

Diversité et distribution des petits mammifères terrestres dans le Parc National de Marojejy, Nord-est de Madagascar : Gradient altitudinal et variation temporelle

Voahangy Soarimalala^{1,2}, Fifaliantsoa Rasolobera^{2,3} & Steven M. Goodman^{2,4}

¹ Institut des Sciences et Techniques de l'Environnement, Université de Fianarantsoa, BP 1264, Fianarantsoa 301, Madagascar

² Association Vahatra, BP 3972, Antananarivo 101, Madagascar

E-mail : voahangysoarimalala@gmail.com, tsikyrasolo@gmail.com

³ Mention Zoologie et Biologie Animale, Domaine Sciences et Technologie, BP 906, Université d'Antananarivo, Antananarivo 101, Madagascar

⁴ Negaunee Integrative Research Center, Field Museum of Natural History, 1400 South Lake Shore Drive, Chicago, Illinois 60605, USA
E-mail : sgoodman@fieldmuseum.org

Résumé

Une étude sur les petits mammifères terrestres a été effectuée dans le Parc National de Marojejy entre le 2 octobre et le 16 novembre 2021 pour connaître le changement de la diversité et de la distribution de ces animaux suivant le gradient altitudinal régional. En utilisant un système standard de piégeage, cinq sites ont été échantillonnés allant de 480 jusqu'à 1880 m. Un total de 18 espèces de petits mammifères a été recensé durant l'échantillonnage dont 12 membres de la famille des Tenrecidae (ou tenrecs, tous endémiques), cinq de la famille des Nesomyinae (ou rongeurs endémiques) et un de la famille des Muridae (rongeurs introduits).

Les espèces de petits mammifères les plus largement distribuées sur le gradient sont *Microgale parvula* et *Nesogale talazaci* (Tenrecidae), capturées entre 480 à 1550 m ; *Eliurus ellermani* et *E. minor* (Nesomyinae), trouvées depuis 480 jusqu'à 1300 m et *E. grandidieri* de 1300 jusqu'à 1880 m d'altitude. Dix espèces de Tenrecidae et quatre Nesomyinae (*M. cowani*, *M. gracilis*, *M. gymnorrhyncha*, *M. longicaudata*, *M. monticola*, *M. parvula*, *M. principula*, *M. soricoides*, *M. taiva*, *N. talazaci*, *E. ellermani*, *E. grandidieri*, *E. minor* et *Voalavo gymnocaudus*) ont été rencontrées dans la forêt dense humide sempervirente de moyenne altitude et six espèces (*M. cowani*, *M. monticola*, *M. principula*, *M. taiva*, *M. soricoides*, *N. talazaci* et *E. grandidieri*) ont été

capturées dans le fourré éricoïde de montagne. Deux espèces de Tenrecidae sont limitées à une seule zone altitudinale, à savoir *M. brevicaudata* à 480 m, *Oryzorictes hova* à 750 m et parmi les Nesomyinae, *E. myoxinus* qui se trouve uniquement à 480 m et *V. gymnocaudus* se rencontre uniquement à 1880 m. La richesse spécifique et l'abondance les plus importantes ont été relevées à 1300 m d'altitude avec neuf espèces et un taux de capture de 16,5 % pour les Tenrecidae et trois espèces avec un taux de capture de 7,1 % pour les Nesomyinae. Les plus faibles richesse spécifique et abondance ont été relevées à 480 m et à 1880 m d'altitude.

La comparaison des résultats de piégeages entre ce travail et celui de la session précédente, entre le 4 octobre et le 20 novembre 1996 dans le Parc National de Marojejy sur les mêmes sites et en utilisant les mêmes protocoles a pu être effectuée. Durant les deux sessions d'inventaires (1996 et 2021), les effectifs de chaque espèce des Tenrecidae capturée par les trous-pièges et de Nesomyinae capturés par les pièges standard dans les cinq sites ne sont pas significativement différents. L'absence de *M. fotsifotsy* et de *N. dobsoni* ainsi que la présence de *M. taiva* durant la session d'inventaire de 2021 a été remarquée. Pour les rongeurs de la famille des Nesomyinae, l'absence de *E. majori*, *E. webbi* et *Gymnuromys roberti* ainsi que la présence d'*E. myoxinus* durant la session d'inventaire de 2021 ont été notées.

En comparant les résultats d'études conduites en parallèles en 1996 et en 2021 basées sur des méthodes identiques, il serait mieux de considérer la présence ou l'absence des espèces rarement capturées comme un fait du hasard. Cependant, dans d'autres cas, des témoins sur les changements de distribution des espèces de petits mammifères dans une zone d'altitude donnée sont constatés et ceux-ci sont vraisemblablement en relation avec les changements de végétation associés tels que 1) la régénération de la forêt, en particulier à basse altitude, et 2) le changement de végétation à 1300 m qui pourrait être expliqué par les impacts du changement climatique manifestant sur la couverture végétale par la force des vents violents lors d'événements cycloniques ou dépression tropicaux.

Extended abstract

A survey of small terrestrial mammals was conducted in the Parc National de Marojejy from 2 October to 16 November 2021 to examine the diversity and distribution of these animals along an altitudinal gradient. Using a standard system in each elevational zone of three lines of pitfall traps and a line composed of Sherman and National traps, five sites were sampled across an elevational gradient from 480 to 1880 m, including lowland moist evergreen forest (450-750 m), medium altitude moist evergreen (montane) forest (1300-1550 m), and montane ericoid thicket (1880 m). A total of 18 species of small mammals were captured during the inventory, including 12 members of the endemic family Tenrecidae (tenrecs), five members of the endemic subfamily Nesomyinae of the family Nesomyidae (indigenous rodents), and one member of the family Muridae (introduced rodent).

The most widely distributed species of Tenrecidae and Nesomyinae along the gradient were *Microgale parvula* and *Nesogale talazaci*, captured from 480 to 1550 m; *Eliurus ellermani* and *E. minor* from 480 to 1300 m; and *E. grandidieri* from 1300 to 1880 m. Ten species of Tenrecidae and four Nesomyinae were encountered only in the medium altitude moist evergreen forest zone and six species of these two groups were found in the montane ericoid thicket. Four species were captured in a single elevational zone: *M. brevicaudata* at 480 m, *Oryzorictes hova* at 750 m, *E. myoxinus* at 480 m, and *V. gymnocaudus* at 1880 m. The highest species richness was at 1300 m with nine species of Tenrecidae and three Nesomyinae. The elevational zones with the lowest species richness were at 480 and 1880 m with two species of Tenrecidae and one species of Nesomyinae.

Comparisons are presented between the small mammal species recorded in the Parc National de Marojejy during the 2021 field study described herein and a previous inventory between 4 October and 20 November 1996; the two surveys used the same sites, protocols, and survey dates. During the two survey sessions, the number of individual Tenrecidae captured in the pitfall traps at the five sites were not significantly different. In comparing the two elevational transects, some differences in species captures are notable (number of captured individuals in parentheses): two species captured in 1996 (*M. fotsifotsy*, $n = 1$ and *N. dobsoni*, $n = 8$) were not found in 2021, and *M. taiva* ($n = 5$) was found

during the 2021 survey session but not in 1996. For Nesomyinae rodents, the number of individuals trapped during the two transects was not significantly different at the five sites, but the complete absence in 2021 of *Eliurus majori*, *E. webbi*, and *Gymnuromys roberti*, as well as the presence of *E. myoxinus*, a species not captured in 1996, are noteworthy.

When comparing the results of parallel transects conducted in 1996 and 2021, in the cases of rarely captured species, the differences in general are best considered a product of chance. However, there is evidence of real change in small mammal species present in a given elevational zone and these may be the result of vegetation changes associated with 1) forest regeneration, particularly at lower elevations (480 m), and 2) in other cases associated with climate vicissitudes, specifically violent winds during cyclones or tropical depressions that impact vegetation cover, and other aspects associated with regional warming.

Introduction

Le déséquilibre des écosystèmes globaux et la perte de la biodiversité dans le monde entier sont principalement causés par diverses pressions et menaces anthropiques ainsi que par le changement climatique (Ratajczak *et al.*, 2018 ; Primack & Ratsirarson, 2005 ; WWF, 2020). La destruction des habitats forestiers conduit à la réduction de la surface des forêts naturelles (Saunders *et al.*, 1991). Ainsi, en moins de deux décennies, 80 % des couvertures forestières de Madagascar ont disparu (Moat & Smith, 2007 ; Vieilledent *et al.*, 2018). Cependant, cette île est connue pour sa biodiversité exceptionnelle qui résulte de l'hétérogénéité des paysages avec des écosystèmes uniques et un taux d'endémisme très élevé (Schnitzler, 2015).

Parmi la faune de Madagascar, les mammifères terrestres non-volants natifs et plus de 174 espèces reconnues à Madagascar sont tous endémiques (Goodman, 2022). Le Nord-est de Madagascar abrite une faune remarquable et des écosystèmes très particuliers conservés au sein de plusieurs aires protégées comme la Réserve Spéciale de Manongarivo, le Parc National de la Montagne d'Ambre, la Réserve Spéciale d'Anjanaharibe-Sud et le Parc National de Marojejy. Ces derniers ont fait l'objet de nombreux travaux sur la biologie, l'écologie et la distribution des petits mammifères (Raxworthy & Nussbaum, 1994 ; Goodman *et al.*, 1996 ; Carleton & Goodman, 1998, 2000 ; Goodman & Jenkins, 1998, 2000 ; Goodman & Soarimalala, 2002 ; Soarimalala

& Goodman, 2003 ; Herrera *et al.*, 2020 ; Rasolobera *et al.*, 2021, 2022). Depuis la dernière étude de 1996, malgré un statut de protection au sein du Parc National de Marojejy, l'aire protégée est sujette à de nombreuses menaces comme la déforestation (Patel, 2007 ; Goodman *et al.*, 2018) et d'autres pressions anthropiques comme la collecte sélective des arbres ainsi que la chasse de la faune sauvage. Afin d'évaluer les changements éventuels au sein de ce parc depuis 25 ans, notamment en fonction de l'altitude, pour les micromammifères, nous avons entrepris une nouvelle session d'échantillonnage de sa biodiversité.

