

# Malagasy Nature

Volume 17 - 2023



**A floral and faunal inventory  
of the Parc National de Marojejy:  
Altitudinal gradient and temporal variation**

**Editors: Steven M. Goodman & Marie Jeanne Raherilalao**



# Malagasy Nature

International journal on the natural history of Madagascar and the neighboring islands (the Mascarenes, Seychelles, and Comoros)

**Volume 17 – 2023**

## **Editors**

Marie Jeanne Raherilalao  
Steven M. Goodman

## **Associated editors**

Achille P. Raselimanana  
Malalarisoa Razafimpahanana  
Voahangy Soarimalala

## **Editorial committee**

Henri-Pierre Aberlenc, France  
Franco Andreone, Italie  
Christopher Birkinshaw, Madagascar  
David Burney, USA  
Jean-Marc Duplantier, France  
Roger Edmond, Madagascar  
Brian Fisher, USA  
John Flynn, USA  
Jörg U. Ganzhorn, Allemagne  
Frank Hawkins, Grande Bretagne  
Olivier Langrand, USA

Wilson Lourenço, France  
Chantal Radimilahy, Madagascar  
Daniel Rakotondravony, Madagascar  
Jeanne Rasamy, Madagascar  
Joelisoa Ratsirarson, Madagascar  
Vincent Robert, France  
Manuel Ruedi, Suisse  
Melanie L. J. Stiasny, USA  
Peter Taylor, Afrique du Sud  
Miguel Vences, Allemagne  
Henry Wright, USA

Une grande partie des travaux sur le terrain de la recherche  
présentée dans cette monographie ont été généreusement financés  
par l'Agence Coréenne de Coopération Internationale (KOICA)  
à travers l'Organisation des Nations Unies  
pour la science, l'éducation et la culture (UNESCO).

© 2023 – Association Vahatra

ISSN 1988-7919



## Table des matières

|   |     |
|---|-----|
| <b>Préface et remerciements</b> .....   | 1   |
| <b>Preface and acknowledgements</b> .....   | 3   |
| <b>Description of the Parc National de Marojejy, Madagascar, and the 2021 biological inventory of the massif</b> – Steven M. Goodman, Achille P. Raselimanana & Jacques A. Tahinarivony .....   | 5   |
| <b>Elevational variation of temperature and relative humidity in the Parc National de Marojejy</b> – Lovanomenjanahary Marline, Rivoaharifara Randrianarimanana & Erik Patel .....  | 32  |
| <b>Species new to science described from Marojejy since 1988: An extraordinary area of discovery in one of Madagascar’s most biodiversity rich protected areas</b> – Steven M. Goodman, Brian L. Fisher, Frank Glaw & Peter B. Phillipson .....                                 | 41  |
| <b>Etude descriptive de l’évolution de la végétation du Parc National du Marojejy entre 1995 et 2022</b> – Jacques A. Tahinarivony .....  | 73  |
| <b>A checklist of the mosses and liverworts of the Parc National de Marojejy, northeastern Madagascar</b> – Rivoaharifara Randrianarimanana, Nicholas Wilding, Tamás Pócs, Claudine Ah-Peng, Roger Lala Andriamiarisoa, Terry A. J. Hedderson & Lovanomenjanahary Marline ..... | 88  |
| <b>Typologie des habitats en fonction du gradient altitudinal : Cas du Parc National de Marojejy</b> – Jacques A. Tahinarivony .....  | 102 |
| <b>Description d’<i>Anatispinosa</i>, nouveau genre de phasme du massif du Marojejy, Madagascar, comprenant deux espèces nouvelles réparties selon l’altitude (Phasmatodea, Antongiliidae)</b> – Nicolas Cliquennois .....  | 136 |
| <b>Diversity and altitudinal distribution of grasshoppers from the Parc National de Marojejy (Orthoptera: Tetrigoidea, Eumastacoidea, Acridoidea)</b> – Sylvain Hugel .....   | 154 |
| <b>Aperçu global de la tendance de la structure de la communauté herpétofaunique le long du gradient altitudinal du versant Est du Parc National de Marojejy au cours de ces 25 dernières années</b> – Fandresena Rakotoarimalala & Achille P. Raselimanana .....               | 165 |
| <b>Bird communities of the Parc National de Marojejy, Madagascar: With reference to species diversity and elevational distribution changes between 1996 and 2021</b> – Marie Jeanne Raherilalao, Tahiry Langrand & Steven M. Goodman .....                                      | 187 |
| <b>Diversité et distribution des petits mammifères terrestres dans le Parc National de Marojejy, Nord-est de Madagascar : Gradient altitudinal et variation temporelle</b> – Voahangy Soarimalala, Fifaliantsoa Rasolobera & Steven M. Goodman .....                            | 211 |
| <b>The bats of the Parc National de Marojejy and surrounding areas</b> – Steven M. Goodman, Daniel Falimiarintsoa, Christian Manana, Johanna M. Rafanomezanjanahary, Mercia Rasoanoro & Lomeris J. Todilahy .....   | 229 |
| <b>Diversity and altitudinal distribution of lemurs on the eastern slopes of the Marojejy Massif</b> – Rindrahatsarana Ramanankirahina & José Myriel Ralison .....  | 249 |
| <b>Ecosystem change, market participation, and human health in villages proximate to Parc National de Marojejy</b> – Randall A. Kramer, James P. Herrera, Michelle Pender, Voahangy Soarimalala & Charles L. Nunn .....   | 267 |
| <b>Format for contributions</b> .....   | 281 |
| <b>Notes aux contributeurs</b> .....  | 283 |



## Préface et remerciements

Au cours de ces 30 dernières années, plusieurs monographies sur la biodiversité de nombreux milieux forestiers à travers Madagascar ont été publiées. Généralement, les inventaires ont été menés dans des zones forestières scientifiquement peu ou mal connues dans ou en dehors du réseau d'aires protégées. Les pertinentes et considérables informations obtenues lors de ces explorations ont permis de mieux apprécier la diversité et la distribution spatiale des espèces animales et végétales, de découvrir des nouvelles formes pour la science et de fournir d'outils d'aide cruciale à la prise de décisions dans le domaine de la gestion et de la conservation de la biodiversité. Elles ont fourni en outre des données référentielles nécessaires pour des analyses comparatives ultérieures, entre autres, pour la compréhension de la dynamique spatio-temporelle des communautés biologiques et des écosystèmes.

Depuis ces dernières années, le changement climatique est devenu une préoccupation majeure à l'échelle mondiale en raison de ses impacts considérables sur la vie planétaire qui en résultent comme l'inondation, les cyclones intenses ou la variation extrême des températures, provoquant quelque fois d'importante canicule dans certaines régions du monde. Ces impacts sont ainsi complexes et touchent plusieurs aspects dans le domaine socio-économique, la santé humaine, la biodiversité et les écosystèmes. A Madagascar, ce phénomène commence également à être ressenti à différents niveaux et domaines. L'irrégularité de la période de pluies, la sécheresse assez importante dans les zones humides et les cataclysmes naturels d'intensité variable qui se passent sur l'île l'en témoignent.

Madagascar possède des paysages écologiques exceptionnels avec une biodiversité unique, constituant un patrimoine naturel inégalable. Cette richesse naturelle est pourtant sous l'influence conjuguée de différents facteurs de changements aussi bien anthropiques que climatiques, entraînant la disparition des écosystèmes sensibles et rendant ainsi un grand nombre d'espèces vulnérables à

l'extinction. Néanmoins, l'évaluation des réponses de communautés biologiques à ces facteurs de changement s'avère complexe et difficile étant donné l'interdépendance de ces variables et le niveau de tolérance de chaque espèce au changement.

Le Parc National de Marojejy, localisé dans la partie septentrionale de Madagascar abrite une biodiversité riche avec de nombreuses espèces endémiques locales ou régionales. Les valeurs exceptionnelles universelles représentant la splendeur de ce site l'ont valu d'être inclus dans le cluster des Forêts humides de l'Atsinanana du Site patrimoine mondial de l'Unesco. Pourtant, les pressions humaines qui ont eu lieu pendant les différentes crises socio-politiques à Madagascar ont affecté la biodiversité et les écosystèmes de ce cluster, le classant ainsi dans la liste des Sites patrimoines mondiaux en péril. Afin d'appuyer les différentes démarches pour faire sortir ce site de cette liste, des efforts considérables ont été déployés aussi bien à Marojejy que dans les autres aires protégées, y compris ceux de Madagascar National Parks et l'apport du projet BIOCUM, financé par « Korea International Cooperation Agency » (KOICA) à travers l'UNESCO.

Dans cette monographie, largement basée sur les travaux de terrain menés à la fin de 2021 dans le cadre de ce projet BIOCUM, une série de thèmes sur cette aire protégée, en particulier sur le Massif de Marojejy et ses alentours sera présentée. Ces sujets couvrent notamment la météorologie, la flore et la végétation ainsi que la faune avec un accent particulier sur la tendance de la couverture forestière et des communautés biologiques du gradient altitudinal du massif au cours de ces 25 dernières années. Avec les nouvelles découvertes et les données inédites qui soulignent une fois de plus la particularité et l'importance biologique du Parc National de Marojejy, nous espérons que les informations contenues dans cet ouvrage vont apporter des nouvelles inspirations dans le domaine de la conservation de cette aire protégée unique.

Ce projet a été généreusement financé par l'Agence Coréenne de Coopération Internationale (KOICA) à travers l'Organisation des Nations Unies pour l'éducation, la science et la culture (UNESCO), envers qui nous sommes sincèrement reconnaissants. Nous tenons à souligner le vif intérêt de l'ancien Ambassadeur sud-coréen à Madagascar, Sang Woo Lim, pour son aide dans l'avancement de ce projet. Nous remercions vivement la Direction des Aires Protégées, des Ressources Naturelles Renouvelables et des Ecosystèmes du Ministère de l'Environnement et du Développement Durable et Madagascar National Parks, qui nous ont aimablement accordé l'autorisation de recherche (Réf n° 357/21/MEED/SG/DGGE/DAPRNE/SCBE. Re du 31 août 2021) pour permettre à l'équipe de réaliser l'inventaire biologique de 2021 dans le Parc National de Marojejy.

Nous sommes reconnaissants envers un certain nombre d'organisations et d'individus pour leur aide dans la réalisation de différents aspects du travail sur le terrain : le soutien de Madagascar National Parks et de l'UNESCO a été important pour le succès de la mission ; le Duke Lemur Center à Sambava, en particulier James Herrera et Lanto Andrianandrasana, pour leur soutien logistique et le stockage de matériel de terrain ; les habitants des communautés locales vivant à proximité de l'entrée du parc, notamment à Mandena et à Manantenina, pour leur aide sur le terrain et les aspects logistiques, en particulier les porteurs pour le transport des matériels et des provisions vers la montagne et au retour, ainsi que les assistants de recherche et de cuisine, à savoir Edina Herlin, Edourd Mahazandry, Angenot Marcelin, Mezilin, Désiré Razafimahatratra et Venon ; Hachim Ali pour son soutien logistique et l'organisation de l'approvisionnement, et "Ledada" ou Rachel Razafindravao pour l'organisation et la préparation de la nourriture pour l'équipe et souvent pour de nombreux porteurs pendant six semaines.

Steven M. Goodman & Marie Jeanne Raheirilalao  
31 mai 2023, Antananarivo

## Preface and acknowledgements

Over the past 30 years, numerous monographs on the biodiversity of different forest sites on Madagascar have been published. Generally, the inventories have been carried out in scientifically poorly known or completely unknown forest areas within or outside the network of protected areas. The detailed information and new data obtained during these explorations have made it possible to better appreciate the diversity and geographic distribution of animal and plant species, to discover new forms for science, and to provide critical tools for decision-making associated with biodiversity management and conservation actions. These field inventories also supply reference data, for example, necessary for subsequent comparative analyses for better understanding the dynamics of biological communities and ecosystems over time and space.

In recent years, climate change has become a major concern on a global scale because of its considerable impacts on our planet's health and resulting in extreme climatic events, which include flooding, intense cyclones, and considerable variation in temperatures resulting in severe heatwaves in some parts of the world. These impacts are complex and affect several domains, including socio-economic aspects, human health, biodiversity, and ecosystem functioning. On Madagascar, this phenomenon is also beginning to be felt at various levels and in different areas. For example, the unpredictability of the rainy season, fairly significant drought in certain wetland areas, and natural cataclysms of varying intensity that occur on the island.

From an ecological perspective, Madagascar has exceptional landscapes with unique biodiversity and constituting a measurable portion of our planet's natural heritage. This natural wealth is declining under the combined influence of factors related to both direct human impact and indirect climatic change, leading to the disappearance of sensitive ecosystems and thus resulting in the decline of numerous species, pushing many towards extinction. The evaluation of the responses of biological

communities to these vicissitudes is complex and difficult to decipher given the interdependence of several variables and different levels of tolerance of certain species to change.

Marojejy National Park, located in the northern part of Madagascar, is biologically very rich and home to many local or regional endemic species. The exceptional universal values representing the splendor of this site have earned it inclusion in a UNESCO World Heritage Site known as Rainforests of the Atsinanana, composed of disjunct protected areas. However, the human pressures that have unfolded at the site during different socio-political crises on Madagascar have impacted the local ecosystems and constituent species, thus classifying it in the list of World Heritage Sites as Endangered. In order to support the various steps needed to remove this site from this unfavorable listing, considerable efforts have been made both in Marojejy and in the other associated protected areas, all managed by Madagascar National Parks, including the contribution of the BIOCOP project, financed by the Korea International Cooperation Agency (KOICA) through UNESCO.

In this monograph and largely based on field research carried out in late 2021 and within the framework of the BIOCOP project, a series of contributions are presented concerning the Marojejy protected area and surrounding areas. These topics include meteorology, flora and vegetation, and different animal groups along an elevational transect of the eastern slopes of the protected area. The inventory conducted in late 2021 was in parallel to one conducted in 1996, paying very close attention to the placement of survey sites, seasonal timing of the fieldwork, and similar methodological techniques. A comparison of the data across 25 years provides important insights on trends in forest cover and altitudinal distribution of different organisms. With new discoveries and insightful data, the details presented herein underline the unique biota of the Marojejy National Park. We hope that the different

studies and comparisons contained herein will bring new insights and motivation to the importance of this unique protected area and its long-term conservation.

This project was generously funded by the Korea International Cooperation Agency (KOICA) through the United Nations Educational, Scientific and Cultural Organization (UNESCO), to whom we are sincerely grateful. We would like to acknowledge the keen interest of the former South Korean Ambassador to Madagascar, Sang Woo Lim, for his help in advancing this project. We thank the Direction des Aires Protégées des Ressources Naturelles Renouvelables et des Ecosystèmes, Ministère de l'Environnement et du Développement Durable, and Madagascar National Parks, which kindly granted us the research authorization (Ref n° 357/21/MEED/SG/DGGE/DAPRNE/SCBE.Re of 31 August 2021) to allow the team to carry out the 2021 biological inventory of the Marojejy National Park.

We are grateful to a number of organizations and individuals for their assistance in implementing different aspects of the fieldwork: the support of Madagascar National Parks and UNESCO were important for the success of the mission; the Duke Lemur Center in Sambava, particularly James Herrera and Lanto Andrianandrasana, for a wide range of logistic support and storage of field materials; the people of local communities near the park entrance, notably Mandena and Manantenina, for their help with field and logistical aspects, particularly porters moving supplies and provisions up and down the mountain, as well as research assistants and camp help, namely Edina Herlin, Edourd Mahazandry, Angenot Marcelin, Mezilin, Desiré Razafimahatratra, and Veno; Hachim Ali for his logistical support and organization of supplies, and “Ledada” or Rachel Razafindravao for organizing and preparing food for the team and often many porters over the course of six weeks.

Steven M. Goodman & Marie Jeanne Raherilalao  
31 May 2023, Antananarivo



# Description of the Parc National de Marojejy, Madagascar, and the 2021 biological inventory of the massif

Steven M. Goodman<sup>1,2</sup>, Achille P. Raselimanana<sup>2,3</sup>  
& Jacques A. Tahinarivony<sup>4</sup>

<sup>1</sup> Negaunee Integrative Research Center, Field Museum of Natural History, 1400 South DuSable Lake Shore Drive, Chicago, IL 60605-2496, USA  
E-mail: sgoodman@fieldmuseum.org

<sup>2</sup> Association Vahatra, BP 3972, Antananarivo 101, Madagascar  
E-mail: raselimananaachille@gmail.com

<sup>3</sup> Mention Zoologie et Biodiversité Animale, Domaine Sciences et Technologie, Université d'Antananarivo, BP 906, Antananarivo 101, Madagascar

<sup>4</sup> Association Famelona, BP 5147, Antananarivo 101, Madagascar  
E-mail: andonahary@yahoo.fr

## Abstract

Between 2 October and 15 November 2021, an elevational transect of the eastern slopes of the Parc National de Marojejy was conducted. Five different zones and vegetation types were surveyed, and these included 480 m (lowland moist evergreen forest), 750 m (lowland moist evergreen forest with transitional aspects to medium altitude moist evergreen forest), 1300 m (medium altitude moist evergreen forest), 1550 m (upper portion of medium altitude moist evergreen forest), and 1875 m (montane ericoid thicket and montane grassland). In general, each of these zones was surveyed as an altitudinal swath of 200 m, which was generally centered on the associated camping site for each zone. Groups covered by the inventory included: plants, stick insects, amphibians, reptiles, birds, small mammals, bats, and primates. The 2021 survey was a repeated exercise of an inventory at the same sites conducted in 1996 and following in fine detail the same zones and calendar dates, as well as field survey techniques. Herein we present different details on the protected area, the itinerary, the five zones surveyed, and the local weather data during the 2021 work. In many of the contributions in this monograph, finer details are presented on the results of the 2021 survey and often with comparisons to 1996 to assess the level of change in the local biota over the course of 25 years.

**Keywords:** Marojejy, 2021, elevational transect, plants, invertebrates, vertebrates

## Résumé détaillé

Entre le 2 octobre et le 15 novembre 2021, un inventaire biologique le long de gradient altitudinal a été mené sur le versant Est du Parc National de Marojejy, traversé par le circuit touristique. Cinq sites et différents types de végétation ont été étudiés et ceux-ci comprennent 480 m (forêt dense humide sempervirente de basse altitude), 750 m (forêt dense humide sempervirente de basse altitude avec des aspects de transition vers la forêt dense humide sempervirente de moyenne altitude), 1300 m (forêt dense humide sempervirente de moyenne altitude), 1550 m (partie supérieure de la forêt dense humide sempervirente de moyenne altitude) et 1875 m (fourré éricoïde de montagne et prairie de montagne). Quelques biologistes de l'équipe 1996 ont dirigé l'expédition de 2021, et appuyés par des chercheurs et des diplômés de l'Association Vahatra. En général, chacun de ces sites a été inventorié dans une bande altitudinale de 200 m et généralement centré sur le lieu de camping associé à chaque site. Les groupes couverts par l'inventaire incluent : la flore, les phasmes, les amphibiens, les reptiles, les oiseaux, les petits mammifères, les chauves-souris et les primates. L'inventaire de 2021 était le renouvellement de l'investigation réalisée en 1996, tout en reprenant dans les moindres détails le gradient altitudinal, le calendrier des activités, et les méthodes de collecte des données. C'était également une occasion pour chercher et collecter des spécimens en cours de description mais en attendant faute du manque des éléments morphologiques, anatomiques, moléculaires ou photographiques pour appuyer les données existantes. Nous présentons ici différents détails sur l'aire protégée, l'itinéraire, les cinq zones étudiées et les données météorologiques locales lors de l'inventaire et l'évolution des structures spatiale et fonctionnelle des écosystèmes entre les années 1996 et 2022. Dans la monographie, des détails plus fins sont présentés sur les résultats de l'inventaire de 2021 et des comparaisons avec ceux de 1996 effectuées pour évaluer le niveau de changement du biote local au cours de ces 25 ans.

**Mots clés :** Marojejy, 2021, transect altitudinal, plantes, invertébrés, vertébrés

## Introduction

The past decades have seen a dramatic increase in documented information on the biodiversity of numerous forest ecosystems of Madagascar. These advances have been associated with different factors. For example, the installation of biological stations in different natural vegetation habitats of the island, such as at Ranomafana (Ifanadiana) in moist evergreen forest (Wright *et al.*, 2012), Kirindy CNFEREF in dry deciduous forest (Kappeler *et al.*, 2022), and Tsimanampesotse in the dry spiny thicket (Bohr *et al.*, 2011; Ratovonamana *et al.*, 2011). Regular visits from research groups to these sites provide the means to conduct long-term studies on the local ecosystems, their dynamic over time, and their constituent species. Further, a considerable number of rapid biological inventories have been conducted across numerous areas of remaining natural or largely natural habitats (see Andriamialisoa & Langrand, 2022, for an overview). These studies and associated publications have helped to better understand the biological diversity of Madagascar and have led to conservation actions associated with the protected area system, including the designation of new conservation sites and the utilization of scientific information for management plans.

In many cases and for different reasons, scientific teams conducting biological surveys incorporate in their field methodology, the collection of reference specimens. These include proper documentation of the organisms encountered, as well as the need for tools to properly identify specimens via classical taxonomical studies, molecular genetics, or both in an integrative manner. In many ways, these specimens represent the archives of the natural patrimony of Madagascar. The number of plant and animal taxa new to science described from the island over the past 20 years is rather remarkable and with few parallels in other tropical countries. Between 2003 and 2022, for a range of largely endemic Malagasy groups, the number of new species, including in some cases confirmed candidate species, have increased dramatically: a few examples include the family Sapotaceae from 84 to 125 species (+33%), Rubiaceae from 650 to 1010 species (+36%), terrestrial snails from 671 to 1123 species (+40%), ants from 393 to 1252 species (+69%), amphibians from 199 to 365 species (+46%), and terrestrial mammals from 101 to 174 species (+42%) (Goodman, in press). Hence, this type of research with associated voucher specimens provides an important window into the biological richness of the island, its

unique endemic organisms, their geographical and ecological distributions, and, in a most fundamental manner, the means to properly execute prioritization exercises to enhance the coverage of the island's protected area system capable to ensure long-term conservation of the representative biodiversity and its ecosystems. Conservation is particularly important given the continued destruction of remaining natural habitats on the island (Vieilledent *et al.*, 2018) and the associated local extirpation of organisms occurring in forests that have been heavily degraded, especially those species with particular habitat preferences and limited distributions. One excellent example for the importance of collecting voucher specimens to understand biodiversity patterns is the Marojejy Massif, where close to 450 new species to science having been named since 1988, based on a type specimen or referred material coming from the mountain and surrounding areas in the original taxonomical publication (Goodman *et al.*, 2023, herein).

Even with these advances, many areas of Madagascar remain to be properly inventoried for the local flora and fauna and it is important to continue to survey poorly known or unknown areas of forest. Another aspect that also needs to be seriously considered - particularly given the continued levels of deforestation and clear implications of the impact of human-induced climate shifts on the island's natural biological systems at a local and national level (Morelli *et al.*, 2020) - is repeating biological inventories at a site after a relatively long period, that is to say at least a decade, to examine possible change through time. This is particularly important and useful to monitor different types of vicissitudes, particularly when the repeated inventory can follow technical and temporal aspects of the original field study in fine detail, making the comparisons of certain results and variables relatively straightforward.

One superb natural experimental design to obtain applicable data for such investigations is along ecological gradients, such as elevational transects of mountains, where variables to help explain the distribution of different biotic elements, including shifts in temperature, humidity, and rainfall, change in a continuous manner. This style of field inventory provides insights into the dynamic and evolution of the ecological landscape along topographic continuums. During the 1990s, a number of mountains on Madagascar were the subject of biological inventories along altitudinal gradients and a range of organisms were studied in different

vegetation types from lowland forest to the summital zone; one such study was the Marojejy Massif in late 1996, when the eastern sector was inventoried at five different sites between 450 and 1875 m (Goodman, 2000a, see below). Herein we present the results of

a repeat investigation of Marojejy in late 2021, of a range of organisms studied along the same transect as in 1996, keeping the calendar dates between the two studies and field methodologies in parallel.

## Abbreviations used in the monograph

|                   |   |
|-------------------|---|
| ANGAP             | Association National pour la Gestion des Aires Protégées  |
| BIOCOM            | Biodiversity Conservation and Sustainable Natural Resource Management for Integrated Community Development in National Parks of Madagascar  |
| CLP               | Communautés locales du Parc (Local communities of the park)   |
| CNFEREF           | Centre National de Formation d'Etude et de Recherche en Environnement et Forestier  |
| CNRS              | Centre National de la Recherche Scientifique  |
| COMATSA-Nord      | Réserve de Ressources Naturelles du Corridor Marojejy-Anjanaharibe-Sud-Tsaratana-Nord (COMATSA Nord)  |
| COMATSA-Sud       | Réserve de Ressources Naturelles du Corridor Marojejy-Anjanaharibe-Sud-Tsaratana-Sud  |
| CSB               | Centre de Santé de Base   |
| DEF               | Direction des Eaux et Forêts  |
| dbh or dhp        | diameter at breast height or diamètre à hauteur de poitrine   |
| DREDD             | Direction Régionale de l'Environnement et du Développement Durable  |
| FIV               | Family Importance Value or Valeur d'Importance des Familles   |
| FMNH              | Field Museum of Natural History   |
| FOFIFA            | Foibe Fikarohana Ampiharina Fampandrosoana ny Ambanivohitra (Centre National de la Recherche Appliquée au Développement Rural or National Center for Applied Research in Rural Development) |
| GBIF              | Global Biodiversity Information   |
| GLAD              | Global Land Analysis and Discovery  |
| GPS               | Global Positioning System   |
| GRID <sup>3</sup> | Geo-Referenced Infrastructure and Demographic Data for Development  |
| ha                | Hectare   |
| IDH               | Intervalle de hauteur or interval of height   |
| IKA               | Index of Kilometric Abundance   |
| IPSIO             | Insect and People of the South-Western Indian Ocean   |
| IRD               | Institut de Recherche pour le Développement   |
| IRSM              | Institut de Recherche Scientifique de Madagascar  |
| IVI               | Importance Value Index or Indice de Valeur d'Importance   |
| IUCN              | International Union for the Conservation of Nature  |
| KOICA             | Korea International Cooperation Agency  |
| MBG               | Missouri Botanical Garden   |
| MNHN              | Muséum national d'Histoire naturelle (Paris)  |
| MNP               | Madagascar National Parks   |
| MODIS             | Moderate Resolution Imaging Spectroradiometer   |
| NDVI              | Normalized Difference Vegetation Index  |
| ORSTOM            | Office de la Recherche Scientifique et Technique Outre-Mer now Institut de Recherche pour le Développement (IRD)  |
| PN                | Parc National   |
| PBZT              | Parc Botanique et Zoologique de Tsimbazaza  |
| PSSE              | Plan de Sauvegarde Social et Environnemental (Social and Environmental Safeguard Plan)  |
| RCP               | Recherche Coopérative sur Programme No. 225, organized by the Centre National de la Recherche Scientifique  |
| REM               | Rapid-eye movement  |

|        |   |
|--------|---|
| RN     | Route Nationale   |
| RNI    | Réserve Naturelle Intégrale   |
| RS     | Réserve Spéciale  |
| SARA   | Service Availability and Readiness Assessment   |
| SAVA   | Administrative region in northeastern Madagascar and acronym stands for <b>Sambava-Antalaha-Vohémar-Andapa</b>  |
| SRTM   | Shuttle Radar Topography Mission  |
| TAN    | Herbarium of Parc Botanique et Zoologique de Tsimbazaza, Antananarivo   |
| TEF    | Herbarium of Centre National de la Recherche Appliquée au Développement Rural or Foibe Fikarohana Ampiharina amin'ny Fampandrosoana ny Ambanivohitra (FOFIFA), Antananarivo |
| UADBA  | Université d'Antananarivo, Département de Biologie Animale, which is now known as Mention Zoologie et Biologie Animale  |
| UNESCO | United Nations Educational, Scientific and Cultural Organization  |
| WHO    | World Health Organization   |
| WWF    | World Wide Fund for Nature  |

## The Parc National de Marojejy

The Marojejy Massif in northeastern Madagascar is part of a chain of mountains that spread across a portion of the northern region of the island. The southern part of the massif is accessible along a tarmac road (RN3b) linking the towns of Sambava and Andapa (Figure 1). The site is biologically diverse, with, as of early 2018, a documented flora of 1302 species (78.5% endemic to Madagascar), 74 species of frogs, 84 species of reptiles, 119 species of birds, and 61 species of native mammals (Goodman *et al.*, 2018a; Phillipson *et al.*, 2018). With 338 species of land vertebrates, the site has the greatest known non-arthropod diversity of any protected area on the island (Goodman *et al.*, 2018b).

In January 1952, after the botanical exploration of the French botanist Henri Humbert and his recommendations to the French government, the Marojejy Massif was named as Réserve Naturelle Intégrale (RNI) No. 12 (Nicoll & Langrand, 1989; Goodman *et al.*, 2018a). Subsequently in May 1998, the protected area's status was changed to Parc National and based on that decree it has a total surface area of 60,050 ha. One of the reasons for this status change was to open the site to ecotourism, which is not allowed in protected areas with the statute of Réserve Naturelle Intégrale.

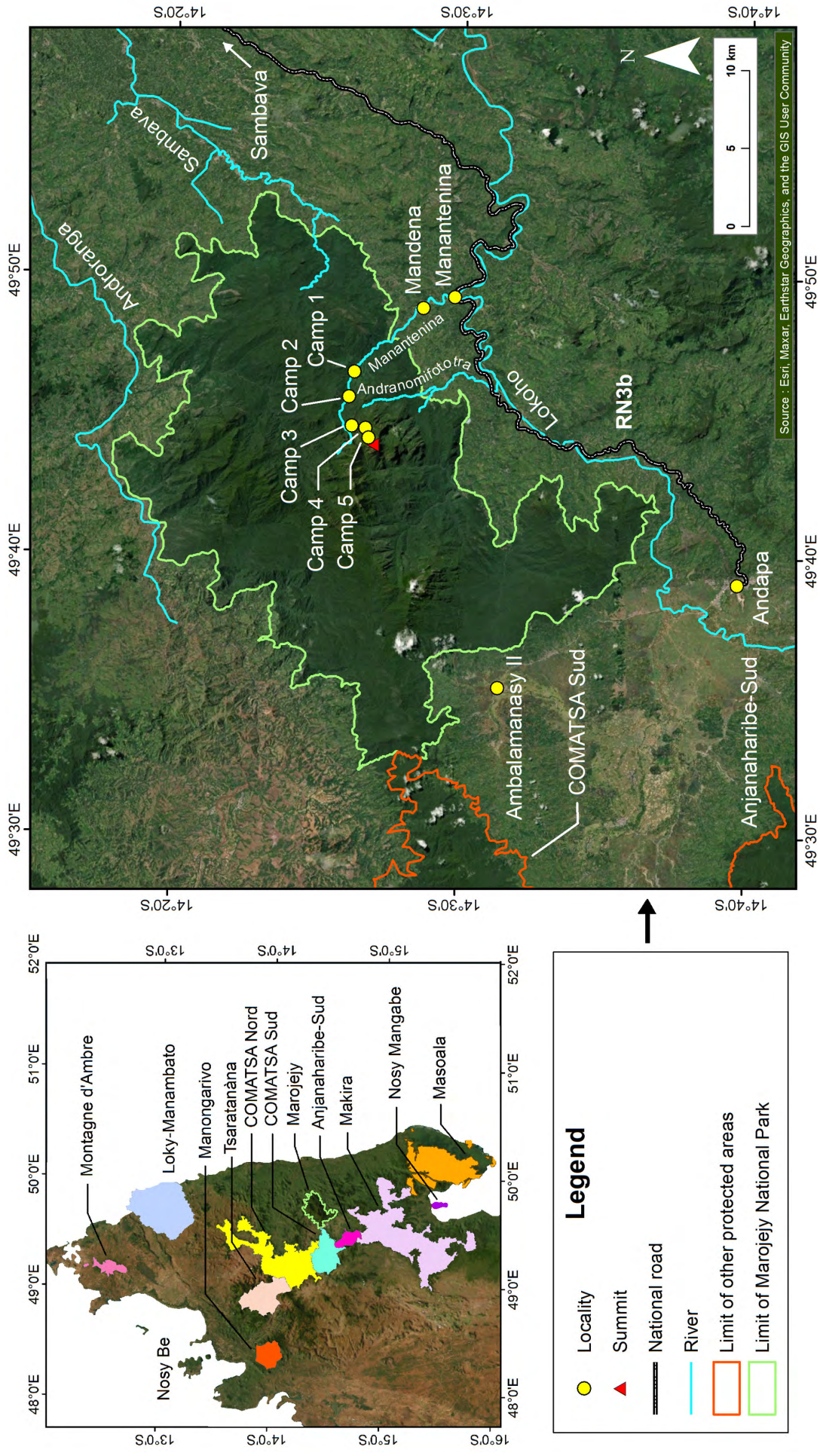
During the early stages, the site was managed by the Direction des Eaux et Forêts (DEF) with a reserve director and based in the Chef de Cantonement office in Andapa. During the period from 1991 to 1998, the protected area was jointly administered by DEF and the World Wide Fund for Nature (WWF).

Thereafter, from 1999 to mid-2004, the site was managed by WWF under the coordination of the Association National pour la Gestion des Aires Protégées (ANGAP), which changed its name in 2008 to Madagascar National Parks (MNP). Starting in July 2004, the park was managed exclusively by MNP.

The change from Réserve Naturelle Intégrale to Parc National led to different forms of improved or new infrastructure along the eastern trail leading from the village of Mandena to the summital zone. This included amelioration of the trail system and the installation of bungalows (Figure 2), cooking facilities, and toilet and shower facilities at three sites at 450, 775, and 1325 m, as well as a look-out point just below the latter site. The number of visitors to the park increased substantially over the past decades, at least before the COVID-19 epidemic, from an average of 307 per year from 1998-2001, 1104 per year from 2002-2011, to 1399 per year from 2012-2016 (Goodman *et al.*, 2018a).

In 2007, the park was one of several protected areas incorporated into a UNESCO World Heritage site known as "Ala Atsinanana". It was subsequently classified in 2010 as a natural heritage in Danger after local ecological perturbation resulting at least in part from political turmoil on the island in 2009. A few years thereafter, it was necessary to conduct a biological assessment to determine if the park, despite human-induced ecological perturbations, maintains the integrity of its outstanding universal values that defined its nomination as a World





**Figure 1.** Map of the Parc National de Marojejy, the five camp sites that constituted the 1996 and 2021 transect from 450 to 1875 m, and different localities and rivers in and around the park. The inset in the upper left is the configuration of different protected areas in northeastern Madagascar that constitute an expansive connected corridor or near corridor system, as well as other protected areas in the northern portion of the island. The legend in the lower left is associated with the detailed Marojejy map.





**Figure 2.** To enhance the visits of ecotourists at Marojejy, some infrastructure has been built over the past years along the Mandena-summit trail, including bungalows, cooking and eating structures, and sanitary facilities. After the recent passage of a cyclone in northeastern Madagascar, which impacted the Parc National de Marojejy, the previously built bungalows were severely damaged. With funding from Lemur Conservation Foundation, a considerable portion of the damaged infrastructure was rebuilt, such as the bungalows shown here at Camp Mantella at 450 m. (Photo by Erik Patel.)

Heritage site (Raherilalao *et al.*, 2016); the conclusion was yes. In the context of gathering further data on the flora and fauna of the protected area associated with a Korea International Cooperation Agency (KOICA) project in collaboration with UNESCO and MNP, Association Vahatra was engaged to conduct a biological inventory of the eastern portion of the park to assess aspects of local biodiversity. The results of that fieldwork and associated analyses, as well as some other studies are reported herein.

Marojejy also has an important role as part of a linking forested corridor to the north via the Réserve de Ressources Naturelles du Corridor Marojejy-Anjanaharibe-Sud-Tsaratana-Nord (COMATSA Nord) to Tsaratana and another linking corridor via Réserve de Ressources Naturelles du Corridor Marojejy-Anjanaharibe-Sud-Tsaratana-Sud (COMATSA-Sud), to Anjanaharibe-Sud, Makira, and Masoala (Figure 1, upper left inset), with the complex covering a considerable area of forested protected areas.

