A. R. & Mori, A. 2005.** Factors affecting the intra-populational variation in dorsal color pattern of an iguanian lizard, *Oplurus cuvieri cuvieri*. *Current Herpetology*, 24 (1): 19-26.
- Raselimanana, A. P. 2000.** Contribution à la systématique, à l'analyse phylogénétique et biogéographique des *Gerrhosauridés malgaches*. Thèse de Doctorat de Troisième Cycle, Faculté des Sciences, Université d'Antananarivo.
- Raselimanana, A. P. 2003.** Gerrhosauridae, plated lizard. In *The natural history of Madagascar*, eds. S. M. Goodman & J. P. Benstead, pp. 978-983. The University of Chicago Press, Chicago.
- Raselimanana, A. P. 2004.** L'Herpétofaune de la forêt de Mikea. Dans *Inventaire floristique et faunistique de la forêt de Mikea : Paysage écologique et diversité biologique d'une préoccupation majeure pour la conservation.*, eds. A. P. Raselimanana & S. M. Goodman. *Recherches pour le Développement, Série Sciences biologiques*, 21: 37-52.
- Raselimanana, A. P. & Rakotomalala, D. 2003.** Chamaeleonidae, chameleons. In *The natural history of Madagascar*, eds. S. M. Goodman & J. P. Benstead, pp. 960-969. The University of Chicago Press, Chicago.
- Raselimanana, A. P. & Rakotomalala, D. 2008.** Les caméléons. Pp 367-382. Dans : Goodman, S. M. (ed). *Paysages naturels et biodiversité de Madagascar*. Publications scientifiques du Muséum. Paris.
- Raselimanana, A. P., Raxworthy, C. J. & Nussbaum, R. A. 2000a.** A revision of dwarf *Zonosaurus* Boulenger (Reptilia: Squamata: Cordylidae) from Madagascar, including descriptions of three new species. *Scientific Papers Natural History Museum, University of Kansas*, 18: 1-16.
- Raselimanana, A. P., Raxworthy, C. J. & Nussbaum, R. A. 2000b.** Herpetofaunal species diversity and elevational distribution within the Parc National de Marojejy, Madagascar. In A faunal and floral inventory of the Réserve Naturelle Intégrale d'Andohahela, Madagascar: with reference to elevational variation, ed.

- S. M. Goodman. *Fieldiana: Zoology*, new series, 97: 157-174.
- Raselimanana A. P., Goodman, S. M. & Rakotomalaza, P. J. 2004.** Milieux physiques et écologiques des sites d'études. Dans Inventaire floristique et faunistique de la forêt de Mikea : Paysage écologique et diversité biologique d'une préoccupation majeure pour la conservation, eds. A. P. Raselimanana & S. M. Goodman. *Recherches pour le Développement, Série Sciences biologiques*, 21: 11-21.
- Raselimanana, A. P., Nussbaum, R. A. & Raxworthy, C. J. 2006.** Observations and re-description of *Zonosaurus boettgeri* Steindachner 1891 and description of a second species of long-tailed *Zonosaurus* from western Madagascar. *Occasional Papers of the Museum of Zoology, The University of Michigan*, 739: 1-16.
- Raxworthy, C. J. 2003.** Introduction to the reptiles. In *The natural history of Madagascar*, eds. S. M. Goodman & J. P. Benstead, pp. 934-949. The University of Chicago Press, Chicago.
- Raxworthy, C. J. & Nussbaum, R. A. 1994a.** A rainforest survey of amphibians, reptiles and small mammals at Montagne d'Ambre, Madagascar. *Biological Conservation*, 69: 65-74.
- Raxworthy, C. J. & Nussbaum, R. A. 1994b.** A review of the Madagascan snake genera *Pseudoxyrhopus*, *Parahadinea*, and *Heteroliodon* (Squamata: Colubridae). *Miscellaneous Publications, Museum of Zoology, University of Michigan*, 182: 1-37.
- Raxworthy, C. J. & Nussbaum, R. A. 1995.** Systematics, speciation, and biogeography of the dwarf chameleons (*Brookesia*; Reptilia, Squamata, Chamaeleontidae) of northern Madagascar. *Journal of Zoology, London*, 235: 525-558.