Méthodologie

Sites et période d'étude

Ce travail a été mené dans le Parc National de Marojejy, situé dans la partie Nord-est de Madagascar (voir Goodman *et al.*, 2023, dans cette monographie). L'aire protégée possède une superficie d'environ 56 000 ha s'étendant sur un gradient altitudinal allant de la forêt dense humide sempervirente de basse altitude à un fourré éricoïde de montagne dans la zone sommitale à 2130 m d'altitude d'après la classification de Gautier *et al.* (2018). Les piégeages ont été effectués du 2 octobre au 16 novembre 2021 (début de saison chaude et humide). Un total de cinq zones entre 480 et 1880 m d'altitude a été échantillonné (Tableau 1). Les sites ou zones d'échantillonnage, les dates de collecte des données et les coordonnées géographiques sont représentées dans le Tableau 1.

Méthode d'échantillonnage

Les sites d'échantillonnage sont situés à différentes altitudes (450, 750, 1300, 1550 et 1880 m) qui représentent les principales formations végétales connues dans le parc. Les inventaires en 1996 et

en 2021 ont eu lieu pendant la période à laquelle les petits mammifères sont plus actifs (Carleton & Goodman, 2000 ; Goodman & Jenkins, 2000). Des avancées majeures ont eu lieu dans la précision des unités GPS entre 1996 et 2021 et tout au long de cette contribution, les coordonnées et les altitudes enregistrées lors de la recherche sur le terrain de 2021 pour les différents sites sont utilisées.

Deux techniques ont été utilisées pour l'échantillonnage des petits mammifères, qui ont été également adoptées lors de l'inventaire de 1996 sur les mêmes sites. Ce sont les trous-pièges (« pitfalls »), destinés surtout pour capturer les Tenrecidae et les pièges standard (« Sherman » et « National ») pour recenser principalement les Rodentia, qui ont été installés et mis en place pendant sept nuits consécutives dans chaque site.

A chaque site, les trous-pièges sont installés dans trois zones topographiques différentes (vallée, pente et crête) pour échantillonner le maximum de microhabitats. Onze seaux en plastique de 15 l (une profondeur interne de 275 mm, un diamètre à l'ouverture de 290 mm et de diamètre au fond de 220 mm) percés de plusieurs petits trous dans le fond de seaux pour faciliter l'écoulement de l'eau de pluie sont enterrées dans le sol jusqu'à leur bord supérieur. Ces seaux composent une ligne de trous-pièges et ils sont espacés de 10 m l'un de l'autre et sont reliés par une bande en plastique de 110 mm de long et de 0,8 m de large. Cette bande est tendue verticalement sur une hauteur d'environ 0,70 m par des piquets en bois et la partie inférieure couverte d'environ 10 cm de sols et litières pour bloquer le passage des petits mammifères sous le plastique.

Dans chaque site, 100 pièges standard sont placés dont 80 « Sherman » (22,5 x 8,6 x 7,4 cm) et 20 « National » (39,2 x 12,3 x 12,3 cm) avec un ratio d'un « National » pour quatre « Sherman ». Deux lignes de 50 pièges (40 « Sherman » et 10

Tableau 1. Liste des sites d'échantillonnage réalisé fin 2021 dans le Parc National de Marojejy, dates de collecte et coordonnées géographiques. Les noms figurés entre parenthèses indiquent les camps touristiques désignés par Madagascar National Parks, gestionnaire de l'aire protégée.

Site	Date de capture	Altitude (m)	Coordonnées géographiques (°)
Site 1 (Camp Mantella)	4-10 octobre 2021	480	-14.4379 S 49.7757 E
Site 2 (Camp Marojejya)	12-19 octobre 2021	750	-14.4341 S 49.7600 E
Site 3 (Camp Simpona)	21-28 octobre 2021	1300	-14.4367 S 49.7430 E
Site 4	30 octobre-6 novembre 2021	1550	-14.4447 S 49.7426 E
Site 5	8-15 novembre 2021	1880	-14.4467 S 49.7356 E

« National ») sont installées dans chaque site traversant les trois types de microhabitats. Chaque piège est laissé dans un endroit fixe et numéroté séquentiellement en utilisant des rubans fluorescent colorés comme repérage. L'emplacement des pièges est choisi en fonction de la plus forte présomption de capture de petits mammifères, par exemple, sur un tronc d'arbre incliné vivant ou mort, sur une liane, le long d'un bois mort tombé au sol, sous les racines soulevées, au pied des grands arbres, devant un trou ou dans un amas dense de sous-bois. Les pièges standard sont appâtés avec du beurre de cacahuète.

Les deux types de pièges ont été contrôlés deux fois par jour : le matin avant 6 h et dans l'après-midi vers 16 h durant lequel les appâts dans les pièges standard sont renouvelés. Une « nuit-trou-piège » correspond à un seau laissé en place pendant 24 heures et une « nuit-piège » se définit comme un piège ouvert pendant 24 heures.

Manipulation, identification et préservation des animaux capturés

Les individus capturés ont été identifiés à l'aide de leurs caractères externes (Olson *et al.*, 2004 ; Soarimalala & Goodman, 2011 ; Jansa *et al.*, 2019). Quelques individus capturés ont été pris pour des échantillons. Ils sont euthanasiés par dislocation cervicale et conservés en peaux ou en formol à 12,5 %. Les spécimens en fluide sont conservés dans cette solution pendant au moins deux semaines avant d'être rincés à l'eau durant trois jours pour éliminer le formol à l'intérieur du corps. Ensuite, les carcasses sont transférées dans l'éthanol à 70 % pour être conservés en collection comme spécimens de référence et ces derniers sont déposés à la salle de collection de la Mention Zoologie et Biodiversité, Domaine Sciences et Technologie, Université d'Antananarivo et au Field Museum of Natural History, Chicago.

Méthodes d'analyse des données

Taux de capture

Le taux de capture a été calculé dans chaque site, pour les pièges standard et les trous-pièges. C'est le rapport entre le nombre d'individus capturés et le nombre cumulatif de nuits pièges. Comme les efforts de piégeage sont différents entre 1996 et 2021 et pour pouvoir rendre à l'égalité des efforts, le calcul des taux de capture pour la comparaison de ces deux périodes est exprimé en 1000 nuits-pièges, c'est-à-dire, nombre d'individus capturés divisés par le nombre total de nuits-pièges multiplié par 1000.

Abondance relative

La détermination de l'abondance relative a permis de comparer la variation des effectifs d'une espèce d'un site à l'autre. C'est le rapport entre le nombre d'individus d'une espèce capturée dans un site et l'effectif total des individus de toutes les espèces capturées dans ce même site. L'abondance relative a été calculée pour chaque espèce pour chaque type de pièges pour chaque site.

Indice de diversité et équitabilité

L'indice de Shannon-Weaver (H') (Magurran, 1988) a été utilisé pour estimer la diversité spécifique. Cet indice considère à la fois la présence ou l'absence des espèces dans le milieu et leur abondance relative.

$$H' = - \sum_{i=1}^S \left(\frac{n_i}{N} \right) \log \left(\frac{n_i}{N} \right)$$

Avec H' : Indice de diversité spécifique,

n_i : Effectif de l'espèce i ,

N : Effectif total des individus recensés

L'indice d'équitabilité (E) est le rapport de la distribution du nombre d'individus par espèce (index de diversité spécifique H' sur la diversité maximale théorique (S) en logarithme. Sa valeur varie de 0 à 1 : plus l'indice tend vers 1 plus le peuplement est en équilibre ; plus il tend vers zéro, plus la représentation quantitative des espèces varie dans l'échantillon et plus la répartition de certains groupes pourrait être masquée par les espèces dominantes. L'indice d'équitabilité (E) a été calculé pour les espèces capturées dans chaque type de pièges dans chaque site.

$$E = H' / \log_n S$$

Avec E : Equitabilité,

S : Nombre total d'espèces,

H' : Indice de diversité spécifique.

Abondance relative pour chaque ligne des pièges

Durant les deux périodes d'inventaire (1996 et 2021), les mêmes lignes d'itinéraire ont été utilisées pour l'installation des pièges standard. Etant donné que les pièges ont été installés en fonction des microhabitats susceptibles d'être visités par les petits mammifères, la distance entre le début et la fin de chaque ligne de piège ainsi que la distance entre chaque piège a été mesurée. En utilisant les mesures de ces distances, l'abondance relative des espèces de Nesomyinae

capturées sur chaque ligne de piège a été calculée pour comparer les résultats des deux sessions d'échantillonnage. Des analyses de variance (ANOVA) suivi de comparaisons de Scheffé pour les sessions de 1996 et de 2021 ont été employés pour connaître s'il existe ou non des différences d'effectifs de chaque espèce de Tenrecidae capturée par les trous-pièges d'une part, et d'effectifs de chaque espèce de Nesomyinae capturée dans les pièges standard d'autre part dans chaque bande altitudinale.

Résultats

Richesse et composition spécifique altitudinale

Au total, 18 espèces de petits mammifères ont été recensées en 2021 dans le Parc National de Marojejy. Durant l'échantillonnage dans cinq sites, 12 appartiennent à la famille des Tenrecidae (ordre des Afrosoricida) ou tenrecs qui sont tous endémiques de Madagascar ; cinq appartiennent à la famille des Nesomyinae (ordre des Rodentia) ou rongeurs endémiques de Madagascar et une, *Rattus rattus*, appartient à la famille des Muridae (ordre des Rodentia) et est une espèce introduite (Tableau 2).

La richesse spécifique la plus élevée a été observée à 1300 m d'altitude où l'on trouve au total 12 espèces, dont neuf Tenrecidae et trois Nesomyinae. La faible richesse spécifique a été obtenue dans la zone de basse altitude (450-750 m) où seulement sept espèces de petits mammifères ont

été capturées, dont quatre tenrecs et trois rongeurs (Tableau 2).

Les Tableaux 3 et 4 représentent respectivement le taux de capture des petits mammifères terrestres capturés dans les trous-pièges et les pièges standard dans les cinq sites d'échantillonnage. Dans chaque site, un effort de piégeage de 198 nuits de trous-pièges et 600 nuits de pièges standard a été réalisé. Parmi les individus capturés, 95 % de Tenrecidae sont dans les trous-pièges avec un taux de capture élevé de 16,5 % à 1300 m. Cependant, dans les autres zones, ce taux est assez faible, à savoir 7,4 % à 480 m, 6,1 % à 750 m, 11,3 % à 1550 m et 9,5 % à 1880 m. Un individu de Nesomyinae, *Voalavo gymnocaudus*, a été attrapé dans les trous-pièges dans le Site 4 (Tableau 3). En outre, pour les pièges standard, le taux de capture élevé est à 1300 m (7,1 %), tandis que pour les autres zones, ce taux est assez faible, c'est-à-dire, inférieur à 3 %. Pour les Muridae, deux individus de *Rattus rattus* ont été recensés dans ce type de piège à 480 m et à 1880 m. Pour les Tenrecidae, six individus appartenant à quatre espèces ont été capturés dans les pièges standard, à savoir, deux *Microgale brevicaudata*, trois *M. cowani* et un *Nesogale talazaci* (Tableau 4).