The Marojejy Massif is notably steep, particularly at higher elevations, with precipitous slopes and

spectacular cliff faces (Figure 3). To give a better sense of the mountain's topography, approximately 80% of the protected area is found between 500 and 1500 m, with over 6.5% (3631 ha) above 1500 m. Most rain-bearing weather systems arrive from the Indian Ocean, and the eastern slopes, as compared to the western slopes of the massif, have more abundant rainfall and to a large extent no pronounced dry season. The high mountain section in the eastern portion presumably acts to create a partial rain shadow and the western and northwestern portions of the massif have a drier local climatic regime, as reflected by the presence of certain floristic and faunistic elements. With increasing elevation, temperatures decrease and precipitation from mist and rain is more frequent (Marline *et al.*, 2023, herein). The climatic conditions at the summit, which is above the upper limit of the forest, alternate between bouts of intensive solar radiation and fog, which in turn create rapid and pronounced changes in humidity, for which the local biota is adapted to.

A considerable amount has been written in the past few decades about the flora and fauna





**Figure 3.** The Parc National de Marojejy contains rather scenic landscapes and portions of the protected area are notably steep, mostly in the upper portions of the massif. This image was taken just below the Marojejy summit at about 1950 m, showing some areas with precipitous slopes and spectacular cliff faces. The three massifs to the left are known as the “trois dents” or “three teeth”. (Photo by Erik Patel.)

of Marojejy, the nearby massif of Anjanaharibe-Sud, and the connecting corridor that was formerly referred to as the Betaolana Forest and now is part of the protected area known as COMATSA-Sud (e.g., Guillaumet *et al.*, 1975; Safford & Duckworth, 1990; Evans *et al.*, 1992; Durbin *et al.*, 1998; Duckworth *et al.*, 1995; Andreone *et al.*, 2000; Ross *et al.*, 2020). A few monographs, covering a variety of different organisms have also been published (Goodman 1998, 2000a; Goodman & Wilmé, 2003).

### Transect sites

Both the 1996 and 2021 inventories of the eastern slopes of Marojejy were conducted as a series of five consecutive sites or camps placed in ascending elevational zones (Figure 1). The inventoried sites occurred along the classic Mandena-summit trail system established by earlier explorers of the massif, including Henri Humbert (Capuron, 1952), and then employed by Pierre Griveaud (1960), a Centre national de la recherche scientifique (CNRS) team under the direction of Renaud Paulian (Guillaumet *et al.*, 1975), field botanists from the Missouri Botanical Gardens (MBG), a research group from Cambridge

University (Safford & Duckworth, 1990), and others. The only exception was Camp 4 at 1550 m, which was added in 1996 to the classic circuit with the purpose of filling in a site of upper medium altitude moist evergreen forest (= medium altitude forest or montane humid forest) in the transect. Access to Camp 4 is via a path about 500 m long and cut from the main summital trail to the south and the bifurcation is about halfway between Camp 3 and Camp 5 (Figure 1). The five camps in all cases, except for 1875 m site (Camp 5), formed the central point to each of the surveyed elevational zones, also referred to herein as transect zones of transect sites. In general, in each transect zone the surveyed area was  $\pm 200$  m of elevation above and below each camp. At Camp 5, which was close to the forest line, most of the survey work took place below the camp and the surrounding open area and scrubs.

The Malagasy Government changed its system of administrative areas in 2009 from one of six provinces to one of 22 regions (régions). Hence, the Parc National de Marojejy in 1996 was in the Province d’Antsiranana and in 2021 in the Région SAVA. As mentioned above, another modification that took place between the 1996 and 2021 inventories is that

tourist infrastructure was installed at or near the first three camps used in 1996, and these sites have been given names (Table 1). The generalized localities for each of the camps during the 2021 survey and used in most of the associated field catalogs are listed below.

**450 m** (Camp 1 or Camp Mantella) 2-11 October 2021

Madagascar: Région SAVA, District Sambava, Parc National de Marojejy, 6.0 km NW Mandena, 14.438°S, 49.776°E, 480 m.

**750 m** (Camp 2 or Camp Marojejya) 12-20 October 2021

Madagascar: Région SAVA, District Sambava, Parc National de Marojejy, 6.5 km NW Mandena, 14.435°S, 49.761°E, 750 m.

**1300 m** (Camp 3 or Camp Simpona) 21-29 October 2021

Madagascar: Région SAVA, District Sambava, Parc National de Marojejy, 9.5 km NW Mandena, 14.437°S, 49.743°E, 1300 m.

**1550 m** (Camp 4) 30 October-6 November 2021

Madagascar: Région SAVA, District Sambava, Parc National de Marojejy, 9.0 km NW Mandena, 14.444°S, 49.742°E, 1550 m.

**1875 m** (Camp 5) 7-15 November 2021

Madagascar: Région SAVA, District Sambava, Parc National de Marojejy, 9.3 km NW Mandena, 14.446°S, 49.736°E, 1880 m.

## Itinerary of the 2021 expedition

Contrary to the biological inventory of 1996, no reconnaissance mission was necessary for the work conducted in 2021, as the trails and camp sites are largely maintained by Madagascar National Parks. The single exception was the trail leading from the summit trail to Camp 4 and the short section to Camp 5. Indeed, the three first camps, including Camp 1 or Camp Mantella, Camp 2 or Camp Marojejya, and Camp 3 or Camp Simpona, now have operational infrastructure, including cooking areas, toilets and showers, camping areas, and bungalows (Figure 3). Another simplification of logistical aspects as compared to 1996 is that porters living in the neighboring villages, particularly Mandena and Manantenina, have fixed prices for carrying baggage from Mandena to different points on the massif and clear limitations on baggage weight. Another important aspect to mention is that many local

villagers have previously worked with members of our team, including now more senior individuals that assisted the 1996 mission or more recent inventories in and around the massif associated with Association Vahatra or other research groups. Finally, in 1996 there was no telephone communication from the slopes of Marojejy, but in 2021 this was possible from most sites, although often necessary to climb up to prominent ridges to obtain a connection.

Eleven members of the inventory team left Antananarivo on 28 September 2021 in two 4 x 4 vehicles loaded with provisions and camping and research materials. In route, Hachim Ali was picked up in Ambilobe; he was responsible during the mission for purchasing provisions (fresh food supplies and wanting research related materials) and the coordination of sending supplies with porters to the field team as the group moved up to different camps on the massif and receiving specimens for storage after each displacement. The other members of the expedition flew to Sambava on 30 September 2021 and met the team that drove from Antananarivo. To expedite different steps, some members of the expedition team took care of administrative aspects with the local authorities, most notably having research permits stamped by the Direction Régionale de l'Environnement et du Développement Durable (DREDD) of the Sambava Region, and different courtesy visits. Others were responsible for the local purchase of rice, lentils, and beans, and these provisions for all five camps were arranged in rice sacks labelled by camp number. On 1 October 2021, a car loaded with dry provisions for Camps 2 to 5 left Sambava for Andapa, where these goods were stored.

Very early the morning of 2 October 2021, three 4 x 4 cars brought the researchers and the baggage for Camp 1 to Mandena, where about sixty porters had been engaged to carry the equipment and different types of supplies to Camp 1 (Figure 4). It was originally planned to stay at the same camp used in 1996 on the left bank of the Manantenina River and towards the Cascade de Humbert, but due to an important rise of the river level, it was decided to stay at Camp Mantella located on the right bank where touristic infrastructure had been installed. This camp is a 3 h 30 to 4 h walk from the village of Mandena.

In total, five different elevational zones were worked during the inventory, each occupied for nine days including displacement and setting up camps and research installations. The list of supplies needed for the next camp was communicated to Hachim





**Figure 4.** Porters from villages neighboring the Parc National de Marojejy were engaged to carry supplies and scientific supplies up and down the massif during the inventory. Certain displacements involved more than 60 individual porters. Here is shown a portion of the porters at the base operation in the village of Mandena and just before distributing baggage for them to carry up the massif. (Photo by Voahangy Soarimalala.)

Ali in Sambava or Andapa via telecommunication two or three days before shifting a camp, and he ensured purchases. Moving food supplies and field gear up the massif to the different sites took some coordination. The morning of the day before the group moved up to the next camp, or - as distances from Mandena to camps became longer - two days before, fresh food supplies were purchased in a regional market and placed into rice sacks. These goods and all the sacks left in the Andapa storage facility numbered for the next site were delivered to Mandena - the closest village to the park entrance accessible by car - and were given to the local person responsible for organizing the porters. Early the following morning, the porters left Mandena, joined the team at the camp that was ready to be vacated, picked up the baggage (tents, cooking materials, research gear, etc.) from the site to be taken to the next, and the group and all the materials moved up to the following site. After delivering the baggage, the porters descended the massif, picked up packaged specimens left at the vacated camp, dropped the specimens off at a temporary rented storage facility in Mandena, and returned to their homes. Starting with the displacement to Camp 4, the

roundtrip between the lowlands and next camp could not be done in a single day and it was necessary for the porters to bivouac at Camp 3 for a night, where cooking facilities and utensils were available, as well as sleeping infrastructure.

Above Camp 3, portions of the summit trail were damaged due to water erosion, and some repair work was needed. In addition, the trails leading to Camp 4 and Camp 5 were overgrown with vegetation. We engaged two local assistants for two days to open up these trails to allow porters to pass. This was particularly necessary for large and cumbersome baggage, including a small refrigerator to maintain samples at cool temperatures for zoonotic disease research (Kramer *et al.*, 2023, herein), the solar panels needed to power the large car battery for running the refrigerator, two large trunks for stocking research materials; such material was carried by two porters with the item attached with rope to and suspended between them from a large piece of 2 m or more bamboo or narrow tree trunk. During each displacement, more than 60 porters were employed and the duration of each trip between camp sites was from 1½ to 4 hours (Figure 5).





**Figure 5.** Sign post at the eastern entrance of the Parc National de Marojejy along the Mandena-summit trail and with indications of distances to the three lower camps with infrastructure, which were installed after the 1996 inventory. (Photo by Voahangy Soarimalala.)



**Figure 6.** Group photo of the 2021 field team at Camp 3. Lower row (left to right): Marie Jeanne Raherilalao, Fifaliantsoa Rasolobera, Fandresena Rakotoarimalala, Achille P. Raselimanana, and Voahangy Soarimalala; middle row (left to right): Herlin, Nicholas Cliquenois, Tahiry Langrand, Christian Manana, Desiré Razamimahatratra, Rindrahatsarana Ramanakirahina, Steven M. Goodman, Veno, and Jacquis Tahianarivony; upper row (left to right): “Ledada” Razafindravao, Alain Patrick Rasolonjatovo, Anjenot Marcelin, and Edouard Mahazandry. (Photo by Voahangy Soarimalala.)



On 16 November 2021, once the field survey was completed, the team and all the equipment and remaining supplies descended from Camp 5 in the very early morning to arrive in Mandena at the start of the afternoon. Three cars were on hand to drive the team back to Andapa. The following day the team made a presentation to officials from MNP-Marojejy and the BIOCUM project. Following this restitution, the team was transported to Sambava and at the regional DREED office in Sambava they gave a detailed report on the mission and started different administrative aspects of transporting specimens back to Antananarivo.

During the 2021 expedition, unlike the 1996 mission, the team was mainly composed of Malagasy researchers and students. The group included the following 15 individuals (organized alphabetically by family name): Hachim Ali (driver and logistics-based in Sambava and Andapa), Nicholas Cliquennois (stick insects) principally Camp 3 and other camps visited for collections, Fifaliantsoa Rasolobera (small mammals), Steven M. Goodman (birds, bats and small mammals) up to and including Camp 3, Tahiry Langrand (birds), Christian Manana (bats), Marie Jeanne Raheirilalao (birds), Fandresena Rakotoarimalala (amphibians and reptiles), Andry Rakotomanga (driver based near Mandena), Rindrahatsarana Ramanakirahina (primates), Achille P. Raselimanana (amphibians and reptiles), Alain Patrick Rasolonjatovo (plants), Rachel Razafindravao or "Ledada" (logistics and camp cook), Voahangy Soarimalala (small mammals), and Andonanahary Jacquie Tahianarivony (plants). Six individuals from local communities were engaged on a full time basis as research assistants and helping with food preparation. Rachel Razafindravao was responsible for overseeing the preparation of three meals per day for at least 21 people every day (Figure 6).

## Descriptions of the five transect zones

In this section, we adopt the system of Gautier *et al.* (2018) for the names of vegetation formations on Madagascar and specific details on Marojejy from Gautier (2018). When appropriate, we also mention other vegetation terms used in the literature for the different formations. For further details on the vegetation structure of the five surveyed sites see Tahianarivony (2023a, herein).

### 450 m (Camp 1 or Camp Mantella)

We installed our camp at the MNP tourist site known as Camp Mantella, which is on the left bank of the Manantenina River and adjacent to the main tourist trail. This camp was about 300 m to the southeast from the 1996 camp at 450 m altitude, which was placed on the trail towards Cascade de Humbert. The walk from Mandena to Camp Mantella is about three to four hours. Griveaud's (1960) location known as Ambinantelo is slightly lower and at the place the three rivers Manantenina, Sahanoavana, and Beamalona come together and in close proximity to the Piscine Noire.

The portion of the lower eastern slopes of the Marojejy Massif in the general vicinity of Camp 1 is described in detail by Humbert (1955a), which at that time was a mosaic of relatively intact lowland moist evergreen forest (= lowland humid forest or lowland rainforest), disturbed areas with secondary growth (*savoka*), swidden agriculture (slash-and-burn agriculture or *tavy*), and dense areas dominated by a formation of bamboo mixed with *Aframomum angustifolium* (Zingiberaceae), pineapple (*Ananas comosus*, Bromeliaceae), and banana (*Musa acuminata*, Musaceae) associated with regenerating areas previously cleared for agricultural activities. Today, this zone is similar in many ways to Humbert's description some 70 years ago. The regeneration of forest habitat in disturbed areas presumably started sometime after the designation of the protected area in 1952. The last two families cultivating the area around Camp 1 were expelled in 1965 after violating certain agreements (Garreau & Manantsara, 2003) and presumably forest regrowth started soon thereafter. This process takes many decades and for the moist evergreen forests of the island, there appears to be no quantitative data on how long recolonization and regeneration takes (Grinand & Nourtier, 2022). It was our impression that in 2021, as compared to 1996, the zone had a greater amount of secondary forest than old *tavy* and this aspect was confirmed by a local guide that has worked in the park for several decades. Indeed, this conclusion is supported by Tahianarivony (2023b, herein) using spatial and landscape approach.

The vegetation in this elevational zone grows on deep soils and is topographically less steep than higher zones. The local natural forest formation is lowland moist evergreen forest or also referred to as dense humid forest at low altitude, with distinct characteristics defined by Humbert (1955b), including the presence of *Anthostema madagascariense*



**Figure 7.** The natural vegetation formation around Camp 1 at 450 m is lowland moist evergreen forest and characterized by being dense, with several vertical stratifications, and distinctly rich in woody trees. **A)** The understory is often relatively open and includes composed of monocots, ferns, and young woody trees. **B)** In some areas the canopy can form a nearly 100% cover and large trees reach between 25 to 35 m in height. (Photos by Jacquis Tahinarivony.)

(Euphorbiaceae) and members of the family Myristicaceae. The forest is dense, multi-stratified, and distinctly rich in woody trees (Figure 7). The understory is generally open especially on slopes and ridge tops, and composed of monocots, ferns,

and young woody trees. The middle strata range from fairly clear to closed; this aspect depends on the vegetation height and the density of shrubs and young trees. In some areas, particularly in low-lying topographic settings, the canopy can form a nearly



**Figure 8.** Portions of the zone around Camp 1 at 450 m are composed of secondary habitat and degraded formations that are dominated by plants such as *Aframomum angustifolium* (Zingiberaceae) in the foreground and bamboos (Poaceae) in the middle section of the photo. The disturbance factors that gave rise to such habitat include landslides, most likely the result of periods of heavy rainfall associated with tropical depressions and cyclones, or anthropogenic forest clearing decades ago for swidden agricultural purposes. These zones are often surrounded by relatively intact forest, such as on the hills in the back portion of the image. Such areas had partially regenerated into secondary forests over the 25 years between the 1996 and 2021 inventories of the zone. (Photo by Voahangy Soarimalala.)



100% cover, reaches between 25 to 35 m in height, and consists of large trees and tall palm trees; lianas are also present. The dominant tree taxa, often with prominent buttresses, tall and straight trunks, and individual crowns that can exceed 20 m in diameter, include *Canarium* spp. (Burseraceae), *Cryptocarya* spp. (Lauraceae), and *Sloanea rhodanta* (Elaeocarpaceae). Epiphytes are also observed on both rocks and trees, and include ferns, orchids, and Piperaceae, but this feature is less pronounced at this site as compared to higher portions of the massif.

The vegetation formation in the Camp 1 zone is notably sensitive to subtle phenomenon associated with climatic factors, landslides or anthropogenic pressures, which result in changes to forest structure and floristic composition, including the local colonization and proliferation of pioneer, exotic, and invasive species. It was not uncommon to observe in place and from satellite images scattered spots of secondary and degraded formations in this elevational zone, characterized by native and non-endemic taxa such as *Aframomum angustifolium*, introduced planted species including *Musa acuminata*, invasive species such as *Lantana camara* (Verbenaceae), and some endemic species such as *Perrierbambus madagascariensis* (Poaceae) (Figure 8).

### 775 m (Camp 2 or Camp Marojejya, Marojejia, and Marojejya)

Our camp site was within what is today MNP's Camp Marojejya and adjacent to the Ambavaomby River, a tributary that joins the Manantenina River a short distance below and just after the dramatic Cascade Andampimbazaha. On the other side of the Manantenina River valley and directly across from the camp is the Ambatotsondrona Massif (Figure 9). It takes about 1 hour to walk from Camp 1 to Camp 2.

The forest below Camp 2 and within the transect zone shows some indications of past human disturbance, including, as compared to the 450 m zone, more advanced regenerating secondary forest and distinctly less bamboo and *Aframomum*. The forest above Camp 2 and within the elevational transect zone seems to be largely intact and along the summit trail the topography rises abruptly. Starting at about 800 m is the transition zone from lowland to medium altitude moist evergreen forests (= lower montane forest or lower montane rainforest of some authors) and this formation is most evident in areas with steep topography.

The section of the forest above Camp 2 and along the trail leading to Camp 3 is characterized by



**Figure 9.** View from Camp 2 (Camp Marojejya) towards the Ambatotsondrona Massif (summit at 1261 m). The forest at the foot of the summit has a non-continuous canopy, which is presumably associated with natural landslides and perhaps with former areas of swidden agriculture on the less steep slopes. (Photo by Erik Patel.)





**Figure 10.** Above Camp 2 at about 800 m is the transition zone between lowland to medium altitude moist evergreen forests and characterized by emergent trees that exceed 30 m in height and with distinctly vertical trunks, notable epiphyte loads, and a relatively open understory. (Photo by Voahangy Soarimalala.)



**Figure 11.** The habitat below Camp 2 is largely lowland moist evergreen forest resting on shallow soils and certain areas with exposed bedrock, giving rise to a more diminutive forest stature than the zone above Camp 2. (Photo by Jacquis Tahianarivony.)





**Figure 12.** *Takhtajania perrieri* is known from four sites in northern Madagascar, including the Parc National de Marojejy. This species first named in the early 20th-century from Manongarivo was rediscovered in 1994 in Anjanaharibe-Sud and then subsequently a few other sites in northern Madagascar. The individual shown here is in fruit and was found on a ridge above Camp 2. (Photo by Jacquis Tahianarivony.)

a dense medium altitude moist evergreen forest with deep soils (Figure 10). Below Camp 2 the formation is largely lowland moist evergreen forest resting on shallow soils and with considerable exposed bedrock or close to the surface (Figure 11). In general, the forests in the Camp 2 transect zone are dense, tall, and multi-layered. The undergrowth is light to dense, marked by the presence and abundance of *Pandanus* (Pandanaceae) and *Cyathea* (Cyatheaceae). The undergrowth is richer in ferns, *Impatiens* (Balsaminaceae), and Cyperaceae, as compared to the area around Camp 1. The middle forest strata are dense and composed of shrubs, *Cyathea* tree ferns and palms, including *Marojejya insignis* (Arecaceae). The upper stratum reaches 15 to 25 m, is largely closed to closed canopy, and made up of large trees and lianas. The emergent trees exceed 30 m in height and are characterized by a dbh greater than 80 cm and distinctly vertical trunks, particularly in low-lying areas or on slopes. Compared to Camp 1, the forest of Camp 2 is marked by the considerable increase in the frequency and diversity of parasitic plants. Epiphytes are also rich and diverse, the most common of which are from the families Aspleniaceae, Orchidaceae, Piperaceae, and Pteridaceae, indicating an important level of humidity. The impacts of passing cyclones are evident around Camp 2, such as along the trail leading towards

the stand of *Takhtajania* (Winteraceae) (Figure 12), and vegetation changes include the opening of the canopy, a distinct change in forest structure, an abundance of tree falls, and a local increase in climbing bamboos, Cyperaceae, and vining shrubs, sometimes making access difficult.

### 1300 m (Camp 3 or Camp Simpona)

The camp site where the team was installed is known today as Camp Simpona, which was very close to the 1996 site known as Antranhofa. This site or a nearby area is Humbert's (1955a) locality known as Andilana and that of Griveaud (1960) designated as Andasy II. The area around our Camp 3, particularly below, is in a forested valley, and here the watershed shifts from the Manantenina River to the southern draining Andranomifotatra River. Below Camp 3 is a lookout platform known as Point de Vue that provides an extraordinary view of the lower lying formations largely to the east and the higher massifs to the north, as well as a portion of Marojejy's higher cliffs (Figure 13). There were few signs of human disturbance in the 1500 m transect zone, with the exception of the construction of the camp and occasional cut trees of *Ivodea* spp. (Rutaceae, *bilahy*), the bark of which is used in the fabrication of a local alcoholic beverage (*betsa-betsa*).





**Figure 13.** Photo from the Point de Vue, below Camp 3, towards the east and showing the extensive forest, mostly on the slopes draining into the Manantenina River, as well as a view of the Ambatotsondrona Massif (1261 m). The partially cleared distant hills outside the Parc National de Marojejy are evident. (Photo by Inaki Relanzon.)



**Figure 14.** The habitat around Camp 3 at 1300 m is medium altitude moist evergreen forest and this formation shows important local differences based on topography. Shown here is forest habitat on a ridge, which is shorter in stature and with a more open canopy than in valleys. (Photo by Jacquis Tahianarivony.)

The trail connecting Camp 2 to Camp 3 offers an excellent opportunity to appreciate the transition between the lowland to medium altitude moist evergreen forest formations. This transition can be highlighted by differences in several indicators, such as the increasing abundance of bryophytes, lower canopy height, reduction of biovolume, and tree architecture having more twisted trunks and fewer trees with massive buttressed roots. Around Camp 3, the dominant formation is medium altitude moist evergreen forest with mosses and lichens. The canopy height is between 10 to 20 m and this aspect and vegetation density vary based on the nature of the substrate and topography. The tallest trees occur in lower-lying areas and on mid-slopes, while the ridges are covered by fairly low forest with an open canopy (Figure 14). The general characteristics of the local formation are defined by dense undergrowth and rich plant diversity. Among the typical families are Acanthaceae, Balsaminaceae, Bignoniaceae, Orchidaceae, Pandanaceae, and a variety of ferns, as well as Melastomataceae. The middle strata are open to slightly closed, and shelter shrubs and young trees. The upper stratum is largely closed to distinctly closed, thus filtering and reducing light intensity penetrating into the middle and lower vertical portions of the forest and promoting the proliferation of mosses and lichens on tree trunks and the substrate. The soil is often covered by dense herbaceous plants such as ferns and with pronounced leaf litter and organic material. The vegetation at lower-lying topographic levels is rich in trees many distinctly more branching - notably different from the formations on ridges and crests, where trees are more twisted - and do not exceed 50 cm in dbh. Parasitic plants are increasingly common in this elevational zone, namely *Bakerella* (Loranthaceae) and *Viscum* (Santalaceae), but epiphytes remain dominant. The vegetation has several adaptations to the local environment, in particular occasion strong winds and severe climatic fluctuations. Portions of the forest opened up by heavy winds are dominated by genera that install spontaneously, such as *Scleria* (Cyperaceae), *Nastus* and *Sokinochloa* (Poaceae), *Senecio* (Asteraceae), and different shrubs.

#### 1550 m (Camp 4)

As mentioned above, this site and the trail leading to Camp 4 were created during the 1996 inventory to provide access to an intermediate elevational transect zone between Camp 3 and Camp 5. Griveaud's (1960) 1600 m site, which he referred to

as Ambodifiakarana, is in the general vicinity of our Camp 4, but probably along the main summit trail. Our Camp 4 is about 1.5 hours walk from Camp 3 and accessible via a path of about 520 m leading from the summital trail and the bifurcation is about midway between Camp 3 and Camp 5. The zone in the protected valley around the camp, which drains into the Andranomifotatra River, and making up a good portion of the transect zone, is for the most part the upper limit of medium altitude moist evergreen forest, classically referred to as upper montane forest, elfin forest or mossy forest. With increasing elevation, the vegetation and ground loads of moss and epiphytes within the transect zone are distinctly denser. Above the camp and mostly on exposed ridges is a transition to more sclerophyllous vegetation, with distinctly lower tree stature, heavier epiphyte loads, and plants sculpted by exposure to wind.

The rugged relief, relatively cool average temperatures, often stiff winds, and edaphic conditions give rise to an ecological situation where the tallest tree formations occur in valleys, low-lying areas, and on low slopes (Figure 15). On the higher slopes and ridge tops this formation is replaced by montane ericoid thickets. Nevertheless, the vegetation formation that dominates this site is dense upper portion of medium altitude moist evergreen forest and is distinctly stratified. The canopy can exceed 16 m in height and emergent trees reach up to 22 m. The canopy height decreases considerably with increased elevation and reaches up to 4 m at the level of the ridges and summits. The tallest vegetation in the transect zone is around Camp 4, characterized by a diverse understory, the middle strata being dense, and with a partially closed to closed canopy. The largest trees can reach 70 cm dbh. Mosses and bryophytes envelop the trunks of trees and line the ground to form a notably thick and spongy layer (Figure 16). On the high slopes, ridges, and crests, dense to very dense vegetation can be found, which in certain areas is largely impenetrable. At this elevational level, the dominant vegetation includes *Kalanchoe* (Crassulaceae), Melastomataceae, Orchidaceae, and Piperaceae, as well as epiphytic ferns. Lianas are less diversified as compared to lower elevational zones. Indeed, the characteristics of the vegetation are similar to those of Camp 3 and present the same processes of regeneration after damage by strong storm winds.





**Figure 15.** At the level of Camp 4, found at 1550 m, the steep topographic variation, relatively cool temperatures, often brisk wind, and soil conditions result in local conditions were the tallest forest, classified as the upper portion of medium altitude moist evergreen forest, is in valley bottoms. This formation has a diverse understory and largely closed canopy. (Photo by Jacquis Tahianarivony.)



**Photo 16.** Another aspect of the habitat at Camp 4, found at 1550 m, is the development of mosses and bryophytes that envelop tree trunks and branches, as well as heavy epiphytic plant loads. (Photo by Jacquis Tahianarivony.)



**1880 m (Camp 5)**

This camping site was just above tree line and in a zone with a water source that is presumably one of the headwaters of the Andranomifotatra River. The site was 1.5 to 2 hours walk from Camp 4 and



**Figure 17.** The area around Camp 5, which is shown in the middle of the image, at 1880 m is a mosaic of montane ericoid thicket, montane grassland, and zones with exposed rock. This is the zone that forms the source of at least one portion of the Andranomifotatra River. (Photo by Jacquis Tahianarivony.)



**Figure 18.** The montane grasslands above forest line and in the vicinity of Camp 5 tended to occur in areas with shallow soils and with small shrubs and a range of different plants generally less than 1 m in height. (Photo by Jacquis Tahianarivony.)





**Figure 19.** A vegetation formation above forest line and in the vicinity of Camp 5 is montane ericoid thicket, which tends to be in areas with some ground water and shallow soils. As shown here along the trail leading to the summit, in some areas the vegetation can be dense. (Photo by Eric Mathieu.)

a relatively short distance to the summit. Griveaud's (1960) camp known as Matsabory that he placed at 2030 m was probably closer to the summital zone.

The landscape is made up of a mosaic of natural habitats ranging from montane ericoid thicket (= low ericoid bush) to montane grasslands. Just below the camp was the upper limit of a sclerophyllous forest formation. Camp 5 was located in the middle of a montane grassland, not exceeding 0.5 m in height, consisting mainly of grasses and Cyperaceae (Figure 17). The grassland had patches of small shrubs, rarely exceeding 1 m in height and dominated by members of the families Araliaceae, Asteraceae, Ericaceae, Myrtaceae, Monimiaceae, and Rutaceae (Figure 18). The montane ericoid thickets tend to occur near stream banks and in areas with shallow

soils and ranging from dense to very dense vegetation not surpassing 6 m in height (Figure 19). These thickets are dominated by the families Araliaceae, Asteraceae, Lauraceae, Monimiaceae, Myrtaceae, and Primulaceae and with no pronounced vertical stratification and woody vegetation dbh less than 20 cm. In the zone between 1800 m and the physical summit at 2130 m, there are temporarily flooded areas and such areas form the sources of numerous headwaters of different watersheds, including the Androranga, Lokoho, and Sambava rivers.

### Geology and soils

The geology of the Marojejy Massif is complex and the following text is adapted from Crowley and Sparks

(2018). The local geology is primarily made up of charnockitic granite from the Terminal Proterozoic to early Cambrian Ambalavao Kiangara-Maevarano Igneous Suite (Roig *et al.*, 2012). Alternating bands of older rocks from the Bemarivo Domain can be found throughout the western and southern portions of the massif.

Following Armstrong and McGroddy (2018), the most common soils on and around the massif are Haplic Cambisols, which are at the earliest stage of development and are generally found on slopes and in areas where disturbance has reset the soil development timeline. In addition, Haplic Ferralsols also occur, and these are highly weathered, acidic soils with reduced capacity to retain essential cations (e.g. calcium and magnesium), and relatively high in iron and aluminum. The iron oxides found in these soils give them their characteristic reddish color. The third most common soil at the site is Vitric Andosol, which is the result of past volcanic activity. These soils are relatively young, show little development, and close to the surface compose a horizon rich in vitreous materials.

## Meteorology

The generalities presented here on the climate of Marojejy are derived from Rakotondrafara *et al.* (2018). Temperature records used by these authors are from 1985 to 2014 and from MODIS (Moderate Resolution Imaging Spectroradiometer) satellite data with a resolution of 0.1° (approximately 11 km), as well as 22 weather stations on the island. Precipitation data from the same period are divided into 10-day periods (decadal), and derived from the TAMSAT (Tropical Applications Meteorology using SATellite) satellite with the same resolution mentioned above. It is important to underline that these analyses use a single point towards the lower elevations of the eastern side of the massif, and the derived data do not necessarily reflect the meteorological aspects at higher elevations and along the drier western portion.

The massif and surrounding areas are dominated by the humid climate of the north, with average annual rainfall being 1654 mm, of which 64% falls between November and April. Between 1985 and 2014, dry episodes of up to 20 days occurred at the height of the rainy season, and rainy season precipitation during this period increased by about 0.2% annually, or around 50 mm. Towards the end of this 30-year period, the rainy season tended to end 10 days earlier, as compared to the mid and late 1980s.

On average, the daily temperature varies between 14.0°C and 22.7°C. The cold season falls between June and August, with temperatures dropping to 8°C. The warm season tends to be between December and February, although peak temperatures over 28.9°C were recorded between September and November. From 1985 to 2014, there was no significant change in the average minimum daily temperature, while the average maximum temperature increased by 1.1°C. This increase should be considered of significance and potentially related to local patterns of climatic change in the greater Marojejy region.

During the 2021 mission to Marojejy, a simple weather station was installed at each of the five camps, consisting of a rain gauge placed in an open area without overhead vegetational cover and a minimum-maximum thermometer installed under vegetation and out of direct sunlight. At dawn each day, data were recorded from each of these devices and the rain gauge was emptied and the temperature indices of the thermometer returned to “zero.” The descriptive statistics for the weather data during the period the group inhabited each camp site in 1996 and 2021 are presented in Table 2.

A comparison of the site weather data from 1996 and 2021, based on readings during the same calendar periods and separated by 25 years, show some differences that might have influenced the sampling of different vertebrate groups (Table 2). For example, in 1996 at the 450 m site, average maximum temperature was distinctly lower and average rainfall was higher than in 2021. At the 750 m site, the meteorological data between the two transects are largely similar. At the 1300 m site, some contrasts are worth noting: the average minimum temperature in 1996 was lower than in 2021, while the inverse was the case for average maximum temperature, and in 2021 there was more precipitation during the course of a 24-hour period with cumulative totals up to 59 mm. At the 1550 m site in 1996, there was distinctly heavier rain as compared to 2021, including a 24-hour period with 84 mm of precipitation. At the last site (1880 m), the average temperature patterns were largely in parallel between the two periods of inventory, although it was slightly wetter in 2021 than in 1996. In another contribution herein (Marline *et al.*, 2023), details are presented on weather stations placed along the elevational transect and covering the period from 2014 to 2020.

**Table 2.** Summary of minimum and maximum temperatures during the 1996 and 2021 expeditions to Marojejy. The 1996 data are taken from Goodman (2000b) and the 2021 data based on unpublished field data gathered by Fandresena Rakotoarimalala, Fifaliantsoa Rasolobera, and Voahangy Soarimalala.

| Measured dates<br>within each transect | Temperature (°C) <sup>1</sup> |                          |                             |
|--|-------------------------------|--------------------------|-----------------------------|
|  | Minimum                       | Maximum                  | Rainfall (mm) <sup>2</sup>  |
| <b>450 m</b>                           |                               |                          |                             |
| 4-14 October 1996                      | 10, 13-17<br>14.7 ± 1.10      | 10, 17-23<br>20.1 ± 1.87 | 8, 2.0-40.0<br>10.6 ± 12.68 |
| 2-11 October 2021                      | 9, 12-16<br>14.6 ± 1.23       | 9, 22-27<br>25.2 ± 1.48  | 6, 0.3-4.0<br>1.5 ± 1.56    |
| <b>750 m</b>                           |                               |                          |                             |
| 15-23 October 1996                     | 10, 13-18<br>15.9 ± 1.58      | 10, 19-27<br>23.2 ± 2.14 | 7, 1.0-27.5<br>12.2 ± 10.76 |
| 12-20 October 2021                     | 9, 12-15<br>14.1 ± 0.93       | 9, 21-25<br>21.9 ± 1.36  | 9, 0.1-27.5<br>11.1 ± 10.66 |
| <b>1325 m</b>                          |                               |                          |                             |
| 24 October-3 November 1996             | 9, 10-13<br>11.4 ± 0.83       | 9, 19-23<br>21.3 ± 1.56  | 5, 1.0-23.0<br>8.0 ± 7.8    |
| 21-29 October 2021                     | 9, 12-15<br>13.6 ± 1.24       | 9, 18-20<br>19.2 ± 0.97  | 5, 4.0-59<br>15.8 ± 24.33   |
| <b>1550 m<sup>3</sup></b>              |                               |                          |                             |
| 4-13 November 1996                     | 9, 9-13<br>11.0 ± 1.40        | 9, 15-18<br>16.5 ± 1.17  | 6, 0.5-45.0<br>11.0 ± 15-84 |
| 30 October-6 November 2021             | 9, 11-14<br>12.3 ± 1.00       | 9, 18-18<br>18.0 ± 0.00  | 6, 0.5-15.3<br>7.1 ± 6.67   |
| <b>1875 m</b>                          |                               |                          |                             |
| 14-20 November 1996                    | 7, 8-13<br>9.9 ± 1.64         | 7, 18-23<br>21.0 ± 1.69  | 5, 0.5-1.0<br>0.6 ± 0.2     |
| 7-15 November 2021                     | 8, 9-12<br>10.5 ± 1.07        | 8, 20-24<br>21.9 ± 1.25  | 7, 0.5-9.0<br>3.3 ± 3.10    |

<sup>1</sup> Data are presented as number of records, range (minimum-maximum), mean, and ± standard deviation.

<sup>2</sup> Data are presented as number of 24-hour periods (days) at a given site with rain, range (minimum-maximum), mean, and ± standard deviation. Hence, 24 hour periods without rainfall are not considered in these summary statistics.

<sup>3</sup> Reported in Goodman (2000b) as 1625 m and based on new GPS recordings from 2021 the correct elevation is 1550 m.