- Raxworthy, C. J. & Nussbaum, R. A. 1996.** Amphibians and reptiles of the Réserve Naturelle Intégrale d'Andringitra, Madagascar. In A faunal and floral inventory of the eastern slopes of the Réserve Naturelle Intégrale d'Andringitra, Madagascar: with reference to elevational variation, ed. S.M. Goodman. *Fieldiana: Zoology*, new series, 85: 158-170.
- Raxworthy, C. J. & Nussbaum, R. A. 1997.** Biogeographic patterns of reptiles in eastern Madagascar. In *Natural change and human impact in Madagascar*, eds. S. M. Goodman & B. D. Patterson, pp. 124-141. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Raxworthy, C. J. & Nussbaum, R. A. 2000.** Extinction and extinction vulnerability of amphibians and reptiles in Madagascar. *Amphibian and Reptile Conservation*, 2: 15-23.
- Razanaka, S. J. 1995.** *Délimitation des zones de contact déserts semi-aride et subaride de la végétation du Sud-ouest de Madagascar*. Thèse de Doctorat de Troisième Cycle, Faculté des Sciences, Université d'Antananarivo.
- Sakata, S. & Hikida, T. 2003.** A fossorial lizard with forelimbs only: Description of a new genus and species of Malagasy skink (Reptilia: Squamata: Scincidae). *Current Herpetology*, 22: 9-15.
- Sandy, C. 2006.** Real and imagined landscapes: Land use and conservation in the Menabe. *Conservation and Society*, 4: 304-324.
- Schimmenti, G. & Jesu, R. 1996.** *Brookesia exarmata* sp. nov. (Reptilia, Chamaeleonidae): a new dwarf chameleon from the limestone outcrops of western Madagascar. *Italian Journal of Zoology*, 63: 193-197.
- Schimmenti, G. & Jesu, R. 1997.** Some significant reptile discoveries from the Antsingy forest (Tsingy de Bemaraha massif, western Madagascar). *Herpetologica Bonnensis*, 1997: 317-329.
- Seddon, N., Tobias, J., Yount, J. W., Ramanampamonjy, J. R. & Butchart, S. 2000.** Conservation issues and priorities in the Mikea forest of southwest Madagascar. *Oryx*, 34: 287-304.
- Smith, A. P. 1997.** Deforestation, fragmentation, and reserve design in western Madagascar. In *Tropical forest remnants, ecology management and conservation of fragmented communities*, eds. W. Lawrence & O. W. Bierregard, pp. 415-441. The University of Chicago Press, Chicago.
- Sussman, R. W. & Rakotozafy, A. 1994.** Plant diversity and structural analysis of a tropical dry forest in southwestern Madagascar. *Biotropica*, 26: 241-254.
- Tidd, S. T., Pinder III, J. E. & Ferguson, G. W. 2001.** Deforestation and habitat loss for the Malagasy flat-tailed tortoise from 1963 through 1993. *Chelonian Conservation and Biology*, 4(1): 59-65.
- Vallan, D. 2002.** Effects of anthropogenic environmental changes on amphibian diversity in the rainforests of eastern Madagascar. *Journal of Tropical Ecology*, 18: 725-742.
- Vallan, D. 2003.** Consequences of rain forest fragmentation for herpetofauna: A case study from Ambohitantely. In *The natural history of Madagascar*, eds. S. M. Goodman & J. P. Benstead, pp. 899-907. The University of Chicago Press, Chicago.
- Vences, M., Glaw, F., Jesu, R. & Schimmenti, G. 2000.** A new species of *Heterixalus* (Amphibia: Hyperoliidae) from western Madagascar. *African Zoology*, 35(2): 269-276.
- Vences, M., Andreone, F. & Glaw, F. 2005.** A new microhylid frog of the genus *Cophyla* from a transitional forest in northwestern Madagascar. *African Zoology*, 40: 143-149.
- Verwaijen, D., Van Damne, R. & Herrel, A. 2002.** Relationships between head size, bite force, prey handling efficiency and diet in two sympatric lacertid lizards. *Functional Ecology*, 16: 842-850.
- Walker, R. C. J., Woods-Ballard, A. J. & Rix, C. E. 2007.** Population density and seasonal activity of the threatened Madagascar spider tortoise (*Pyxis arachnoides arachnoides*) of the southern dry forest; South West Madagascar. *African Journal of Ecology*, 46: 67-73.
- Wilkinson, L. 1990.** *SYSTAT: The system for statistics*. SYSTAT, Inc., Evanston.