Les espèces de Tenrecidae les plus communément trouvées sur le massif sont *Microgale monticola*, *M. principula* et *N. talazaci*. *Microgale monticola* et *M. principula* ont été recensées de 1300 à 1880 m et *N. talazaci* entre 750 et 1880 m

Tableau 2. Liste des espèces recensées dans chaque site dans le Parc National de Marojejy, basée sur toutes les techniques de piégeage. * = espèce introduite à Madagascar ; + = espèce présente et capturée sur chaque site ; - = espèce non-capturée dans le site.

Site			480 m	750 m	1300 m	1550 m	1880 m
Ordre	Famille	Espèces					
Afrosoricida	Tenrecidae	<i>Microgale brevicaudata</i>	+	-	-	-	-
		<i>Microgale cowani</i>	-	-	-	+	+
		<i>Microgale gracilis</i>	-	-	+	+	-
		<i>Microgale gymnorhyncha</i>	-	-	+	-	-
		<i>Microgale longicaudata</i>	-	-	+	-	-
		<i>Microgale monticola</i>	-	-	+	+	+
		<i>Microgale parvula</i>	+	+	+	+	-
		<i>Microgale principula</i>	-	-	+	+	+
		<i>Microgale soricoides</i>	-	-	+	-	+
		<i>Microgale taiva</i>	-	-	+	-	+
		<i>Nesogale talazaci</i>	-	+	+	+	+
		<i>Oryzorictes hova</i>	-	+	-	-	-
		Rodentia	Nesomyinae	<i>Eliurus ellermani</i>	+	+	+
<i>Eliurus grandidieri</i>	-			-	+	+	+
<i>Eliurus minor</i>	+			+	+	+	-
<i>Eliurus myoxinus</i>	+			-	-	-	-
<i>Voalavo gymnocaudus</i>	-			-	-	+	-
Muridae	* <i>Rattus rattus</i>		+	-	-	-	+
Nombre total d'espèces de Tenrecidae capturées par site			2	3	9	6	6
Nombre total d'espèces de Nesomyinae capturées par site			3	2	3	3	1
Nombre total d'espèces de Muridae capturées par site			1	0	0	0	1
Total des petits mammifères endémiques dans chaque site			5	5	12	8	7

Tableau 3. Résultats des captures de petits mammifères sur chaque ligne (L) de trous-pièges dans le Parc National de Marojejy.

Espèce	Sites														
	480 m			750 m			1300 m			1550 m			1880 m		
Ligne de trous-pièges	L1	L2	L3	L4	L5	L6	L7	L8	L9	L10	L11	L12	L13	L14	L15
Nombre de nuits-pièges	77	77	77	77	77	77	77	77	77	77	77	77	77	77	77
Tenrecidae															
<i>Microgale breviaudata</i>	6	5	5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Microgale cowani</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5	2	3	4	-	3
<i>Microgale gracilis</i>	-	-	-	-	-	-	-	2	1	1	-	-	-	-	-
<i>Microgale gymnorhyncha</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-
<i>Microgale longicaudata</i>	-	-	-	-	-	-	1	-	2	-	-	-	-	-	-
<i>Microgale monticola</i>	-	-	-	-	-	5	1	2	2	5	-	1	-	-	-
<i>Microgale parvula</i>	-	-	1	3	-	1	3	-	-	-	1	-	-	-	-
<i>Microgale principula</i>	-	-	-	-	-	-	2	2	-	2	-	1	4	-	4
<i>Microgale soricoides</i>	-	-	-	-	-	-	-	1	1	-	-	-	1	-	1
<i>Microgale taiva</i>	-	-	-	-	-	-	-	4	1	-	-	-	-	-	-
<i>Nesogale talazaci</i>	-	-	-	1	4	4	7	-	2	-	-	3	2	-	1
<i>Oryzorictes hova</i>	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Nesomyinae															
<i>Voalavo gymnocaudus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-
Nombre d'individus de Tenrecidae	6	5	6	4	5	5	18	10	10	10	7	9	12	-	9
Taux de capture des Tenrecidae (%)	7,8	6,5	7,8	5,2	7,8	7,8	23,4	13,0	14,3	13,0	9,1	11,7	16,9	0,0	11,7
Nombre d'individus de Tenrecidae par site	17			14			38			26			21		
Taux de capture des Tenrecidae par site (%)	7,4			6,1			16,5			11,3			9,5		
Nombre d'individus de Nesomyinae par site	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-
Taux de capture des Nesomyinae (%)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1,3	-	-	-
Taux de capture des Nesomyinae par site (%)	0,0			0,0			0,0			0,9			0,0		

Tableau 4. Résultats de capture de petits mammifères dans les pièges standard « Sherman » et « National » suivant les différentes lignes (L) dans le Parc National de Marojejy. * = espèce introduite à Madagascar.

Espèce	Site									
	480 m		750 m		1300 m		1550 m		1880 m	
Ligne de piège standard	L1	L2	L3	L4	L5	L6	L7	L8	L9	L10
Longueur des lignes de pièges (m)	713		632		565		520		557	
Nombre de nuits-pièges	700	700	700	700	700	700	700	700	700	700
Tenrecidae										
<i>Microgale breviaudata</i>	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Microgale cowani</i>	-	-	-	-	-	-	1	1	-	-
<i>Microgale taiva</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
<i>Nesogale talazaci</i>	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-
Nombre d'individus de Tenrecidae	2	-	1	-	-	-	1	1	-	1
Taux de capture des Tenrecidae par site (%)	0,3		0,1		0		0,3		0,1	
Nesomyinae										
<i>Eliurus ellermani</i>	2	-	-	2	1	-	-	-	-	-
<i>Eliurus grandidieri</i>	-	-	-	-	17	10	12	5	6	-
<i>Eliurus minor</i>	1	1	1	-	8	14	1	-	-	-
<i>Eliurus myoxinus</i>	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Voalavo gymnocaudus</i>	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-
Muridae	1	-	-	-	-	-	-	-	-	1
* <i>Rattus rattus</i>										
Nombre d'individus de Nesomyinae (espèces endémiques)	4	1	1	2	26	24	14	5	6	-
Taux de capture des Nesomyinae (%)	0,7		0,4		7,1		2,6		0,9	
Nombre d'individus de Muridae (espèce introduite)	1	-	-	-	-	-	-	-	-	1
Taux de capture des Muridae (%)	0,1		0,0		0,0		0,0		0,1	

d'altitude. Chez les Nesomyinae, *Eliurus ellermani* a été attrapé depuis 480 jusqu'à 1300 m et *E. minor* de 480 à 1550 m : elles sont les plus fréquemment capturées. *Eliurus grandidieri* a été trouvé depuis 1300 jusqu'à 1880 m. Les espèces les plus rarement répertoriées et qui ont une distribution altitudinale limitée sont *M. brevicaudata*, *M. gymnorhyncha*, *M. longicaudata*, *M. taiva* et *Oryzorictes hova* pour le groupe de Tenrecidae et *E. myoxinus* et *Voalavo gymnocaudus* pour les Nesomyinae.

Courbes cumulatives des espèces de Tenrecidae capturées dans les trous-pièges

Les courbes cumulatives d'espèces des Tenrecidae capturées dans les cinq zones d'étude montrent qu'à 750 et à 1550 m, l'apparition d'espèces nouvellement capturées s'arrête à partir de la deuxième nuit de piégeage avec cinq espèces recensées à 750 m et six à 1550 m. A 1300 m le plateau est atteint à la cinquième nuit de piégeage avec huit espèces recensées (Figure 1). Un individu de Nesomyinae, *Voalavo gymnocaudus*, a été capturé dans les trous-pièges.

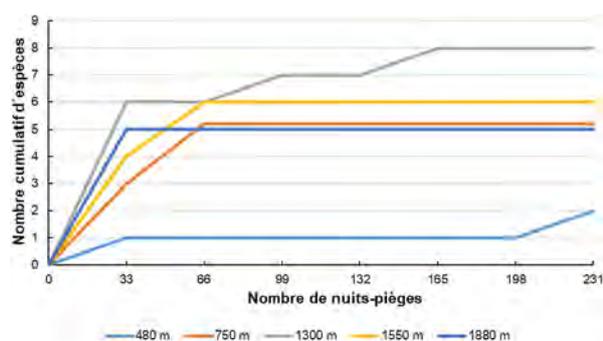


Figure 1. Courbes cumulatives des captures par les trous-pièges des espèces de Tenrecidae dans les cinq sites d'échantillonnages du Parc National de Marojejy.

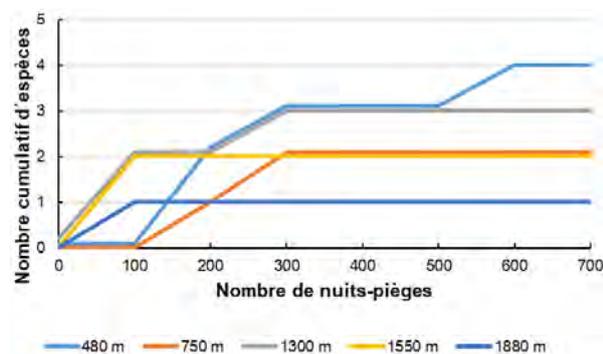


Figure 2. Courbes cumulatives des captures par les pièges standard des espèces de Nesomyinae dans les cinq sites d'échantillonnage du Parc National de Marojejy.

Courbes cumulatives des espèces de Nesomyinae attrapées dans les pièges standard (Sherman et National)

Chez les rongeurs autochtones (Figure 2), l'analyse des courbes cumulatives des espèces de Nesomyinae montre que le plateau est atteint à la sixième nuit de piégeage à 480 m avec un total de trois espèces autochtones. A 750 et à 1300 m, il n'y a plus d'espèces nouvellement enregistrées à partir de la troisième nuit (avec deux espèces pendant 300 nuits-pièges à 750 m, et trois espèces à 1300 m). A 1550 m, il n'y a plus d'espèces nouvellement trouvées après la capture des deux espèces dès la première nuit. Il en est de même pour le site de 1880 m après la capture de la seule espèce recensée de la zone à la première nuit. Quelques individus de Tenrecidae, *Microgale brevicaudata*, *M. cowani*, *M. taiva* et *Nesogale talazaci*, ont été eus dans les pièges standard.