## Future monitoring

On the basis of data on the plants and animals present along a transect comprising over 1400 m of vertical elevation of five different sites on the eastern slopes of Marojejy in 1996, ranging from lowland forest to above forest line, and a repeated inventory in 2021 of the same sites and with parallel field techniques, it is possible to examine changes that have taken place over the course of nearly 25 years. The associated information and comparisons between the two inventories provide important insight into possible vicissitudes that could be related to anthropogenic pressures such as forest degradation and hunting, broad-scale patterns of climate shifts (specifically broad patterns of human-induced changes) or stochastic aspects of sampling procedures. As shown in another analysis presented herein based on satellite image interpretation of the Manantenina River valley, where the lower portions of the 1996 and 2021 transect surveys were conducted, this is a zone of the park that has had reduced anthropogenic pressure between 1996 and 2022 (Tahinarivony, 2023b, herein). In many

of the contributions presented in this monograph, specifically animal groups surveyed both in 1996 and 2021, differences between the results from each survey period are discussed.

An analysis conducted based on Landsat 5, 7, and 8 images of Marojejy and obtained between 1996 and 2016 and with a precision of 1 pixel (approximately an area of 30 x 30 m) (Rabenandrasana *et al.*, 2018), shows little change at a relatively coarse level in forest cover in the protected area during this period (Table 3). It is important to mention at a finer scale, particularly the removal of precious hardwood trees for which the park has been the subject of such exploitation (Patel, 2007; Schuurman & Lowry, 2009), is not visible in the Rabenandrasana *et al.* (2018) analyses. During the 2021 inventory of the site and in particular in the lower elevational zones, signs of relatively recent selective exploitation of hardwoods were found. For the most part such areas were off the main Mandena-summit trail and the resulting canopy openings at a scale of less than 30 x 30 m.

As mentioned earlier, data from the 1996 and 2021 elevational transects that encompassed a



**Table 3.** Measures of natural forest loss from 1996 to 2006 and from 2006 to 2016 in different natural formations at Marojejy. Data derived from Goodman *et al.* (2018a) and Rabenandrasana *et al.* (2018).

| Habitat type           | Forest cover (ha) in 1996 | Forest cover (ha) in 2006 | Forest loss (ha) between 1996-2006 (% loss) | Forest cover (ha) in 2016 | Forest loss (ha) between 2006-2016 (% loss) |
|------------------------|---------------------------|---------------------------|---|---------------------------|---|
| Moist evergreen forest | 50,412                    | 49,808                    | 604 (1.2%)                                  | 49,566                    | 242 (0.5%)                                  |
| <b>Total</b>           | <b>50,412</b>             | <b>49,808</b>             | <b>604 (1.2%)</b>                           | <b>49,566</b>             | <b>242 (0.5%)</b>                           |

notable ecological gradient - where variables such as shifts in temperature, humidity, and rainfall change in a continuous manner - provide the means to understand the ecology and biogeography of a variety of organisms, and possible change across 25 years, whether natural or anthropogenic. In order to follow the evolution of the biota of the Marojejy Massif, one of the most important protected areas on the island with regards to Malagasy natural patrimony, we strongly recommend that in a regular periodic manner, say every 10 years, a parallel transect inventory be conducted, paying close attention to the same methodologies and calendar periods used in 1996 and 2021, to document patterns of change through time.

## Acknowledgements

This project was generously funded by the Korea International Cooperation Agency (KOICA) through the United Nations Educational, Scientific and Cultural Organization (UNESCO), to whom we are sincerely grateful. We would like to acknowledge the keen interest of the former South Korean Ambassador to Madagascar, Sang Woo Lim, for his help in advancing this project. We thank the Direction des Aires Protégées des Ressources Naturelles Renouvelables et des Ecosystèmes, Ministère de l'Environnement et du Développement Durable, which kindly granted us the research authorization (Ref n° 357/21/MEED/SG/DGGE/DAPRNE/SCBE. Re of 31 August 2021) to allow the team to carry out a biological inventory of the Marojejy National Park.

We are grateful to all of the scientific members of the 2021 mission and the different contributors that are listed in Appendix 1. We thank Tahiry Langrand and Erik Patel for their comments on a previous version of this contribution.

## References

**Andreone, F., Randrianirina, J. E., Jenkins, P. D. & Aprea, G. 2000.** Species diversity of Amphibia, Reptilia and Lipotyphla (Mammalia) at Ambolokopatrika, a rainforest between the Anjanaharibe-Sud and

Marojejy massifs, NE Madagascar. *Biodiversity and Conservation*, 9: 1587-1622.

**Andriamialisoa, F. & Langrand, O. 2022.** The history of zoological exploration of Madagascar. In *The new natural history of Madagascar*, ed. S. M. Goodman, pp. 1-44. Princeton University Press, Princeton.

**Armstrong, A. H. & McGroddy, M. 2018.** Site 19, Marojejy: Sols / Soils. 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. Raheirilalao & S. Wohlhauser, pp. 703-704. Association Vahatra, Antananarivo.

**Bohr, Y. E. M. B., Giertz, P., Ratvonamana, Y. R. & Ganzhorn, J. U. 2011.** Gray-brown mouse lemurs (*Microcebus griseorufus*) as an example of distributional constraints through increasing desertification. *International Journal of Primatology*, 32 (4): 901-913.

**Capuron, R. 1952.** Compte rendu d'une tournée dans les forêts du Nord de Madagascar, avec le Professeur Humbert. *Bulletin de l'Académie Malgache*, 30: 27-35.

**Crowley, B. E. & Sparks, J. M. 2018.** Site 19, Marojejy : Géologie / Geology. 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. Raheirilalao & S. Wohlhauser, pp. 703. Association Vahatra, Antananarivo.

**Duckworth, J. W., Evans, M. I., Hawkins, A. F. A., Safford, R. J. & Wilkinson, R. J. 1995.** The lemurs of Marojejy Strict Nature Reserve, Madagascar: A status overview with notes on ecology and threats. *International Journal of Primatology*, 16: 545-559.

**Durbin, J., Evans, M., Hawkins, A. Rakotondraparany, F., Sheldon, B. & Wilkinson, R. 1998.** *A wildlife survey of Marojejy Nature reserve, Madagascar*. International Council for Bird Conservation. Cambridge, UK.

**Evans, M. I., Duckworth, J. W., Hawkins, A. F. A., Safford, R. J., Sheldon, B. C. & Wilkinson, R. J. 1992.** Key bird species of Marojejy Strict Nature Reserve, Madagascar. *Bird Conservation International*, 2: 201-220.

**Garreau, J.-M. & Manantsara, A. 2003.** The protected-area complex of the Parc National de Marojejy and the Réserve Spéciale d'Anjanaharibe-Sud. In *The natural history of Madagascar*, eds. S. M. Goodman & J. P. Benstead, pp. 1451-1458. The University of Chicago Press, Chicago.

**Gautier, L. 2018.** Site 19, Marojejy : 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. Raheirilalao & S. Wohlhauser, pp. 706-707. Association Vahatra, Antananarivo.
- Gautier, L., Tahianarivony, 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. Raheirilalao & S. Wohlhauser, pp. 207-242. Association Vahatra, Antananarivo.
- Goodman, S. M. (ed.). 1998.** A floral and faunal inventory of the Réserve Spéciale d'Anjanaharibe-Sud, Madagascar: With reference to elevational variation. *Fieldiana: Zoology*, new series, 90: 1-246.
- Goodman, S. M. (ed.) 2000a.** 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: 1-286.
- Goodman, S. M. 2000b.** Description of the Parc National de Marojejy, Madagascar, and the 1996 biological inventory of the reserve. 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: 1-18.
- Goodman, S. M. In press.** Updated estimates of biotic diversity and endemism for Madagascar – revisited 20 years later. *Oryx*.
- Goodman, S. M. & Wilmé, L. (eds.) 2003.** Nouveaux résultats d'inventaires biologiques faisant référence à l'altitude dans la région des massifs montagneux de Marojejy et d'Anjanaharibe-Sud. *Recherches pour le Développement, Série Sciences biologiques*, 19: 1-302.
- Goodman, S. M., Raheirilalao, M. J. & Wohlhauser, S. (eds.). 2018a.** *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., Raheirilalao, M. J., Raselimanana, A. P. & Soarimalala, V. 2018b.** Progrès réalisés au cours des 30 dernières années sur les vertébrés terrestres présents dans les aires protégées terrestres de Madagascar / Advances over the past 30 years on the land vertebrates occurring in the terrestrial protected areas of Madagascar. 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. Raheirilalao & S. Wohlhauser, pp. 1679-1692. Association Vahatra, Antananarivo.
- Goodman, S. M., Fisher, B. L., Glaw, F. & Phillipson, P. B. 2023.** Species new to science described from Marojejy since 1988: An extraordinary area of discovery at one of Madagascar's biodiversity hotspots. In A floral and faunal inventory of the Parc National de Marojejy: Altitudinal gradient and temporal variation, eds. S. M. Goodman & M. J. Raheirilalao. *Malagasy Nature*, 17: 41-72.
- Grinand, C. & Nourtier, M. 2022.** Forest dynamics: Carbon, drivers, and trends. In *The new natural history of Madagascar*, ed. S. M. Goodman, pp. 105-113. Princeton University Press, Princeton.
- Griveaud, P. 1960.** Une mission entomologique au Marojejy. *Naturaliste Malgache*, 12: 43-55.
- Guillaumet, J.-L., Betsch, J.-M., Blanc, C., Morat, P. & Peyrieras, A. 1975.** Etude des écosystèmes montagnards dans la région malgache. III. Le Marozezy IV. L'ltremo et L'ibity. Géomorphologie, climatologie faune et flore (Campagne RCP 225, 1972-1973). *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, 3<sup>ème</sup> série, 309: 29-67.
- Humbert, H. 1955a.** Une merveille de la nature à Madagascar. Première exploration du massif du Marojejy et de ses satellites. *Mémoires de l'Institut Scientifique de Madagascar*, série B, 6: 1-210.
- Humbert, H. 1955b.** Les territoires phytogéographiques de Madagascar. *Année Biologique*, série 3, 31 (3): 439-448.
- Kappeler, P. M., Rasoloarison, R. M., Razafimanantsoa, L., Markolf, M. & Fichtel, C. 2022.** Forest ecology and research in the Kirindy Forest CNFEREF. In *The new natural history of Madagascar*, ed. S. M. Goodman, pp. 127-133. Princeton University Press, Princeton.
- Kramer, R. A., Herrera, J. P., Pender, M., Soarimalala, V. & Nunn, C. L. 2023.** Ecosystem change, market participation, and human health in villages proximate to 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. Raheirilalao. *Malagasy Nature*, 17: 267-280.
- 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. Raheirilalao. *Malagasy Nature*, 17: 32-40.
- Morelli, T. L., Smith, A. B., Mancini, A. N., Balko, E. A., Borgerson, C., Dolch, R., Farris, Z., Federman, S., Golden, C. D., Holmes, S. M., Irwin, M., Jacobs, R. L., Johnson, S., King, T., Lehman, S. M., Louis Jr, E. E., Murphy, A., Randriahaingo, H. N. T., Randrianarimanana, H. L. L., Ratsimbazafy, J., Razafindratsima, O. H. & Baden, A. L. 2020.** The fate of Madagascar's rainforest habitat. *Nature Climate Change*, 10 (1): 89-96.
- Nicoll, M. E. & Langrand, O. 1989.** *Madagascar : Revue de la conservation et des aires protégées*. World Wide Fund for Nature, Gland.
- Patel, E. R. 2007.** Logging of rare rosewood and palisandre (*Dalbergia* spp.) within Marojejy National Park, Madagascar. *Madagascar Conservation and Development*, 2 (1): 11-16.
- Phillipson, P. B., Andriamahefarivo, L. D., Lowry II, P. P. & Miller, J. S. 2018.** Site 19, Marojejy : Flore /

- Flora. 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. Raheirilalao & S. Wohlhauser, pp. 706-708. Association Vahatra, Antananarivo.
- Rabenandrasana, J. C. N., Wohlhauser, S. & Goodman, S. M. 2018.** Perte de forêt / Forest loss. 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. Raheirilalao & S. Wohlhauser, pp. 450-454. Association Vahatra, Antananarivo.
- Raheirilalao, M. J., Raselimanana, A. P., Soarimalala, V. & Goodman, S. M. 2016.** Evaluation biologique et écologique de la flore et de la faune du Parc National de Marojejy, Madagascar. Rapport non publié. Association Vahatra, Antananarivo.
- Ratovonamana, R. Y., Rajeriarison, C., Roger, E. & Ganzhorn, J. U. 2011.** Phenology of different vegetation types in Tsimanampetsotsa National Park, south-western Madagascar. *Malagasy Nature*, 5: 14-38.
- Rakotondrafara, M. L., Randriamarolaza, L. Y. A., Rasolonjatovo, H., Rakotomalala, C. L. & Razanakiniana, F. S. 2018.** Site 19 Marojejy : Climat / Climate. 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. Raheirilalao & S. Wohlhauser, pp. 704-705. Association Vahatra, Antananarivo.
- Roig, J. Y., Tucker, R. D., Delor, C., Peters, S. G. & Théveniaut, H. 2012.** Carte géologique de la République de Madagascar à 1/1 000 000. Ministère des Mines, Programme de Gouvernance des Ressources Minérales, Antananarivo.
- Ross, P. H., Patel, E., Ferguson, B., Ravelijaona, R. H., Raoloniana, G. I., Wampole, E., Gerber, B. D. & Farris, Z. J. 2020.** Assessment of the threatened carnivore community in the recently expanded rainforest protected area Anjanaharibe-Sud Special Reserve, Madagascar. *Endangered Species Research*, 43: 89-98.
- Safford, R. J. & Duckworth, J. W. (eds.) 1990.** A wildlife survey of Marojejy Reserve, Madagascar. ICBP Study Report No. 40. International Council for Bird Preservation, Cambridge.
- Schuurman, D. & Lowry III, P. P. 2009.** The Madagascar rosewood massacre. *Madagascar Conservation & Development*, 4 (2): 98-102.
- Tahinarivony, J. A. 2023a.** 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. Raheirilalao. *Malagasy Nature*, 17: 102-135.
- Tahinarivony, J. A. 2023b.** 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. Raheirilalao. *Malagasy Nature*, 17: 73-87.
- Vieilledent, 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 in Madagascar. *Biological Conservation*, 222: 189-197.
- Wright, P. C., Erhart, E. M., Tecot, S., Andrea L. Baden, Arrigo-Nelson, S. J., Herrera, J., Morelli, T. L., Blanco, M. B., Deppe, A., Atsalis, S., Johnson, S., Ratelolahy, F., Tan, C. & Zohdy, S. 2012.** Long-term lemur research at Centre Valbio, Ranomafana National Park, Madagascar. In *Long-term field studies of primates*, eds. P. M. Kappeler & D. P. Watts, pp. 67-100. Springer, Berlin, Heidelberg.



## Appendix 1

### Participants in the project

Excluding local people that took part in the 2021 elevational transect of Marojejy, a total of 12 field-workers were involved, as well as a number of people that collaborated and helped with the analyses and manuscript preparation. The addresses of all of the scientists are given below.

**Ah-Peng, C.**, Université de La Réunion, UMR PVBMT, BP 7151, chemin de l'IRAT, 97410 Saint-Pierre, La Réunion, France. E-mail: claudine.ahpeng@univ-reunion.fr

**Andriamiarisoa, R. L.**, Missouri Botanical Garden Madagascar, PO Box 3391, Antananarivo 101, Madagascar. E-mail: roger.andriamiarisoa@mobot.mg

**Cliquennois, N.**, Collège français Jules-Verne, BP 141, Tomboarivo, Antsirabe 110, Madagascar. E-mail: nicolascliquennois@yahoo.fr

**Falimiarintsoa, D.**, Gestion de la Biodiversité et Protection des Ecosystèmes, Faculté des Sciences, Université d'Antsiranana, BP 0, Antsiranana 201, Madagascar. E-mail: falimiarintsoadaniel@gmail.com

**Fisher, B. L.**, Entomology, California Academy of Sciences, Golden Gate Park, 55 Music Concourse Drive, San Francisco, California 94118, USA. E-mail: bfisher@calacademy.org

**Glaw, F.**, Sektion Herpetologie, Zoologische Staatssammlung München, Münchhausenstr. 21, 81247 Munich, Germany. E-mail: glaw@snsb.de

**Goodman, S. M.**, Negaunee Integrative Research Center, Field Museum of Natural History, 1400 South DuSable Lake Shore Drive, Chicago, Illinois 60605, USA, and Association Vahatra, BP 3972, Antananarivo 101, Madagascar. E-mail: sgoodman@fieldmuseum.org

**Hedderson, T. A. J.**, Bolus Herbarium, University of Cape Town, Private Bag X3, 7701 Rondebosch, South Africa. E-mail: terry.hedderson@uct.ac.za

**Herrera, J. P.**, Duke Lemur Center SAVA Conservation, Duke University, Box 90385, Durham, North Carolina 27705, USA. E-mail: james.herrera@duke.edu

**Hugel, S.**, Institut des Neurosciences Cellulaires et Intégratives, CNRS, Université de Strasbourg, 8, allée du Général Rouvillois, F-67000 Strasbourg, France and Madagascar Biodiversity Center, Parc Botanique et Zoologique de Tsimbazaza, Antananarivo 101, Madagascar. E-mail: hugels@inci-cnrs.unistra.fr

**Kramer, R. A.**, Nicholas School of the Environment and Duke Global Health Institute, Duke University, Box 90328, Durham, North Carolina 27708, USA. E-mail: kramer@duke.edu

**Langrand, T.**, 11816 Riders Lane, Reston, Virginia 20191, USA. E-mail: langrandt@gmail.com

**Manana, C.**, Gestion de la Biodiversité et Protection des Ecosystèmes, Faculté des Sciences, Université d'Antsiranana, BP 0, Antsiranana 201, Madagascar. E-mail: christianmanana7@gmail.com

**Marline, L.**, Association Vahatra, BP 3972, Antananarivo 101, Madagascar and Kew Madagascar Conservation Centre, BP II J 131 B Ambodivoanjo, Ivandry, Antananarivo 101, Madagascar. E-mail: marlinelova@gmail.com

**Nunn, C. L.**, Duke Global Health Institute, Duke University, Box 90519, Durham, North Carolina 27708, USA. E-mail: clnunn@duke.edu

**Patel, E.**, Lemur Conservation Foundation, P.O. Box 249, Myakka City, Florida 34251, USA. E-mail: patel.erik@gmail.com

**Pender, M.**, Duke Global Health Institute, Duke University, Box 90519, Durham, North Carolina 27708, USA. E-mail: michelle.pender@duke.edu

**Phillipson, P.**, Missouri Botanical Garden, 4344 Shaw Blvd., St. Louis, Missouri 63110, USA; and Institut de Systématique, Evolution et Biodiversité (ISYEB), Muséum national d'Histoire naturelle, Centre National de la Recherche Scientifique, Sorbonne Université, Ecole Pratique des Hautes Etudes, Université des Antilles, C.P. 39, 57 rue Cuvier, 75005 Paris, France. E-mail: Peter.Phillipson@mobot.org

**Rafanomezanjanahary, J. M.**, Association Vahatra, BP 3972, Antananarivo 101, Madagascar. E-mail: rafanomezanjanaharyjohanna@gmail.com

**Raherilalao, M. J.**, Mention Zoologie et Biodiversité Animale, Domaine Sciences et Technologie, BP 906, Université d'Antananarivo, Antananarivo 101, Madagascar, and Association Vahatra, BP 3972, Antananarivo 101, Madagascar. E-mail: jraherilalao@gmail.com

**Rakotoarimalala, F.**, Mention Zoologie et Biodiversité Animale, Domaine Sciences et Technologie, BP 906, Université d'Antananarivo, Antananarivo 101, Madagascar, and Association Vahatra, BP 3972, Antananarivo 101, Madagascar. E-mail: fandresenarak@gmail.com

**Ralison, J. M.**, Biotope Madagascar, Lot VT 74 G Andohananimandroseza, Antananarivo 101, Madagascar. E-mail: jmrailson@biotope.fr

**Ramanankirahina, R.**, Mention Zoologie et Biodiversité Animale, Domaine Sciences et Technologie, BP 906, Université d'Antananarivo, Antananarivo 101, Madagascar. E-mail: r.hatsarana@gmail.com

**Randrianarimanana, R.**, Mention Biologie et Ecologie Végétales, Université d'Antananarivo, Antananarivo 101, Madagascar. E-mail: randriarhf7@gmail.com

**Raselimanana, A. P.**, Mention Zoologie et Biodiversité Animale, Domaine Sciences et Technologie, BP 906, Université d'Antananarivo, Antananarivo 101, Madagascar, and Association Vahatra, BP 3972, Antananarivo 101, Madagascar. E-mail: raselimananaachille@gmail.com

**Rasoanoro, M.**, Mention Zoologie et Biodiversité Animale, Domaine Sciences et Technologie, BP 906, Université d'Antananarivo, Antananarivo 101, Madagascar, and Association Vahatra, BP 3972, Antananarivo 101, Madagascar. E-mail: rasoumercia@gmail.com

**Rasolobera, F.**, Mention Zoologie et Biodiversité Animale, Domaine Sciences et Technologie, BP 906, Université d'Antananarivo, Antananarivo 101, Madagascar, and Association Vahatra, BP 3972, Antananarivo 101, Madagascar. E-mail: tsikyrasolo@gmail.com

**Soarimalala, V.**, Institut des Sciences et Techniques de l'Environnement, Université de Fianarantsoa, and Association Vahatra, BP 3972, Antananarivo 101, Madagascar. E-mail: voahangysoarimalala@gmail.com

**Tahinarivony, J. A.**, Association Famelona, BP 5147, Antananarivo 101, Madagascar. E-mail: jacquis.tahinarivony@famelona.mg, andonahary@yahoo.fr

**Todilahy, L. J.**, Association Vahatra, BP 3972, Antananarivo 101, Madagascar. E-mail: todilahylomeris@gmail.com

**Wilding, N.**, Missouri Botanical Garden, P.O. Box 299, St. Louis, Missouri, 63166-0299, U.S.A. E-mail: nwilding@mobot.org

# Elevational variation of temperature and relative humidity in the Parc National de Marojejy

Lovanomenjanahary Marline<sup>1,2</sup>, Rivocharifara Randrianarimanana<sup>3</sup> & Erik Patel<sup>4</sup>

<sup>1</sup> Association Vahatra, BP 3972, Antananarivo 101, Madagascar

E-mail: marlinelova@gmail.com

<sup>2</sup> Kew Madagascar Conservation Centre, Antananarivo 101, Madagascar

<sup>3</sup> Département de Biologie et Ecologie Végétales, Université d'Antananarivo, Antananarivo 101, Madagascar

E-mail: randriarf7@gmail.com

<sup>4</sup> Lemur Conservation Foundation, P.O. Box 249, Myakka City, Florida 34251, USA

E-mail: patel.erik@gmail.com

## Abstract

The Parc National de Marojejy, home to the fourth highest peak of Madagascar (2130 m), has little been studied from a meteorological perspective. Climate data are important tools to better understand the impact of climate change on biodiversity and provide projections for future shifts. Five weather stations were set up on the eastern slope of the protected area, all at different elevations, ranging from 450 to 1900 m. Based on the data gathered between 2014 and 2020, albeit not continuously recorded throughout this period, the diurnal, seasonal, and annual variation of relative humidity and temperature are analyzed. The results show that temperature decreased with increasing elevation. Whereas relative humidity is highest at mid-elevation. Across the five elevational zones, the average annual mean temperature varies between 14.9°C and 21.8°C, the average annual relative humidity varies between 94.8% and 98.9%, the monthly average temperature varies between 11.1°C and 23.5°C, and the monthly average relative humidity varies between 88.6% and 99.3%. The cold season is between June and September and the warm season ranges between November and March.

**Keywords:** temperature, relative humidity, tropical mountain, Madagascar

## Résumé détaillé

Le Parc National de Marojejy abrite le 4ème plus haut sommet de Madagascar (2130 m). Il a été peu étudié d'un point de vue météorologique. Pourtant, les données climatiques sont des outils importants pour mieux comprendre l'impact du changement climatique sur la biodiversité. Cinq stations météorologiques mesurant la température et l'humidité relative (type : MadgeTech RhTemp1000IS; un senseur de température et d'humidité relative, fabriqué par MadgeTech, Warner, New Hampshire, USA) ont été installées sur le versant oriental du parc à cinq niveaux altitudinaux. Les stations météorologiques ont été installées sur un intervalle d'environ 400 m d'altitude, sur cinq niveaux altitudinaux (450 m, 850 m, 1250 m, 1650 m et 1900 m). Les mesures d'humidité relative et de température ont commencé en décembre 2013 et se sont terminées en mars 2020. L'intervalle de lecture a été fixé à 1 h, et à l'heure locale UTC + 3. Les variations diurnes, saisonnières et annuelles de la température et de l'humidité relative sont analysées, basées sur des données d'observation entre janvier 2014 et mars 2020.

Les résultats montrent que pendant la période d'observation, la température a diminué avec l'augmentation de l'altitude. Alors que l'humidité relative est la plus élevée en moyenne altitude. En moyenne, la température moyenne annuelle varie entre 14,9 °C and 21,8 °C et l'humidité relative annuelle varie entre 94,8 % et 98,9 %, tandis que la température moyenne mensuelle varie entre 11,1 °C et 23,5 °C, et l'humidité relative moyenne mensuelle varie entre 88,6 % et 99,3 %. La saison froide se situe entre juin et septembre avec des températures descendant jusqu'à 4,5 °C. La saison chaude se situe entre novembre et mars, la température la plus élevée supérieure à 30 °C et l'humidité relative la plus faible inférieure à 40 % ont été enregistrées pendant ces périodes.

**Mots clés :** température, humidité relative, montagne tropicale, Madagascar



## Introduction

Tropical mountain habitats and the endemic species they contain are not only threatened by drastic land use changes, hunting, and invasive species, but are also sensitive to climate change including rising temperature and shifts in precipitation patterns (Bitencourt *et al.*, 2016; Peters *et al.*, 2019). Relative to other ecosystems and to habitats in the northern hemisphere, very little is known about the impacts of climate change on mountain habitat in the southern hemisphere.

Air temperature and relative humidity are identified as among critical weather components in climate studies (Kousari *et al.*, 2011; Gunawardhana *et al.*, 2017). Relative humidity is a percentage that indicates how saturated the air is with water vapor. Temperature, which is the thermal condition measured by different scales, has been revealed to diverge according to the relative influence of humidity, wind, and solar radiation.

Elevation is the dominant control of temperature and precipitation in mountains and can amplify the rate of warming (Pepin *et al.*, 2015). Patterns of temperature, humidity, and precipitation along an elevation gradient directly influence the vertical distribution of biological communities. Because elevational gradients are continuous and can experience important climatic shifts over short distances, they are like “natural experiments” of the impact of global shifts in certain meteorological patterns on terrestrial ecosystems. Accurate measurements of climatic variables, especially surface air temperature and its elevational variations in mountainous areas, are vital for better understanding the impacts of climate change on range of different organisms and inference on how their distributions might change (Whittaker *et al.*, 2001; Pepin *et al.*, 2015).

Madagascar holds numerous tropical mountains, with the highest peak on the island rising to 2876 m, and these massifs form unique and diverse habitats with high beta-diversity shifts as a function of elevation. Madagascar’s high massifs are remarkable for having a high degree of regional and local endemism, but remain largely unknown with respect to patterns of meteorological changes as a function of elevation. This in part is due to the remoteness of these areas, difficult access, and logistic complications to regularly gather climate data.

Here, we analyze the climate aspects of the eastern slopes of the Parc National de Marojejy, which holds the fourth highest peak on the island

at 2130 m (see Goodman *et al.*, 2023, herein, for further details on the massif). It is characterized by a large elevational range from 75 to 2130 m (Garreau & Manantsara, 2003; Goodman *et al.*, 2018). The Parc National de Marojejy fits in tropical humid to superhumid rainforest of the Holdridge life zone system, with its annual rainfall of 2243 mm (Goodman *et al.*, 2018), the variation of mean temperature along elevational gradient can divide the park into three zones: pre-montane, lower montane, and montane zones (Sisneros *et al.*, 2011).

The aims of this paper are (1) to investigate variation in temperature and relative humidity based on the data obtained from the five weather stations installed along the eastern slopes of the Marojejy Massif and (2) to fill an important gap on climatic research in the mountains of Madagascar.

## Materials and methods

### Weather station installation and specifications

In December 2013, a field team associated with a bryophyte expedition to the Parc National de Marojejy installed five weather stations (type: MadgeTech RhTemp1000is; temperature and relative humidity data loggers; manufactured by MadgeTech, Warner, New Hampshire, USA) to record temperature and relative humidity data along the elevational gradient. The weather stations were installed at an elevational interval of approximately 400 m along the eastern slope of the park and placed in the vicinity Camp Mantella at 450 m (14.4368°S, 49.7754°E), above Camp Marojejya at 850 m (14.438°S, 49.7568°E), below Camp Simpona at 1250 m (14.4365°S, 49.7456°E), at 1650 m (14.4443°S, 49.7381°E), and 1900 m (14.4478°S, 49.7333°E) (Figure 1). All stations were installed away from tourist trails and in not noticeable places. Details on the sensor accuracy of the weather station model are given in Table 1.

**Table 1.** Specification of the sensors measuring in the weather stations.

|                     | Temperature                     | Relative humidity (RH)          |
|---------------------|---------------------------------|---------------------------------|
| Sensor              | Resistance Temperature Detector | Capacitive Polymer              |
| Range               | -40°C to +80°C                  | 0% RH to 100% RH non-condensing |
| Resolution          | 0.01°C                          | 0.1% RH                         |
| Calibrated accuracy | ± 0.5°C                         | ± 3.0% RH                       |

### Data and measurements

Relative humidity and temperature measurements began in December 2013 and ended in March 2020.



**Figure 1.** The weather stations were placed in rectangular plastic boxes with an open bottom and sides to protect the devices from direct solar radiation and to allow adequate ventilation. **A)** Protection grilles were glued in the bottom and sides of the box to prevent insects from entering. **B)** We attached and tied the plastic box to a horizontal wooden pole at a height of 1 m above the ground. (Photo by Lovanomenjanahary Marline.)

The reading interval was set to 1 h and at the local time UTC + 3. However, due to large fluctuations in the data during certain periods and malfunction of some of the devices, there are missing data for some months and years (Table 2). Herein we use the 1 h averaged data to analyze the diurnal and seasonal variations of temperature and relative humidity and employ daily data to analyze annual variation.

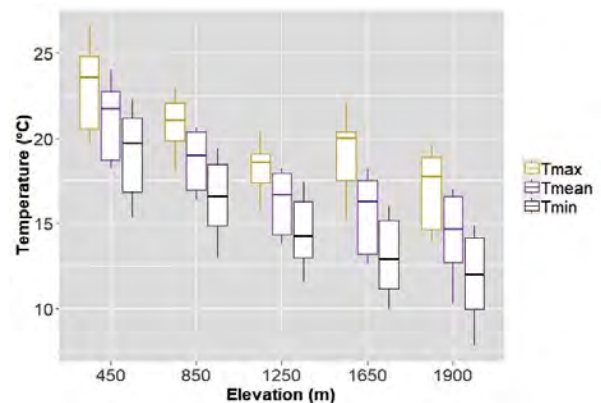
**Table 2.** Data representation. Light blue: data used for this study; dark blue: discarded and/or missing data.

|                   | 450 m      | 850 m      | 1250 m     | 1650 m     | 1900 m     |
|-------------------|------------|------------|------------|------------|------------|
| Dec 2013-Jun 2014 | Light blue | Light blue | Light blue | Light blue | Light blue |
| Jun 2014-Nov 2014 | Light blue | Light blue | Light blue | Light blue | Dark blue  |
| Nov 2014-Nov 2015 | Light blue | Dark blue  | Light blue | Dark blue  | Light blue |
| Nov 2015-Mar 2016 | Dark blue  | Dark blue  | Dark blue  | Dark blue  | Dark blue  |
| Mar 2016-May 2017 | Light blue | Light blue | Light blue | Light blue | Light blue |
| May 2017-Jun 2018 | Dark blue  | Dark blue  | Light blue | Light blue | Light blue |
| Jun 2018-Aug 2018 | Dark blue  | Light blue | Light blue | Light blue | Light blue |
| Aug 2018-Dec 2018 | Dark blue  | Dark blue  | Light blue | Light blue | Light blue |
| Dec 2018-Oct 2019 | Dark blue  | Dark blue  | Light blue | Dark blue  | Light blue |
| Oct 2019-Apr 2020 | Dark blue  | Dark blue  | Dark blue  | Dark blue  | Light blue |

## Results

### Elevational variation in temperature and relative humidity

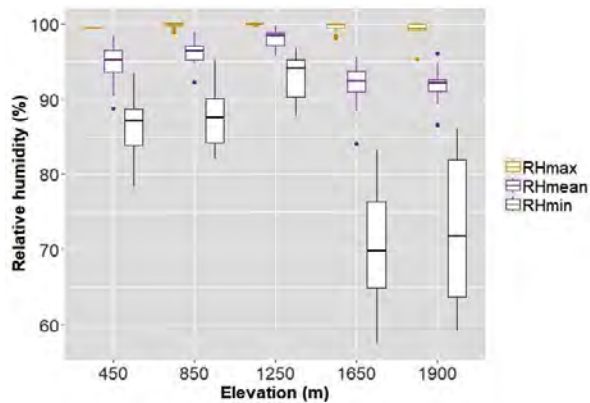
Temperature shows a decreasing trend with increasing elevation. The annual average temperature varies between 14.9°C and 21.8°C (Figure 2). Maximum relative humidity at each elevation reaches 100%. Lowest relative humidity is found at higher elevation.



**Figure 2.** Elevational variations in the annual minimum temperature (Tmin), mean temperature (Tmean), and maximum temperature (Tmax) along the elevational gradient of the Parc National de Marojejy from December 2013 to April 2020.



Mean and minimum relative humidity are highest at mid-elevation and specifically the 1250 m site (Figure 3).



**Figure 3.** Elevational variations in the annual minimum relative humidity (RHmin), mean relative humidity (RHmean), and maximum relative humidity (RHmax) along the elevational gradient of the Parc National de Marojejy from December 2013 to April 2020.

### Seasonal changes in temperature and relative humidity

Monthly mean temperature and relative humidity for each elevational zone are presented in Figure 4. The temperature plot shows a similar seasonal signature in the five elevational zones. The warmest months are from December to March, coinciding with the rainy season. There is a general cooling trend during the period from June to August (Figure 4A). The lowest recorded mean monthly temperature is 11.12°C at 1900 m in July. The highest mean monthly temperature is 23.49°C at 450 m in March.

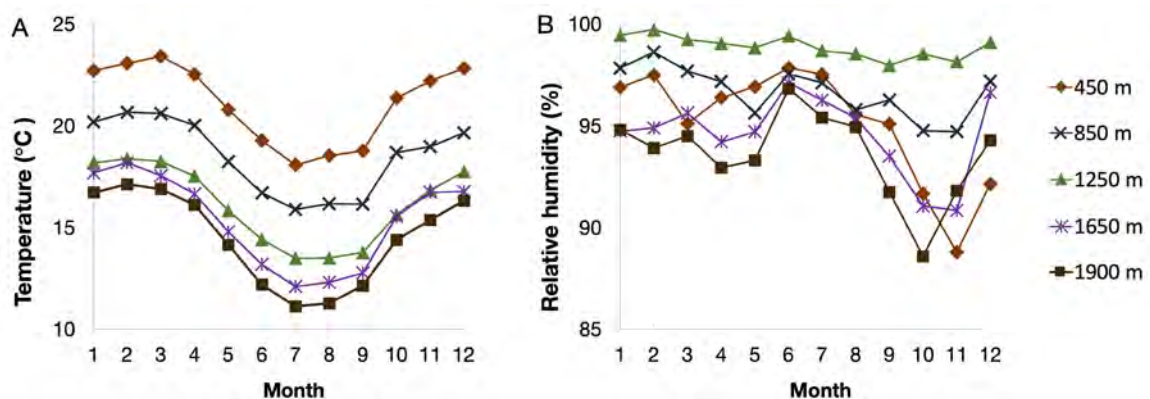
The monthly relative humidity shows different patterns in each elevational zone (Figure 4B). At 1900 m, the monthly mean relative humidity fluctuates from 88.6% in September to 91.7% in October.

Similarly, at 1650 m this parameter decreases for a few months starting in September (91.1% to 90.8% in October and November). At 450 m, on the other hand, the drop in relative humidity is slightly delayed and the decrease occurs from 91.7% in October to 88.8% in November. In contrast, at 1250 m, relative humidity throughout the year is distinctly more stable, as compared to higher and lower elevational zones and averaging between 98.1% and 99.7%.

### Diurnal variation of temperature and relative humidity

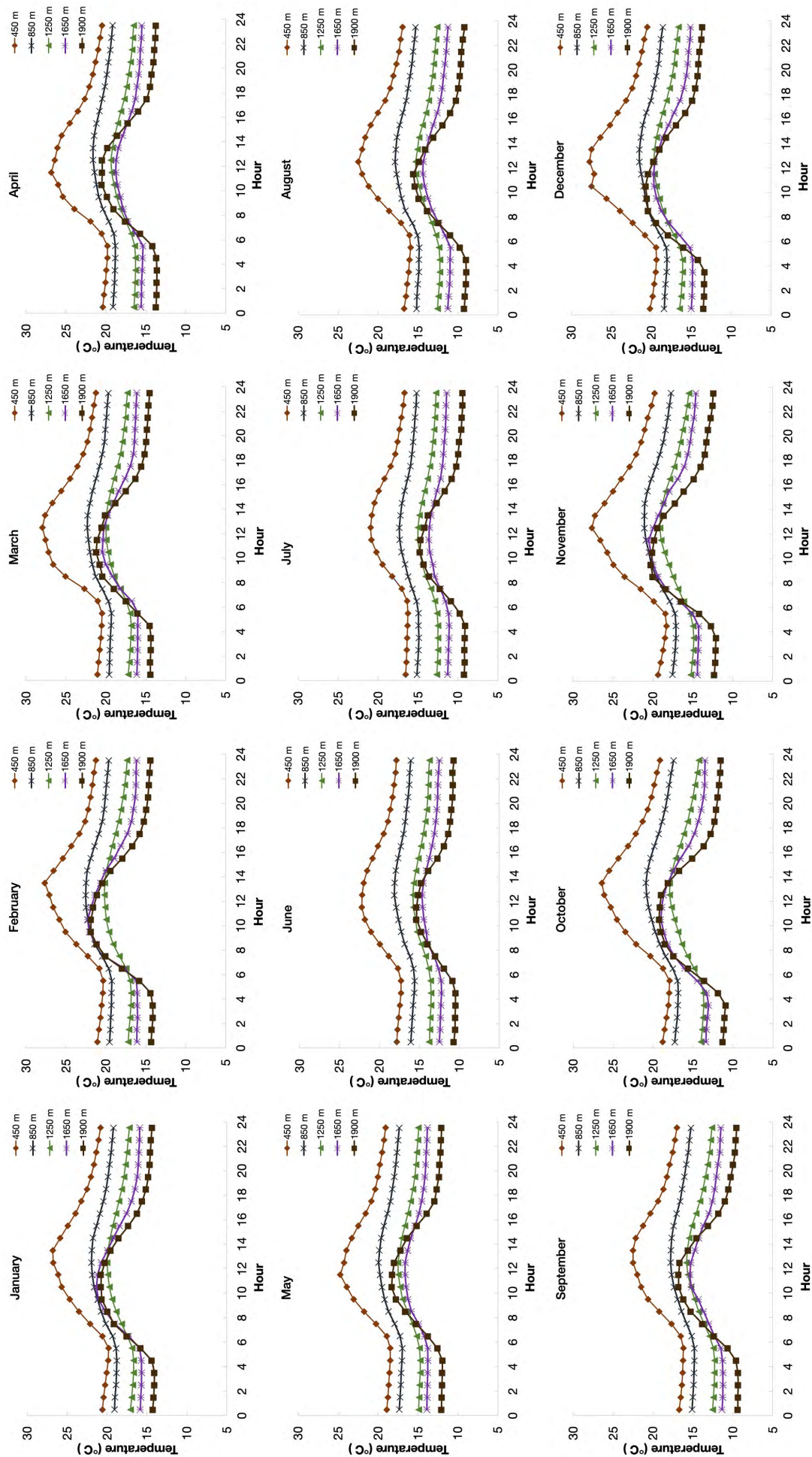
In Figure 5, we display the mean diurnal temperature on a monthly basis at each elevational zone based on mean hourly records. Overall, temperature starts increasing around 6 h and starts to cool down after 16 h. At lower elevation (below 850 m), the hottest time of the day is between 12 h and 14 h. In contrast, at 1900 m, the hottest time of the day fluctuates from 8 h to 14 h and most likely associated with rapidly changing cloud cover. At mid-elevation (1250 m), temperature stays more constant throughout the day, as cloud development often prevents further warming. During the seven years of data collection, the highest recorded temperature was 33.9°C at the 450 m site, on 24 November 2016, and at 13 h and the lowest temperature was 4.5°C at 1900 m, 16 July 2019, and at 14 h.

In Figure 6, aspects of diurnal variation of relative humidity are given for each month and for each elevational zone and based on 1 h averaged data. Relative humidity plots show similar diurnal pattern for each zone. Overall, this variable starts to decline from 6 h to 16 h. During the month of June, relative humidity shows reduced variation for each zone, varying from 92.1% to nearly 100%. At 1250 m, relative humidity is consistent throughout the day

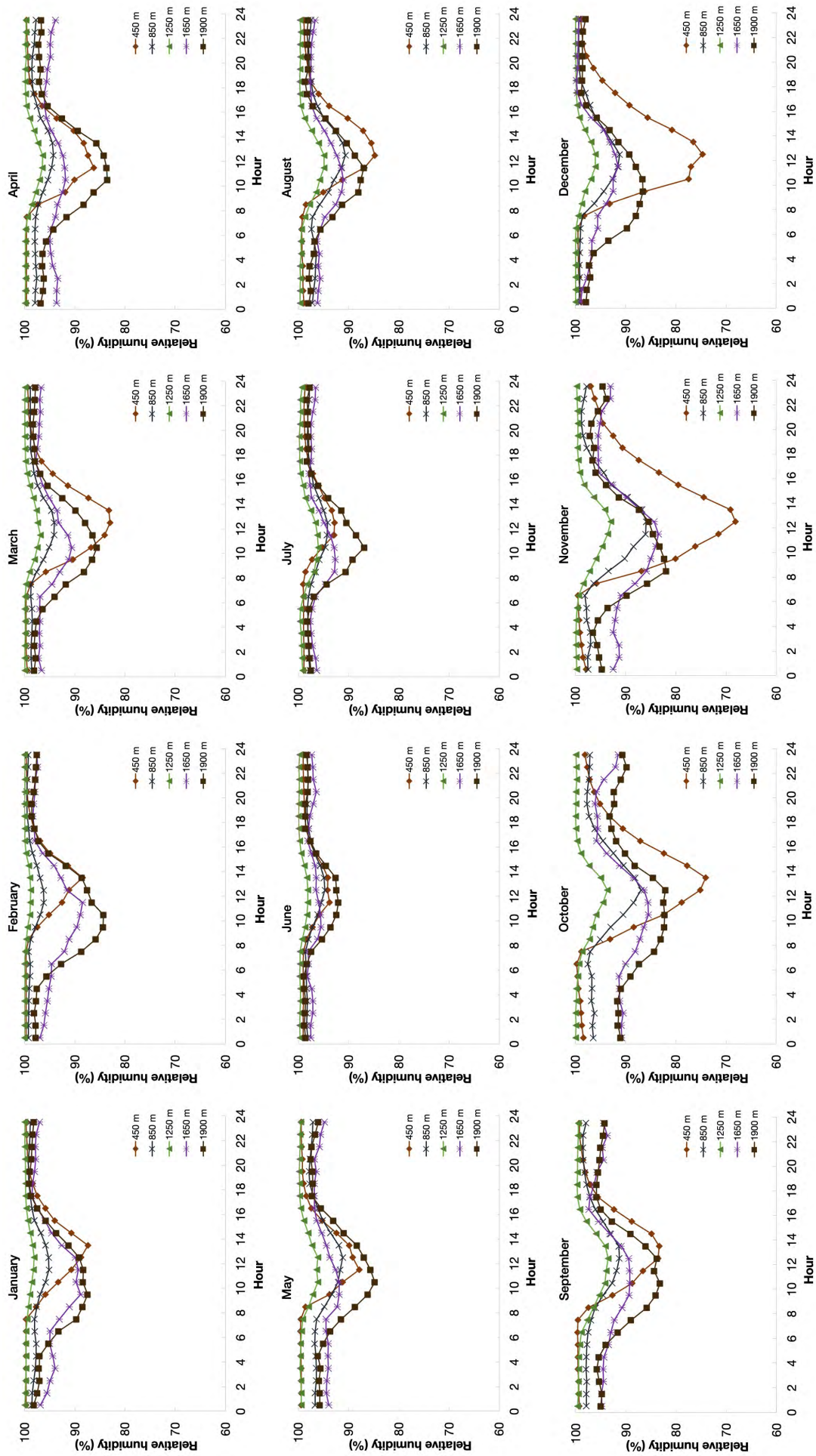


**Figure 4.** Monthly mean of temperature **A)** and relative humidity **B)** for each elevational site in the Parc National de Marojejy.





**Figure 5.** Diurnal variation in monthly mean temperature in five elevational zones along the eastern slope of the Parc National de Marojeijy. The local time used in the analyses is UTC + 3.



**Figure 6.** Diurnal variation in monthly mean relative humidity in five elevational zones along the eastern slope of the Parc National de Marojejy. The local time used in the analyses is UTC + 3.



for each elevation site (93%-100%). The lowest relative humidity recorded was 36.3% at 450 m on 25 November 2016 and at 13 h.

## Discussion

### Variation of temperature and relative humidity

On average and across all of the elevational zones, monthly mean temperature varies between 11.12°C and 23.5°C, whereas the monthly mean relative humidity varies between 88.6% and 99.3%. The cold season is between June and September with temperatures dropping to 4.5°C in the upper elevational zone. The warm season is between November and March, with temperatures over 30°C, and relative humidity dropping below 40%.

These patterns can be explained in part by regional trade wind patterns, and precipitation transported by these winds. The periodic cyclones and heavy rain during the months of November to April are associated with the Indian Ocean monsoons arriving from the northwest. The eastern trade winds generally carry light and variable rains with rare large scale storms between May and October. Moreover, relative humidity is a measure of the actual amount of water vapor as a function of air temperature and warm air can hold more water vapor (moisture) than cold air.

### Temperature and relative humidity, drivers of elevational biodiversity pattern

The main drivers of elevational diversity patterns remain a subject of discussion. Climatic variables have been shown to play important roles in certain ecosystems (Bhattarai *et al.*, 2004; Sanders *et al.*, 2007). Climate directly controls the elevational and geographic range distribution of individual species (Rowe, 2009).

Marojejy is characterized by a large elevational range from 75 to 2132 m (Garreau & Manantsara, 2003). The nearly 2050 m altitudinal gradient superimposed on the 55,885 ha protected area and rugged topography, gives rise to very different vegetational communities (Tahinarivony, 2023, herein) in part associated with climatological patterns, in particular significant changes in temperature and relative humidity. The variation in factors such as rainfall intensity, length of dry season, humidity levels, and temperature ranges, are causal factors for variation in biological communities along elevational gradients (Rahbek, 2005; McCain, 2010; Übersicht *et al.*, 2011; Lee *et al.*, 2013; Baumann *et al.*, 2016).

For example, a study of bryophyte diversity and distribution along the slopes of the Marojejy Massif showed that temperature and relative humidity are the main drivers for the hump-shaped pattern of species richness at middle elevations (Marline *et al.*, 2020).

### Data accuracy and research perspective

We present the first analyses of climate variation along an elevational gradient for any large massif on Madagascar, here focusing on Marojejy. Due to battery failures and the need for data logger recalibration, it was necessary to reduce the data set from what should have been slightly less than seven years of continuous input (Table 2).

In any case, even with the reduced data set, we were able to gather important data to characterize temperature and relative humidity patterns across an elevational gradient on Marojejy. It is important to continue monitoring relative humidity and temperature across elevation on the massif to obtain long-term data on shifts in climatological patterns. More robust weather stations need to be used and a consistent protocol for gathering data is needed. Further, the addition of rainfall data and cloud coverage would be useful to better characterize long-term meteorological aspects on the massif, including the possible role of broad patterns of climate change. Such a system should also be installed on other tall mountains of the nearly 1600 km long length of Madagascar, which covers nearly 13° of latitude.

## Conclusion

In this study, we employ temperature and relative humidity data from weather stations on Marojejy placed about every 400 m of altitude across a gradient from 450 to 1900 m. This study provided (1) new and fundamental insights into weather patterns in montane environments of Madagascar, for which little previous information was available and (2) vital baseline dataset that can be used to better understand diversity and distribution patterns of organism along the Marojejy elevational gradient, representing one of the most biologically rich protected areas on Madagascar. This study is an important first step to fill in a huge knowledge gap on the vulnerability of tropical mountains to climate change and the impact of such vicissitudes on the constituent organisms living in the natural ecosystems of these massifs.

## Acknowledgements

We are very grateful for the help of the late Prof. Mathieu Rouault from Nansen Tutu Center for Marine Environmental Research, University of Cape Town, for his valuable input and help in the preparation of this paper. We thank Lanto Andrianandrasana and Marina Blanco from Duke Lemur Center-SAVA Conservation project and Desiré Razamimahatratra (Dezykely) from Madagascar National Park for their help in installing the weather stations and data collection. We thank Steve Goodman for helpful comments that have significantly improved the manuscript.

This work was partially funded by the International Foundation for Sciences (Grant number: IFS-3388F589), Duke Lemur Center, and Lemur Conservation Foundation cover logistical expenses and help with data loggers' installation and maintenance.

## References

- Baumann, E., Weiser, F., Chiarucci, A., Jentsch, A. & Dengler, J. 2016.** Diversity and functional composition of alpine grasslands along an elevational transect in the Gran Paradiso National Park (NW Italy). *Tuexenia*, 36: 337-358.
- Bhattarai, K. R., Vetaas, O. R. & Grytnes, J. A. 2004.** Fern species richness along a central Himalayan elevational gradient, Nepal. *Journal of Biogeography*, 31 (3): 389-400.
- Bitencourt, C., Rapini, A., Damascena, Paulo, L. S. & De Marco Junior, P. 2016.** The worrying future of the endemic flora of a tropical mountain range under climate change. *Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 218: 1-10.
- Garreau, J. M. & Manantsara, A. 2003.** The protected-area complex of the Parc National de Marojejy and de Réserve Spéciale d'Anjanaharibe Sud. In *The natural history of Madagascar*, eds. S. M. Goodman & J. P. Benstead, pp. 1451-1458. The University of Chicago Press, Chicago.
- Goodman, S. M. 2000.** Description of the Parc National de Marojejy, Madagascar, and the 1996 biological inventory of the reserve. In *A floral and faunal inventory of the Parc National de Marojejy, Madagascar: With reference to elevation variation*, ed. S. M. Goodman. *Fieldiana: Zoology*, new series, 97: 1-18.
- Goodman, S. M., Raheirilalao, 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*, pp 701-715. 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. Raheirilalao. *Malagasy Nature*, 17: 5-31.
- Gunawardhana, L. N., Al-Rawas, G. A. & Kazama, S. 2017.** An alternative method for predicting relative humidity for climate change studies. *Meteorological Applications*, 24 (4): 551-559.
- Lee, C., Chun, J., Song, H. K. & Cho, H. J. 2013.** Altitudinal patterns of plant species richness on the Baekdudaegan Mountains, South Korea: Mid-domain effect, area, climate, and Rapoport's rule. *Ecological Research*, 28: 67-79.
- Kousari, M. R., Ekhtesasi, M. R., Tazeh, M. Naeini, M. A. S. & Zarch, M. A. A. 2011.** An investigation of the Iranian climatic changes by considering the precipitation, temperature, and relative humidity parameters. *Theoretical and Applied Climatology*, 103: 321-335.
- Marline, L., Ah-Peng, C. & Hedderson, T. A. J. 2020.** Epiphytic bryophyte diversity and range distributions along an elevational gradient in Marojejy, Madagascar. *Biotropica*, 52 (4): 616-626.
- McCain, C. M. 2010.** Global analysis of reptile elevational diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 19: 541-553.
- Pepin, N., Bradley, R. S., Diaz, H. F., Baraer, M., Caceres, E. B., Forsythe, N., Fowler, H., Greenwood, G., Hashmi, M. Z., Liu, X. D., Miller, J. R., Ning, L., Ohmura, A., Palazzi, E., Rangwala, I., Schöner, W., Severskiy, I., Shahgedanova, M., Wang, M. B., Williamson S. N. & Yang, D. Q. 2015.** Elevation-dependent warming in mountain regions of the world. *Nature Climate Change*, 5 (5): 424-430.
- Peters, M. K., Hemp, A., Appelhans, T., Becker, J. N., Behler, C., Classen, A., Detsch, F., Ensslin, A., Ferger, S. W., Frederiksen, S. B., Gebert, F., Gerschlaue, F., Gütlein, A., Helbig-Bonitz, M., Hemp, C., Kindeketa, W. J., Kühnel, A., Mayr, A. V., Mwangomo, E., Ngereza, C., Njovu, H. K., Otte, I., Pabst, H., Renner, M., Röder, J., Rutten, G., Costa, D. S., Sierra-Cornejo, N., Vollstädt, M. G. R., Dulle, H. I., Eardley, C. D., Howell, K. M., Keller, A., Peters, R. S., Ssymank, A., Kakengi, V., Zhang, J., Bogner, C., Böhning-Gaese, K., Brandl, R., Hertel, D., Huwe, B., Kiese, R., Kleyer, M., Kuzyakov, Y., Nauss, T., Schleuning, M., Tschapka, M., Fischer, M. & Steffan-Dewenter, I. 2019.** Climate-land-use interactions shape tropical mountain biodiversity and ecosystem functions. *Nature*, 568: 88-92.
- Rahbek, C. 2005.** The role of spatial scale and the perception of large-scale species-richness patterns. *Ecology Letters*, 8 (2): 224-239.
- Rowe, R. J. 2009.** Environmental and geometric drivers of small mammal diversity along elevational gradients in Utah. *Ecography*, 32: 411-422.



**Sisneros, R., Huang, J., Ostrouchov, G. & Hoffman, F. 2011.** Visualizing life zone boundary sensitivities across climate models and temporal spans. *Procedia Computer Science*, 4: 1582-1591.

**Tahinarivony, J. A. 2023.** 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.

**Übersicht, E., Fischer, A., Blaschke, M. & Bässler, C. 2011.** Altitudinal gradients in biodiversity research: The state of the art and future perspectives under climate change aspects. *Waldökologie, Landschaftsforschung und Naturschutz*, 11: 35-47.

**Whittaker, R. J., Willis, K. J. & Field, R. 2001.** Scale and species richness: Towards a general, hierarchical theory of species diversity. *Journal of Biogeography*, 28 (4): 453-470.

# Species new to science described from Marojejy since 1988: An extraordinary area of discovery at one of Madagascar's most biodiversity rich protected areas

Steven M. Goodman<sup>1</sup>, Brian L. Fisher<sup>2</sup>, Frank Glaw<sup>3</sup> & Peter B. Phillipson<sup>4</sup>

<sup>1</sup>Negaunee Integrative Research Center, Field Museum of Natural History, 1400 S. DuSable Lake Shore Drive, Chicago, Illinois 60605, USA; and Association Vahatra, BP 3972, Antananarivo 101, Madagascar

E-mail: sgoodman@fieldmuseum.org

<sup>2</sup>Entomology, California Academy of Sciences, Golden Gate Park, 55 Music Concourse Drive, San Francisco, California 94118, USA

E-mail: bfisher@calacademy.org

<sup>3</sup>Sektion Herpetologie, Zoologische Staatssammlung München, Münchhausenstr. 21, 81247 Munich, Germany

E-mail: glaw@snsb.de

<sup>4</sup>Missouri Botanical Garden, 4344 Shaw Blvd., St. Louis, Missouri 63110, USA; and Institut de Systématique, Evolution et Biodiversité (ISYEB), Muséum national d'Histoire naturelle, Centre National de la Recherche Scientifique, Sorbonne Université, Ecole Pratique des Hautes Etudes, Université des Antilles, C.P. 39, 57 rue Cuvier, 75005 Paris, France

E-mail: Peter.Phillipson@mobot.org

## Abstract

The Marojejy Massif, including the Marojejy National Park, has been the subject of biological surveys over the past decades, particularly the period after 1988. During these investigations, specimens of a range of different organisms have been obtained and deposited in museum and herbarium collections. This material has been used in scientific investigations and a considerable number of new species to science have been described. Herein, we tabulate the new taxa named from on and around the massif since 1988 and separate material cited in these descriptions based on specimens collected before 1988 and after 1988: numbers presented as total for each group, followed by in parentheses pre-1988 collections (in standard font) and post-1988 collections (in bold font): Bryophytes = 4 (1 and 3), Pteridophytes = 14 (0 and 14), Angiosperms = 97 (18 and 79), Gastropoda = 41 (0 and 41), non-insect Arthropoda = 71 (1 and 70), insects = 181 (43 and 138), Vertebrata = 42 (2 and 40), total number new to science = 450 (65 and 385). This information highlights the unique biological richness of the Marojejy Massif and the importance of

continued biological exploration of the site, as well as different forested areas of Madagascar, including the collection of voucher specimens. The associated data are important to document the island's biodiversity, address different questions in evolutionary biology, and advance different conservation programs.

**Key words:** species new to science, Marojejy area, since 1988, flora, fauna

## Résumé détaillé

Le massif de Marojejy, y compris le Parc National de Marojejy, a fait l'objet d'études biologiques au cours des dernières décennies, en particulier après 1988. Au cours de ces études, les chercheurs ont collecté des spécimens d'organismes différents et ceux-ci ont été déposés dans des musées et herbiers. Ce matériel a été utilisé pour une large échelle d'investigations scientifiques et un nombre considérable d'espèces nouvelles pour la science ont été décrites. Ici, nous classifions les nouveaux taxons nommés du et autour du massif depuis 1988 et séparons ce matériel cité dans ces descriptions sur la base des spécimens collectés avant et après 1988 [nombres présentés sous forme de total pour chaque groupe, suivis entre parenthèses des collections antérieures à 1988 (en police d'écriture standard) et collections post-1988 (en gras)] : Bryophytes = 4 (1 et 3), Pteridophytes = 14 (0 et 14), Angiospermes = 97 (18 et 79), Gastropodes = 41 (0 et 41), Arthropodes non-insectes = 71 (1 et 70), insectes = 181 (43 et 138), Vertébrés = 42 (2 et 40), nombre total de nouvelles espèces pour la science = 450 (65 et 385). Ces informations mettent en évidence la richesse biologique unique du massif de Marojejy, un site qui compte par exemple le plus grand nombre d'espèces de vertébrés de toutes les aires protégées de l'île, l'importance d'une exploration biologique continue, ainsi que celle des différentes zones forestières de Madagascar, y compris la collection de spécimens de référence. Les données associées résultant des études de ces spécimens sont importantes pour documenter la biodiversité de l'île, répondre à différentes questions de biologie évolutive et faire progresser les programmes de conservation.

**Mots clés :** espèces nouvelles pour la science, zone de Marojejy, depuis 1988, flore, faune



## Introduction

The fauna and flora of Madagascar are unique to our planet and with one of the highest levels of endemism at different taxonomic levels of any country (Antonelli *et al.*, 2022; Goodman, 2022), and at the same time threatened based on a range of different factors founded in social, economic, biological aspects (Jones *et al.*, 2022; Ralimanana *et al.*, 2022). Rates of deforestation and other anthropogenic pressures remain serious impediments to improve the advancement of conservation programs on the island, as is also the case elsewhere in the world (e.g., Harper *et al.*, 2007; Jones *et al.*, 2018; Vielledent *et al.*, 2018; Grinand & Nourtier, 2022). From the side of biodiversity, which we consider here to include habitats, species distributions, biological richness, and biotic importance, and in light of the actions needed to protect the remaining natural ecosystems of Madagascar, prioritization assessments have historically been based on measures of species diversity and patterns of local endemism (e.g. Kremen *et al.*, 2008; Allnutt *et al.*, 2012).

One aspect that is rather remarkable about the biota of Madagascar is the number of species described as new to science each year. Hence, measures of the biodiversity importance of a given site often increase through time and are directly linked to levels of local endemism and research activities associated with biological surveys. Elsewhere in the world, the insight these measures provide to maximize biotic representation have been underlined in the literature, as well as the persistence of key endemic species in generating rankings of protected areas, and the steps needed to advance in their protection (Lehtomäki *et al.*, 2019; Morales-Barbero & Ferrer-Castán, 2019).

Marojejy in northeastern Madagascar is well known for its high levels of species diversity and local endemism (Goodman *et al.*, 2018a). The reason for this extraordinary biodiversity remains to be elucidated, but certainly is related to the size of the protected area of more than 60,000 ha, the elevational gradient ranging from lowland forest to the summit at 2130 m, and important levels of rainfall with little in the way of a pronounced dry season. For terrestrial vertebrates this site has the highest number of known species (n=338 as tabulated in mid-2017) of any protected area on Madagascar (Goodman *et al.*, 2018b). This site first received official protection in 1952 as Réserve Naturelle Intégrale (N° 12) and in 1998 the status was changed to a Parc National (IUCN category II). To further underline the

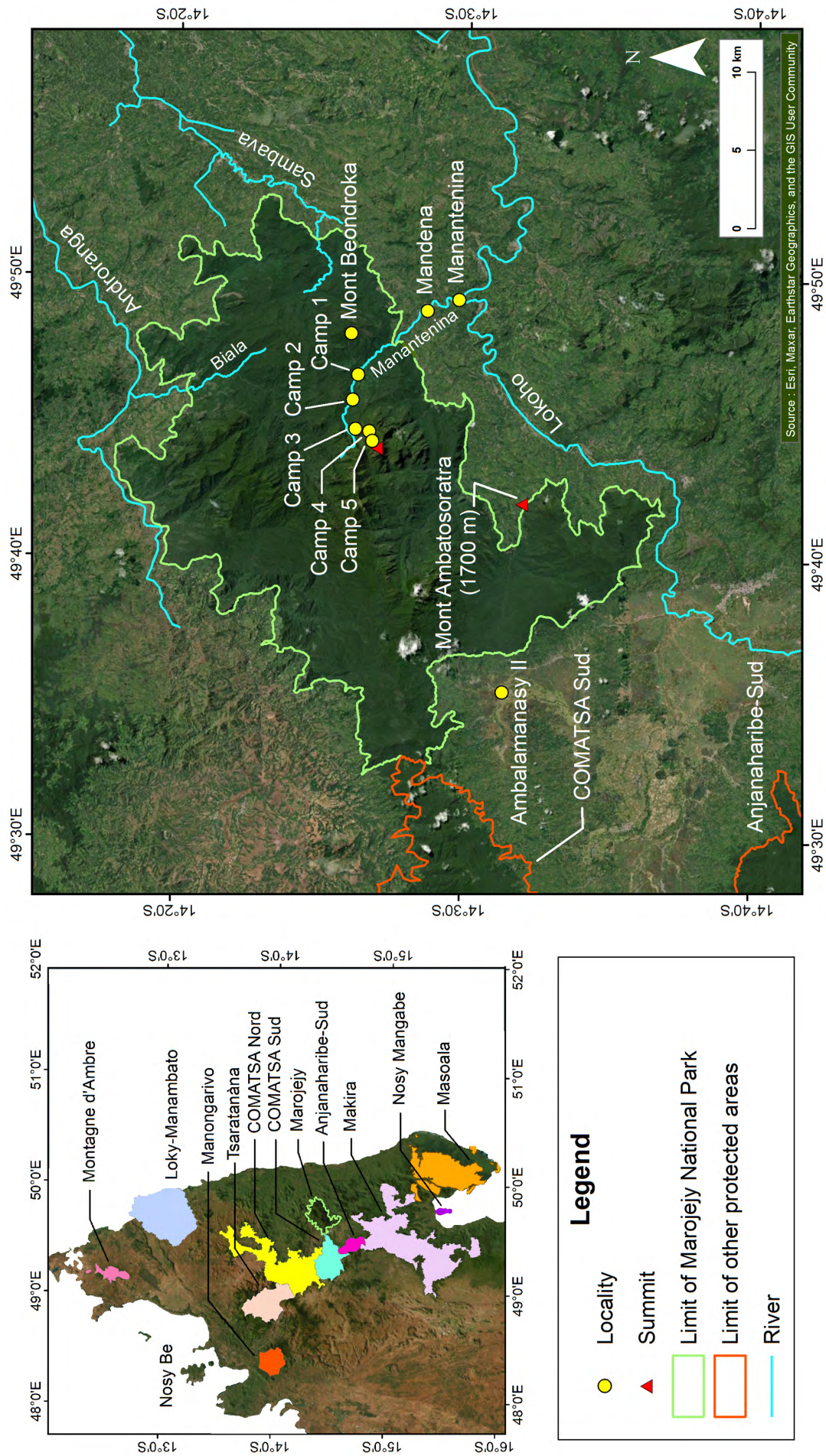
importance of the site, the Marojejy National Park was named in 2007 as part of a UNESCO World Patrimony site, composed of six widely separated national parks, and known as Forêts humides de l'Atsinanana or Rainforests of Atsinanana.

The known flora of the Marojejy protected area was tabulated in mid-2017, based on 3125 herbarium specimens, to contain over 1300 species (Phillipson *et al.*, 2018). Marojejy has been a major source of previously undescribed taxa to science. At least a portion of this taxonomic research has been based on specimens collected during biological inventories on and around the massif. Further, for more recently obtained material, tissue samples associated with specimens have been used in molecular studies and further advancing the diagnoses and delimitations of recently named taxa. Herein, on the basis of the published literature and using some different databases, we document the level of new species described from Marojejy since 1988. Our intentions include to provide a better understanding of the spectacular biological diversity of the massif, the level of discovery of previously undescribed species, and the importance of continued inventories to document the richness of this protected area, as well as other sites on Madagascar for the benefit of science and conservation alike.

## Methods

After an extensive literature search, which should be considered exhaustive, we were able to tabulate species described from the Marojejy Massif during the period from early 1988 until early October 2022. For plants we have extensively used the Missouri Botanical Garden's Tropicos database (MBG, no date). The short accounts presented below of taxa named from specimens collected at Marojejy either as holotypes, paratypes, type series, and referred material are based on named localities on the mountain and surrounding foothills in the original descriptions and not on subsequent field surveys, research, and publications. Hence, for example, a description published in 1990 for a new taxon from Analamazaotra thought to be a local endemic and subsequently found or identified at Marojejy in a publication outside of the original description does not appear herein.

To further emphasize in the succinct accounts presented in the results section on the importance of modern biological inventories and the collection of specimens in and around the massif into measures of the local biodiversity, for holotypes, paratypes or



**Figure 1.** Localities in and around the Marojejy Massif that have been the principal localities from which new species to science have been described since 1988. The inset to the left illustrates the different protected areas from northern Madagascar where a range of new taxa have been described and the interconnectivity of these sites.



referred material published since 1988 based on pre-1988 specimens, the scientific names are given in *italic* type, and those using post-1988 collections are presented in mixed **bold** and *italic* type. We have not included in these accounts new varieties, subspecies, or geographic forms named from Marojejy. Within a family, we generally present genera and associated species in alphabetical order.

Given the complexity of Malagasy place names, we have in some cases had to interpret certain cited localities presented in papers describing new taxa. To help the reader locate a variety of cited toponyms within and outside the Marojejy National Park and in northeastern Madagascar, we have included numerous localities in Figure 1. Some points need to be mentioned. When reference is made to the “summital trail” this is the path starting in Manantenina, entering the park, passing the classically used camp sites, and terminating at the summit. The use of “Camp” is in reference to the five camp sites that were used in the 1996 survey (Goodman, 2000) and numerous field studies on the massif, discussed in detail in the introduction to this monograph. All cited elevations are in meters and in reference to above sea-level.

There are some problematic published localities with geographic details partially confused. For example, “Madagascar Est, Marojejy, rés. nat. int. XII, Anjanaharibe S., 1600 m” (e.g., Lacroix, 1991). To our knowledge since their formal designation as protected areas, Marojejy and Anjanaharibe-Sud have been separate entities. Hence, for the locality mentioned above it is difficult to discern in which of these two protected areas a specimen bearing such data was collected. Another locality that has on occasion been confused in the literature is « Anjanaharibe Nord ». This site is not part of the Marojejy complex, but an isolated massif to the north of Maroansetra and in vicinity to Ambinantelo.

For terms associated with vegetation types we generally employ those of Gautier *et al.* (2018). For flowering plants, we follow the classification of The Angiosperm Phylogeny Group (2016) and for insects, we follow Misof *et al.* (2014). Otherwise, we employ the classifications used in a recent synthetic book on the natural history of Madagascar (Goodman, 2022).

## Results

### Non-vascular Plants

#### Bryophytes

##### Lejeuneaceae

***Cololejeunea deroinii*** – holotype was collected on the Marojejy Massif and along the Manantenina River at 350 m (Tixier, 1993; Dorr, 1997).

***Radula marojezica*** – described from the Marojejy National Park and is only known from that massif (Jones, 1992).

##### Dicranaceae

***Leucoloma marojeziense*** – described from and only known from the southeastern slopes of Marojejy (La Farge, 2002).

##### Orthotrichaceae

*Schlotheimia fornicata* var. *apiculata* – type collected on the eastern slopes of the Marojejy Massif at around 1400 m (Crosby *et al.*, 1983).

#### Pteridophytes

##### Cyatheaceae

***Cyathea basirotundata*** – type obtained in the northwestern portion of the Marojejy National Park (Janssen & Rakotondrainibe, 2008).

##### Lomariopsidaceae

***Lomariopsis christensenii*** – holotype and several paratypes were collected in the Réserve Naturelle Intégrale de Betampona and other paratypes from sites in the northeast, including Marojejy (Rakotondrainibe & Jouy, 2017).

***Lomariopsis holtumii*** – holotype collected in the Andranomay Forest (Anjozorobe) and the paratypes from a broad geographical range of sites, including Marojejy (Rakotondrainibe & Jouy, 2017).

##### Polypodiaceae

***Enterosora sinuata*** – described based on material collected on the Manongarivo Massif; it is also known from Marojejy and other mountains in northern Madagascar (Rakotondrainibe *et al.*, 2018).

***Grammitis coriaceifolia*** – named from specimens collected on the Marojejy Massif (Rakotondrainibe *et al.*, 2018).

***Moranopteris madagascariica*** – holotype from Marojejy (Rakotondrainibe *et al.*, 2018).



## Selaginellaceae

***Selaginella rasoloheryi*** – type collected in the northwestern portion of the Marojejy Massif (Rakotondrainibe & Jouy, 2016a).

## Thelypteridaceae

***Pronephrium marojejyensis*** – described from the northwestern slopes of the Marojejy Massif (Rakotondrainibe & Jouy, 2012).

## Dryopteridaceae

***Elaphoglossum longiacuminatum*** – described from Mont Beondroka within the Marojejy National Park (Rouhan, 2020).

***Elaphoglossum rakotondrainibeae*** – named from the southeastern slopes of Marojejy (Rouhan, 2020).

***Lastreopsis coriaceosquamata*** – type was collected in the northwestern portion of the national park (Rakotondrainibe & Tronchet, 2009).

## Athyriaceae

***Deparia florensi*** – described from northern Madagascar, including material from the Marojejy Massif (Rakotondrainibe & Jouy, 2016b).

***Deparia longipilosa*** – recently named from northern Madagascar, including specimens from the Marojejy Massif (Rakotondrainibe & Jouy, 2016b).

***Deparia septentrionalis*** – type specimen from Marojejy and the species is also known elsewhere in northern Madagascar (Rakotondrainibe & Jouy, 2016b).

## Angiosperms

## Piperales

## Piperaceae

***Peperomia erythrocaulis*** – collected in the Marojejy National Park along the summit trail (Mathieu, 2006).

***Peperomia humberitii*** – type was obtained on the Marojejy Massif (Mathieu, 2003).

## Magnoliales

## Annonaceae

***Xylopiya marojejyana*** – holotype from the western slopes of the Marojejy Massif (Johnson & Murray, 2020).

***Xylopiya ravelonarivoi*** – holotype was collected in the region of Brickaville (Ampasimanolotra) and the paratypes from a range of localities on the island, including the Marojejy Massif (Johnson & Murray, 2020).