Abondance relative

Le Tableau 5 présente l'abondance relative des espèces capturées par trous-pièges et pièges standard dans chaque site. La dominance de *Microgale brevicaudata* est importante à 480 m avec un pourcentage élevé à 95 %. A 750 m, parmi les trois espèces (*M. parvula*, *Nesogale talazaci* et *Oryzorictes hova*) recensées, *N. talazaci* représente une abondance élevée qui est de 71 %. Sur les neuf espèces de Tenrecidae trouvées à 1300 m, deux, *M. monticola* et *N. talazaci*, sont assez abondantes avec un taux de capture supérieur à 20 %. A 1550 m, *M. cowani* représente un taux d'abondance plus élevé de 37 % parmi les six espèces capturées. A 1880 m, *M. cowani* et de *M. principula* présentent les taux de capture les plus élevés, respectivement 34,8 % et 38,1 %.

Parmi les espèces de la famille des Nesomyinae dans les pièges standard, *Eliurus ellermani* et *E. minor* sont les plus abondants à 480 m, avec un taux d'abondance de 40 %. *Eliurus myoxinus* qui est fréquemment trouvé dans les forêts sèches est aussi présent dans ce site mais avec un faible taux d'abondance. A 750 m, *E. ellermani* est toujours abondant avec un taux de capture de 67 %. Entre 1300 et 1880 m, *E. grandidieri* est nettement abondant avec un taux supérieur à 50 %, contrairement aux autres espèces comme *E. ellermani* (2 %) et *Voalavo*

Tableau 5. Abondance relative des petits mammifères capturés dans les trous-pièges et les pièges standard dans chaque site d'échantillonnage du Parc National de Marojejy. * = espèce introduite à Madagascar.

Espèce	Sites				
	480 m	750 m	1300 m	1550 m	1880 m
Trous-pièges					
Tenrecidae					
Nombre des nuits-pièges	231	231	231	231	231
<i>Microgale brevicaudata</i>	94,7	-	-	-	-
<i>Microgale cowani</i>	-	-	-	37,0	34,8
<i>Microgale gracilis</i>	-	-	7,9	11,1	-
<i>Microgale gymnorhyncha</i>	-	-	2,6	-	-
<i>Microgale longicaudata</i>	-	-	7,9	-	-
<i>Microgale monticola</i>	-	-	21,0	25,9	4,3
<i>Microgale parvula</i>	5,3	26,7	7,9	3,7	-
<i>Microgale principula</i>	-	-	10,5	11,5	38,1
<i>Microgale soricooides</i>	-	-	5,3	-	13,0
<i>Microgale taiva</i>	-	-	13,1	-	4,76
<i>Nesogale talazaci</i>	-	71,4	23,7	11,5	14,3
<i>Oryzorictes hova</i>	-	6,7	-	-	-
Pièges standard					
Nesomyinae					
Nombre des nuits-pièges	700	700	700	700	700
<i>Eliurus ellermani</i>	40,0	66,7	2,0	-	-
<i>Eliurus grandidieri</i>	-	-	54,0	94,4	100,0
<i>Eliurus minor</i>	40,0	33,3	44,0	5,5	-
<i>Eliurus myoxinus</i>	20,0	-	-	-	-
<i>Voalavo gymnocaudus</i>	-	-	-	5,5	-
Muridae					
* <i>Rattus rattus</i>	20,0	-	-	-	16,7

gymnocaudus (5,5 %). Seul *E. minor* fait exception à 1300 m (44 %). L'espèce introduite, *Rattus rattus*, a été recensé à 480 et à 1880 m mais avec un taux d'abondance plutôt faible.

Indices de diversité et d'équitabilité

Les valeurs de l'indice de diversité biologique de Shannon-Weaver H' présentent un net écart entre les cinq zones d'étude des Tenrecidae (Tableau 6). La valeur la plus faible est de 0,21 à 480 m où seulement deux espèces ont été capturées, alors qu'à 1300 m, neuf espèces ont été recensées avec un indice de 2,23. Pour les Nesomyinae, l'indice de Shannon le plus élevé a été trouvé à 480 m avec trois espèces recensées ($H' > 1$), tandis qu'à 1880 m la richesse spécifique et l'abondance sont assez faibles avec une seule espèce capturée ($H' < 1$). Quant à l'équitabilité, un net écart a été constaté entre le cinq zones d'altitude, c'est-à-dire, la valeur la plus élevée ($E = 0,93$) a été observée à 1300 m pour les Tenrecidae. Pourtant, l'équitabilité la plus élevée ($E > 0,91$) a été trouvée à 480 et 750 m pour les Nesomyinae. La répartition des individus au sein de chaque espèce de Tenrecidae et de Nesomyinae est ainsi plus en équilibre et plus homogène ($E > 0,91$) dans ces bandes d'altitudes inférieures.

Tableau 6. Indices de diversité (ID) spécifique de Shannon (H') et indices d'équitabilité (E) dans les cinq sites d'échantillonnage chez les Tenrecidae et les Nesomyinae dans le Parc National de Marojejy.

ID	Sites				
	480 m	750 m	1300 m	1550 m	1880 m
Tenrecidae					
H'	0,21	1,02	2,23	1,44	1,62
E	0,30	0,73	0,93	0,80	0,83
Nesomyinae					
H'	1,32	0,63	0,77	0,51	0,41
E	0,95	0,91	0,70	0,47	0,59

Comparaison des résultats d'échantillonnage des petits mammifères dans le Parc National de Marojejy en 1996 et 2021

Les Figures 3 (trous-pièges) et 4 (pièges standard) présentent la comparaison des taux de capture des espèces recensées de Tenrecidae et de Nesomyinae pendant les transects altitudinaux de 1996 et de 2021 sur le versant Est du Parc National de Marojejy, réalisés durant les mêmes périodes, en utilisant les mêmes types de pièges et efforts de piégeage.

Premièrement, les données collectées durant les deux sessions d'échantillonnage espacées de 25 ans montrent une différence entre les espèces des Tenrecidae trouvées (Figure 3). Par exemple, à 480 m, deux espèces de cette famille sont capturées en 2021 (*Microgale brevicaudata* et *M. parvula*) et en 1996, *Oryzorictes hova* est la troisième espèce qui

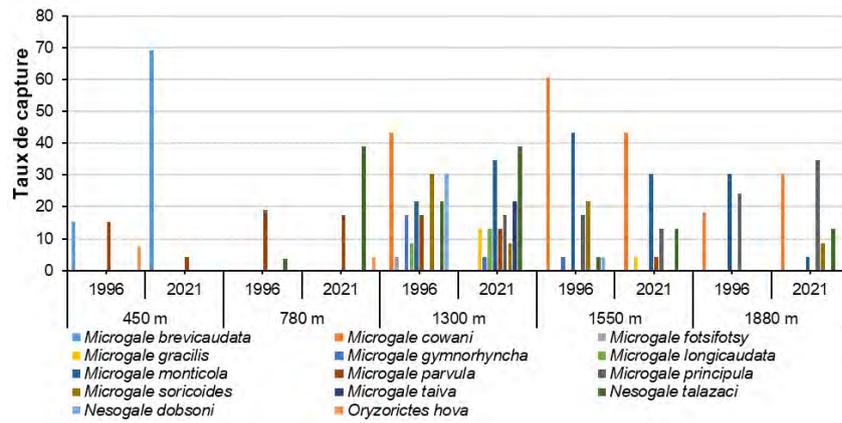


Figure 3. Taux de capture des Tenrecidae par les trous-pièges dans les cinq zones d'échantillonnage du Parc National de Marojeiy durant les deux sessions de 1996 et de 2021.

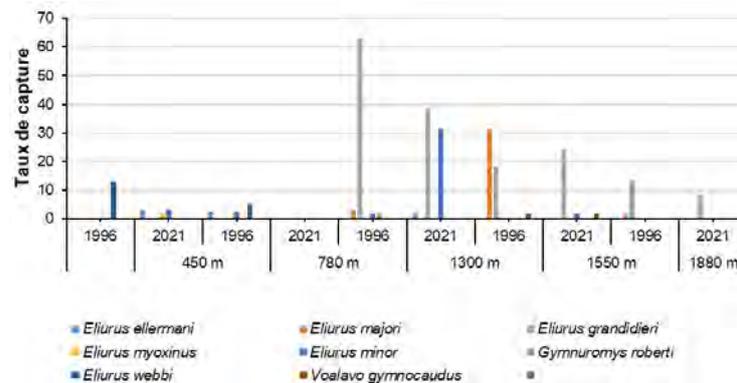


Figure 4. Taux de capture des Nesomyinae par les pièges standard dans les cinq zones d'échantillonnage du Parc National de Marojeiy durant les deux sessions de 1996 et de 2021.

s'ajoute à ces deux espèces pour ce site. A 750 m, deux espèces de Tenrecidae (*M. parvula* et *Nesogale talazaci*) sont capturées dans les trous-pièges en 1996, alors que trois espèces sont recensées en 2021 (*M. parvula*, *N. talazaci* et *Oryzorictes hova*). A 1300 m d'altitude, trois espèces (*M. cowani*, *M. fotsifotsy* et *N. dobsoni*) présentes en 1996 sont trouvées en 2021, par contre, *M. gracilis*, *M. principula* et *M. taiva* sont absentes en 1996 mais répertoriées en 2021. A 1550 m, *M. gracilis* et *M. parvula* n'ont pas été recensés en 1996 et *M. gymnorrhyncha*, *M. soricoides* et *N. dobsoni* ont été absents en 2021. A 1880 m, en plus de *M. cowani*, *M. monticola* et *M. principula* trouvés en 1996, *M. soricoides* et *N. talazaci* s'ajoutent à la liste des espèces. Toutefois, le test ANOVA avec les comparaisons de Scheffé montre que la différence n'est pas significative entre les effectifs de chaque espèce capturée lors des deux sessions d'échantillonnage ($F = 4,19$, $ddf = 0,35$, $P > 0,05$). Il est important de mentionner que *Setifer setosus* et *Tenrec ecaudatus* sont présents depuis 480 jusqu'à 750 m en 1996, alors qu'ils ne sont pas capturés ni par les trous-pièges ni par les

pièges standard mais seulement observés pendant le travail mené en 2021.

Deuxièmement, pour les espèces de Nesomyinae capturées dans les pièges standard (Figure 4), un total de neuf espèces est recensé durant les deux périodes de piégeages (1996 et 2021). Certaines différences existent entre les deux sessions pour chaque site en ce qui concerne la longueur des lignes de pièges, la distance moyenne entre les pièges, le nombre de pièges placés au-dessus du sol et la hauteur moyenne des pièges placées au-dessus du sol (Tableau 7). Il est à noter aussi que sur une base d'une étude taxonomique effectuée par Jansa *et al.* (2019), la population septentrionale d'*Eliurus tanala*, un nom qui a été utilisé par Carleton et Goodman (2000) pour les données de 1996, a été placée dans *E. ellermani*.