## Laurales

## Monimiaceae

***Tambourissa rakotozafyi*** – described from material collected in the Lokoho River valley and near Mont Ambatosoratra (Jérémie & Lorence, 1991).

## Pandanales

## Triuridaceae

***Seychellaria barbata*** – named from material collected at Marojejy (Nuraliev *et al.*, 2016).

## Pandanaceae

***Pandanus alveolatus*** – type from the western slopes and summit of Mont Beondroka (Huynh, 1999).

***Pandanus humberitii*** – type from near Camp 2 (Laivao *et al.*, 2007).

***Pandanus marojejicus*** – known only from two sites at Marojejy (Callmander *et al.*, 2003).

***Pandanus tabellarius*** – type from main summital trail and between 700 and 1150 m (Huynh, 1999).

## Asparagales

## Orchidaceae

***Bulbophyllum lemurense*** – type specimen from the Lokoho River valley, specifically near Mont Beondroka (Bossier, 2000).

***Bulbophyllum perreflexum*** – type collected from upper portion of medium altitude moist evergreen forest (Bossier & Cribb, 2001).

***Cynorkis uliginosa*** – type obtained near the summit at 2050 m (Bossier, 2015).

## Arecales

## Arecaceae

***Dypsis cookei*** – type from Marojejy, where it is endemic (Dransfield & Beentje, 1995).

***Dypsis coursii*** – described from Marojejy and also known from other areas of northeastern Madagascar (Dransfield & Beentje, 1995).

***Dypsis pumila*** – an endemic to Marojejy and described based on specimens collected near the summital zone (Dransfield & Beentje, 1995).

***Dypsis lokohoensis*** – named based on specimens from Marojejy and also known from other areas of northeastern Madagascar (Dransfield & Beentje, 1995).

***Dypsis marojejyi*** – described from material collected at Marojejy and also known from other portions of northeastern Madagascar (Dransfield & Beentje, 1995).

***Dypsis mirabilis*** – a species distributed in the northeastern portion of Madagascar and the holotype is from Marojejy (Dransfield & Beentje, 1995).

***Dypsis spicata*** – described based on specimens collected at Marojejy and it is known from other areas of northern Madagascar (Dransfield & Beentje, 1995).

#### Zingiberales

##### Strelitziaceae

***Ravenala menahirana*** – a species recently described from numerous sites in the central east and northeast, and based on observations may occur at Marojejy (Haevermans *et al.*, 2021).

#### Poales

##### Xyridaceae

***Xyris marojejyensis*** – type specimen was collected in the upper portion of the Marojejy Massif and this species is known on several neighboring mountains (Rakotonirina *et al.*, 2014).

#### Poaceae

***Stypeiochloa marojejyensis*** – type was collected near the Marojejy summit and the species is known from a few other specimens obtained in the upper reaches of the massif (Teisher *et al.*, 2022).

#### Fabales

##### Fabaceae

***Dalbergia andapensis*** – named from older specimens collected in the Lokoho River basin (Bossler & Rabevohitra, 1996).

#### Oxalidales

##### Cunoniaceae

***Weinmannia integrifolia*** – known from different sites on and around the Marojejy Massif, as well as on the Masoala Peninsula (Bradford & Miller, 2001).

***Weinmannia lowryana*** – this species was recently described based on herbarium collections and only known from the type obtained in the northwestern portion of the Marojejy Massif (Bradford & Miller, 2001).

***Weinmannia marojejyensis*** – an endemic to the Marojejy Massif and has been collected at several localities between 990 and 1300 m (Bradford & Miller, 2001).

***Weinmannia pauciflora*** – restricted to the upper reaches of Marojejy and collected between 1690 and about 2000 m (Bradford & Miller, 2001).

***Weinmannia rakotomalazana*** – only known from the type collection made in close proximity to Camp 3 (Bradford & Miller, 2001).

***Weinmannia venosa*** – type material coming from Marojejy and also known from Anjanaharibe-Sud and Andohahela (Bradford & Miller, 2001).

#### Malpighiales

##### Euphorbiaceae

***Acalypha magistri*** – described from a single site on Marojejy in medium altitude evergreen moist forest (Montero-Muñoz *et al.*, 2022).

***Croton alchorneifolius*** – this dubiously described species is based on a type collected between 1900 and 2130 m along the trail leading to the Marojejy summit (Radcliffe-Smith, 2016).

#### Myrtales

##### Myrtaceae

***Eugenia andapae*** – type was collected at Anjanaharibe-Sud and with referred material coming from Marojejy and other localities in northern Madagascar (Snow *et al.*, 2015).

***Eugenia gandhii*** – type was obtained on Nosy Mangabe and with referred material coming from Marojejy and other localities in northern Madagascar (Snow *et al.*, 2015).

***Eugenia randrianasoloi*** – a species only known from the lowland forests of Marojejy (Miller, 2000).

***Eugenia schatzii*** – this species appears restricted to the area close to Manantenina, specifically between Camp 1 and the park entrance (Miller, 2000).

#### Melastomataceae

***Gravesia serratifolia*** – type series from the summital zone of Marojejy and this species is also known from a few sites on the massif at lower elevation (Almeda & Ranarivelo, 2019).

#### Sapindales

##### Burseraceae

***Canarium findens*** – type from Marojejy National Park, specifically along the summital trail between 850 and 1000 m (Daly *et al.*, 2015).

#### Anacardiaceae

***Camposperma parvifolium*** – described from Marojejy and also known from Anjanaharibe-Sud (Miller & Randrianasolo, 1998).



## Rutaceae

***Ivodea ravelonarivoi*** – type was collected in lowland moist evergreen forest of Marojejy along the Biala (=Beala) River (Rabarimanarivo *et al.*, 2015).

## Malvales

## Sarcocaulaceae

***Rhodolaena coriacea*** – named from Anosibe An'Ala and a paratype was collected at Marojejy (Schatz *et al.*, 2000).

## Brassicales

## Capparaceae

***Crateva simplicifolia*** – a species only known from the lowland forest of Marojejy (Miller, 1998).

## Ericales

## Balsaminaceae

***Impatiens andapensis*** – named from lowland forest on the western side of the Marojejy Massif (Fischer & Rahelivololona, 2007).

***Impatiens betsomangae*** – only known from the type obtained in the northwestern portion of the massif (Fischer & Rahelivololona, 2007).

***Impatiens galactica*** – described from the Marojejy National Park, where it is a local endemic (Fischer *et al.*, 2017).

***Impatiens gautieri*** – type specimen was from Manongarivo and the species is also known from Marojejy (Fischer & Rahelivololona, 2002).

***Impatiens haingosonii*** – only known from a single site on the massif, which is the type locality (Fischer & Rahelivololona, 2007).

***Impatiens hendrikii*** – this species is only known from Marojejy (Fischer & Rahelivololona, 2015).

***Impatiens mananteninae*** – type specimen was collected in the summital zone of Marojejy (Fischer & Rahelivololona, 2002).

***Impatiens max-huberi*** – only known from the Marojejy and Anjanaharibe-Sud Massifs (Fischer & Rahelivololona, 2016).

***Impatiens messmerae*** – named from a single locality in the lowland forest of Marojejy (Fischer & Rahelivololona, 2007).

***Impatiens navicula*** – type specimen from below Camp 3 (Fischer & Rahelivololona, 2002).

***Impatiens nomenyae*** – endemic to the lowland forest of Marojejy and only known from a single site (Fischer & Rahelivololona, 2007).

***Impatiens paranyi*** – only known from two different areas on the Marojejy Massif (Fischer & Rahelivololona, 2007).

***Impatiens renae*** – documented from several localities on and around the Marojejy Massif (Fischer & Rahelivololona, 2004).

***Impatiens serusiauxii*** – only known from Marojejy, but has been recorded at several different sites on the massif (Fischer *et al.*, 2020).

***Impatiens sidaeformis*** – only recorded from northern and western portions of the Marojejy Massif (Fischer & Rahelivololona, 2004).

***Impatiens susan-nathansoniae*** – only known from the Marojejy Massif (Fischer & Rahelivololona, 2015).

## Primulaceae

***Ardisia marojejyensis*** – described from Marojejy, where it is known from two lowland forest sites (Miller & Pipoly, 1993).

## Ericaceae

***Erica marojejyensis*** – named from material collected in the summital zone of the Marojejy Massif (Dorr & Oliver, 1999).

## Gentianales

## Rubiaceae

***Astiella homolleae*** – type specimen was collected in the western portion of the Marojejy Massif (Groeninckx *et al.*, 2017).

***Chapelieria septentrionalis*** – type from near Camp 3 (Davies & Davies, 2014).

***Coffea pustulata*** – known from several localities in northern Madagascar, including Marojejy (Davis & Rakotonasolo, 2021).

***Gaertnera bambusifolia*** – type specimen was obtained in the Marojejy protected area, on the trail leading towards the summit and between 850 and 1000 m (Malcomber & Davis, 2005).

***Gaertnera ianthina*** – type is from along summit trail and near Camp 2 (Malcomber & Taylor, 2009).

***Gaertnera pauciflora*** – only known from above Camp 3 (Malcomber & Davis, 2005).

***Ixora pedalis*** – holotype is from the Marojejy National Park, specifically the western slopes of Mont Beondroka (De Block, 2014).

***Lemyrea marojejyensis*** – recorded from two sites in the southeastern portion of the park and between 700 and 1220 m (Stone & Davis, 2004).

*Payera marojejyensis* – named based on material obtained on the Marojejy Massif in the upper Manantenina River valley (Buchner & Puff, 1993).

***Peponidium crassifolium*** – described based on a type specimen collected on Marojejy and this species is also known from elsewhere on the island (Lantz *et al.*, 2007).

***Pyrostria pendula*** – this taxon is only known from the upper reaches of the Marojejy Massif (Lantz *et al.*, 2007).

***Robbrechtia milleri*** – type specimen was collected on Marojejy (De Block, 2003).

***Sabicea marojejyensis*** – a taxon only known from Marojejy and between 770 and 1300 m (Razafimandimbison & Miller, 1999).

***Schismatoclada spathulata*** – this species is only documented on the Marojejy Massif and recorded between 1200 and 2132 m (Strid *et al.*, 2019).

#### Apocynaceae

***Cynanchum bosseri*** – described from material collected on the Marojejy Massif between 1000 and 1700 m (Liede, 1992).

*Baroniella longicornis* – named from a specimen obtained in the northwestern portion of the massif (Klackenberg, 1997).

*Secamone laxa* – named based on material collected on the Marojejy Massif (Klackenberg, 1992).

#### Solanales

##### Solanaceae

***Solanum marojejy*** – type specimen was obtained on a slope of the Manantenina River valley and north of Mandena (D’Arcy & Rakotozafy, 1994).

***Solanum myrsinoides*** – named based on material collected from the western slopes of Marojejy (D’Arcy & Rakotozafy, 1994).

***Solanum trichopetiolatum*** – named based on specimens collected from the eastern side of the Marojejy Massif and to the west of the Manantenina River (D’Arcy & Rakotozafy, 1994).

#### Lamiales

##### Oleaceae

***Noronhia marojejyensis*** – type specimen was obtained in the southern portion of the Marojejy Massif at the base of Mont Beondroka (Hong-Wa, 2016).

#### Acanthaceae

*Brachystephanus densiflorus* – described based on material collected at Anjanaharibe-Sud and this species is also known from sites in northern Madagascar, including Marojejy (Figueiredo & Jury, 1996).

***Mendoncia kely*** – type obtained in the western portion of the Marojejy Massif (Magnaghi & Daniel, 2014).

#### Bignoniaceae

*Rhodocolea humbertii* – type specimen collected in the northern zone of the Marojejy Massif (Callmander & Phillipson, 2011).

***Rhodocolea magnifica*** – named based on a specimen collected along the western portion of the Marojejy Massif (Callmander & Phillipson, 2011).

#### Lamiaceae

***Clerodendrum kamhyoae*** – known from several localities in northern Madagascar, including the Marojejy Massif (Phillipson & Allorge, 2016).

***Platostoma laxiflorum*** – named from material collected on Marojejy (Hedge *et al.*, 1998).

***Plectranthus humbertii*** – named based on material collected on the western side of the Marojejy Massif (Hedge *et al.*, 1998).

***Plectranthus laurifolius*** – described from specimens collected in the Lokoho River valley and elsewhere on the Marojejy Massif, as well as other sites in northeastern Madagascar (Hedge *et al.*, 1998).

*Plectranthus linearis* – described from material obtained on the western side of the massif, to the east of Ambalamanasy II (Hedge *et al.*, 1998).

***Plectranthus oblanceolatus*** – named from specimen collected on the western side of Marojejy (Hedge *et al.*, 1998).

***Plectranthus pichompae*** – described from material collected on the western side of Marojejy (Hedge *et al.*, 1998).

*Plectranthus rubroviolaceus* – type specimen was obtained in the western foothills of the Marojejy Massif (Hedge *et al.*, 1998).

***Plectranthus scaposus*** – collected in the Marojejy protected area on the north slopes of Ambatosoratra (Hedge *et al.*, 1998).

*Plectranthus vinaceus* – type specimen was obtained on the eastern side of the Marojejy Massif, to the west of the upper Manantenina River (Hedge *et al.*, 1998).

## Orobanchaceae

***Alectra fruticosa*** – type coming from the western slopes and summit of Mont Beondroka (Fischer, 1996).

## Asterales

## Asteraceae

***Humbertacalia madagascarensis*** – type was collected on Marojejy near Camp 4 (Peng & Zhang, 2016).

## Invertebrates

## Order Gastropoda

## Acavidae

***Ampelita akoratsara*** – holotype from Mont Ambatosorotra and collected at 800 m, and other material coming from other sites on and around Marojejy (Emberton, 1999).

## Cyclophoridae

***Boucardicus bevavus*** – holotype collected at Marojejy and the species is known from other sites on the massif (Emberton, 2002a).

***Boucardicus lavekelius*** – holotype obtained from the Marojejy Massif (Emberton, 2002a).

***Boucardicus lelus*** – holotype from the Marojejy and the species is known from a few other sites on the massif (Emberton, 2002a).

***Boucardicus malemius*** – holotype collected from the eastern portion of Marojejy and the species is known from a few other sites on the massif (Emberton, 2002a).

***Boucardicus manantenus*** – holotype from the eastern Marojejy (Emberton, 2002a).

***Boucardicus mandenae*** – holotype obtained in the eastern Marojejy and the species is known elsewhere on the massif (Emberton, 2002a).

***Boucardicus marojejiae*** – holotype from Marojejy and the species is known elsewhere on the mountain (Emberton, 2002a).

***Boucardicus minicompectus*** – type series known from a single site on the eastern side of the Marojejy Massif (Emberton, 2002a).

***Boucardicus mitovytovyvalavus*** – holotype from the western portion of Marojejy and the species is known elsewhere on the massif (Emberton, 2002a).

***Boucardicus nifius*** – holotype from the eastern portion of Marojejy and the species has been collected at other sites on the massif (Emberton, 2002a).

***Boucardicus pendulus*** – holotype from the eastern portion of Marojejy and the species is known from one other site on the massif (Emberton, 2002a).

***Boucardicus regularis*** – holotype from the western portion of Marojejy and the species is known from one other site on the massif (Emberton, 2002a).

***Boucardicus reservei*** – holotype from the western portion of Marojejy Massif, the only site the species is known from (Emberton, 2002a).

***Boucardicus roamolotrus*** – holotype from the western portion of Marojejy and the species is known from a few other sites on the massif (Emberton, 2002a).

***Boucardicus ruthae*** – holotype from the Marojejy Massif and the species is only known from a single site (Emberton, 2002a).

***Cyathopoma andapae*** – holotype and several paratypes collected from the Marojejy protected area and the species is known from other sites on the island (Emberton, 2003).

***Cyathopoma lasavava*** – described from material obtained on the western side of the Marojejy National Park (Emberton, 2003).

***Cyathopoma magnificum*** – named from material found on the eastern side of the Marojejy Massif (Emberton, 2003).

***Cyathopoma marojejiae*** – described from a series collected on the eastern side of the massif (Emberton, 2003).

***Cyathopoma mahafinaritrae*** – named from a specimen collected from the western side of the massif and around 800 m (Emberton, 2003).

## Streptaxidae

***Gulella hafa*** – holotype collected on Marojejy at 1300 m (Emberton, 2001).

***Gulella mahafinaratra*** – holotype collected at 1500 m on the eastern side of the Marojejy Massif (Emberton, 2001).

***Gulella marojejyae*** – type material from different sites in the Marojejy National Park (Emberton, 2001).

***Gulella michellae*** – type collections obtained from different sites in the Marojejy protected area (Emberton, 2001).

***Parvedentulina ambatosorotrae*** – holotype from Mont Ambatosorotra and other referable material from elsewhere on Marojejy (Emberton, 2002b).

***Parvedentulina andapae*** – holotype from the eastern side of Marojejy and other material coming from different sites on the massif (Emberton, 2002b).



***Parvedentulina balambasia*** – named from a holotype from the western side of Marojejy and other material coming from different sites on the massif (Emberton, 2002b).

***Parvedentulina devolia*** – holotype from the eastern side of Marojejy and other specimens obtained elsewhere on the massif (Emberton, 2002b).

***Parvedentulina hafa*** – holotype from the eastern side of Marojejy and other material coming from other sites on the massif (Emberton, 2002b).

***Parvedentulina hatairana*** – holotype from Marojejy and other specimens obtained elsewhere on the massif (Emberton, 2002b).

***Parvedentulina mahitsia*** – holotype from Marojejy and other material collected from different sites on the massif (Emberton, 2002b).

***Parvedentulina mananarae*** – holotype from Mananara and a paratype coming from the Marojejy Massif (Emberton, 2002b).

***Parvedentulina marojejyae*** – holotype from Marojejy and other material coming from different localities on the massif, as well other sites on the island (Emberton, 2002b).

***Parvedentulina pyramida*** – known from a single specimen collected on the western side of the Marojejy Massif (Emberton, 2002b).

***Parvedentulina rantovina*** – holotype from the Marojejy National Park and also known from one other site on the massif (Emberton, 2002b).

***Parvedentulina ravinamatia*** – named from a single site in the Marojejy National Park (Emberton, 2002b).

***Parvedentulina simplex*** – holotype from the Marojejy National Park and also known from one other site on the massif (Emberton, 2002b).

***Parvedentulina tendrombohitra*** – holotype from the western side of the Marojejy National Park and also known from a few other sites on the massif (Emberton, 2002b).

***Parvedentulina tsaravintana*** – holotype from the Marojejy National Park and also known from at least one other site on the massif (Emberton, 2002b).

***Parvedentulina tsipika*** – named from specimens collected at a single site on the Marojejy Massif (Emberton, 2002b).

### Order Scorpiones

#### Microcharmidae

***Microcharmus sabineae*** – described based on a specimen collected at 600 m on the Marojejy Massif (Lourenço, 1996).

### Order Araneae

#### Arachaeidae

***Eriauchenius andrianampoinimerina*** – described from the Anjanaharibe-Sud Massif and material also known from a range of localities in the moist evergreen forests of Madagascar, including Marojejy (Wood & Scharff, 2008).

***Eriauchenius borimontsina*** – named from Marojejy and known from elsewhere in the moist evergreen forests of Madagascar (Wood, 2008).

***Eriauchenius workmani*** – described from Marojejy and was also collected from different localities in the moist evergreen forests of Madagascar (Wood & Scharff, 2008).

#### Corinnidae

***Paccius angulatus*** – described from material collected at Marojejy (Platnick, 2000).

***Paccius elevatus*** – holotype was collected in the upper reaches of the massif (Platnick, 2000).

***Paccius griswoldi*** – named from several specimens collected in different areas of Marojejy (Platnick, 2000).

***Paccius quinteri*** – described from material collected near Camp 4 (Platnick, 2000).

***Paccius scharffii*** – collected in the lowland moist evergreen forest of Marojejy (Platnick, 2000).

#### Cyatholipidae

***Alaranea ardua*** – described from lowland moist evergreen forest within the park (Griswold, 1997).

#### Lycosidae

***Katableps pudicus*** – this new genus and species were described based on material collected in lowland moist evergreen forest of Marojejy and is also known from the Ranomafana National Park (Jocqué *et al.*, 2011).

#### Pholcidae

***Paramicromerys manantenina*** – collected from lowland moist evergreen forest in the national park (Huber, 2003).

***Paramicromerys marojejy*** – described from lowland moist evergreen forest within the protected area (Huber, 2003).

***Paramicromerys quinteri*** – named from material collected at Camp 3 (Huber, 2003).

***Paramicromerys rabeariveloi*** – collected in lowland moist evergreen habitat in the protected area (Huber, 2003).

***Spermophora vyvato*** – described from lowland moist evergreen habitat on the Marojejy Massif (Huber, 2003).

***Zatavua griswoldi*** – this genus and species was described from material collected in the lowland moist evergreen forests of Marojejy (Huber, 2003).

#### Phyxelididae

***Ambohima maizina*** – type material from Camp 5 on the Marojejy Massif (Griswold *et al.*, 2012).

#### Salticidae

***Padilla manjelatra*** – type specimen from the Marojejy Massif at 700 m, and this species is also known from other sites in northern Madagascar (Andriamalala, 2007).

***Tomocyriba griswoldi*** – only known from the lowland moist evergreen forests of Marojejy (Szűts & Scharff, 2009).

***Tomocyriba ubicki*** – type collected in lowland moist evergreen forest in the Marojejy National Park and also known from Andasibe (Szűts & Scharff, 2009).

#### Order Decapoda

##### Potamonautidae

***Foza raimundi*** – this new genus and species of crab is only known from lowland moist evergreen forest in the Marojejy National Park (Reed & Cumberlidge, 2006).

***Malagasya goodmani*** – holotype from Tampolo (central east) and material in the type series from Marojejy (Cumberlidge *et al.*, 2002, 2020).

***Marojejy longimerus*** – this new genus and species was described from the upper portions of Marojejy (Cumberlidge *et al.*, 2002).

#### Diplopoda

##### Order Sphaerotheriida

##### Arthrosphaeridae

***Zoosphaerium mangabe*** – described from Nosy Mangabe and is also known from Marojejy (Wesener & Anilkumar, 2020).

***Zoosphaerium smaragdinum*** – named from Marojejy (Wesener 2009).

***Zoosphaerium viridissimum*** – only known from the Marojejy Massif between 1325 and 2000 m (Wesener, 2009).

#### Pachybolidae

***Aphistogoniulus rubrodorsalis*** – described from a single site in the medium altitude moist evergreen of Marojejy (Wesener *et al.*, 2011).

***Spiromimus simplex*** – only known from the lowland moist evergreen forests of Marojejy (Wesener & Enghoff, 2009).

#### Spirobolellidae

***Hylekobolus marojejy*** – named from specimens collected in medium altitude moist evergreen forest of Marojejy (Wesener *et al.*, 2009).

#### Insects

##### Order Ephemeroptera

##### Baetidae

***Rheoptilum lokohensis*** – only known from the Lokoho River drainages of the Marojejy Massif (Gattolliat, 2002a).

***Xyrodromeus ambiguus*** – holotype was collected from Montagne d'Ambre and other specimens from Marojejy (Gattolliat, 2004).

***Xyrodromeus latipalpus*** – holotype was collected at Marojejy and the species is known from other sites in northern Madagascar (Gattolliat, 2002b).

***Xyrodromeus modestus*** – holotype was obtained at Anjanaharibe-Sud, but the species is also documented at Marojejy (Gattolliat, 2002b).

***Xyrodromeus sartori*** – described based on material from near Lakato and it is known from a broad range of sites, including Marojejy (Gattolliat, 2002b).

##### Order Phasmatodea

##### Anisacanthidae

***Paranisacantha poulaini*** – this species is only known from Marojejy (Cliquennois, 2008).

##### Order Mantodea

##### Majangidae

***Danuriella viettei*** – holotype is from the Masoala Peninsula and paratypes from a range of localities, including the Marojejy Massif (Roy, 2020).

***Danuriella griveaudi*** – holotype collected near Ambohimahasoa in the Central Highlands and paratypes from a range of localities, including the Marojejy Massif (Roy, 2020).

***Danuriella andapensis*** – holotype was collected in Anjanaharibe-Sud and a good portion of the paratypes come from different sites on the Marojejy Massif (Roy, 2020).

**Order Hemiptera**

## Cicadellidae

***Platyjassus fisheri*** – holotype was collected at Camp 1 of Marojejy and paratypes at Camp 3, as well as other sites in northern Madagascar (Dietrich *et al.*, 2020)

## Cicadidae

***Malagasia argentea*** – holotype was collected in the lower elevations of the Marojejy National Park (Sanborn, 2021).

## Coreidae

***Kerzhnercryptes couturieri*** – described from Marojejy (Brailovsky Alperowitz, 2011).

## Fulgoridae

***Belbina bourgoini*** – holotype was collected at Marojejy during the R.C.P. mission to the massif (Guillaumet *et al.*, 1975) at an unmentioned elevation. Of the two paratypes, one was obtained on Marojejy at 1300 m and the other in the Lakato Forest (Constant, 2014).

***Belbina laetitiae*** – holotype was taken at La Mandraka and the paratypes at a range of localities, including on the Marojejy Massif between 500 and 1600 m (Constant, 2014).

## Naucoridae

***Tsingala angulata*** – holotype and some of the paratypes were collected in the Ranomafana National Park and other paratypes at sites in the eastern portion of the island, including Marojejy (Sites & Bergsten, 2022).

***Tsingala spatulata*** – described from lowland areas of Marojejy and also known from other sites in eastern Madagascar (Sites & Bergsten, 2022).

***Tsingala trilobata*** – holotype from near Ambohimanjaka (Fianarantsoa) and the paratypes from a broad range of localities, including Marojejy (Sites & Bergsten, 2022).

## Reduviidae

***Gibbosella conisimilis*** – described and only known from the lowland moist evergreen forest of Marojejy (Forthman *et al.*, 2016).

***Gibbosella mantella*** – restricted to the lowland moist evergreen forests of the Marojejy Massif (Forthman *et al.*, 2016).

***Gibbosella nitida*** – only known from the lowland moist evergreen forests of the Marojejy protected area (Forthman *et al.*, 2016).

***Gibbosella notoconica*** – restricted to the lowland moist evergreen forests of Marojejy (Forthman *et al.*, 2016).

***Gibbosella pallidacorium*** – described from Marojejy (Forthman *et al.*, 2016).

***Gibbosella vangocris*** – named from the Ranomafana National Park and elsewhere on Madagascar, including Marojejy (Forthman *et al.*, 2016).

***Hovacoris bicolornotum*** – named from a holotype collected at Camp 1 on Marojejy (Zhang & Weirauch, 2011).

***Marojejycoris auranticorium*** – this new genus and species was described based on material collected at different sites on the island, including Marojejy (Forthman *et al.*, 2016).

***Marojejycoris brevifrons*** – named based on material collected at a range of sites, including Marojejy (Forthman *et al.*, 2016).

***Marojejycoris notadichroa*** – holotype of this taxon, which is the type species for the genus, was collected at several different sites on Marojejy and is also known from a few other sites on the island (Forthman *et al.*, 2016).

***Tanindrazanus brunneus*** – this new genus was described based on material collected at different sites on the island and *T. brunneus* is restricted to a single site on Marojejy (Forthman *et al.*, 2016).

***Tanindrazanus irwini*** – holotype and part of the type series of this species from Marojejy and is also known from other moist evergreen forests in the eastern portion of the island (Forthman *et al.*, 2016).

***Tanindrazanus marginatus*** – holotype from Ranomafana and this species is known from Marojejy and a range of sites on the island (Forthman *et al.*, 2016).

***Tanindrazanus marojejy*** – known from two sites on Marojejy, both within medium altitude evergreen forest (Forthman *et al.*, 2016).

***Toxopus antsiranana*** – described from a range lowland moist evergreen forests, including Marojejy (Forthman *et al.*, 2016).

***Toxopus fisheri*** – known from northern Madagascar in different forested areas, including Marojejy (Forthman *et al.*, 2016).

***Toxopus tibialis*** – named from different forests in northern and western Madagascar, including Marojejy (Forthman *et al.*, 2016).



## Rhyparochromidae

***Stilbocoris scudderi*** – holotype collected in the Ranomafana National Park and the paratypes from a wide range of sites, including an older specimen from Marojejy (Kondorosy & Zámbo, 2021).

**Order Neuroptera**

## Coniopterygidae

***Coniopteryx evellana*** – holotype and a number of paratypes come from the Ranomafana National Park and the balance of paratypes from different sites, including the Marojejy Massif (Sziráki, 2015).

***Coniopteryx geniculate*** – holotype and a number of paratypes collected at Montagne d'Ambre National Park and the balance of paratypes from different sites, including the Marojejy Massif (Sziráki, 2020).

**Order Coleoptera**

## Curculionidae

***Diplotrichus falcatus*** – described based on a specimen collected at 600 m on Marojejy (Jordal, 2021).

## Hybosoridae

***Goudotostes parvus*** – type series was collected at Camp 2 on Marojejy and other material of this species at Camp 3 (Ballerio, 2021).

***Goudotostes ranaivoi*** – material used in the description of this species was obtained at Camp 2 on Marojejy (Ballerio, 2021).

## Hydraenidae

***Hydraena arta*** – described based on material from near Camp 1 on the Marojejy Massif (Perkins, 2017).

***Hydraena jubata*** – type from a forest stream above Camp 2 in the Marojejy National Park (Perkins, 2017).

***Hydraena marojejy*** – known only from type material collected at Camp 3 at Marojejy (Perkins, 2017).

***Hydraena pilobova*** – holotype collected near the Humbert Waterfall, close to Camp 1, and this species is known from other lowland sites on the Marojejy Massif (Perkins, 2017).

***Hydraena renalisa*** – type series from close to Camp 2 on the Marojejy Massif and the species is also known from other sites in the park, as well as the Galoko Mountains (Perkins, 2017).

***Hydraena rubrifurcata*** – described based on type material collected in lowland moist evergreen forest habitat of Marojejy (Perkins, 2017).

***Madagaster cataracta*** – type series was collected at 800 m on the Marojejy Massif and it is known from several widely scattered localities in the eastern moist evergreen forests of the island (Perkins, 2017).

***Sicilicula sexplanata*** – holotype collected at 1500 m on the Tsaratanàna Massif and the paratype from close to the summit of Marojejy (Perkins, 2017).

## Melolonthidae

***Bisencya sogai*** – described from Ambinanitelo at 500 m on the Marojejy Massif and it is also known from elsewhere in the northeast of Madagascar (Lacroix, 1993).

***Cherbezatina pilosa*** – known only from the holotype collected on the western side of Marojejy at 1850 m (Lacroix, 1993).

***Empecta grossepunctata*** – holotype collected in the western portion of the Marojejy Massif at 1600 m (Lacroix, 1989).

***Hoplochelus obliterated*** – only known from the holotype collected on the Marojejy Massif at Ambinanitelo at 500 m (Lacroix, 1989).

***Hoplochelus peyrierasi*** – holotype specimen was collected at 600 m on the Marojejy Massif (Lacroix, 1989).

***Pseudenaria sogai*** – holotype was collected on Tsaratanàna and paratypes from elsewhere on that massif, as well as Marojejy and Ambodifiakarana (Lacroix, 1993).

***Pseudencya cinnabarina*** – holotype was collected at “Madagascar Est, Marojejy, rés. nat. int. XII, Anjanaharibe S., 1600 m” (Lacroix, 1991).

***Varencyia conspersa*** – holotype obtained during the RCP mission (Guillaumet *et al.*, 1975) to Marojejy (Lacroix, 1993).

***Varencyia intricata*** – holotype was collected on the Tsaratanàna Massif at about 2000 m and referred material was obtained on Marojejy at 600 m and other northern montane sites (Lacroix, 1993).

***Varencyia notata*** – holotype was collected at “Madagascar Est, Marojejy, rés. nat. int. XII, Anjanaharibe S., 1600 m” (Lacroix, 1993).

***Varencyia picea*** – named based on a holotype collected on Marojejy at 1300 m and also known from other sites in the central east of the island (Lacroix, 1993).

***Varencyia vittata*** – holotype was collected on Marojejy at 1300 m and the species is known from other sites on the massif ranging from 1300 to 1700 m (Lacroix, 1993).

## Scarabaeidae

*Adorodocia robusta* – holotype was apparently from Anjanaharibe-Sud and other specimen material from Marojejy and Masoala (Montreuil & Frolovb, 2013).

***Nanos constricticollis*** – type series from 1100 m on the Marojejy Massif (Montreuil *et al.*, 2014).

***Nanos marojejyensis*** – described from 500 m on Marojejy and also known from one other site on the massif (Montreuil *et al.*, 2014).

*Nanos mirjae* – holotype and paratypes from “Beanana”, and referred material from Marojejy and Anjanaharibe-Sud (Montreuil *et al.*, 2014).

***Nanos pseudominutus*** – holotype was collected at 1800 m on the Marojejy Massif and other material between 1240 and 1900 m in different zones in and close to the protected area (Montreuil *et al.*, 2014).

## Staphylinidae

*Apimela castanea* – holotype from the Ankaratra Massif and other referred material from Andasy II on the Marojejy Massif (Pace, 2006).

*Astenus inermis* – holotype was collected on Marojejy (Jecoq, 1996).

*Atheta vittata* – holotype from Ambodivoangy to the east of Maroantsetra and referred material from Marojejy (Pace, 2006).

*Dysamblys athetoides* – holotype collected on the Marojejy Massif (Pace, 2006).

*Eustenidia sogai* – described from a single specimen collected on the Marojejy Massif at Andasy II (Pace, 1994).

*Geopora griveaudi* – named based on a holotype collected on the Marojejy Massif at Ambinanitelo (Pace, 1994).

*Hovastiba betschi* – holotype from the summital area of Marojejy (Pace, 2006).

*Lemuridota lemuriensis* – holotype was collected at Andringitra and a referred specimen from the Marojejy Massif (Pace, 2006).

*Myllaena marojejyiensis* – holotype from Marojejy at 1300 m and other material from lower elevations on the massif (Pace, 1994).

*Oxypodinus bispinosus* – holotype collected on the Marojejy Massif at 1300 m (Pace, 2006).

*Pelioptera heteroclita* – described based on a holotype from near Fort Dauphin (Tolagnaro) and a specimen from Marojejy (Pace, 1994).

*Pseudacrotona amica* – holotype obtained at 1300 m on the Marojejy Massif (Pace, 2006).

*Pseudacrotona simplex* – holotype collected at 1300 m on the Marojejy Massif (Pace, 2006).

*Pseudacrotona tristis* – holotype from the western side of the Marojejy Massif at 1120 m (Pace, 2006).

*Pseudacrotona vicina* – holotype collected on the western side of the Marojejy Massif and the species is also known from other areas of northern Madagascar (Pace, 2006).

## Tenebrionidae

***Antennoluprops triplehorni*** – type series from Camp 1 at Marojejy (Schawaller & Aalbu, 2015).

## Torridincolidae

***Incoltorrida benesculpta*** – type series was principally from Ambohimanjaka in the Central Highlands, as well as material from lowland areas of Marojejy (Perkins & Bergsten, 2019).

***Incoltorrida marojejy*** – type series from lowland moist evergreen forest sites on the Marojejy Massif (Perkins & Bergsten, 2019).

## Order Hymenoptera

## Dryinidae

***Anteon accurrens*** – holotype from Analamazaotra (Périnet) and other material from a range of sites on Madagascar, including near Camp 1 on the Marojejy Massif (Olmi, 1994).

*Anteon cautum* – holotype from near Berenty and referred material from a range of sub-Saharan countries, as well as other sites on Madagascar, including near Camp 1 on the Marojejy Massif (Olmi, 1994).

***Anteon griswoldi*** – holotype from the Anjozorobe Forest and referred material from other sites on the island, including Camp 1 on the Marojejy Massif (Olmi, 2004).

***Anteon merinum*** – holotype from the Anjozorobe Forest and referred material from other sites on the island, including Camp 2 on the Marojejy Massif (Olmi, 2004).

***Aphelopus vernonensis*** – holotype from South Africa and referred material from a range of countries, including Madagascar and specimens from near Camp 2 on the Marojejy Massif (Olma, 2009).

***Deinodryinus steineri*** – holotype collected at Ranomafana and other referred specimens from a range of sites on Madagascar, including Camp 1 on the Marojejy Massif (Olmi, 1994).