A 480 m, une seule espèce de Nesomyinae (*E. webbi*) est recensée en 1996, tandis qu'en 2021, trois espèces (*E. ellermani*, *E. minor* et *E. myoxinus*) sont trouvées. D'après le test de Scheffé, les effectifs observés dans la zone pendant les deux sessions d'échantillonnage ne sont pas significativement différents ($F = 13,01$, $ddl = 3,33$, $P > 0,05$). A 750 m,

Tableau 7. Résumé des sessions et des dates d'échantillonnage dans le Parc National de Marojejy, les différents sites d'échantillonnage, la longueur des lignes de pièges, la distance moyenne entre les pièges, le nombre et la hauteur moyenne des pièges au-dessus du sol des lignes de pièges standard installées dans chaque site durant les deux sessions d'inventaires de 1996 et 2021 (chacune avec 100 pièges). Certaines des désignations d'élévation pour les zones de transect présentées dans Goodman (2000) n'ont pas de précision disponible en 2021. Lorsqu'il existe des différences notables entre les altitudes de 1996 et 2021, les valeurs de 1996 sont présentées entre parenthèses.

Date	Session d'échantillonnage									
	1996					2021				
Site	5 – 12 octobre 1	15 – 23 octobre 2	26 octobre – 1 novembre 3	6 – 12 novembre 4	13 – 19 novembre 5	3 – 10 octobre 1	12 – 20 octobre 2	21 – 27 octobre 3	30 octobre – 5 novembre 4	8 – 14 novembre 5
Altitude (m)	480 (450)	750 (775)	1300 (1325)	1550 (1625)	1880 (1875)	480	750	1300	1550	1880
Longueur des lignes de pièges (m)	795	575	575	385	540	713	632	565	520	557
Distance moyenne entre les pièges (m)	7,9 ± 4,96 (1-21)	5,8 ± 3,20 (2-16)	5,9 ± 4,26 (1-26)	3,9 ± 2,34 (1-9)	5,6 ± 3,50 (1-20)	7,7 ± 4,62 (1-22)	6,9 ± 4,72 (1-24)	5,2 ± 3,21 (1-18)	4,2 ± 2,63 (1-17)	3,3 ± 2,26 (1-9)
Nombre de pièges au-dessus du sol	31	29	33	28	8	23	25	23	32	15
Hauteur moyenne des pièges au-dessus du sol (m)	1,3 ± 0,58 (0,2-2,5)	1,6 ± 0,28 (0,2-2,5)	1,7 ± 0,71 (0,5-3,0)	1,7 ± 0,65 (0,2-3,0)	1,3 ± 0,62 (0,2-2,0)	1,8 ± 0,60 (0,7-3,0)	1,5 ± 0,49 (0,5-2,0)	1,6 ± 0,64 (0,4-3,0)	1,4 ± 0,63 (0,2-2,0)	1,4 ± 0,68 (0,6-2,5)

trois espèces de Nesomyinae (*E. minor*, *E. ellermani* et *E. webbi*) sont capturées en 1996 contre deux (*E. ellermani* et *E. minor*) en 2021. A 1550 m, *E. ellermani* qui n'a pas été recensé en 1996 vient d'élargir la liste des espèces de ce site. Le test de Scheffé confirme qu'il n'y a pas de différence significative entre les effectifs capturés dans le site lors des deux périodes d'échantillonnage ($F = 13,24$, $ddl = 5,55$, $P > 0,05$). Il est surprenant de remarquer l'absence de *E. webbi* et de *E. majori* en 2021, alors qu'en 1996, un nombre élevé, respectivement 13 et 21 individus sont trouvés. De même, *Gymnuromys roberti* n'est pas capturé dans tous les sites d'étude en 2021 mais en 1996, il n'est représenté que par un seul individu. Les résultats du test montrent qu'il n'y a pas de différence significative entre les effectifs dans le site durant les deux périodes d'inventaires ($F = 13,46$, $ddl = 7,77$, $P > 0,05$). A 1550 m, deux espèces de Nesomyinae (*E. grandidieri* et *Voalavo gymnocaudus*) sont capturées lors de ces deux périodes. Dans ce même site, l'absence d'*E. minor* en 1996 et *E. majori* en 2021 a été remarquée. Il est à noter que *G. roberti*, recensée à 1300 m, a été présente lors de la session d'inventaire de 1996 mais il n'a jamais été capturé en 2021. Les résultats du test montrent que les effectifs d'espèces capturés dans le site ne sont pas significativement différents ($F = 14,13$, $ddl = 1,44$, $P > 0,05$).

Abondance relative des Nesomyinae par rapport à la longueur de la ligne des pièges standard

L'abondance relative de chaque espèce de Nesomyinae par rapport à la longueur de la ligne de

pièges standard dans les cinq sites étudiés pendant les deux sessions de 1996 et de 2021 est présentée dans le Tableau 8. Il est important de préciser ici que le nombre de nuit-pièges durant les deux sessions d'inventaires est identique et les différents paramètres de l'emplacement des pièges sont présentés dans le Tableau 7.

Eliurus webbi est la seule espèce capturée à 480 m en 1996, tandis qu'en 2021, trois espèces ont été capturées à cette altitude, notamment *E. ellermani* (40,0 %), *E. minor* (40,0 %) et *E. myoxinus* (20,0 %), qui sont largement arboricoles. Pour cette zone, il n'y a pas de différence entre la longueur de la ligne, à savoir 795 m en 1996 et 713 m en 2021. Par contre, le nombre de pièges au-dessus du sol a une différence assez importante de 31 en 1996 contrairement au 23 en 2021. Cependant, la distance moyenne inter-piège est très proche (de 7,9 m en 1996 et 7,7 m en 2021). A 750 m, parmi les trois recensées en 1996, seule *E. webbi* présente un taux d'abondance élevée (50,0 %), tandis qu'en 2021, *E. ellermani* a une abondance élevée (66,6 %) sur une ligne de pièges plus longue de 632 m par rapport à 575 m (25,0 %) en 1996 avec une distance inter-piège de 5,8 m en 1996 et de 6,9 m en 2021. Le nombre de pièges au-dessus du sol est à peu près le même pendant les deux périodes d'inventaires à savoir, 29 pièges en 1996 et 23 en 2021. Parmi les espèces de Nesomyinae trouvées à 1300 m, la dominance de *E. grandidieri* est notable avec un taux d'abondance supérieur à 91,7 % en 1996, contrairement au taux de 59,1 % par rapport à ceux des autres espèces de rongeurs capturées dans la zone. Pour ce site, la longueur des lignes de pièges

Tableau 8. Abondance relative de chaque espèce de Nesomyinae par rapport à la longueur de ligne de pièges dans chaque site durant les deux sessions d'échantillonnages 1996 et 2021 dans le Parc National de Marojejy.

Abondance relative par mètres de ligne de pièges (%)										
Site et session d'échantillonnage	Site 1 (480 m)		Site 2 (750 m)		Site 3 (1300 m)		Site 4 (1550 m)		Site 5 (1880 m)	
	1996	2021	1996	2021	1996	2021	1996	2021	1996	2021
Longueur des lignes de pièges (m)	795	713	575	632	575	565	385	520	540	557
Espèce										
Nesomyinae										
<i>Eliurus ellermani</i>	-	40,0	25,0	66,7	-	2,3	-	-	-	-
<i>Eliurus grandidieri</i>	-	-	-	-	91,7	59,1	35,5	89,5	88,9	100,0
<i>Eliurus majori</i>	-	-	-	-	4,2	-	61,3	-	11,1	-
<i>Eliurus minor</i>	-	40,0	25,0	33,3	2,1	38,6	-	5,3	-	-
<i>Eliurus myoxinus</i>	-	20,0	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Eliurus webbi</i>	100,0	-	50,0	-	-	-	-	-	-	-
<i>Gymnuromys roberti</i>	-	-	-	-	2,1	-	-	-	-	-
<i>Voalavo gymnocaudus</i>	-	-	-	-	-	-	3,2	5,3	-	-

et la distance moyenne entre les pièges sont très proches pendant les deux périodes d'inventaires. Par contre, le nombre de pièges placés au-dessus et au niveau du sol est différent, avec 33 pièges en 1996 et 23 en 2021. A 1550 m, en 1996, le taux d'abondance élevé (61,3 %) est observé chez *E. majori* sur le long de 385 m de ligne de piège avec 28 pièges au-dessus du sol, alors qu'en 2021, le taux d'abondance d'*E. grandidieri* est plus élevé (89,5 %) sur une ligne plus longue de 520 m avec 32 pièges au-dessus du sol. Pour ce site, la distance moyenne entre les pièges est très proche. A 1880 m, l'abondance d'*E. grandidieri* est remarquable pour les deux périodes, à savoir, 88,9 % en 1996 et 100 % en 2021 par rapport aux quatre autres espèces capturées dans la zone. La longueur des lignes de pièges est similaire mais la distance moyenne entre les pièges est différente. Le nombre de pièges au-dessus du sol pendant les deux périodes d'inventaire est différent de huit pièges en 1996 et 15 en 2021.

Discussion

Diversité spécifique des petits mammifères

Le Parc National de Marojejy est l'une des aires protégées les plus riches en faune de Madagascar (Goodman *et al.*, 2018). Pour les petits mammifères terrestres, 21 espèces de Tenrecidae et 10 espèces de rongeurs Nesomyinae existent dans le parc. Durant la présente étude, 17 espèces endémiques dont 12 espèces de Tenrecidae, cinq de rongeurs (Nesomyinae) et une introduite (Muridae) ont été inventoriées pendant la fin de la saison froide et sèche et le début de la saison chaude et humide (2 octobre - 16 novembre 2021). Ce résultat montre que cette richesse spécifique est un peu plus faible que celle répertoriée en 1996 dans les mêmes sites d'échantillonnage (13 espèces de Tenrecidae, sept Nesomyinae et une Muridae en 1996). Les différences observées entre ces deux sessions de captures peuvent résulter de plusieurs causes telles que les conditions météorologiques, les modifications du milieu ou les aléas des captures qui seraient à l'origine de ces différences. Concernant les espèces de Tenrecidae capturées, avec un effort d'échantillonnage de 1155 nuits trous-pièges, l'absence de *Microgale fotsifotsy* et *Nesogale dobsoni* lors de cette session d'inventaire a été remarquée. Ces deux espèces ont été notées dans l'aire protégée en 1996 avec un seul individu recensé pour *M. fotsifotsy* et huit individus pour *N. dobsoni* entre 1300 et 1550 m (Goodman *et al.*, 2000). *Nesogale dobsoni* a aussi été inventorié sur le versant Est et

Ouest d'Anjanaharibe-Sud et *M. fotsifotsy* sur le versant Est et Nord-ouest de Marojejy (Goodman & Jenkins, 1998, 2000). *Microgale gracilis* (avec quatre individus capturés) et *M. taiva* (avec cinq individus capturés) sont des espèces nouvellement recensées sur le gradient altitudinal de Marojejy lors de cette étude. Ces espèces sont aussi connues sur le Massif d'Anjanaharibe-Sud (Goodman & Jenkins, 1998).

D'autre part, pour les espèces de Nesomyinae, avec un effort de piégeage de 3500 nuits-pièges réalisés dans les cinq sites, *Eliurus majori*, *E. webbi* et *Gymnuromys roberti* ont été absents lors de cet inventaire. Or, la présence de ces trois espèces dans l'aire protégée et à Anjanaharibe-Sud a été mentionnée par Carleton et Goodman (1998, 2000). En 2021 un seul individu de *E. myoxinus* a été capturé mais aucun n'a été recensé en 1996. Cette espèce a aussi été trouvée lors du transect sur le versant Nord-ouest du Parc National de Marojejy à 800 m d'altitude en 2001 et 2002 (Soarimalala & Goodman, 2003).

Effort de piégeage et choix des pièges

Les deux méthodes de piégeage utilisées ici sont complémentaires car une espèce de rongeur de la famille des Nesomyinae (*Voalavo gymnocaudus*) a été capturée par les trous-pièges qui sont principalement utilisés pour les Tenrecidae. Ceci est sûrement dû à la taille et à l'âge de l'animal qui est petite et il n'arrive pas ainsi à sortir du seau. De même, les pièges habituellement dédiés à la capture des rongeurs (Sherman et National) ont permis d'attraper quatre espèces de Tenrecidae (*Microgale brevicaudata*, *M. cowani*, *M. taiva* et *Nesogale talazaci*) qui ont été aussi piégés au cours de l'inventaire (Tableau 4). En tant qu'insectivores, ces espèces ne sont pas sûrement attirées par le beurre de cacahuète mais par les insectes attirés par ce type d'appât comme les cas observés dans d'autres pays africains (Nicolas & Colyn, 2006).

L'analyse des courbes cumulatives des espèces de Tenrecidae et de Nesomyinae capturées par les trous-pièges a montré que le plateau n'est pas atteint. Ceci peut être expliqué par les conditions météorologiques (comme la température et l'humidité) du milieu pendant laquelle les échantillonnages ont été réalisés. L'enregistrement des données météorologiques durant l'inventaire montre que six jours de pluie ont été enregistrés à 480 m avec un taux de précipitation moyenne de 1 mm et une température moyenne qui varie de 14,3 à 25,3 °C (voir Goodman *et al.*, 2023, dans cette monographie).

A l'inverse, neuf jours de pluie ont eu lieu à 750 m avec un taux de précipitation moyenne de 11,1 mm et une température moyenne variant de 14,1 à 21,9 °C. A 1300 m, le taux de précipitation moyenne est de 8,7 mm et la température moyenne varie de 13,3 à 19,2 °C durant cinq jours. Il est alors fort probable que le nombre d'individus capturés augmente après une forte pluie pendant l'échantillonnage dans ces sites. Il est aussi possible que les petits mammifères sont plus actifs durant la saison des pluies étant donné qu'il s'agit des animaux qui ont des moeurs nocturnes, le temps nuageux et pluvieux pourrait réduire les risques de prédation (Brown *et al.*, 1988 ; Stokes *et al.*, 2001).

Espèce introduite

En se basant sur l'effort d'échantillonnage de 500 nuits-pièges, l'effectif de *Rattus rattus*, une espèce introduite à Madagascar, recensé dans le parc pendant les sessions d'inventaire sur le versant Sud-est du Parc National de Marojejy de 1996 et 2021 est présenté dans le Tableau 9. Parmi les six individus de cette espèce recensés en 1996, quatre sont trouvés en moyenne altitude (de 1300 à 1550 m), alors qu'en 2021, un seul a été capturé en basse altitude, à 480 m et un autre dans le fourré éricoïde de montagne, à 1880 m. Ces résultats sont à peu près identiques à ceux des études d'inventaire menées par Soarimalala et Goodman (2003) sur le versant Nord-ouest du parc avec les huit individus recensés dont sept sont dans la forêt de transition entre dense humide sempervirente de basse altitude (à 810 m) et un seul dans la forêt dense humide sempervirente de moyenne altitude (à 1175 m). Pourtant, comparé à l'inventaire de la forêt de Betaolana, aujourd'hui connue sous le nom de Réserve de Ressources Naturelles du Corridor Marojejy—Anjanaharibe-Sud—Tsaratanàna-Sud ou COMASTA-Sud, avec un même effort de piégeage de 500 nuits-pièges réalisées en octobre et novembre 1999, le nombre d'individus de *R. rattus* capturés dans ce couloir forestier est nettement supérieur à celui de Marojejy avec un total de 24 individus dans la forêt de transition entre dense humide sempervirente de basse et de moyenne altitude (à 875 m) et quatre dans la forêt dense humide sempervirente de moyenne altitude (à 1200 m). Sur le versant Est d'Anjanaharibe-Sud, 57 individus de *R. rattus* ont été recensés (trois à 875 m, six à 1260 m, 45 à 1550 m et trois à 1950 m) ; en revanche, un seul individu a été capturé sur le versant Ouest.

En se basant sur l'effectif de *R. rattus* recensé dans les trois sites d'étude et les différents types de forêt, la densité des rats à Marojejy est plus faible que celles de Betaolana et du versant Est d'Anjanaharibe-Sud, surtout à 1550 m d'altitude. Étant donné qu'il s'agit des écosystèmes aux caractéristiques similaires, cette distribution inégale de *R. rattus* qui a pourtant une facilité d'adaptation élevée sur les massifs reste toujours équivoque. Des recherches plus approfondies sont requises pour élucider cette situation floue. De plus, l'abondance de cette espèce dans ces milieux peut être considérée comme un indicateur de dégradation de la forêt et elle est en relation avec les activités anthropiques. Il est d'ailleurs rapporté que cette espèce a une facilité d'adaptation dans une formation forestière et est aussi un réservoir de la bactérie de la peste (Ramasinghazana *et al.*, 2022). Étant donné que *R. rattus* utilise la même niche écologique que les espèces endémiques, cette abondance élevée pourrait avoir des impacts négatifs sur ces dernières.

Comparaison des résultats des échantillonnages réalisés en 1996 et en 2021 et changement à travers le temps

Tenrecidae

À part la durée de piégeage, la méthode de capture dans les cinq zones durant les deux sessions de piégeage de 1996 et de 2021 a été standardisée. À l'aide des trous-pièges, 13 espèces de *Tenrecidae* ont été capturées en 1996, tandis que 12 sont en 2021. Un changement de la distribution des certaines espèces suivant l'altitude a été remarquée. D'abord, des espèces trouvées en altitudes plus basses à 480 et 750 m en 1996 ont été recensées dans la ou les bandes altitudinales supérieures en 2021. Par exemple, *Microgale cowani* n'a pas pu être trouvé à 1300 m en 2021 par rapport en 1996. Quant à *M. parvula*, sa distribution a été notée entre 480 et 1300 m en 1996 mais elle s'étend jusqu'en 1550 m en 2021. Pour *M. soricoïdes*, la limite supérieure a été à 1300 m en 1996 et en 2021, il a été recensé jusqu'à 1880 m. *Nesogale talazaci* capturé entre 780 et 1550 m en 1996 a été aussi trouvé en 1880 m en 2021. D'autres espèces n'ont pas été observées qu'en altitudes plus basses, à savoir *M. gymnorhyncha* qui a été piégé à 1550 m en 1996 et en 2021, la limite inférieure est à 1300 m. Ainsi, *M. principula*, recensé entre 1550 et 1880 m en 1996 a été trouvé à 1300 m en 2021.

Tableau 9. Nombre d'individus de *Rattus rattus* capturés sur le versant Sud-est et Nord-ouest du Parc National de Marojeiy, à Betaolana et sur le versant Est et Ouest d'Anjanaharibe-Sud.

Site et année d'étude	Marojeiy			
	Versant Sud-est		Versant Nord-ouest	
Types de forêt et altitude (m)	1996 (Soarimalala & Goodman, 2003)	2021	2001 (Soarimalala & Goodman, 2003)	
	Forêt dense humide sempervirente de moyenne altitude (1300-1550 m, 3 Oct-13 Nov)	Forêt dense humide sempervirente de basse altitude (480 m, 3-10 Oct)	Fourré éricoïde de montagne (1880 m, 8-14 Nov)	Forêt de transition entre dense humide sempervirente de moyenne altitude (1175 m, 22-30 Oct) (810 m, 13-22 Nov)
Nombre de nuit-pièges	500	500	500	500
Nombre d'individus de <i>Rattus rattus</i> capturés	4	1	1	7
Site et année d'étude	Betaolana (1999, Soarimalala & Goodman, 2003)			
Types de forêt et altitude (m)	Forêt de transition entre dense humide sempervirente de basse et de moyenne altitude (875 m, 7-15 Oct)			
Nombre de nuit-pièges	500			
Nombre d'individus de <i>Rattus rattus</i>	20			
Site et année d'étude	Anjanaharibe-Sud (1994 et 1999)			
Types de forêt et altitude (m)	Versant Est (Goodman & Carleton, 1998)		Versant Ouest (Soarimalala & Goodman, 2003)	
	Forêt de transition entre dense humide sempervirente de basse et de moyenne altitude (875 m, 16-31 Oct)	Forêt dense humide sempervirente de moyenne altitude (1260 m, 1-14 Nov)	Fourré éricoïde de montagne (1950 m, 23-30 Nov)	Forêt dense humide sempervirente de moyenne altitude (1200 m, 25 Oct-3 Nov)
Nombre de nuit-pièges	3	500	3	500
Nombre d'individus de <i>Rattus rattus</i> capturés	3	6	45	1
			3	1

Rongeurs

Comme chez les Tenrecidae, les méthodes utilisées pour capturer les rongeurs, sont les mêmes en 1996 et 2021. Quelques espèces de Nesomyinae étendent leur distribution altitudinale. Par exemple, *Eliurus ellermani* a été trouvé à 780 m d'altitude en 1996 et entre 450 et 1300 m en 2021. *Eliurus minor* qui a été répertorié en 1996 entre 780 et 1300 m et entre 450 et 1500 m en 2021. Les causes de ce modèle de répartition altitudinale sont difficiles à discerner, mais il se peut aussi que c'est l'effet du hasard. Dans d'autres cas, il n'y a pas eu de différence dans la répartition altitudinale de certaines espèces entre les deux inventaires ; par exemple, *E. grandidieri* est toujours recensé entre 1300 et 1880 m et *Voalavo gymnocaudus* à 1550 m.