***Gonatopus bellicosus*** – holotype from Camp 3 on the Marojejy Massif (Olmi *et al.*, 2019).

***Gonatopus marojejyanus*** – holotype was obtained at Camp 2 on the Marojejy Massif (Oلمي *et al.*, 2019).

***Gonatopus sensitivus*** – holotype from Ranomafana and other referred material from Camp 3 on the Marojejy Massif (Oلمي, 1993).

***Madecadryinus politus*** – holotype collected near Camp 4 on the Marojejy Massif and the species is also known from other sites on the island (Oلمي, 2007).

***Madecadryinus silvanus*** – holotype obtained near Ambinanitelo to the northwest of Maroantsetra and other specimen material elsewhere on the island, including Camp 1 on the Marojejy Massif (Oلمي, 2007).

#### Formicidae

***Adetomyrma clarivida*** – described from Camp 1 at Marojejy (Yoshimura & Fisher, 2012).

***Adetomyrma goblin*** – named from the Vevembe Forest near Farafangana and known from a range of sites, including Marojejy (Yoshimura & Fisher, 2012).

***Anochetus boltoni*** – holotype was obtained in the lowland forest of Marojejy and this species is also known from the Masoala Peninsula (Fisher & Smith, 2008).

***Camponotus karaha*** – described from Camp 2 at Marojejy and also collected across an elevational range on the massif from 450 to 1325 m (Rasoamanana *et al.*, 2017).

***Camponotus mifaka*** – named based on material from near the summital zone of the Marojejy Massif (Rakotonirina *et al.*, 2016).

***Camponotus zavo*** – holotype from Vatovavy near Kianjavato and this species is also known from numerous sites, including Marojejy (Rakotonirina *et al.*, 2016).

***Parapatrechina myops*** – holotype was collected at Camp 3 on Marojejy and this species is also known from other sites, including Anjanaharibe-Sud (Lapolla *et al.*, 2010).

***Parapatrechina ocellatula*** – holotype was obtained from the Réserve Spéciale d'Ivohibe and this species is also known from numerous other sites, including Marojejy (Lapolla *et al.*, 2010).

***Monomorium aureorugosum*** – holotype was collected on the Masoala Peninsula and this species is known from other areas of northern Madagascar, including Marojejy (Heterick, 2006).

***Myrmisaraka brevis*** – this species, placed within a recently described genus, is only known from Marojejy (Bolton & Fisher, 2014).

***Pheidole alina*** – holotype was collected at 1575 m at Marojejy and this species is known on the massif across the elevational range from 1325 to 2000 m, as well as other sites on the island (Salata & Fisher, 2020a).

***Pheidole antranhofa*** – described from Camp 3 on Marojejy (Salata & Fisher, 2020a).

***Pheidole clara*** – holotype was collected at 775 m on the Marojejy Massif and this species is also known from the Masoala Peninsula (Salata & Fisher, 2020b).

***Pheidole kely*** – described from the Parc National de Zahamena and known from numerous other sites on the island, including Marojejy (Salata & Fisher, 2020a).

***Pheidole mainty*** – holotype from the summital area of the Parc National de Marojejy (Salata & Fisher, 2020a).

***Pheidole mampiratra*** – holotype was from Mananara-Nord and this species is known from a wide range of moist evergreen forests, including Marojejy (Salata & Fisher, 2021).

***Pheidole manantenina*** – named based on a holotype collected at 2000 m on Marojejy and this species has been recorded on the massif down to 1575 m (Salata & Fisher, 2020a).

***Pheidole maro*** – holotype was collected in the Analamay-Mantadia Forest and other specimens used in the description come from a range of localities, including Marojejy (Salata & Fisher, 2020b).

***Pheidole mena*** – holotype was obtained on Montagne d'Ambre and this species is known from a number of localities in northern Madagascar, including Marojejy (Salata & Fisher, 2021).

***Pheidole mikros*** – holotype from near Sakaramy at the foot of Montagne d'Ambre, and other material used in the description are from different sites in northern Madagascar, including Marojejy (Salata & Fisher, 2020a).

***Pheidole mivory*** – named based on material coming from Camp 1 on Marojejy (Salata & Fisher, 2020a).

***Pheidole ovalinoda*** – type series from the Marojejy Massif at 850 m (Salata & Fisher, 2020b).

***Pheidole sava*** – named based on material from Camp 3 on Marojejy (Salata & Fisher, 2020a).

***Pheidole tampony*** – described based on specimens coming from the summital area of Marojejy (Salata & Fisher, 2020a).

***Pheidole trichotos*** – named based on a holotype collected at Ampotsidia in the Région Sofia and other material from a range of localities, including Marojejy (Salata & Fisher, 2020a).



***Pheidole zirafy*** – named from lowland moist evergreen forest on Marojejy (Salata & Fisher, 2020b).

***Prionopelta lauræ*** – holotype from 450 m on the Marojejy Massif and this species is known from a range of sites in the moist evergreen forests of the island (Overson & Fisher, 2015).

***Prionopelta subtilis*** – holotype from the Anjanaharibe Massif near Ambinantelo and the species is known from a range of sites, including Marojejy (Overson & Fisher, 2015).

***Stigmatomma roahady*** – holotype collected in the Ambatovy Forest and the taxon is known from a wide variety of sites, including Marojejy (Esteves & Fisher, 2016).

***Stigmatomma tsyhady*** – holotype was obtained in the Ambatovy Forest and the species is known from a wide variety of sites, including Marojejy (Esteves & Fisher, 2016).

***Strumigenys hilaris*** – described from lowland moist evergreen forest on Marojejy (Fisher, 2000).

*Strumigenys ipsea* – this species is only known from just below the summital zone on Marojejy (Fisher, 2000).

***Tetramorium aherni*** – described based on type material from Marojejy and this species has a wide distribution in northeastern Madagascar (Hita Garcia & Fisher, 2012a).

***Tetramorium alperti*** – holotype from Camp 3 at Marojejy and this species is also known from two other sites, including Anjanaharibe-Sud (Hita Garcia & Fisher, 2014).

***Tetramorium elf*** – holotype from Marojejy and the species is known from a range of moist evergreen forest sites on the island (Hita Garcia & Fisher, 2012a).

***Tetramorium enkidu*** – holotype collected in a forest near Antalaha and this species is also known from several different sites in northern Madagascar, including Marojejy (Hita Garcia & Fisher, 2014).

***Tetramorium isoelectrum*** – described based on material collected in the COMATSA Sud (Betaolana Forest) forest and also known from the Marojejy and Anjanaharibe-Sud Massifs (Hita Garcia & Fisher, 2012a).

***Tetramorium jedi*** – named from Loky-Manambato and has a wide distribution in northern Madagascar, including Marojejy (Hita Garcia & Fisher, 2012a).

***Tetramorium marojejy*** – described based on a holotype obtained at Marojejy and this taxon is also

known from Anjanaharibe-Sud (Hita Garcia & Fisher, 2012a).

***Tetramorium monticola*** – holotype from COMATSA Sud (Betaolana Forest) and this species is also known from a variety of sites in northern Madagascar, including Marojejy (Hita Garcia & Fisher, 2014).

***Tetramorium norvigi*** – type specimens from the Anjanaharibe Massif near Ambinantelo and other material of this geographically widely distributed species includes Marojejy (Hita Garcia & Fisher, 2012b).

***Tetramorium orc*** – described from the summital zone of Marojejy (Hita Garcia & Fisher, 2012b).

***Tetramorium rala*** – holotype from Camp 1 on Marojejy and other material from a range of eastern moist evergreen forest sites (Hita Garcia & Fisher, 2014).

***Tetramorium sargina*** – type series was collected at 1575 m on the Marojejy Massif and this species is also known from Kalambatritra (Hita Garcia & Fisher, 2012b).

***Tetramorium shamshir*** – type series from Lokobe (Nosy Be) and a range of northern sites, including Marojejy (Hita Garcia & Fisher, 2012b).

***Tetramorium silvicola*** – type series was collected near Camp 3 on Marojejy and this species is also known from other sites on the massif, as well as further south in the Forêt d'Ambalagoavy Nord (Ikongo) (Hita Garcia & Fisher, 2012b).

***Tetramorium yammer*** – collected at Camp 3 at Marojejy (Hita Garcia & Fisher, 2012b).

***Tetraponera merita*** – holotype was from Analamazaotra and this species is known from a range of moist evergreen forest sites on the island, including Marojejy (Ward, 2009).

***Vitsika acclivitas*** – this species, placed in a recently described new genus, was named from the Loky-Manambato area and is also known from Marojejy (Bolton & Fisher, 2014).

***Vitsika incisura*** – holotype of this taxon, which is the type species of this recently described genus, was collected at Manongarivo and it is also known from Marojejy (Bolton & Fisher, 2014).

***Vitsika manifesta*** – holotype was collected at Marojejy and this species is also known from Anjanaharibe-Sud (Bolton & Fisher, 2014).

***Vitsika suspicax*** – holotype was obtained at Marojejy and this species is also known from Anjanaharibe-Sud (Bolton & Fisher, 2014).

***Vitsika venustas*** – holotype of this species was collected at Marojejy and this taxon is also known

from different sites in the north of the island (Bolton & Fisher, 2014).

#### Platygastridae

*Trichoteleia cincta* – endemic to Marojejy and known from a single site at 1250 m (Talamas *et al.*, 2011).

*Trichoteleia tahotra* – endemic to Marojejy and only recorded at a single site at 750 m (Talamas *et al.*, 2011).

#### Mymaridae

*Cosmocomopsis mopsis* – holotype was collected at Camp 3 on Marojejy (Huber, 2015).

#### Platygastridae

*Trichoteleia cincta* – type series was obtained at 1250 m on the Marojejy Massif (Talamas *et al.*, 2011).

*Trichoteleia tahotra* – holotype and paratypes were collected below Camp 2 on the Marojejy Massif (Talamas *et al.*, 2011).

#### Tiphiidae

*Methocha nasiformis* – holotype and a portion of the paratype series were obtained in the Ranomafana National Park and other paratypes on the Marojejy Massif (Kimsey, 2011).

*Methocha strigosa* – holotype and a portion of the paratype series were collected in the Ranomafana National Park and other paratypes at different sites on the island, including the Marojejy National Park (Kimsey, 2011).

#### Trigonalidae

*Orthogonalys brevis* – holotype from the Anjanaharibe Massif near Ambinantelo and the paratypes from different sites in the Marojejy National Park (Smith & Tripotin, 2012).

#### Order Trichoptera

##### Leptoceridae

*Ceraclea sartorii* – this species has a broad distribution, and one of the paratypes was collected in the Lokoho River system and in close proximity to Marojejy (Gibon & Randriamasimanana, 2013).

*Oecetis goodmani* – described and only known from Marojejy (Randriamasimanana & Gibon, 1998).

*Oecetis marojejyensis* – type series was collected on the Marojejy Massif (Randriamasimanana & Gibon, 1999).

#### Philopotamidae

*Chimarra lehibemavo* – described from specimens coming from a broad elevational swath along the southeastern slopes of Marojejy (Gibon, 2017).

*Rossodes humberti* – only known from the middle reaches of the Marojejy Massif (Gibon, 2013).

*Rossodes manantenina* – named from the southeastern slopes of the Marojejy Massif (Gibon, 2013).

*Rossodes marojejyensis* – only known from the Marojejy Massif (Gibon, 2013).

*Wormaldia fahadimy* – holotype from near Camp 5 on the Marojejy Massif (Gibon, 2014).

*Wormaldia faharao* – only known from near Camp 2 on the Marojejy Massif (Gibon, 2014).

*Wormaldia fahatelo* – described from near Camp 3 on the Marojejy Massif (Gibon, 2014).

*Wormaldia fahefatra* – type series collected near Camp 4 on the Marojejy Massif (Gibon, 2014).

*Wormaldia legrandi* – named from material obtained near Camp 4 on the Marojejy Massif (Gibon, 2014).

*Wormaldia randriamasimanana* – only documented near Camp 3 on the Marojejy Massif (Gibon, 2014).

#### Order Lepidoptera

##### Pyralidae

*Zitha ouvrardi* – holotype was collected in the eastern portion of Marojejy at 1000 m and the paratypes at different sites in the east (Leraut, 2013).

#### Order Siphonoptera

##### Leptopsyllidae

*Paractenopsyllus gemelli* – obtained on an endemic rodent of the genus *Eliurus* captured on the Marojejy Massif (Duchemin, 2003).

*Paractenopsyllus ratovonjatoi* – collected on a shrew-tenrec of the genus *Microgale* captured on the Marojejy Massif (Duchemin, 2003).

#### Order Diptera

##### Anthribidae

*Pseudobasidissus barclayi* – holotype of this new genus and species was collected in Marojejy (Trýzna & Baňář, 2014).

##### Ephydriidae

*Beckeriella fasciata* – collections from Marojejy yielded the first examples of this largely New World genus on Madagascar and for the African-Malagasy region (Mathis & Grimaldi, 2000).

***Beckeriella maculata*** – described from material obtained from near Camp 3 on Marojejy (Mathis & Grimaldi, 2000).

#### Muscidae

***Brontaea differa*** – holotype was collected at Camp 1 in the Marojejy National Park and paratypes elsewhere on Madagascar (Couri *et al.*, 2006).

***Cephalispa curta*** – holotype was obtained at Camp 3 on Marojejy, and referred material at other sites on the massif and elsewhere on the island (Couri *et al.*, 2006).

***Coenosia aberrans*** – only known from the holotype collected in the Marojejy National Park at 1575 m (Couri *et al.*, 2006).

***Dichaetomyia colorata*** – holotype was collected in Ranomafana and referred material from different sites on the island, including Camp 3 at Marojejy (Couri *et al.*, 2006).

***Dichaetomyia copopea*** – holotype was obtained near Camp 3 on the Marojejy Massif (Zielke, 2020).

***Dichaetomyia grinteri*** – type series was collected in the summital zone of the Marojejy Massif (Zielke, 2020).

***Dichaetomyia nigra*** – described based on a holotype and some paratypes collected at Tampolo, as well as other paratypes including those from Camp 2 on the Marojejy Massif (Couri *et al.*, 2006).

#### Vertebrata

##### Order Atheriniformes

###### Bedotiidae

***Bedotia marojejy*** – described based on material obtained in the Manantenina River and just outside the Marojejy National Park (Stiassny & Harrison, 2000).

##### Order Anura

###### Mantellidae

***Boophis axelmeyeri*** – holotype and paratypes collected on Tsaratanàna and Manongarivo; material from Marojejy tentatively assigned to this species (Vences *et al.*, 2005).

***Boophis englaenderi*** – named based on material collected on Marojejy (Glaw & Vences, 1994).

***Boophis marojezensis*** – described based on material collected in the lowland forest of Marojejy (Glaw & Vences, 1994).

***Boophis ulftunni*** – holotype and paratypes were collected on the Masoala Peninsula and one

specimen of the referred material from Camp 3 on Marojejy (Wollenberg *et al.*, 2008).

***Boophis vittatus*** – described based on material collected at Marojejy (Glaw *et al.*, 2001).

***Gephyromantis lomorina*** – holotype was collected at Camp 3 on Marojejy and it is known from other sites in northern Madagascar (Scherz *et al.*, 2018).

***Gephyromantis ranjomavo*** – only known from Marojejy and was described from Camp 3 (Glaw & Vences, 2011).

***Gephyromantis rivicola*** – described from material obtained near Camp 1 on the Marojejy Massif (Vences *et al.*, 1997).

***Gephyromantis schilfi*** – type series was collected at 1250 m on Marojejy (Glaw & Vences, 2000).

***Gephyromantis striatus*** – holotype from Marojejy and this species is known from sites spanning lowland and medium altitude moist evergreen forest on the massif, as well as other sites in northern Madagascar (Vences *et al.*, 2002).

***Gephyromantis tahotra*** – only known from the Marojejy Massif in the vicinity of Camp 3 (Glaw *et al.*, 2011; Scherz *et al.*, 2017).

***Gephyromantis tandroka*** – named by Glaw and Vences (2001) based on a series of specimens collected at Marojejy at about 1300 m in 1972 (holotype and most paratypes) and 1995 (two paratypes).

***Guibemantis milingilingy*** – described based on material collected in the summital zone of Marojejy (Bletz *et al.*, 2018).

***Guibemantis woosteri*** – a taxon restricted to Marojejy and known from between 700 and 1325 m (Lehtinen *et al.*, 2018).

***Mantella manery*** – named based on a specimen collected below Camp 1 on Marojejy (Vences *et al.*, 1999, 2004).

***Mantidactylus charlotteae*** – holotype was collected at Foulpointe (Mahavelona) and the paratypes from a range of localities, including different sites on Marojejy (Vences & Glaw, 2004).

***Mantidactylus petakorona*** – only known from Marojejy (Scherz *et al.*, 2019a).

***Spinomantis tavaratra*** – holotype collected from the Sorata Massif and paratypes from a range of localities, including Marojejy (Cramer *et al.*, 2008).

###### Microhylidae

***Cophyla fortuna*** – type series was collected in the lowland forest of the Marojejy National Park (Rakotoarison *et al.*, 2019a).



***Platypelis ranjomena*** – holotype of this species was collected near the Makira protected area and the taxon is known from different areas of lowland moist evergreen forest of the east, including Marojejy (Glaw *et al.*, 2020).

***Platypelis ravus*** – only known on Marojejy around Camp 3 (Glaw *et al.*, 2012).

***Plethodontohyla guentheri*** – described based on a specimen obtained above Camp 3 on the Marojejy Massif (Glaw & Vences, 2007).

***Rhombophryne botabota*** – holotype was collected at Camp 3 on Marojejy and is also known from other sites in northeastern Madagascar (Scherz *et al.*, 2016).

***Rhombophryne savaka*** – described from specimens obtained at about 750 m on the Marojejy Massif (Scherz *et al.*, 2016).

***Rhombophryne vaventy*** – only known from Camp 3 on Marojejy, from where the type material was obtained (Scherz *et al.*, 2014).

***Stumpffia achillei*** – restricted to lowland moist evergreen forest on the Marojejy Massif (Rakotoarison *et al.*, 2017, 2019b).

***Stumpffia diutissima*** – only known from lowland moist evergreen forest of Marojejy (Rakotoarison *et al.*, 2017, 2019b)

## Order Squamata

### Chamaeleonidae

***Brookesia tedi*** – described from Camp 3 on Marojejy, the only site it is known (Scherz *et al.*, 2019b).

***Calumma jeji*** – named from the upper portion of the Marojejy Massif (Raxworthy & Nussbaum, 2006).

***Calumma uetzi*** – type material from the Sorata Massif and a specimen from Camp 3 at Marojejy has been identified as this taxon (Prötzel *et al.*, 2018).

***Furcifer timoni*** – described from Montagne d'Ambre, but also recorded from Marojejy as *F. cf. timoni* based on photographs (Glaw *et al.*, 2009).

### Gekkonidae

***Lygodactylus ulli*** – described from Camp 1 on Marojejy, the only site it is known (Vences *et al.*, 2022).

***Uroplatus fangorn*** – holotype was obtained at Camp 3 on Marojejy and the species is also known from elsewhere in northern Madagascar (Ratsoavina *et al.*, 2020).

***Uroplatus finaritra*** – holotype is from Marojejy at about 800 m and this taxon is only known from a few sites on the massif (Ratsoavina *et al.*, 2019).

***Uroplatus fivehy*** – holotype was collected on the Sorata Massif and paratypes from different localities; DNA sequences revealed its occurrence in Marojejy (Ratsoavina *et al.*, 2020).

***Uroplatus giganteus*** – described from Montagne d'Ambre, but a genetically distinct specimen was also recorded from Marojejy (Glaw *et al.*, 2006).

### Scincidae

***Madascincus nanus*** – holotype from the nearby Anjanaharibe-Sud Massif and paratypes from this same site and other zones of northern Madagascar (Andreone & Greer, 2002). These authors suggest that previous records of *M. minutus* from Marojejy (Raselimanana *et al.*, 2000) are possibly referable to *M. nanus*.

***Pseudoacantias angelorum*** – known from a single specimen collected within the national park at 650 m (Nussbaum & Raxworthy, 1995).

### Pseudoxyrhophiidae

***Ithyocyphus blanci*** – named based on a single holotype collected on Marojejy at about 300 m in 1972 (Domergue, 1988).

***Liopholidophis oligolepis*** – named based on a single specimen collected near Camp 1 at Marojejy (Glaw *et al.*, 2014) and more recently has been found in COMATSA Sud (Glaw *et al.*, 2022).

## Class Mammalia

### Order Chiroptera

#### Miniopteridae

***Miniopterus ambohitrensis*** – type locality is Montagne d'Ambre National Park and it is known from other highland localities, including Marojejy (Goodman *et al.*, 2015).

## Discussion

### Remarkable levels of new species descriptions

During the period from early 1988 to late 2022, a total of 450 species across a wide range of plant and animal groups were described as new to science on the basis of specimens collected in and around the Marojejy Massif (Table 1). The inclusion of a given taxon in this tabulation is only when the type material or cited specimens (including photographs and DNA sequences) were collected at the site and the material explicitly cited in the original description. In numerous cases, subsequent field surveys and associated collections were made after a given species description was published, which extend

the known distribution of many of these taxa; these records are not incorporated into the data we have tabulated here, as our focus is on initial discovery and description.

The material used for these different descriptions published since 1988 can be divided into two separate groups: 1) older specimens, having been collected before 1988, and employed in the diagnosis of the new taxon and 2) specimens obtained after 1988 and used in the descriptions. Below we present some overview details for different taxonomic groups on the role of specimens in the unfurling of knowledge on the biodiversity of Marojejy.

### **Pre-1988 and post-1988 collections**

#### ***Plants***

The French botanist Jean-Henri Humbert based at the Muséum national d'Histoire naturelle (Paris) was instrumental in the original delineation and designation of the Marojejy protected area (Humbert, 1955). During his exploration of the area starting in 1948, often together with other eminent botanists of the period including René Capuron and Gilbert Cours-Darne, he made approximately 2500 numbered collections (Leroy, 1956; Dorr, 1997). These specimen are invaluable resource that continues to be studied by systematic botanists around the world. Of the 97 angiosperms listed herein having been described from Marojejy since 1988, less than one-quarter are based on older collections, but many of these were made by Humbert and his collaborators.

The next phase of botanical exploration of Marojejy commenced in May 1987 with a project under the direction of Missouri Botanical Gardens (MBG) and first orchestrated by Marion Nicoll to document the flora of the massif (Dorr, 1997). Early in 1988, the year we use to separate the two collection periods, the large-scale effort of teams of field botanists to collect herbarium material on the massif was under the direction of James S. Miller and his colleagues at MBG, as well as other European and North American botanists and those from Malagasy institutions such as Parc Botanique et Zoologique de Tsimbazaza (TAN) and Centre National de la Recherche Appliquée au Développement Rural Herbier (TEF). It was at this time that regular collection of material for molecular analysis became routine practice and has provided valuable new insights into patterns of plant species diversification and evolution.

Since 1987, approximately 4500 plant collections have been made by over 60 botanists in and around Marojejy, mostly with duplicate specimens to ensure

representative material is available in herbarium collections in Madagascar and key institutions overseas. Of these, more than half have been collected by five botanists: James (Jim) Miller (1988-1989), Pierre (Coca) Rakotomalaza (1996), Richard Randrianaivo (2014-2015), Fanja Rasoavimbahoaka (1994-1996), and Désiré Ravelonarivo (1994-2010). Since 1994 this work was carried out in the context of a plant parataxonomist training program initiated by MBG, and lead by Miller, which succeeded not only to develop botanical skills among the trainees, but also to ensure representative coverage of all parts of the protected area and to undertake plot-based studies to provide information on phenology and plant communities.

#### ***Non-insect arthropods***

Of the 71 species of non-insect arthropods and gastropods (scorpions, spiders, crabs, millepedes, and snails) described from Marojejy, all but one is based on post-1988 specimen collections (Table 1). This can be explained by two aspects: 1) pre-1988 collections did not include material of these two groups and/or 2) earlier collections have not been located and examined by the specialists working on these organisms. In any case, it is clear that recent inventories and associated specimens have provided important insights into the non-insect arthropod diversity of the massif and we suggest that even with these advances, much remains to be discovered. For example, no new species of mites (Acari) have been named from small mammals of Marojejy, although important collections of mites are known (OConnor, 2000) and these certainly represented numerous new taxa to science.

#### ***Insects***

The Marojejy Massif has been the subject of entomological exploration for many decades (e.g., Griveaud, 1960; Guillaumet *et al.*, 1975, 2008; Fisher, 2022). Renaud Paulian, one of the fathers of modern entomological research on Madagascar, directed a French Centre National de la Recherche Scientifique (CNRS) program under the title “Etude des écosystèmes montagnards dans la région Malgache” (RCP 225) between 1970 and 1973 on the ecology of several high mountain areas of the island. In the context of the RCP project, fieldwork on Marojejy took place in 1972 and included a strong insect component and several different entomologists took part, including Jean-Marie Betsch, André

**Table 1.** Tabulations of new species of plants and animals described from on and around the Marojejy Massif since 1988 and segregated based on type material being collected before 1988 and after 1988.

| <b>Taxonomic group</b>                        | <b>Type material collected before 1988</b> | <b>Type material collected after 1988</b> | <b>Total number of new species since 1988</b> |
|---|--|---|---|
| <b>Bryophytes</b> (mosses)                    | 1  | 3   | 4   |
| <b>Pteridophytes</b> (ferns)                  | 0  | 14  | 14  |
| <b>Angiosperms</b> (flowering plants)         |  |   |   |
| Piperaceae                                    | 0  | 2   | 2   |
| Annonaceae                                    | 0  | 2   | 2   |
| Monimiaceae                                   | 1  | 0   | 1   |
| Triuridaceae                                  | 0  | 1   | 1   |
| Pandanaceae                                   | 0  | 4   | 4   |
| Orchidaceae                                   | 1  | 2   | 3   |
| Arecaceae                                     | 2  | 5   | 7   |
| Strelitziaceae                                | 0  | 1   | 1   |
| Xyridaceae                                    | 0  | 1   | 1   |
| Poaceae                                       | 1  | 0   | 1   |
| Fabaceae                                      | 1  | 0   | 1   |
| Cunoniaceae                                   | 1  | 5   | 6   |
| Euphorbiaceae                                 | 0  | 2   | 2   |
| Myrtaceae                                     | 0  | 4   | 4   |
| Melastomataceae                               | 0  | 1   | 1   |
| Burseraceae                                   | 0  | 1   | 1   |
| Anacardiaceae                                 | 0  | 1   | 1   |
| Rutaceae                                      | 0  | 1   | 1   |
| Sarcolaenaceae                                | 0  | 1   | 1   |
| Capparaceae                                   | 0  | 1   | 1   |
| Balsaminaceae                                 | 2  | 14  | 16  |
| Primulaceae                                   | 0  | 1   | 1   |
| Ericaceae                                     | 1  | 0   | 1   |
| Rubiaceae                                     | 1  | 13  | 14  |
| Apocynaceae                                   | 2  | 1   | 3   |
| Solanaceae                                    | 0  | 3   | 3   |
| Oleaceae                                      | 0  | 1   | 1   |
| Acanthaceae                                   | 1  | 1   | 2   |
| Bignoniaceae                                  | 1  | 1   | 2   |
| Lamiaceae                                     | 3  | 7   | 10  |
| Orobanchaceae                                 | 0  | 1   | 1   |
| Asteraceae                                    | 0  | 1   | 1   |
| <b>Total number for Angiosperms</b>           | <b>18</b>                                  | <b>79</b>                                 | <b>97</b>                                     |
| <b>Gastropoda</b> (terrestrial snails)        | 0  | 41  | 41  |
| <b>Arthropoda</b>                             |  |   |   |
| Scorpiones (scorpions)                        | 1  | 0   | 1   |
| Araneae (spiders)                             | 0  | 20  | 20  |
| Potamonautidae (crabs)                        | 0  | 3   | 3   |
| Diplopoda (millipedes)                        | 0  | 6   | 6   |
| <b>Non-insect arthropods</b>                  | 1  | 70  | 71  |
| <b>Insects</b>                                |  |   |   |
| Ephemeroptera (mayflies)                      | 0  | 5   | 5   |
| Phasmatodea (stick insects)                   | 1  | 0   | 1   |
| Mantodea (praying mantises)                   | 3  | 0   | 3   |
| Hemiptera (true bugs)                         | 3  | 23  | 26  |
| Neuroptera (net-winged insects)               | 0  | 2   | 2   |
| Coleoptera (beetles)                          | 30   | 16  | 46  |
| Hymenoptera (sawflies, wasps, bees, and ants) | 4  | 68  | 72  |
| Trichoptera (caddisflies)                     | 0  | 13  | 13  |
| Lepidoptera (moths and butterflies)           | 1  | 0   | 1   |
| Siphonoptera (fleas)                          | 0  | 2   | 2   |
| Diptera (flies)                               | 1  | 9   | 10  |
| <b>Total number insects</b>                   | <b>43</b>                                  | <b>138</b>                                | <b>181</b>                                    |
| <b>Vertebrata</b>                             |  |   |   |
| Fishes  | 0  | 1   | 1   |
| Amphibia (frogs)                              | 1  | 26  | 27  |
| Reptiles (lizards and snakes)                 | 1  | 12  | 13  |
| <b>Mammals</b> (rodents, tenrecs, and bats)   | 0  | 1   | 1   |
| <b>Total number of Vertebrata</b>             | <b>2</b>                                   | <b>40</b>                                 | <b>42</b>                                     |
| <b>Total number across all taxa</b>           | <b>65</b>                                  | <b>385</b>                                | <b>450</b>                                    |



Peyrieras, and Pierre Soga (Guillaumet *et al.*, 1975). Additionally, before and after these studies, the massif was the subject of considerable entomological prospection by field scientists associated with the Institut de Recherche Scientifique de Madagascar (IRSM) and Office de la Recherche Scientifique et Technique Outre-Mer (ORSTOM), which is today the Institut de Recherche pour le Développement (IRD), and these included insect field collectors such as Paul Griveaud, André Peyrieras, and Pierre Soga. These extensive insect collections are for the most part deposited in the Muséum national d'Histoire naturelle (Paris) and continue to be studied by entomologists as exemplified by groups such as Melolonthidae (12 recently described species) and Staphylinidae (15 recently described species) beetles for which all of the taxa described after 1988 are based on earlier collections. In contrast, for groups such as Formicidae ants, only 1 of the 53 species described since 1988 was based on type material collected before 1988.

Starting in the early 1990s, a new phase of entomological research on Marojejy commenced and included research groups such in 1993 of Gary Alpert associated with the Museum of Comparative Zoology (Harvard); in 1996 with Tam Nguyen and Eric Quinter from the American Museum of Natural History (New York) and Steve Goodman of the Field Museum of Natural History (Chicago); and in 2003 Brian Fisher and colleagues from the Madagascar Biodiversity Center associated with the California Academy of Sciences (San Francisco). Invertebrate collections deposited in the latter institution are dispersed to about 180 taxonomic specialists around the world and have resulted in a continuous stream of scientific papers describing new taxa to science. Those associated with collections from Marojejy are cited in the above section. Of new insect species to science named since 1988, 138 of 181 are based on the post-1988 collections (Table 1).

The absence of specific surveys for certain groups or lack of detailed studies of previously collected material for taxonomic work indicates that much still needs to be learned about the species diversity of insects on Marojejy. For example, over the past few decades a remarkable number of new species of tiger beetles (Cicindelidae) have been described from Madagascar (Moravec, 2022), but not a single species from Marojejy, which is directly related to the lack of a dedicated field mission to the site for this beetle family (J. Moravec, in litt.).

## Vertebrates

Since 1988, 42 species of vertebrates occurring on the Marojejy Massif have been described as new to science and all but two are entirely based on material collected after 1988. The researchers describing these new species are referencing older collections in their taxonomic studies, but given that almost all of the recently named taxa are based on post-1988 collected material underlines the importance of new inventories, specifically specimens and associated tissues for molecular studies.

Scientific investigations continue to advance. For example, the descriptions of three additional *Mantidactylus* frog species from Marojejy were published in December 2022 (Scherz *et al.*, 2022) just a few weeks after the early October 2022 deadline used herein for the inclusion of recently described species. Two additional new species of *Guibemantis* from the massif have been published recently (Koppetsch *et al.*, 2023) and several other amphibians and reptiles from Marojejy have already been identified as new species or new candidate species, but are still awaiting taxonomic revisions. The number of new species of frogs, and to a lesser extent reptiles, named from the massif is rather extraordinary and underlines that the level of previous scientific research on these groups was insufficient to provide a good measure of species diversity. However, an important series of amphibian and reptile specimens were collected during the ORSTOM/RCP exploration of Marojejy in the 1970s and numerous new species described based on this material before the more modern wave (e.g., Brygoo *et al.*, 1973, 1974; Guibé, 1974, 1975).

Only one species of fish and no species of bird or terrestrial mammal from Marojejy have been described as new to science since 1988. For mammals, many of the regional endemics of the families Tenrecidae and Nesomyidae are shared with the nearby Anjanaharibe-Sud Massif (Goodman, 1998), which was inventoried and the results published before the 1996 inventory of Marojejy; hence, the descriptions of these taxa are not figured in the tabulations presented here. A species of mouse lemur, *Microcebus mittermeieri*, described from the Anjanaharibe-Sud protected area (Louis *et al.*, 2006) was subsequently found in Marojejy (Rasoloarison *et al.*, 2013). Detailed systematic work on the species level delimitations is advancing in part with molecular tools and numerous species in the genera *Microgale* and *Oryzorictes* remain to be described, including

those from Marojejy (Goodman *et al.*, 2018c; Everson *et al.*, 2022; Jenkins *et al.*, 2022).

## Conclusion

Since 1988 at least 450 species of plants and animals have been named as new to science and for which at least one specimen per species cited in the description was collected on the Marojejy Massif. Approximately 85% of these species have been described using material collected after 1988, which clearly underlines the need to continue inventories and associated voucher collections being archived in the form of museum specimens. On the basis of the experience of the different authors of this paper, with considerable knowledge of the plant and animal taxonomic literature concerning Madagascar, no other protected area on the island has produced higher rates of new species descriptions when compared with Marojejy. This underlines the important level of biodiversity of the massif and the importance of conserving the remaining ecosystems in and around the protected area and the constituent species.

## Acknowledgements

For providing access to literature or other information on species described from Marojejy, we are grateful to François-Marie Gibon, Owen Griffiths, Johan Hermans, Lovanomenjanahary Marline, Jiří Moravec, Massimo Olmo, Achille P. Raselimanana, Jenifer Renguin, Rudy Jocqué, Milos Trýzna, and Thomas Wesener. We thank Mbola Rakotondratsimba for preparing Figure 1 and Olivier Langrand for his review on an earlier version of the manuscript.