Pour la famille des Muridae, spécifiquement *Rattus rattus*, capturé dans les cinq sites durant les deux sessions d'inventaires de 1996 et de 2021 (Tableau 9), un léger changement sur la distribution de cette espèce le long du transect a été observé, mais le taux de capture est toujours faible. En 1996, trois individus ont été recensés à 1300 m et un individu à 1625 m, tandis qu'en 2021, un seul individu a été capturé à 480 et un autre à 1880 m. Les effectifs de *R. rattus* recensés sur les versants Sud-est (1996 et 2021) et Nord-ouest (2001) du Parc National de Marojejy sont similaires. Cependant, en comparant ces effectifs à ceux de la forêt de Betaolana et du versant Ouest d'Anjanaharibe-Sud (Soarimalala & Goodman, 2003), il se trouve que l'effectif de *R. rattus* capturé dans le parc est nettement plus faible.

Gradient altitudinal et diversité

Dans différentes zones des tropiques de l'Ancien Monde et sur le long de transects montagnards où il y a des petits mammifères, il a été constaté que ces animaux ont souvent une diversité maximale aux moyennes altitudes. Cette observation a été qualifiée de « mid-elevation bulge » ou « mid-domain effect », bien qu'il existe de nombreuses exceptions à cet axiome (Camacho-Sanchez *et al.*, 2019). Plusieurs explications ont été présentées pour expliquer le « mid-elevation bulge », y compris le gradient d'altitudes des variables météorologiques (température et précipitation) et les modèles de productivité primaire (Rahbek, 1995 ; Heaney, 2001).

Les résultats obtenus sur le Massif de Marojejy montrent que la diversité des petits mammifères est élevée aux moyennes altitudes entre 1300 et 1500 m et ce modèle est aussi observé dans différents autres

massifs de Madagascar (Soarimalala & Goodman, 2003 ; Soarimalala *et al.*, 2001, 2007). En se basant sur des données météorologiques disponibles sur plusieurs années concernant les modèles de répartition de températures et de précipitations à proximité des cinq sites étudiés (Marline *et al.*, 2023, dans cette monographie), une stabilité des précipitations a été constaté tout au long de l'année dans la zone de moyenne altitude qui n'a pas subi aucune période sèche prononcée, ce qui pourrait favoriser la productivité. Selon nous, il est fort possible que cela pourrait être une explication plausible pour comprendre le « mid-elevation bulge » chez les petits mammifères sur les massifs de Madagascar.

Différences entre les répartitions altitudinales d'espèces de petits mammifères en 1996 et 2021

De nombreux aspects sur les méthodes de piégeage ont été respectés enfin d'avoir des données comparables sur les travaux d'inventaires suivant les transects altitudinaux des petits mammifères en 1996 et en 2021 dans le Parc National de Marojejy, y compris les périodes et le calendrier des travaux, les types de pièges et l'effort de piégeage. En utilisant des méthodes similaires, certaines différences ont été trouvées entre les deux périodes d'inventaires de 1996 et de 2021, surtout chez les rongeurs endémiques Nesomyinae.

Dans les cas où la différence concerne la présence des deux individus de plus ou de moins d'une espèce pour un site, il serait mieux de ne pas tenir compte cette différence pour ne pas avoir une conclusion hâtive en rapport avec les facteurs de changement. Elle peut aussi s'expliquer probablement par le hasard, plutôt que par l'influence de certains facteurs abiotiques ou biotiques prépondérants. C'est le cas lorsque les résultats de présence de certaines espèces dans une zone d'étude donnée sont comparés, comme la présence ou l'absence de *Eliurus ellermani* et de *E. myoxinus*.

Des différences notables ont été trouvées entre les nombres d'espèces présentes et les taux de capture des deux relevés dans les formations forestières de basse altitude. Le plus remarquable est le cas de *E. webbi*, pour lequel neuf individus ont été capturés en 1996 à 480 m et quatre à 750 m (Carleton & Goodman, 2000), alors qu'aucun individu n'a été trouvé en 2021. Cette différence n'est pas probablement liée au changement d'habitat car des analyses du changement de la végétation montrent que peu de perte d'habitat dans la forêt humide

sempervirente de basse altitude a été constatée entre 1995 et 2022 dans la vallée de la rivière Manantenina, où se trouvent les sites de 480 et de 750 m ; et une régénération considérable de zones à végétation préalablement modifiée s'observe (Tahinarivony, 2023a, 2023b, dans cette monographie). *Eliurus webbi* est une espèce forestière à la fois terrestre et arboricole et son absence totale parmi les animaux piégés en 2021 est difficile à expliquer. Etant donné que 13 individus de cette espèce ont été piégés en 1996 dans les zones de 480 et de 750 m, la différence entre les deux périodes d'inventaire ne serait pas due au hasard. Certains facteurs sont apparemment impliqués dans le déclin de cette espèce.

Une autre différence surprenante concernant *E. majori* a été trouvée dans la forêt dense humide sempervirente de moyenne altitude. D'après Carleton et Goodman (2000), en 1996 cette espèce a été piégée à 1300 m (n = 2), 1550 m (n = 27) et 1880 m (n = 1), alors qu'en 2021, aucun individu n'a été capturé. La comparaison d'images satellitaires de 1995 et de 2022 examinant les changements de la couverture forestière à l'aide de « Normalized Difference Vegetation Index » (Tahinarivony, 2023a, dans cette monographie), a montré que la végétation naturelle au-dessus de 1200 m a subi une réduction considérable de sa superficie et que celle-ci est d'origine climatique, en particulier les impacts de cyclones sur la structure forestière. Cela pourrait expliquer le cas de *E. majori* qui a été bien représenté dans le piégeage de 1996 mais l'espèce est absente en 2021. Vraisemblablement, elle est toujours présente dans les zones du massif au-dessus de 1200 m, mais la taille de sa population serait particulièrement devenue faible.

D'autres recherches ou suivis le long du transect altitudinal de Marojejy sont nécessaires pour mieux comprendre les changements possibles de la présence des espèces et de leurs densités dans une zone au fil du temps. Ceci est important pour les petits mammifères ainsi que pour différentes composantes du biote du massif. L'installation de stations météorologiques permanentes ouvrira une fenêtre sur l'évolution de changement de températures et de précipitations. Les études réalisées en 1996 et de nouveau en 2021 méritent d'être régulièrement répétées, peut-être tous les 5 ou 10 ans, tout en respectant les détails sur les différents aspects comme les sites, les saisons et les techniques des travaux précédents. Une telle surveillance fournira des informations sur les changements biologiques temporels qui seraient vraisemblablement liés aux

changements climatiques et à l'utilisation de l'habitat forestier par les humains.

Remerciements

Ce projet a été généreusement financé par l'Agence coréenne de coopération internationale (KOICA) à travers l'UNESCO envers qui nous sommes sincèrement reconnaissants. Nous remercions chaleureusement Madagascar National Parks et le Ministère de l'Environnement et du Développement Durable qui ont bien voulu nous délivrer le permis de recherche (N°. 357/21/MEDD/SG/DGGE/DAPRNE/SCBE.Re du 31 août 2021) pour nous permettre de réaliser l'évaluation biologique du Parc National de Marojejy. Nos sincères remerciements vont à tous les porteurs, guides et assistants locaux qui ont eu la gentillesse de partager leur savoir-faire avec nous et qui ont activement participé à la réalisation des travaux sur le terrain. Nous remercions Christian Denys, Gauthier Dobigny et Jean-Marc Duplantier pour leurs commentaires détaillés sur une version précédente de ce manuscrit.

Références bibliographiques

- Brown, J. S., Kotler, B. P., Smith, R. J. & Wirtz, W. O. 1988.** The effects of owl predation on the foraging behaviour of heteromyid rodents. *Oecologia*, 76: 408-415.
- Camacho-Sanchez, M., Hawkins, M. T. R., Tuh, Y. Y. F., Maldonado, J. E. & Leonard, J. A. 2019.** Endemism and diversity of small mammals along two neighboring Bornean mountains. *PeerJ*, 7: e7858.
- Carleton, M. D. & Goodman, S. M. 1998.** New taxa of nesomyine rodents (Muroidea: Muridae) from Madagascar's Northern Highlands, with taxonomic comments on previously described forms. In *A floral and faunal inventory of the Réserve Spéciale d'Anjanaharibe-Sud, Madagascar: With reference to elevational variation*, ed. S. M. Goodman. *Fieldiana: Zoology, new series*, 90: 163-200.
- Carleton, M. D. & Goodman, S. M. 2000.** Rodents of the Parc National de Marojejy, Madagascar. In *A floral and faunal inventory of the Parc National de Marojejy, Madagascar: With reference to elevational variation*, ed. S. M. Goodman. *Fieldiana: Zoology, new series*, 97: 231-263.
- Gautier, L. 2018.** Site 19, Marojejy : Végétation / Site 19, Marojejy: Vegetation. Dans *Les aires protégées terrestres de Madagascar : Leur histoire, description et biote / The terrestrial protected areas of Madagascar: Their history, description, and biota*, eds. S. M. Goodman, M. J. Raherilalao & S. Wohlhauser, pp. 705-707. Association Vahatra, Antananarivo.
- Gautier, L., Tahinarivony, J. A., Ranirison, P. & Wohlhauser, S. 2018.** Végétation / Vegetation. Dans