## References

- Allnutt, T. F., McClanahan, T. R., Andréfouët, S., Baker, M., Lagabrielle, E., McClennen, C., Rakotomanjaka, A. J. M., Tianarisoa, T. F., Watson, R. & Kremen, C. 2012. Comparison of marine spatial planning methods in Madagascar demonstrates value of alternative approaches. *PLoS One*, 7(2): e28969.
- Almeda, F. & Ranarivelo, H. 2019. *Gravesia serratifolia* (Melastomataceae: Sonerileae), a new species from Marojejy National Park, Madagascar. *Phytotaxa*, 391: 115-121.
- Andreone, F. & Greer, A. E. 2002. Madagascar scincid lizards: Descriptions of nine new species, with notes on the morphology, reproduction and taxonomy of some previously described species (Reptilia, Squamata, Scincidae). *Journal of Zoology*, 258: 139-181.
- Andriamalala, D. 2007. Revision of the genus *Padilla* Peckham and Peckham, 1894 (Araneae: Salticidae) — Convergent evolution of secondary sexual characters due to sexual selection and rates of molecular evolution in jumping spiders. *Proceedings of the California Academy of Sciences*, fourth series, 58 (13): 243-330.
- The Angiosperm Phylogeny Group, Chase, M. W., Christenhusz, M. J. M., Fay, M. F., Byng, J. W., Judd, W. S., Soltis, D. E., Mabberley, D. J., Sennikov, A. N., Soltis, P. S. & Stevens, P. F. 2016. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 181 (1): 1-20.
- Antonelli, A., Smith, R. J., Perrigo, A. L., Crottini, A., Hackel, J. *et al.* 2022. Madagascar's extraordinary biodiversity: Evolution, distribution, and use. *Science*, 378: eabf0869.
- Ballerio, A. 2021. The Ceratocanthinae of Madagascar and Comoro Islands: A revision of the genera *Synarmostes* and *Goudotostes*, and of the flightless *Philharmostes*, with description of 64 new species (Coleoptera: Scarabaeoidea, Hybosoridae). *Fragmenta Entomologica*, 53 (2): 105-282.
- Bletz, M. C., Scherz, M. D., Rakotoarison, A., Lehtinen, R., Glaw, F. & Vences, M. 2018. Stumbling upon a new frog species of *Guibemantis* (Anura: Mantellidae) on top of the Marojejy Massif in northern Madagascar. *Copeia*, 106: 255-263.
- Bolton, B. & Fisher, B. L. 2014. The Madagascar endemic myrmicine ants related to *Eutetramorium* (Hymenoptera: Formicidae): Taxonomy of the genera *Eutetramorium* Emery, *Malagidris* nom. n., *Myrmisaraka* gen. n., *Royidris* gen. n., and *Vitsika* gen. n. *Zootaxa*, 3791 (1): 1-99.
- Bosser, J. 2000. Contribution à l'étude des Orchidaceae de Madagascar et des Mascareignes. XXIX. Révision de la section *Kainochilus* du genre *Bulbophyllum*. *Adansonia*, série 3, 22 (2): 167-182.
- Bosser, J. 2015. Description de trois *Cynorkis* Thouars nouveaux (Orchidaceae) du nord de Madagascar. *Adansonia*, série 3, 37 (1): 19-23.
- Bosser, J. & Cribb, P. J. 2001. Trois nouvelles espèces de *Bulbophyllum* (Orchidaceae) de Madagascar. *Adansonia*, série 3, 23 (1): 129-135.
- Bosser, J. & Rabevohitra, R. 1996. Taxa et noms nouveaux dans le genre *Dalbergia* (Papilionaceae) à Madagascar et aux Comores. *Adansonia*, série 4, 18: 171-212.
- Bradford, J. C. & Miller, J. S. 2001. New taxa and nomenclatural notes on the flora of the Marojejy massif, Madagascar. V. Cunoniaceae: *Weinmannia*. *Adansonia*, série 3, 23 (2): 219-236.
- Brailovsky Alperowitz, H. 2011. Insecta, Hemiptera, Heteroptera, Coreidae. *Faune de Madagascar*, 94: 1-275.
- Brygoo, E. R., Blanc, C. P. & Domergue, C. A. 1973. Notes sur les *Chamaeleo* de Madagascar XII. Caméléons du Marojejy. *C. peyrierasi* n. sp. et *C. gastrotaenia guillaumeti* n. subsp. *Bulletin Academie Malgache*, 51 (1): 151-166.

- Brygoo, E. R., Blanc, C. P. & Domergue, C. A. 1974.** Notes sur les *Brookesia* de Madagascar. – VII [VIII]. *Brookesia* du Marojezy. *B. betschi* et *B. griveaudi* n. sp. (Reptilia, Squamata, Chamaeleonidae). *Bulletin Academie Malgache*, 51 (1): 167-184.
- Buchner, R. & Puff, C. 1993.** The genus complex *Danais-Schismatoclada-Payera* (Rubiaceae). Character states, generic delimitation and taxonomic position. *Adansonia*, série 4, 15: 23-74.
- Callmänder, M. W. & Phillipson, P. B. 2011.** Four new species in the endemic genus *Rhodocolea* Baill. (Bignoniaceae) from Madagascar. *Adansonia*, série 3, 33 (2): 311-321.
- Callmänder, M. W., Wohlhauser, S. & Laivao, M. O. 2003.** Les *Pandanus* sect. *Acanthostyla* Martelli (Pandanaeae) d'altitude du nord de Madagascar, avec description de deux nouvelles espèces. *Candollea*, 58: 63-74.
- Cliquennois, N. 2008.** Révision des Anisacanthidae, famille endémique de phasmes de Madagascar (Phasmatodea : Bacilloidea). *Annales de la Société entomologique de France*, nouvelle série, 44 (1): 59-85.
- Constant, J. 2014.** Revision of the Malagasy laterfly genus *Belbina* Stål, 1863, with two new species (Hemiptera: Fulgoromorpha: Fulgoridae). *European Journal of Taxonomy*, 102: 1-37.
- Couri, M. S., Pont, A. C. & Penny, N. D. 2006.** Muscidae (Diptera) from Madagascar: Identification keys, descriptions of new species, and new records. *Proceedings of the California Academy of Sciences*, 57 (29): 799-923.
- Cramer, A. F., Rabibisoa, N. H. C. & Raxworthy, C. J. 2008.** Descriptions of two new *Spinomantis* frogs from Madagascar (Amphibia: Mantellidae), and new morphological data for *S. brunae* and *S. massorum*. *American Museum Novitates*, 3618: 1-22.
- Crosby, M. R., Schultze-Motel, U. & Schultze-Motel, W. 1983.** Katalog der Laubmoose von Madagascar und den umliegenden Inseln. *Willdenowia*, 13: 187-255.
- Cumberlidge, N., Boyko, C. B. & Harvey, A. W. 2002.** A new genus and species of freshwater crab (Decapoda, Crustacea, Potamoidea) from northern Madagascar, and a second new species associated with *Pandanus* leaf axils. *Journal of Natural History*, 36 (1): 65-77.
- Cumberlidge, N., Soma, J. B., Leever, E. M. & Daniels, S. R. 2020.** New lineages within the Malagasy freshwater crab fauna: *Agora* n. gen. for *Thelphusa goudoti* H. Milne Edwards, 1853, and a phytotelmic new species of *Malagasya* Cumberlidge & Sternberg, 2002 (Brachyura: Potamonautidae: Deckeniinae). *Journal of Crustacean Biology*, 2020: 1-16.
- D'Arcy, W. G. & Rakotozafy, A. 1994.** Solanaceae. *Flore de Madagascar et des Comores*, 176: 1-146.
- Daly, D. C., Raharimampionona, J. & Federman, S. 2015.** A revision of *Canarium* L. (Burseraceae) in Madagascar. *Adansonia*, série 3, 37 (2): 277-345.
- Davies, N. M. J. & Davis, A. P. 2014.** *Chapelieria septentrionalis* and *C. multiflora* spp. nov. (Rubiaceae, Octotropideae) and an emended description for *C. madagascariensis*. *Nordic Journal of Botany*, 32 (6): 691-700.
- Davis, A. P. & Rakotonasolo, F. 2021.** Six new species of coffee (*Coffea*) from northern Madagascar. *Kew Bulletin*, 76: 497-511.
- De Block, P. 2003.** *Robbrechtia*, a new Rubiaceae genus from Madagascar. *Systematic Botany*, 28: 145-156.
- De Block, P. 2014.** Eight new species of *Ixora* (Ixoreae-Rubiaceae) from Madagascar. *Plant Ecology and Evolution*, 147 (2): 237-255.
- Dietrich, C. H., de Magalhaes, R. B. & Takiya, D. 2020.** Revision of the endemic Malagasy leafhopper tribe Platyjassini (Hemiptera: Cicadellidae: lassinae). *European Journal of Taxonomy*, 695: 1-89.
- Domergue, C. A. 1988.** Notes sur les serpents de la région malgache. VIII. Colubridae nouveaux. *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, Paris (4), 10: 135-146.
- Dorr, L. J. 1997.** *Plant collectors in Madagascar and the Comoro Islands*. Royal Botanic Gardens, Kew.
- Dorr, L. J. & Oliver, E. G. H. 1999.** New taxa, names, and combinations in *Erica* (Ericaceae-Ericoideae) from Madagascar and the Comoro Islands. *Adansonia*, série 3, 21 (1): 75-91.
- Dransfield, J. & Beentje, H. 1995.** *The palms of Madagascar*. Royal Botanic Gardens, Kew.
- Duchemin, J.-B. 2003.** Leptopsyllines from Madagascar (Insecta: Siphonaptera: Ceratophyllidae): Description of five new species of *Paractenopsyllus* Wagner, 1938. *Parasite*, 11 (1): 59-70.
- Emberton, K. E. 1999.** New acavid land snails from Madagascar. *American Malacological Bulletin*, 15 (1): 83-96.
- Emberton, K. E. 2001.** Dentate *Gulella* of Madagascar (Pulmonata: Streptaxidae). *American Malacological Bulletin*, 16 (1/2): 71-129.
- Emberton, K. E. 2002a.** The genus *Boucardicus*, a Madagascan endemic (Gastropoda: Cyclophoridae: Alycaeinae). *Archiv für Molluskenkunde*, 130: 1-199.
- Emberton, K. E. 2002b.** *Parvedentulina* and edentate *Gulella* of Madagascar (Gastropoda: Stylommatophora: Streptaxidae). *Archiv für Molluskenkunde*, 131: 67-165.
- Emberton, K. E. 2003.** Madagascan *Cyathopoma* sensu lato (Gastropoda: Cyclophoridae). *Archiv für Molluskenkunde*, 132 (1/2): 9-91.
- Esteves, F. & Fisher, B. L. 2016.** Taxonomic revision of *Stigmatomma* Roger (Hymenoptera: Formicidae) in the Malagasy region. *Biodiversity Data Journal*, 4: e8032.
- Everson, K. M., Goodman, S. M. & Olson, L. E. 2022.** Tenrecidae: *Oryzorictes*, mole tenrecs. In *The new natural history of Madagascar*, ed. S. M. Goodman, pp. 1888-1891. Princeton University Press, Princeton.
- Figueiredo, E. & Jury, S. L. 1996.** Notes on *Brachystephanus* (Acanthaceae). *Kew Bulletin*, 51 (4): 753-763.
- Fischer, E. 1996.** A revision of the genus *Alectra* Thunberg (Scrophulariaceae) in Madagascar, with a description of



- Pseudomelasma*, gen. nov. *Adansonia*, série 4, 18: 45-65.
- Fischer, E. & Rahelivololona, M. E. 2002.** New taxa of *Impatiens* (Balsaminaceae) from Madagascar. I. *Adansonia*, série 3, 24 (2): 271-294.
- Fischer, E. & Rahelivololona, M. E. 2004.** New taxa of *Impatiens* (Balsaminaceae) from Madagascar. III. *Adansonia*, série 3, 26 (1): 37-52.
- Fischer, E. & Rahelivololona, M. E. 2007.** New taxa of *Impatiens* (Balsaminaceae) from Madagascar. IV. *Adansonia*, série 3, 29 (2): 269-315.
- Fischer, E. & Rahelivololona, M. E. 2015.** New taxa of *Impatiens* (Balsaminaceae) from Madagascar VII. Two new species of *Impatiens* from Mt. Marojejy, Madagascar. *Phytotaxa*, 239: 213-222.
- Fischer, E. & Rahelivololona, M. E. 2016.** New taxa of *Impatiens* (Balsaminaceae) from Madagascar VIII. *Impatiens max-huberi*, a new species from Marojejy and Anjanaharibe-Sud. *Phytotaxa*, 244 (2): 191.
- Fischer, E., Rahelivololona, E. M. & Abrahamczyk, S. 2017.** *Impatiens galactica* (Balsaminaceae), a new spurless species of section *Trimorphopetalum* from Madagascar. *Phytotaxa*, 298 (3): 14.
- Fischer, E., Rahelivololona, E. M. & Killmann, D. 2020.** *Impatiens serusiauxii* (Balsaminaceae), a new species from Marojejy National Park, Madagascar. *Plant and Fungal Systematics*, 65 (1): 134-138.
- Fisher, B. L. 2000.** The Malagasy fauna of *Strumigenys*. In The ant tribe Dacetini, ed. B. Bolton. *Memoirs of the American Entomological Institute*, 65: 612-696.
- Fisher, B. L. 2022.** Introduction to invertebrates. In *The new natural history of Madagascar*, ed. S. M. Goodman, pp. 847-853. Princeton University Press, Princeton.
- Fisher, B. L. & Smith, M. A. 2008.** A revision of Malagasy species of *Anochetus* Mayr and *Odontomachus* Latreille (Hymenoptera: Formicidae). *PLoS One*, 3 (5): e1787.
- Forthman, M., Chlond, D. & Weirauch, C. 2016.** Taxonomic monograph of the endemic millipede assassin bug fauna of Madagascar (Hemiptera: Reduviidae: Ectrichodiinae). *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 400: 1-152.
- Gattolliat, J.-L. 2002a.** *Rheoptilum*: A new genus of two-tailed Baetidae (Ephemeroptera) from Madagascar. *Aquatic Insects*, 23 (1): 67-81.
- Gattolliat, J.-L. 2002b.** Three new Malagasy species of *Xyrodromeus* (Ephemeroptera: Baetidae) with the first generic description of the adults. *Revue Suisse de Zoologie*, 109: 325-341.
- Gattolliat, J.-L. 2004.** A distinctive new species of *Xyrodromeus* Lugo-Ortiz & McCafferty (Ephemeroptera: Baetidae) from Madagascar. *Zootaxa*, 452: 1-10.
- 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, and S. Wohlhauser, pp. 207-242. Association Vahatra, Antananarivo.
- Gibon, F.-M. 2013.** Une sous-famille caractéristique des forêts humides primaires malgaches : les Rossodinae (Trichoptera, Philopotamidae). *Zoosystema*, 35 (2): 151-174.
- Gibon, F.-M. 2014.** Philopotaminae of Madagascar (Trichoptera: Philopotamidae). *Annales de la Société entomologique de France*, nouvelle série, 50 (3-4): 382-398.
- Gibon, F.-M. 2017.** The *Chimarra lehibemavo* species-group, new and endemic to Madagascar (Trichoptera, Philopotamidae). *European Journal of Taxonomy*, 319: 1-31.
- Gibon, F.-M. & Randriamasimanana, D. 2013.** A new subgenus of *Ceraclea* Stephens 1829: *Ranaivodes* n. subg., endemic to Madagascar, with description of four new species (Trichoptera: Leptoceridae). *Annales de la Société entomologique de France*, nouvelle série, 49: 257-266.
- Glaw, F. & Vences, M. 1994.** *A fieldguide to the amphibians and reptiles of Madagascar*, 2nd edition. Vences & Glaw Verlag, Köln.
- Glaw, F. & Vences, M. 2000.** A new species of *Mantidactylus* from northeastern Madagascar with resurrection of *Mantidactylus blanci* (Guibé, 1974) (Amphibia, Anura, Ranidae). *Spixiana*, 23 (1): 71-83.
- Glaw, F. & Vences, M. 2001.** Two new sibling species of *Mantidactylus cornutus* from Madagascar (Amphibia, Anura, Ranidae). *Spixiana*, 24 (2): 177-190.
- Glaw, F. & Vences, M. 2007.** *Plethodontohyla guentheri*, a new montane microhylid frog species from northeastern Madagascar. *Zoosystematics and Evolution*, 83: 33-39.
- Glaw, F. & Vences, M. 2011.** Description of a new frog species of *Gephyromantis* (subgenus *Laurentomantis*) with tibial glands from Madagascar (Amphibia, Mantellidae). *Spixiana*, 34: 121-127.
- Glaw, F., Vences, M., Andreone, F. & Vallan, D. 2001.** Revision of the *Boophis majori* group (Amphibia: Mantellidae) from Madagascar, with descriptions of five new species. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 133: 495-529.
- Glaw, F., Kosuch, J., Henkel, F.-W., Sound, P. & Böhme, W. 2006.** Genetic and morphological variation of the leaf-tailed gecko *Uroplatus fimbriatus* from Madagascar, with description of a new giant species. *Salamandra*, 42 (2/3): 129-144.
- Glaw, F., Köhler, J. & Vences, M. 2009.** A distinctive new species of chameleon of the genus *Furcifer* (Squamata: Chamaeleonidae) from the Montagne d'Ambre rainforest of northern Madagascar. *Zootaxa*, 2269: 32-42.
- Glaw, F., Köhler, J. & Vences, M. 2011.** New species of *Gephyromantis* from Marojejy National Park, northeast Madagascar. *Journal of Herpetology*, 45: 155-160.
- Glaw, F., Köhler, J. & Vences, M. 2012.** A tiny new species of *Platypelis* from the Marojejy National Park

- in northeastern Madagascar (Amphibia: Microhylidae). *European Journal of Taxonomy*, 9: 1-9.
- Glaw, F., Kucharzewski, C., Nagy, Z. T., Hawlitschek, O. & Vences, M. 2014.** New insights into the systematics and molecular phylogeny of the Malagasy snake genus *Liopholidophis* suggest at least one rapid reversal of extreme sexual dimorphism in tail length. *Organisms, Diversity & Evolution*, 14: 121-132.
- Glaw, F., Scherz, M. D., Rakotoarison, A., Crottini, A., Raselimanana, A. P., Andreone, F., Köhler, J. & Vences, M. 2020.** Genetic variability and partial integrative revision of partially red-flanked *Platypelis* frogs (Microhylidae) from eastern Madagascar. *Vertebrate Zoology*, 70: 141-156.
- Glaw, F., Vences, M. & Raxworthy, C. J. 2022.** Diversity and exploration of the Malagasy reptile fauna. In *The new natural history of Madagascar*, ed. S. M. Goodman, pp. 1423-1445. Princeton University Press, Princeton.
- Goodman, S. M. (ed.) 1998.** A floral and faunal inventory of the Réserve Spéciale d'Anjanaharibe-Sud, Madagascar: With reference to elevational variation. *Fieldiana: Zoology*, new series, 90: 1-246.
- 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., Ramasindrazana, B., Naughton, K. M. & Appleton, B. 2015.** Description of a new species of the *Miniopterus aelleni* group (Chiroptera: Miniopteridae) from upland areas of central and northern Madagascar. *Zootaxa*, 3936: 536-558.
- Goodman, S. M., Raheirilalao M. J. & Wohlhauser, S. (eds.) 2018a.** *Les aires protégées terrestres de Madagascar : Leur histoire, description, et biote. / The terrestrial protected areas of Madagascar: Their history, description, and biota*. Antananarivo: Association Vahatra.
- Goodman, S. M., Raheirilalao, M. J., Raselimanana, A. P. & Soarimalala, V. 2018b.** Progrés réalisées sur les vertébrés terrestres présents dans les aires protégées de Madagascar / Advances over the past 30 years on the land vertebrates occurring in the terrestrial protected areas of Madagascar. Dans *Les aires protégées terrestres de Madagascar : Leur histoire, description, et biote. / The terrestrial protected areas of Madagascar: Their history, description, and biota*, ed. S. M. Goodman, M. J., Raheirilalao & S. Wohlhauser, pp. 1679-1692. Association Vahatra, Antananarivo.
- Goodman, S. M., Soarimalala, V. & Olson, L. E. 2018c.** Systématique des tenrecs endémiques malgaches (famille des Tenrecidae) / Systematics of endemic Malagasy tenrecs (family Tenrecidae). Dans *Les aires protégées terrestres de Madagascar : Leur histoire, description, et biote. / The terrestrial protected areas of Madagascar: Their history, description, and biota*, ed. S. M. Goodman, M. J., Raheirilalao & S. Wohlhauser, pp. 363-372. Association Vahatra, Antananarivo.
- Grinand, C. & Nourtier, M. 2022.** Forest dynamics: Carbon, drivers, and trends. In *The new natural history of Madagascar*, ed. S. M. Goodman, pp. 105-113. Princeton University Press, Princeton.
- Griswold, C. E. 1997.** The spider family Cyatholipidae in Madagascar (Araneae, Araneoidea). *The Journal of Arachnology*, 25: 53-83.
- Griswold, C. E., Wood, H. M. & Carmichael, A. 2012.** The lace web spiders (Araneae, Phyxelididae) of Madagascar: Phylogeny, biogeography and taxonomy. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 164: 728-810.
- Griveaud, P. 1960.** Une mission zoologique de l'IRSM au Marojejy. *Naturaliste malgache*, 12: 43-55.
- Groeninckx, I., Janssens, S. B., Smets, E. & Verstraete, B. 2017.** Description of 11 new *Astiella* (Spermacoecae, Rubiaceae) species endemic to Madagascar. *European Journal of Taxonomy*, 312: 1-40.
- Guibé, J. 1974.** Batraciens nouveaux de Madagascar. *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, Paris, troisième série, 171: 1169-1192.
- Guibé, J. 1975.** Batraciens nouveaux de Madagascar. *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, Paris, troisième série, 323: 1081-1089.
- Guillaumet, J.-L., Betsch, J.-M., Blanc, C., Morat, P., Peyrieras, A. & Paulian, R. 1975.** Etude des écosystèmes montagnards dans la région malgache. III. Le Marojejy. IV. L'itremo et l'ibity. Géomorphologie, climatologie, faune et flore (Campagne RCP 225, 1972-1973). *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, troisième série, Ecologie générale, 25: 29-67.
- Guillaumet, J.-L., Betsch, J.-M. & Callmander, M. W. 2008.** Renaud Paulian et le programme du CNRS sur les hautes montagnes à Madagascar : Etage vs domaine. *Zoosystema*, 30: 723-748.
- Haevermans, T., Hladik, A., Hladik, C.-M., Razanatsoa, J., Haevermans, A., Jeannoda, V. & Blanc, P. 2021.** Description of five new species of the Madagascar flagship plant genus *Ravenala* (Strelitziaceae). *Scientific Reports*, 11: 21965.
- Harper, G. J., Steininger, M. K., Tucker, C. J., Juhn, D. & Hawkins, F. 2007.** Fifty years of deforestation and forest fragmentation in Madagascar. *Environmental Conservation*, 34: 325-333.
- Hedge, I. C., Clement, R. A., Paton, A. J. & Phillipson, P. B. 1998.** Labiatae. *Flore de Madagascar et des Comores*, 176: 1-293.
- Heterick, B. 2006.** A revision of the Malagasy ants belonging to genus *Monomorium* Mayr, 1855 (Hymenoptera: Formicidae). *Proceedings of the California Academy of Sciences*, fourth series, 57 (3): 69-202.
- Hita Garcia, F. & Fisher, B. L. 2012a.** The ant genus *Tetramorium* Mayr (Hymenoptera: Formicidae) in the Malagasy region: Taxonomic revision of the *T. kelleri* and *T. tortuosum* species groups. *Zootaxa*, 3592: 1-85.
- Hita Garcia, F. & Fisher, B. L. 2012b.** The ant genus *Tetramorium* Mayr (Hymenoptera: Formicidae) in the Malagasy region: Taxonomy of the *T. bessonii*, *T.*

- bonibony*, *T. dysalum*, *T. marginatum*, *T. tsingy*, and *T. weitzeckeri* species groups *Zootaxa*, 3365: 1-123.
- Hita Garcia, F. & Fisher, B. L. 2014.** The hyper-diverse ant genus *Tetramorium* Mayr (Hymenoptera: Formicidae) in the Malagasy region: Taxonomic revision of the *T. naganum*, *T. plesiarum*, *T. schaufussii*, and *T. severini* species groups. *ZooKeys*, 413: 1-170.
- Hong-Wa, C. 2016.** A taxonomic revision of the genus *Noronhia* Stadtm. ex Thouars (Oleaceae) in Madagascar and the Comoro Islands. *Boissiera*, 70: 1-291.
- Huber, B. A. 2003.** Cladistic analysis of Malagasy pholcid spiders reveals generic level endemism: Revision of *Zatavua* n. gen. and *Paramicromerys* Millot (Pholcidae, Araneae). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 137 (2): 261-318.
- Huber, J. T. 2015.** World reclassification of the *Gonatocerus* group of genera (Hymenoptera: Mymaridae). *Zootaxa*, 3967 (1): 1-184.
- Humbert, H. 1955.** Une merveille de la nature à Madagascar. Première exploration du massif du Marojejy et de ses satellites. *Mémoires de l'Institut Scientifique de Madagascar*, série B, 6: 1-210.
- Huynh, K. L. 1999.** The genus *Pandanus* (Pandanaeae) in Madagascar (Part 4). *Bulletin de la Société Neuchâteloise de Sciences Naturelles*, 122: 35-43.
- Janssen, T. & Rakotondrainibe, F. 2008.** A revision of the indusiate scaly tree ferns (Cyatheaceae, *Cyathea* subgen. *Alsophila* sect. *Alsophila*) in Madagascar, the Comoros and the Seychelles. *Adansonia*, série 3, 30 (2): 221-376.
- Jenkins, P. D., Olson, L. E., Everson, K. M., Soarimalala, V. & Goodman, S. M. 2022.** Tenrecidae: *Microgale* and *Nesogale*, shrew tenrecs. In *The new natural history of Madagascar*, ed. S. M. Goodman, pp. 1880-1887. Princeton University Press, Princeton.
- Jérémie, J. & Lorence, D. H. 1991.** Six nouvelles espèces de *Tambourissa* (Monimiaceae) de Madagascar. *Adansonia*, série 4, 13 (3-4): 131-146.
- Jocqué, R., Russell-Smith, A. & Alderweireldt, M. 2011.** *Katableps*, a new genus of lycosid spiders from the forests of Madagascar (Araneae: Lycosidae). *Bulletin of the British Arachnological Society*, 15 (6): 181-187.
- Johnson, D. M. & Murray, N. A. 2020.** A revision of *Xylopiia* L. (Annonaceae): The species of Madagascar and the Mascarene islands. *Adansonia*, série 3, 42 (1): 1-88.
- Jones, E. W. 1992.** African hepatics. XLII. *Radula marojezica* E.W. Jones, a new species from Madagascar. *Journal of Bryology*, 17: 307-311.
- Jones, J. P. G., Rakotonarivo, O. S. & Razafimanahaka, J. H. 2022.** Forest conservation on Madagascar: Past, present, and future. In *The new natural history of Madagascar*, ed. S. M. Goodman, pp. 2130-2140. Princeton University Press, Princeton.
- Jones, K. R., Venter, O., Fuller, R. A., Allan, J. R., Maxwell, S. L., Negret, P. J. & Watson, J. E. M. 2018.** One-third of global protected land is under intense human pressure. *Science*, 360: 788-791.
- Jordal, B. H. 2021.** An integrated taxonomic revision of *Diplotrichus* (Coleoptera, Scolytinae) supports a Malagasy origin and single colonisation of South Africa. *Zootaxa*, 5047: 101-122.
- Kimsey, L. S. 2011.** Tiphidae wasps of Madagascar (Hymenoptera, Tiphidae). *Journal of Hymenoptera Research*, 22: 45-68.
- Klackenberg, J. 1992.** Taxonomy of *Secamone* s. lat. (Asclepiadaceae) in the Madagascar Region. *Opera Botanica*, 112: 1-127.
- Klackenberg, J. 1997.** Revision of the genus *Baroniella* Costantin & Gallaud (Asclepiadaceae, Periplocoideae). *Candollea*, 52: 383-407.
- Kondorosy, E. & Zámbo, A. 2021.** The genus *Stilbocoris* in the Malagasy area (Hemiptera: Heteroptera: Rhyparochromidae). *Zootaxa*, 5047 (4): 416-430.
- Koppetsch, T., Pabijan, M., Hutter, C. R., Köhler, J., Gehring, P.-S., Rakotoarison, A., Ratsavina, F. M., Scherz, M. D., Vieites, D. R., Glaw, F. & Vences, M. 2023.** An initial molecular resolution of the mantellid frogs of the *Guibemantis liber* complex reveals three new species from northern Madagascar. *Vertebrate Zoology*, 73: 397-432.
- Kremen, C., Cameron, A., Moilanen, A., Phillips, S. J., Thomas, C. D., Beentje, H., Dransfield, J., Fisher, B. L., Glaw, F., Good, T. C., Harper, G. J., Hijmans, R. J., Lees, D. C., Louis, E., Nussbaum, R. A., Raxworthy, C. J., Razafimpahanana, A., Schatz, G. E., Vences, M., Vieites, D. R., Wright, P. C. & Zjhra, M. L. 2008.** Aligning conservation priorities across taxa in Madagascar with high-resolution planning tools. *Science*, 320: 222-226.
- Lacroix, M. 1989.** Insectes Coléoptères Melolonthidae (1re partie). *Faune de Madagascar*, 73 (1): 1-302.
- Lacroix, M. 1991.** Contribution à la connaissance des Melolonthinae malgaches II. *Pseudencya cinnabarina* et *Ravautiana jucunda*, n. gen. et n. sp. de la tribu des Enariini (Coleoptera, Scarabaeoidea, Melolonthidae). *Revue française d'Entomologie*, nouvelle série, 13 (1): 35-39.
- Lacroix, M. 1993.** Insectes Coléoptères Melolonthidae (2ème partie). *Faune de Madagascar*, 73 (2): 303-875.
- La Farge, C. 2002.** *Leucoloma* II: A revision of *Leucoloma* Series *Holomitrioidea* (Dicranaceae). *The Bryologist*, 105 (4): 591-605.
- Laivao M. O., Callmander M. W. & Buerki S. 2007.** Révision de *Pandanus* sect. *Foullioya* Warb. (Pandanaeae) à Madagascar. *Adansonia*, série 3, 29 (1): 39-57.
- Lantz, H., Klackenberg, J., Razafimandimbison, S. & Mouly, A. 2007.** Three new species of Vanguerieae (Rubiaceae) from Madagascar. *Adansonia*, série 3, 29 (1): 129-136.
- Lapolla, J. S., Cheng, C. H. & Fisher, B. L. 2010.** Taxonomic revision of the ant genus *Paraparatrechina* in the Afrotropical and Malagasy Regions. *Zootaxa*, 2387: 1-27.



- Lecoq, J.-C. 1996.** Insectes, Coléoptères, Staphylinidae, Paederinae, genre *Astenus*. *Faune de Madagascar*, 86 : 1-74.
- Lehtinen, R. M., Glaw, F., Vences, M., Rakotoarison, A. & Scherz, M. D. 2018.** Two new *Pandanus* frogs (*Guibemantis*: Mantellidae: Anura) from northern Madagascar. *European Journal of Taxonomy*, 451: 1-20.
- Lehtomäki, J., Kusumoto, B., Shiono, T., Tanaka, T., Kubota, Y. & Moilanen, A. 2019.** Spatial conservation prioritization for the East Asian islands: A balanced representation of multitaxon biogeography in a protected area network. *Diversity and Distributions*, 25: 414-429.
- Leraut, P. 2013.** Espèces et genres nouveaux de Pyralinae (Lepidoptera, Pyraloidea, Pyralidae). *Bulletin de la Société Entomologique de France*, 118: 41-72.
- Leroy, J.-F. 1956.** La découverte botanique du Marojejy (XIIe Réserve naturelle intégrale de Madagascar). *Journal d'agriculture traditionnelle et de botanique appliquée*, 3 (7-8): 446-448.
- Liede, S. 1992.** New species and some important name changes in Malagasy leafy *Cynanchum* (Asclepiadaceae). *Adansonia*, série 4, 14: 429-453.
- Louis, Jr., E. E., Coles, M. S., Andriantompohavana, R., Sommer, J. A., Engberg, S. E., Zaonarivelo, J. R., Mayor, M. I. & Brenneman, R. A. 2006.** Revision of the mouse lemurs (*Microcebus*) of eastern Madagascar. *International Journal of Primatology*, 27: 347-389.
- Lourenço, W. R. 1996.** Scorpions (Chelicerata, Scorpiones). *Faune de Madagascar*, 87: 1-102.
- Magnaghi, E. B. & Daniel, T. F. 2014.** Three new species of *Mendoncia* (Acanthaceae) from Madagascar. *Novon*, 23: 187-196.
- Malcomber, S. T. & Davis, A. P. 2005.** Six new *Gaertnera* (Rubiaceae) species from Madagascar and phylogenetic analyses that support *Hymenocnemis* as a synonym of *Gaertnera*. *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden*, 104: 371-397.
- Malcomber, S. T. & Taylor, C. M. 2009.** A systematic revision of *Gaertnera* (Rubiaceae, Gaertnereae). *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 96 (4): 575-671.
- Mathieu, G. 2003.** New endemic *Peperomia* species (Piperaceae) from Madagascar. *Systematics and Geography of Plants*, 73: 71-81.
- Mathieu, G. 2006.** More new species (Piperaceae) from Madagascar. *Systematics and Geography of Plants*, 76 (2): 221-228.
- Mathis, W. N. & Grimaldi, D. A. 2000.** The first *Beckeriella* Willston from the Afrotropical Region: Two new species from Madagascar (Diptera: Ephydriidae). 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: 105-113.
- MBG. No date.** *Missouri Botanical Garden's Tropicos database*. Available at <http://mobot.mobot.org/Pick/Search/pick.html>
- Miller, J. S. 1998.** New taxa and nomenclatural notes on the flora of the Marojejy Massif, Madagascar-I. Capparaceae: A new species of *Crateva*. *Novon*, 8: 167-169.
- Miller, J. S. 2000.** New taxa and nomenclatural notes on the flora of the Marojejy Massif, Madagascar. IV. Myrtaceae: New species of *Eugenia* L. *Adansonia*, série 3, 22: 111-116.
- Miller, J. S. & Pipoly, J. J. 1993.** A new species of *Ardisia* (Myrsinaceae) from Madagascar. *Novon*, 3: 63-65.
- Miller, J. S. & Randrianasolo, A. 1998.** New taxa and nomenclatural notes on the flora of the Marojejy Massif, Madagascar: II. Anacardiaceae: A new species of *Camponosperma*. *Novon*, 8 (2): 170-172.
- Misof, B., Liu, S., Meusemann, K., Peters, R. S., Donath, A., et al. 2014.** Phylogenomics resolves the timing and pattern of insect evolution. *Science*, 346 (6210): 763-767.
- Montero-Muñoz, I., Levin, G. A. & Cardiel, J. M. 2022.** Four new species of *Acalypha* L. (Euphorbiaceae, Acalyphoideae) from Madagascar, with notes about their conservation status. *South African Journal of Botany*, 146: 634-642.
- Montreuil, O. & Frolovb, A. 2013.** Revision of the genus *Adorodocia* Brenske 1893 (Coleoptera: Scarabaeoidea: Rutelinae: Adoretini) endemic to Madagascar. *Annales de la Société entomologique de France*, nouvelles série, 49: 460-475.
- Montreuil, O., Viljanen, H. & Miraldo, A. 2014.** Evolution of the Malagasy endemic genus *Nanos* Westwood, 1842 (Coleoptera, Scarabaeidae, Epilissini). *Systematic Entomology*, 39: 442-459.
- Morales-Barbero, J. & Ferrer-Castán, D. 2019.** Using a goal programming approach to design and evaluate protected areas for the conservation of multiple dimensions of biodiversity. *Journal for Nature Conservation*, 49: 54-62.
- Moravec, J. 2022.** Coleoptera: Cicindelidae, tiger beetles. In *The new natural history of Madagascar*, ed. S. M. Goodman, pp. 1014-1023. Princeton University Press, Princeton.
- Nuraliev, M. S., Cheek, M. R. & Beer, A. S. 2016.** *Seychellaria barbata* (Triuridaceae), a new species from Marojejy National Park, Madagascar. *Phytotaxa*, 268 (4): 229-243.
- Nussbaum, R. A. & Raxworthy, C. J. 1995.** Review of the Scincine genus *Pseudoacontias* Barboza du Bocage (Reptilia: Squamata: Scincidae) of Madagascar. *Herpetologica*, 51: 91-99.
- OConnor, B. M. 2000.** Parasitic and commensal arthropods of some birds and mammals 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: 137-141.