- Les aires protégées terrestres de Madagascar : Leur histoire, description et biote / The terrestrial protected areas of Madagascar: Their history, description, and biota*, eds. S. M. Goodman, M. J. Raherilalao & S. Wohlhauser, pp. 207-242. Association Vahatra, Antananarivo.
- Goodman, S. M. (ed.) 2000.** A floral and faunal inventory of the Parc National de Marojejy, Madagascar: With reference to elevational variation. *Fieldiana: Zoology*, new series, 97: 1-286.
- Goodman, S. M. (ed.) 2022.** *The new natural history of Madagascar*. Princeton University Press, Princeton.
- Goodman, S. M. & Carleton, M. D. 1998.** The rodents of the Réserve Spéciale d'Anjanaharibe-Sud, Madagascar. In A floral faunal inventory of the Réserve Spéciale d'Anjanaharibe-Sud, Madagascar: With reference to elevational variation, ed. S. M. Goodman. *Fieldiana: Zoology*, new series, 90: 201-221.
- Goodman, S. M. & Jenkins, P. D. 1998.** The insectivores of the Réserve Spéciale d'Anjanaharibe-Sud, Madagascar. In A floral and faunal inventory of the Réserve Spéciale d'Anjanaharibe-Sud, Madagascar: With reference to elevational variation, ed. S. M. Goodman. *Fieldiana: Zoology*, new series, 90: 139-161.
- Goodman, S. M. & Jenkins, P. D. 2000.** Tenrecs (Lipotyphla: Tenrecidae) of the Parc National de Marojejy, Madagascar. In A floral and faunal inventory of the Parc National de Marojejy Madagascar: With reference to elevational variation, ed. S. M. Goodman. *Fieldiana: Zoology*, new series, 97: 201-229.
- Goodman, S. M. & Soarimalala, V. 2002.** Les petits mammifères de la Réserve Spéciale de Manongarivo, Madagascar. Dans Inventaire floristique et faunistique de la Réserve Spéciale de Manongarivo (NW Madagascar), eds. L. Gautier & S. M. Goodman. *Boissiera*, 59: 383-401.
- Goodman, S. M., Andrianarimisa, A., Olson, L. E. & Soarimalala, V. 1996.** Patterns of elevational distribution of birds and small mammals in the humid forest of Montagne d'Ambre, Madagascar. *Ecotropica*, 2: 87-98.
- Goodman, S. M., Jenkins, P. D. & Rakotondravony, D. 2000.** The biogeography of rodents (Rodentia: Muridae, Nesomyinae) and tenrecids (Lipotyphla: Tenrecidae) in the eastern forests of Madagascar: An assessment of altitudinal zonation along a latitudinal gradient. Dans *Diversité et endémisme à Madagascar*, eds. W. R. Lourenço & S. M. Goodman, pp. 127-138. Mémoires de la Société de Biogéographie, Paris.
- Goodman, S. M., Raherilalao, M. J. & Wohlhauser, S. (eds.) 2018.** *Les aires protégées terrestres de Madagascar : Leur histoire, description et biote / The terrestrial protected areas of Madagascar: Their history, description, and biota*. Association Vahatra, Antananarivo.
- Goodman, S. M., Raselimanana, A. P. & Tahinarivony, J. A. 2023.** Description of the Parc National de Marojejy, Madagascar, and the 2021 biological inventory of the massif. In A floral and faunal inventory of the Parc National de Marojejy: Altitudinal gradient and temporal variation, eds. S. M. Goodman & M. J. Raherilalao. *Malagasy Nature*, 17: 5-31.
- Heaney, L. R. 2001.** Small mammal diversity along elevational gradients in the Philippines: An assessment of patterns and hypotheses. *Global Ecology and Biogeography*, 10 (1): 15-39.
- Herrera, J. P., Wickenkamp, N. R., Turpin, M., Baudino, F., Tortosa, P., Goodman, S. M., Soarimalala, V., Ranaivoson, T. N. & Nunn, C. L. 2020.** Effects of land use, habitat characteristics, and small mammal community composition on *Leptospira* prevalence in northeast Madagascar. *PLoS Neglected Tropical Diseases*, 14 (12): e0008946.
- Jansa, S. A., Carleton, M. D., Soarimalala, V., Rakotomalala, Z. & Goodman, S. M. 2019.** A review of the *Eliurus tanala* complex (Rodentia, Muroidea, Nesomyidae), with description of a new species from dry forests of western Madagascar. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 430: 1-67.
- Magurran, A. E. 1988.** *Ecological diversity and its measurement*. Princeton University Press, Princeton.
- Marline, L., Randrianarimanana, R. & Patel, E. 2023.** Elevational variation of temperature and relative humidity in the Parc National de Marojejy. In A floral and faunal inventory of the Parc National de Marojejy: Altitudinal gradient and temporal variation, eds. S. M. Goodman & M. J. Raherilalao. *Malagasy Nature*, 17: 32-40.
- Moat, J. & Smith, P. 2007.** Introduction / Introduction. In *Atlas of the vegetation of Madagascar / Atlas de la végétation de Madagascar*, eds. J. Moat & P. Smith, pp. 6-7. Royal Botanic Gardens, Kew.
- Nicolas, V. & Colyn, M. 2006.** Relative efficiency of three types of small mammal traps in an African rainforest. *Belgium Journal of Zoology*, 136 (1): 107-111.
- Olson, L. E., Goodman, S. M. & Yoder, A. D. 2004.** Illumination of cryptic species boundaries in long-tailed shrew tenrecs (Mammalia: Tenrecidae: *Microgale*), with new insights into geographic variation and distributional constraints. *Biological Journal of the Linnean Society*, 83: 1-22.
- Patel, E. 2007.** Logging of rare rosewood and palisandre (*Dalbergia* spp.) within Marojejy National Park, Madagascar. *Madagascar Conservation and Development*, 2 (1): 11-16.
- Primack, R. B. & Ratsirarson, J. 2005.** *Principe de base de la conservation de la biodiversité*. ESSA-CITE, Antananarivo.
- Rahbek, C. 1995.** The elevational gradient of species richness: A uniform pattern? *Ecography*, 18 (2): 200-205.
- Ramasindrazana, B., Randriamoria, T. M., Rahelinirina, S., Duchemin, J.-B., Duplantier, J.-M., Soarimalala, V. & Goodman, S. M. 2022.** Introduced terrestrial small mammals. In *The new natural history of Madagascar*, ed. S. M. Goodman, pp. 1737-1769. Princeton University Press, Princeton.

- Rasolobera, F., Rajemison, B., Randriamoria, M. T., Soarimalala, V. & Goodman, S. M. 2021.** Régime alimentaire de *Microgale brevicaudata* (Tenrecidae), Nord-est de Madagascar. *Bulletin de la Société Zoologique de France*, 146 (4): 167-173.
- Rasolobera, F., Rajemison, B., Randriamoria, M. T., Soarimalala, V. & Goodman, S. M. 2022.** Ecologie de la reproduction de *Microgale brevicaudata* (Tenrecidae), Nord-est de Madagascar. *Bulletin de la Société Zoologique de France*, 147 (3): 143-151.
- Ratajczak, Z., Carpenter, S. R., Ives, A. R., Kucharik, C. J., Ramiadantsoa, T., Stegner, M. A., Williams, J. W., Zhang, J. & Turner, M. G. 2018.** Abrupt change in ecological systems: Inference and diagnosis. *Trends in Ecology and Evolution*, 33 (7): 513-526.
- Raxworthy, C. J. & Nussbaum, R. A. 1994.** A rain forest survey of amphibians, reptiles and small mammals at Montagne d'Ambre, Madagascar. *Biological Conservation*, 69: 65-73.
- Saunders, D. A., Hobbs, R. J. & Margules, C. R. 1991.** Biological consequences of ecosystem fragmentation. *Conservation Biology*, 5: 18-32.
- Schnitzler, A. 2015.** Madagascar : Une biodiversité unique menacée par l'anthropisation massive et le pillage organisé. <https://www.jne-asso.org/2015/11/30/madagascar-une-biodiversite-unique-menacee-par-lanthropisation-massive-et-le-pillage-organise/>.
- Soarimalala, V. & Goodman S. M. 2003.** Diversité biologique des micromammifères non-volants (Lipotyphla et Rodentia) dans le complexe Marojejy-Anjanaharibe-Sud. Dans Nouveaux résultats d'inventaires biologiques faisant référence à l'altitude dans la région des massifs montagneux de Marojejy et d'Anjanaharibe-Sud, eds. S. M. Goodman & L. Wilmé. *Recherches pour le Développement, Série Sciences biologiques*, 19: 256-257.
- Soarimalala, V. & Goodman, S. M. 2011.** *Les petits mammifères de Madagascar*. Association Vahatra, Antananarivo.
- Soarimalala, V., Goodman, S. M., Ramiarinjanahary, H., Fenohery, L. & Rakotonirina, W. 2001.** Les micro-mammifères non-volants du Parc National de Ranomafana et du couloir forestier qui le relie au Parc National d'Andringitra. Dans Inventaire biologique du Parc National de Ranomafana et du couloir forestier qui le relie au Parc National d'Andringitra, eds. S. M. Goodman & R. V. Razafindratsita. *Recherches pour le Développement, Série Sciences Biologiques*, 17: 199-229.
- Soarimalala, V., Ramanana, L. T., Ralison, J. M. & Goodman, S. M. 2007.** Les petits mammifères non-volants du « Couloir forestier d'Anjozorobe-Angavo ». Dans Inventaires de la faune et de la flore du couloir forestier d'Anjozorobe-Angavo, eds. S. M. Goodman, L. Wilmé & A. P. Raselimanana. *Recherches pour le Développement, Série Sciences biologiques*, 24: 141-182.
- Stokes, M. K., Slade, N. A. & Blair, S. M. 2001.** Influences of weather and moonlight on activity patterns of small mammals: A biogeographical perspective. *Canadian Journal of Zoology*, 79 (6): 966-972.
- Tahinarivony, J. A. 2023a.** Etude descriptive de l'évolution de la végétation du Parc National du Marojejy entre 1995 et 2022. In A floral and faunal inventory of the Parc National de Marojejy: Altitudinal gradient and temporal variation, eds. S. M. Goodman & M. J. Raherilalao. *Malagasy Nature*, 17: 73-87.
- Tahinarivony, J. A. 2023b.** Typologie des habitats en fonction du gradient altitudinal : Cas du Parc National de Marojejy. In A floral and faunal inventory of the Parc National de Marojejy: Altitudinal gradient and temporal variation, eds. S. M. Goodman & M. J. Raherilalao. *Malagasy Nature*, 17: 102-135.
- Vielledent, G., Grinand, C., Rakotomalala, F. A., Ranaivosoa, R., Rakotoarijaona, J. R., Allnutt, T. F. & Achard, F. 2018.** Combining global tree cover loss data with historical national forest cover maps to look at six decades of deforestation and forest fragmentation on Madagascar. *Biological Conservation*, 222: 189-197.
- WWF. 2020.** *Living planet report 2020: Bending the curve of biodiversity loss*, eds. R. E. A. Almond, M. Grooten & T. Petersen. WWF, Gland.