- Olmi, M. 1993.** A new generic classification for Thaumatomyzinae, Dryininae and Gonatopodinae, with descriptions of new species (Hymenoptera Dryinidae). *Bollettino di Zoologia agraria e di Bachicoltura*, series II, 25: 57-89.
- Olmi, M. 1994.** New species of Dryinidae from Madagascar (Hymenoptera Chrysidoidea). *Frustula entomologica*, new series, 17: 1-12.
- Olmi, M. 2004.** New species of Dryinidae and Embolemidae from Madagascar (Hymenoptera Chrysidoidea). *Frustula entomologica*, new series, 25: 86-109.
- Olmi, M. 2007.** Apodryininae of Madagascar and South Africa (Hymenoptera: Dryinidae). *Frustula entomologica*, new series, 30: 1-46.
- Olmi, M. 2009.** New species of South African Dryinidae (Hymenoptera: Chrysidoidea). *African Invertebrates*, 50: 447-460.
- Olmi, M., Copeland, R. S. & van Noort, S. 2019.** Dryinidae of the Afrotropical region (Hymenoptera, Chrysidoidea). *Zootaxa*, 4630 (1): 1-619.
- Overson, R. & Fisher, B. L. 2015.** Taxonomic revision of the genus *Prionopelta* (Hymenoptera, Formicidae) in the Malagasy region. *ZooKeys*, 507: 115-150.
- Pace, R. 1994.** Aleocharinae della Sottoregione Africana Orientale al Museo di Ginevra (Coleoptera, Staphylinidae) Parte I. *Revue suisse de Zoologie*, 100 (4) : 117-193.
- Pace, R. 2006.** Insectes, Coléoptères, Staphylinidae, Aleocharinae. *Faune de Madagascar*, 89: 1-261.
- Peng, Y.-L. & Zhang, L.-B. 2016.** *Humbertocalia madagascarensis* sp. nov. (Asteraceae: Senecioneae) from Madagascar. *Phytotaxa*, 283 (3): 7.
- Perkins, P. D. 2017.** Hydraenidae of Madagascar (Insecta: Coleoptera). *Zootaxa*, 4342: 1-264.
- Perkins, P. D. & Bergsten, J. 2019.** New myxophagan water beetles from Madagascar (Coleoptera: Torrindicolidae, Hydroscaphidae). *Zootaxa*, 4657: 57-96.
- Phillipson, P. B. & Allorge, L. 2016.** A remarkable new species of *Clerodendrum* L. (Lamiaceae) from Madagascar. *Candollea*, 71: 117-126.
- Phillipson, P., Andriamahefarivo, L. D., Lowry II, P. P. & Miller, J. S. 2018.** Marojejy – flore / Marojejy – flora. Dans *Les aires protégées terrestres de Madagascar : Leur histoire, description, et biote. / The terrestrial protected areas of Madagascar: Their history, description, and biota*, ed. S. M. Goodman, M. J., Raheerilalao & S. Wohlhauser, pp. 707-709. Association Vahatra, Antananarivo.
- Platnick, N. I. 2000.** The tracheline spider genus *Paccius* (Araneae, Corinnidae) in 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: 115-121.
- Prötzel, D., Vences, M., Hawlitschek, O., Scherz, M. D., Ratsoavina, F. M. & Glaw, F. 2018.** Endangered beauties: Micro-CT cranial osteology, molecular genetics and external morphology reveal three new species of chameleons in the *Calumma boettgeri* complex (Squamata: Chamaeleonidae). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 184: 471-498.
- Rabarimanarivo, M., Rakotonirina, N., Phillipson, P. B., Lowry II, P. P., Labat, J.-N. & Pignal, M. M. 2015.** Révision du genre *Ivodea* Capuron (Rutaceae), endémique de Madagascar et de l'archipel des Comores. *Adansonia*, série 3, 37 (1): 63-102.
- Radcliffe-Smith, A. 2016.** The genus *Croton* in Madagascar & the Comoro Is. Received at Kew as a pre-print on 23 December 2016.
- Rakotoarison, A., Scherz, M. D., Glaw, F., Köhler, J., Andreone, F., Franzen, M., Glos, J., Hawlitschek, O., Jono, T., Mori, A., Ndriantsoa, S. H., Raminosoa, N., Riemann, J. C., Rödel, M.-O., Rosa, G. M., Vieites, D. R., Crottini, A. & Vences, M. 2017.** Describing the smaller majority: Integrative taxonomy reveals twenty-six new species of tiny microhylid frogs (genus *Stumpffia*) from Madagascar. *Vertebrate Zoology*, 67 (3): 271-398.
- Rakotoarison, A., Scherz, M. D., Bletz, M. C., Razafindraibe, J. H., Glaw, F. & Vences, M. 2019a.** Description of the lucky *Cophyla* (Microhylidae, Cophylinae), a new arboreal frog from Marojejy National Park in north-eastern Madagascar. *Zootaxa*, 4651: 271-288.
- Rakotoarison, A., Scherz, M. D., Bletz, M. C., Razafindraibe, J. H., Glaw, F. & Vences, M. 2019b.** Diversity, elevational variation, and phylogeographic origin of stump-toed frogs (Microhylidae: Cophylinae: *Stumpffia*) on the Marojejy Massif, northern Madagascar. *Salamandra*, 55 (2): 115-123.
- Rakotonirina, J. C., Csösz, S. & Fisher, B. L. 2016.** Revision of the Malagasy *Camponotus edmundi* species group (Hymenoptera, Formicidae, Formicinae): Integrating qualitative morphology and multivariate morphometric analysis. *Zookeys*, 572: 81-154.
- Rakotondrainibe, F. & Jouy, A. 2012.** Quatre espèces et une variété nouvelles dans la famille des Thelypteridaceae à Madagascar - premier signalement du genre *Pronephrium* C. Presl dans la région africomalgache. *Adansonia*, série 3, 34 (2): 223-235.
- Rakotondrainibe, F. & Jouy, A. 2016a.** A new species and a new synonymy in the genus *Selaginella* P. Beauv. (Lycopodiophyta, Selaginellaceae) from Madagascar. *Candollea*, 71: 143-148.
- Rakotondrainibe, F. & Jouy, A. 2016b.** Revision of the genus *Deparia* Hook. & Grev. (Pteridophyta, Athyriaceae) from Madagascar: Three new species, a new synonymy and putative hybrids. *Candollea*, 71: 357-371.
- Rakotondrainibe, F. & Jouy, A. 2017.** Nouveautés dans le genre *Lomariopsis* Fée (Pteridophyta, Lomariopsidaceae) à Madagascar : trois espèces nouvelles et une espèce africaine nouvellement signalée. *Adansonia*, série 3, 39 (2): 101-110.
- Rakotondrainibe, F. & Tronchet, F. 2009.** Révision synoptique du genre *Lastreopsis* Ching

- (Dryopteridaceae) à Madagascar. *Adansonia*, série 3, 31 (1): 7-24.
- Rakotondrainibe, F., Jouy, A., Rouhan, G., Bauret, L. & Parris, B. S. 2018.** Nouveautés taxonomiques et nomenclaturales chez les fougères grammitides (Pteridophyta, Polypodiaceae, Grammitidoideae) de Madagascar. *Adansonia*, série 3, 40 (11): 141-162.
- Rakotonirina, N., Callmander, M. W., Phillipson, P. B. & Lock, J. M. 2014.** Two new species of *Xyris* L. (Xyridaceae) endemic to Madagascar with a key to the Malagasy species. *Candollea*, 69: 171-178.
- Ralimanana, H., Perrigo, A. L., Smith, R. J., Borrell, J. S., Faurby, S. *et al.* 2022.** Madagascar's extraordinary biodiversity: Threats and opportunities. *Science*, 378: eadf1466.
- Randriamasimanana, D. & Gibon, F.-M. 1998.** Biodiversité aquatique de Madagascar. 25 : Description et répartition de six nouveaux *Oecetis* appartenant au groupe *Lais* [Trichoptera, Leptoceridae]. *Revue française d'Entomologie*, nouvelle série, 20 (4): 145-155.
- Randriamasimanana, D. & Gibon, F.-M. 1999.** Biodiversité aquatique de Madagascar. 27 : Les *Oecetis* appartenant aux nouveaux groupes *Oliae* et *Marojejyensis* (Trichoptera, Leptoceridae). *Revue Française d'Entomologie*, nouvelle série, 21 (1): 15-24.
- Raselimanana, A. P., Raxworthy, C. J. & Nussbaum, R. A. 2000.** Herpetofaunal species diversity and elevational distribution within 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: 157-174.
- Rasoamanana, N., Csösz, S. & Fisher, B. L. 2017.** Taxonomic revision of imitating carpenter ants, *Camponotus* subgenus *Myrmopytia* (Hymenoptera, Formicidae) of Madagascar, using morphometry and qualitative traits. *ZooKeys*, 681: 119-152.
- Rasoloarison, R. M., Weisrock, D. W., Yoder, A. D., Rakotondravony, D. & Kappeler, P. M. 2013.** Two new species of mouse lemurs (Cheirogaleidae: *Microcebus*) from eastern Madagascar. *International Journal of Primatology*, 34: 455-469.
- Ratsoavina, F. M., Raselimanana, A. P., Scherz, M. D., Rakotoarison, A., Razafindraibe, J. H., Glaw, F. & Vences, M. 2019.** Finaritra! A splendid new leaf-tailed gecko (*Uroplatus*) species from Marojejy National Park in north-eastern Madagascar. *Zootaxa*, 4545: 563-577.
- Ratsoavina, F. M., Glaw, F., Raselimanana, A. P., Rakotoarison, A., Vieites, D. R., Hawlitschek, O., Vences, M. & Scherz, M. D. 2020.** Towards completion of the species inventory of small-sized leaf-tailed geckos: Two new species of *Uroplatus* from northern Madagascar. *Zootaxa*, 4895 (2): 251-271.
- Raxworthy, C. J. & Nussbaum, R. A. 2006.** Six new species of occipital-lobed *Calumma* chameleons (Squamata: Chamaeleonidae) from montane regions of Madagascar, with a new description and revision of *Calumma brevicorne*. *Copeia*, 2006 (4): 711-734.
- Razafimandimbison, S. G. & Miller, J. S. 1999.** New taxa and nomenclatural notes on the flora of the Marojejy Massif, Madagascar. III. Rubiaceae. A new species of *Sabicea*. *Adansonia*, série 3, 21 (1): 41-45.
- Reed, S. K. & Cumberlidge, N. 2006.** *Foza raimundi*, a new genus and species of potamonautid freshwater crab (Crustacea: Decapoda: Potamoidea) from northern Madagascar. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 119 (1): 58-66.
- Roy, R. 2020.** Révision du genre *Danuriella* Westwood, 1889 (Mantodea). *Zoosystema*, 42 (1): 399-432.
- Rouhan, G. 2020.** Synoptic revision of the fern genus *Elaphoglossum* Schott ex J.Sm. (Dryopteridaceae) in Madagascar, with the description of 23 new taxa, all but one endemic. *PeerJ*, 8: e10484.
- Salata, S. & Fisher, B. L. 2020a.** Taxonomic revision of the *Pheidole sikorae* species group (Hymenoptera, Formicidae) from Madagascar. *ZooKeys*, 949: 1-185.
- Salata, S. & Fisher, B. L. 2020b.** The ant genus *Pheidole* Westwood, 1839 (Hymenoptera: Formicidae) in Madagascar: Taxonomic revision of the *bessonii* species-group. *Zootaxa*, 4843 (1): 1-64.
- Salata, S. & Fisher, B. L. 2021.** Taxonomic revision of Madagascar species of the *Pheidole fervens* species-group (Hymenoptera, Formicidae). *PLoS One* 16 (1): e0244195.
- Sanborn, A. F. 2021.** The cicadas (Hemiptera: Cicadoidea: Cicadidae) of Madagascar including a new tribe, five new genera, twelve new species, four new species synonymies, five revised species status, ten new combinations, new tribal assignments for four genera, one new subtribe synonymy, a checklist and key to species. *Zootaxa*, 4937: 1-79.
- Schatz, G. E., Lowry II, P. P. & Wolf, A.-E. 2000.** Endemic families of Madagascar. VI. A synoptic revision of *Rhodolaena* (Sarcoleoneaceae). *Adansonia*, série 3, 22: 239-252.
- Schawaller, W. & Aalbu, R. 2015.** *Antennoluprops triplehorni* Schawaller and Aalbu (Coleoptera: Tenebrionidae: Lagriinae: Lupropini), new species from Madagascar. *The Coleopterists Bulletin*, 14: 80-82.
- Scherz, M. D., Ruthensteiner, B., Vences, M. & Glaw, F. 2014.** A new microhylid frog, genus *Rhombophryne*, from northeastern Madagascar, and a re-description of *R. serratopalpebrosa* using micro-computed tomography. *Zootaxa*, 3860: 547-560.
- Scherz, M. D., Glaw, F., Vences, M., Andreone, F. & Crottini, A. 2016.** Two new species of terrestrial microhylid frogs (Microhylidae: Cophylinae: *Rhombophryne*) from northeastern Madagascar. *Salamandra*, 52: 91-106.
- Scherz, M. D., Razafindraibe, J. H., Rakotoarison, A., Bletz, M. C., Glaw, F. & Vences, M. 2017.** Yet another small brown frog from high altitude on the Marojejy Massif, northeastern Madagascar. *Zootaxa*, 4347: 572-582.
- Scherz, M. D., Hawlitschek, O., Razafindraibe, J. H., Megson, S., Ratsoavina, F. M., Rakotoarison, A., Bletz, M. C., Glaw, F. & Vences, M. 2018.** A distinctive new frog species (Anura, Mantellidae) supports the biogeographic linkage of the montane rainforest massifs



- of northern Madagascar. *Zoosystematics and Evolution*, 94: 247-261.
- Scherz, M. D., Glaw, F., Hutter, C. R., Bletz, M. C., Rakotoarison, A., Köhler, J. & Vences, M. 2019a.** Species complexes and the importance of Data Deficient classification in Red List assessments: The case of *Hylobatrachus* frogs. *PLoS One*, 14 (8): e0219437
- Scherz, M. D., Köhler, J., Rakotoarison, A., Glaw, F. & Vences, M. 2019b.** A new dwarf chameleon, genus *Brookesia*, from the Marojejy massif in northern Madagascar. *Zoosystematics and Evolution*, 95: 95-106.
- Scherz, M. D., Crottini, A., Hutter, C. R., Hildenbrand, A., Andreone, F., Fulgence, T. R., Köhler, G., Ndriantsoa, S. H., Ohler, A., Preick, M., Rakotoarison, A., Rancilhac, L., Raselimanana, A. P., Riemann, J. C., Rödel, M.-O., Rosa, G. M., Streicher, J. W., Vieites, D. R., Köhler, J., Hofreiter, M., Glaw, F. & Vences, M. 2022.** An inordinate fondness for inconspicuous brown frogs: Integration of phylogenomics, archival DNA analysis, morphology, and bioacoustics yields 24 new taxa in the subgenus *Brygoomantis* (genus *Mantidactylus*) from Madagascar. *Megatixa*, 7 (2): 113-311.
- Sites, R. W. & Bergsten, J. 2022.** The Naucoridae (Heteroptera: Nepomorpha) of Madagascar, with revisions of *Temnocoris* and *Tsingala* (Laccocorinae). *PLoS One*, 17 (9): e0272965.
- Smith, D. R. & Tripotin, P. 2012.** Trigonalidae (Hymenoptera) of Madagascar. *Journal of Hymenoptera Research*, 24: 1-25.
- Snow, N., Callmander, M. & Phillipson, P. B. 2015.** Studies of Malagasy *Eugenia* – IV: Seventeen new endemic species, a new combination, and three lectotypifications; with comments on distribution, ecological and evolutionary patterns. *PhytoKeys*, 49: 59-121.
- Stiassny, M. L. J. & Harrison, I. J. 2000.** Notes on a small collection of fishes from the Parc National de Marojejy, with the description of a new species of the endemic genus *Bedotia* (Atherinomorpha: Bedotiidae). 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: 143-156.
- Stone, J. R. & Davis, A. P. 2004.** New taxa and nomenclatural notes on the flora of the Marojejy Massif, Madagascar. VI. Rubiaceae: A new species of *Lemyrea*. *Novon*, 14: 119-123.
- Strid, D., Kearey, J. & Razafimandimbison, S. G. 2019.** *Schismatoclada spathulata* (Rubiaceae), a new species from the Marojejy National Park (northeastern Madagascar). *Candollea*, 74: 203-208.
- Sziráki, G. 2015.** Identity of *Coniopteryx madagascariensis* Meinander, 1974 (Neuroptera: Coniopterygidae), with description of three new species. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*, 61 (2): 135-146.
- Sziráki, G. 2020.** A contribution to knowledge of the genus *Coniopteryx* (Neuroptera: Coniopterygidae) in Madagascar, with descriptions of 18 new species. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*, 66(3): 203-246.
- Szúts, T. & Scharff, N. 2009.** Revision of the living members of the genus *Tomocyrra* Simon, 1900 (Araneae: Salticidae). *Contributions to Natural History*, 12: 1337-1372.
- Talamas, E. J., Masner, L. & Johnson, N. F. 2011.** Revision of the Malagasy genus *Trichoteleia* Kieffer (Hymenoptera, Platygastridae, Platygastridae). *ZooKeys*, 80: 1-126.
- Teisher, J. K., Vorontsova, M. S., Rabarimanarivo, M., Porembski, S. & Phillipson, P. B. 2022.** A taxonomic revision of *Styppeiochloa* (Arundinoideae: Poaceae) in Madagascar. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 107: 432-446.
- Tixier, P. 1993.** Contribution à la [sic] genre *Cololejeunea* (Lejeuneaceae, Hepaticae) XI. De quelques *Pedinolejeunea austreaux*. *Cryptogamie, Bryologie, Lichénologie*, 14: 353-360.
- Trýzna, M. & Baňář, P. 2014.** Description of a new genus and species, *Pseudobasidissus barclayi* (Coleoptera: Anthribidae), from east Madagascar. *Zootaxa*, 3869 (2): 180-188.
- Vences, M. & Glaw, F. 2004.** Revision of the subgenus *Chonomantis* (Anura: Mantellidae: *Mantidactylus*) from Madagascar, with description of two new species. *Journal of Natural History*, 38 (1): 77-118.
- Vences, M., Glaw, F. & Andreone, F. 1997.** Description of two new frogs of the genus *Mantidactylus* from Madagascar, with notes on *Mantidactylus klemmeri* (Guibé, 1974) and *Mantidactylus webbi* (Grandison, 1953) (Amphibia, Ranidae, Mantellinae). *Alytes*, 14: 130-146.
- Vences, M., Glaw, F. & Böhme, W. 1999.** A review of the genus *Mantella* (Anura, Ranidae, Mantellinae): Taxonomy, distribution and conservation of Malagasy poison frogs. *Alytes*, 17 (1-2): 3-72.
- Vences, M., Glaw, F., Andreone, F., Jesu, R. & Schimmenti, G. 2002.** Systematic revision of the enigmatic Malagasy broad-headed frogs (*Laurentomantis* Dubois, 1980), and their phylogenetic position within the endemic mantellid radiation of Madagascar. *Contributions to Zoology*, 70: 191-212.
- Vences, M., Woodhead, C., Bora, P. & Glaw, F. 2004.** Rediscovery and redescription of the holotype of *Mantella manery*. *Alytes*, 22 (1-2): 15-18.
- Vences, M., Andreone, F. & Vietes, D. R. 2005.** New treefrog of the genus *Boophis* Tschudi 1838 from the northwestern rainforests of Madagascar. *Tropical Zoology*, 18: 237-249.
- Vences, M., Multzsch, M., Gippner, S., Miralles, A., Crottini, A., Gehring, P.-S., Rakotoarison, A., Ratsavina, F. M., Glaw, F. & Scherz, M. D. 2022.** Integrative revision of the *Lygodactylus madagascariensis* group reveals an unexpected diversity of little brown geckos in Madagascar's rainforest. *Zootaxa*, 5179: 1-61.
- Vieilledent, 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 in Madagascar. *Biological Conservation*, 222: 189-197.

- Ward, P. S. 2009.** The ant genus *Tetraponera* in the Afrotropical region: The *T. grandidieri* group (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of Hymenoptera Research*, 18 (2): 285-304.
- Wesener, T. 2009.** Unexplored richness: Discovery of 31 new species of giant pill-millipedes endemic to Madagascar, with a special emphasis on microendemism (Diplopoda, Sphaerotheriida). *Zootaxa*, 2097: 1-134.
- Wesener, T. & Anilkumar, P. A. 2020.** The millipedes collected by the Museum "La Specola", Firenze on Madagascar 1989/1991, with the description of three new species of giant pill-millipedes (Diplopoda, Sphaerotheriida, Arthrosphaeridae). In *Proceedings of the 18<sup>th</sup> International Congress of Myriapodology, Budapest, Hungary, 25-31 August 2019*, ed. Z. Korsós. *ZooKeys*, 930: 3-35.
- Wesener, T. & Enghoff, H. 2009.** Revision of the millipede subfamily Spiromiminae, a Malagasy group with Indian connections? (Diplopoda Spirobolida Pachybolidae). *Tropical Zoology*, 22 (1): 71-120.
- Wesener, T., Enghoff, H. & Sierwald, P. 2009.** Review of the Spirobolida on Madagascar, with descriptions of twelve new genera, including three genera of 'fire millipedes' (Diplopoda). *ZooKeys*, 19: 1-128.
- Wesener, T., Raupach, M. J. & Decker, P. 2011.** Mountain refugia play a role in soil arthropod speciation on Madagascar: A case study of the endemic giant fire-millipede genus *Aphistogoniulus*. *PLoS One*, 6 (12): e28035.
- Wollenberg, K. C., Andreone, F., Glaw, F. & Vences, M. 2008.** Pretty in pink: A new treefrog species of the genus *Boophis* from north-eastern Madagascar. *Zootaxa*, 1684: 58-68.
- Wood, H. M. 2008.** A revision of the assassin spiders of the *Eriauchenius gracilicollis* group, a clade of spiders endemic to Madagascar (Araneae: Archaeidae). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 152 (2): 255-296.
- Wood, H. M. & Scharff, N. 2008.** A review of the Madagascan pelican spiders of the genera *Eriauchenius* O. Pickard-Cambridge, 1881 and *Madagascarchaea* gen. n. (Araneae, Archaeidae). *ZooKeys*, 727: 1-96.
- Yoshimura, M. & Fisher, B. L. 2012.** A revision of the Malagasy endemic genus *Adetomyrma* (Hymenoptera: Formicidae: Amblyoponinae). *Zootaxa*, 3341: 1-31.
- Zhang, G. & Weirauch, C. 2011.** Matching dimorphic sexes and immature stages with adults: Resolving the systematics of the *Bekilya* group of Malagasy assassin bugs (Hemiptera: Reduviidae: Peiratinae). *Systematic Entomology*, 36: 115-138.
- Zielke, E. 2020.** Proposed corrections for some previously identified Madagascan species of *Dichaetomyia*, and descriptions of six new species for the genus (Diptera: Muscidae). *Entomologist's Monthly Magazine*, 156: 209-241.

# Etude descriptive de l'évolution de la végétation du Parc National du Marojejy entre 1995 et 2022

**Jacquis A. Tahinarivony**

Association Famelona, BP 5147, Antananarivo 101,  
Madagascar

E-mail : jacquis.tahinarivony@famelona.mg,  
andonahary@yahoo.fr

## Résumé

Les changements de structure de la couverture végétale ont été étudiés dans le Parc National du Marojejy grâce à l'utilisation d'une série temporelle de données de NDVI (« Normalized Difference Vegetation Index ») MODIS (« Moderate Resolution Imaging Spectroradiometer ») et des images multitudes (de 1995 à 2022) Landsat. L'approche considère les différentes classes de végétation comme type d'habitat et le parc comme étant le paysage. La description de l'état actuel du parc se résume par sa structure quasi isolée et ceinturée par des champs de culture et de la végétation modifiée. Au total, 11 % de sa superficie totale est couverte de végétation modifiée et la végétation naturelle est dominée par la forêt dense humide sempervirente de moyenne altitude (58 %). La variation altitudinale des caractéristiques de la végétation est vérifiée par les données de l'indice de végétation NDVI, calculées par tranches altitudinales (< 800 m, 800 à 1200 m, 1200 à 1600 m, > 1600 m). La valeur de l'indice diminue lorsqu'on monte en l'altitude, en parallèle avec certains descripteurs de la végétation. Les données temporelles de l'indice de végétation mettent en évidence la variation de la productivité végétale, influencée par des facteurs comme le climat et les activités anthropiques. Ces informations sont complétées par les résultats de l'analyse des données multitudes Landsat pour l'étude descriptive des changements perçus pour chaque classe de végétation. La végétation du parc est en perpétuel changement, marqué par le recul de la forêt dense humide sempervirente de basse altitude et au profit de la végétation modifiée. C'est la classe la plus affectée par les activités anthropiques ; elle accuse une perte de 4,3 % de sa superficie entre 1995 et 2004 et de 4,6 % entre 2014 et 2022. Ces atteintes atteignent les moyennes altitudes, en particulier dans les zones où la limite du parc est située vers 750 m. Au-dessus de 1200 m d'altitude, le facteur majeur

de dégradation est climatique avec un fort impact cyclonique, en particulier sur les fourrés éricoïdes. Les analyses des changements par bassin versant révèlent que la dégradation est plus importante dans les parties Nord et Nord-est du Marojejy (Andalangy, Antongodria, Betsomanga et Andranomazava), qui sont assez reculées et faiblement concernées par les activités de recherche, de conservation et écotouristiques. Ainsi, l'initiative de sortir le parc de la liste des patrimoines en péril reste un défi majeur aussi bien pour le gestionnaire que ses parties prenantes.

**Mots clés** : végétation, NDVI, analyse des changements, bassin versant, Parc National de Marojejy

## Extended abstract

The changes in structure and vegetation cover in the Parc National de Marojejy across the period from 1995 to 2022 are analysed herein using data from a Moderate resolution Imaging Spectroradiometer (MODIS) Normalized Difference Vegetation Index time series (NDVI) and Landsat multi-date imagery. This approach uses different classes of vegetation as habitat type and the park as the landscape. The description of the current state of the park is defined based on by its largely isolated geographic structure, being a sort of island of native forest surrounded by agricultural areas and other types of modified vegetation. In total, 11% of the park's surface area is covered by modified vegetation and the natural vegetation is mostly of medium altitude moist evergreen forest (58%). Elevational differences in vegetation characteristics were based on data of the NDVI vegetation index overlaid on different altitude intervals (less than 800 m, 800-1200 m, 1200-1600 m, and greater than 1600 m). The index value decreases with increasing altitude and in parallel to some vegetation variables, such as tree height and levels of canopy cover. Annual differences in the NDVI values highlight the impact of different drivers on the quality of plant productivity. A gradual increase in values indicates the maintenance of the habitat's quality, while transformation associated with disturbance are reflected in the decrease or irregular change in these values.



These data, based on multiple years of Landsat images, provide insight into recent changes in the vegetation of the Marojejy Massif, which is regularly changing and marked by the reduction of lowland moist evergreen forest well before 1995 and in subsequent years. This vegetation type is the most impacted by human activities, having lost 4.3% of its surface area between 1995 and 2004 and an additional 4.6% between 2014 and 2022. These anthropogenic threats occur in areas where the park's limit is found close to 750 m. The major factor for the degradation of vegetation formations above 1200 m is of climatic origin and associated with the impacts of cyclones on the loss of natural vegetation.

Analyses by watershed coming from the massif indicate that human disturbance is most pronounced in remote or hard-to-reach areas, particularly the northern and northeastern parts and in the Andalangy, Antongodria, Betsomanga, and Andranomazava watersheds. The Manantenina watershed, which is in part along the tourist trail leading to the summit, is among the most stable with respect to vegetation change, a situation that can be best explained by the presence of regular tourism and the associated infrastructure, and the level of local community's involvement.

**Keywords:** vegetation, NDVI, landscape analysis, watershed, Parc National de Marojejy

## Introduction

Plusieurs facteurs sont susceptibles d'apporter des changements sur la structure et le fonctionnement d'un écosystème. Pour le Parc National de Marojejy, les plus observés sont les activités anthropiques, à savoir la pratique de l'agriculture itinérante et l'exploitation des bois (MNP, 2018) ainsi que les aléas climatiques. Plusieurs méthodes permettent de décrire ces changements, mais les plus pertinentes sont les inventaires de la faune et de la flore et l'approche spatiale et cartographique. La première se base sur les recherches menées en 1996 et 2022 par une équipe multidisciplinaire, permettant aussi bien d'étudier la variation et la diversité biologique le long du gradient altitudinal que d'évaluer leur évolution pendant ces 25 dernières années (Goodman *et al.*, 2023, ici).

La présente étude se focalise sur l'évaluation de la structure spatiale et fonctionnelle de la couverture végétale du Parc National de Marojejy et son évolution au cours du temps. Elle cherche à décrire de manière qualitative et quantitative les changements qui se sont

produits au niveau de chaque classe de végétation et l'ensemble du paysage entre les dates contiguës. Pour y parvenir, une série temporelle de mesures de terrain et d'images satellites sont analysées et des indices sont calculés pour décrire les changements d'une part et identifier les zones sensibles d'autre part. Les résultats issus de ces analyses ont pour objectif de mettre à jour l'état actuel de la couverture végétale du Marojejy et d'apporter des informations permettant de renforcer les mesures de conservation des écosystèmes et de la biodiversité.

## Site d'étude

Le Parc National de Marojejy, d'une superficie totale de 55 885 ha, abrite différents types de formations végétales, réparties entre 200 et 2130 m d'altitude (Goodman *et al.*, 2018). Cet espace peut être divisé en huit bassins versants (Figure 1). Les principaux types de végétation mis en évidence au Marojejy (Messmer *et al.*, 2000 ; Gautier, 2018) sont : la forêt dense humide sempervirente de basse altitude, la forêt dense humide sempervirente de moyenne altitude, le fourré éricoïde de montagne, les prairies de montagne et la végétation modifiée. Cette dernière regroupe les jachères, les friches et toutes les formations secondaires ou dégradées (typologie selon Gautier *et al.*, 2018).

Dans le paysage du Nord-est de Madagascar, le Marojejy est ceinturé par des formations secondaires et des parcelles de culture et seul un couloir forestier d'une largeur de 2 à 5 km, assure sa connectivité avec le Paysage Harmonieux Protégé du COMATSA-Sud (Corridor Marojejy Tsaratanàna). Le développement de l'agroforesterie, la filière de la vanille et le contexte démographique ont favorisé l'installation des hameaux et des villages aux alentours de l'aire protégée.

## Matériels et méthodes

### Description et sources des données utilisées

Des images satellites de dates successives ont été traitées et analysées pour étudier et décrire l'évolution spatiale et temporelle de la couverture végétale du Marojejy (Tableau 1). Ce sont des images Landsat (path 158 / row 070) d'une résolution de 30 m. Elles ont été sélectionnées pour présenter un taux de couverture nuageuse inférieur à 10 % et dans la mesure de possible un intervalle fixe entre les dates contiguës. Au total, quatre dates ont été choisies : 1995, 2004, 2014 et 2022, et représentent les données d'une même saison climatique



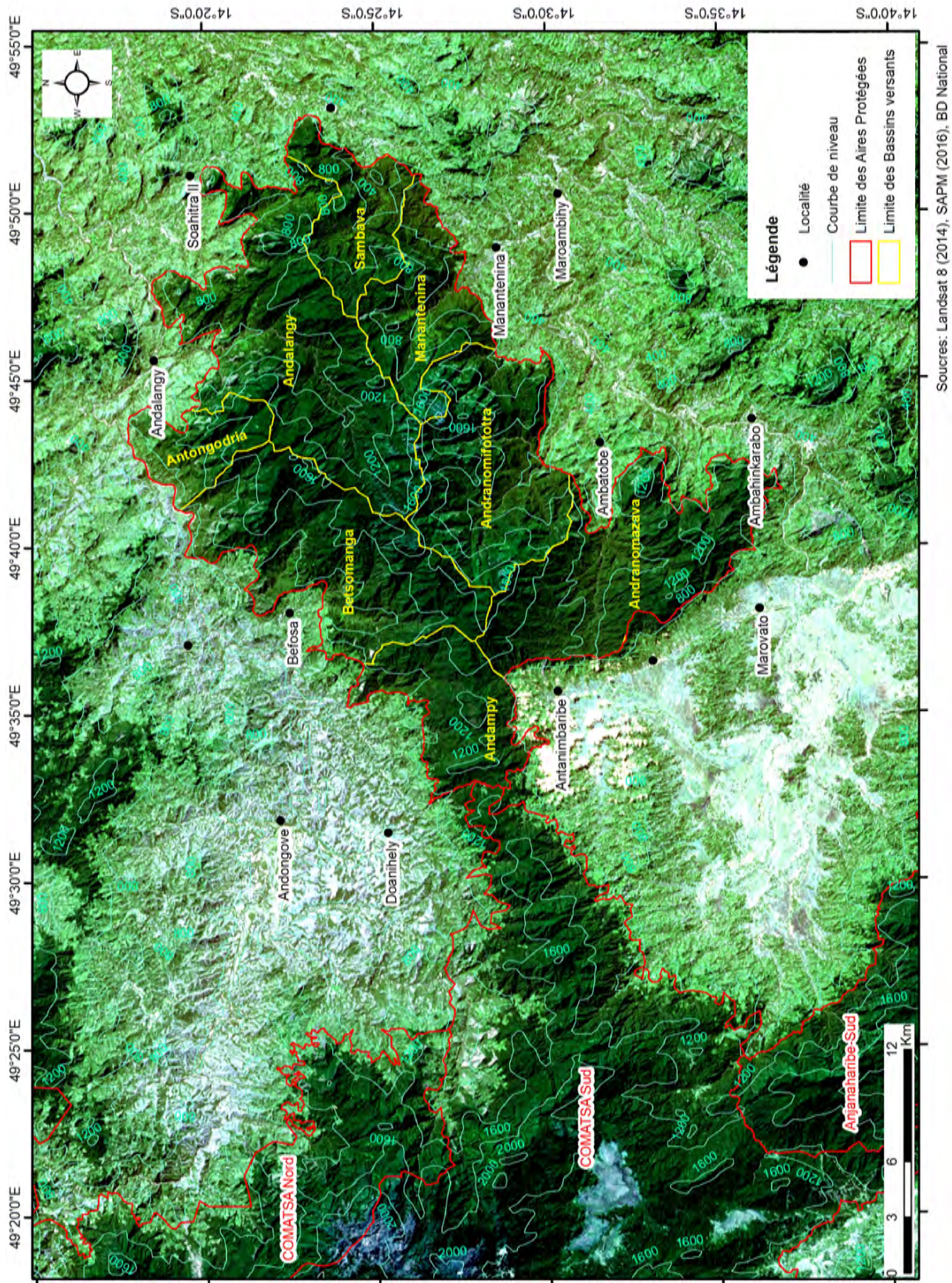


Figure 1. Localisation de la zone d'étude.



**Tableau 1.** Description des images Landsat utilisées.

| Période | Identifiant de l'image | Capteur  | Date d'acquisition |
|---------|------------------------|----------|--------------------|
| 1995    | LT51580701995088AAA01  | TM       | 1995-03-29         |
| 2004    | LE71580702004137ASN01  | ETM+     | 2004-05-16         |
| 2014    | LC81580702014236LGN01  | OLI/TIRS | 2014-08-24         |
| 2022    | LC81580702022146LGN00  | OLI/TIRS | 2022-05-26         |

afin d'optimiser les comparaisons. Elles ont été téléchargées gratuitement à partir de l'archive de l'United States Geological Service (<http://glovis.usgs.gov>).

L'analyse descriptive des changements a été appuyée par le suivi de l'évolution annuelle de l'indice de végétation NDVI (« Normalized Difference Vegetation Index »), pour mettre en évidence la variation annuelle de la productivité végétale des différentes classes de végétation naturelle. Pour ces raisons, une série temporelle de données de type NDVI MODIS (« Moderate Resolution Imaging Spectroradiometer ») a été téléchargée (<https://lpdaac.usgs.gov/products/mod13q1v006/>) et analysée. Les produits MODIS utilisés ici sont de type MOD13Q1, composés des données capturées tous les 16 jours par le capteur Terra (<https://ioccg.org/sensor/modis-terra/>) avec une résolution de 250 m. Mis en fonction depuis l'année 2000, le capteur a enregistré un total de 546 données jusqu'au 31 décembre 2022, date limite choisie pour la présente étude. Toutes ces données ont été analysées et traitées pour l'étude qualitative des changements de la couverture végétale.

D'autres sources ont été mises à contribution (Tableau 2) pour appuyer la cartographie de la couverture végétale :

- La hauteur de la canopée des formations végétales de l'année 2019 (Potapov *et al.*, 2021) a été téléchargée depuis le site de GLAD ou « Global Land Analysis and Discovery » (<https://glad.umd.edu/dataset/gedi/>).
- Les données sur l'occurrence des hameaux et des villages dans la zone sont tirées de GRID<sup>3</sup> (« Géo-Referenced Infrastructure and Demographic Data for Development ») de CIESIN *et al.* (2021).
- L'hydrographie et les noms de cours d'eau ont été extraits des cartes topographiques (FTM, 1966, 1974).
- Les bassins versants ont été circonscrits avec Arc Map 10.8, en combinant l'hydrographie avec le modèle numérique du terrain fourni par SRTM (« Shuttle Radar Topography Mission »).

### Prétraitement

Le système de projection utilisée dans tous les cas est le WGS 84-UTM zones 38 Sud. Des corrections géométriques ont été apportées pour s'assurer de la superposition optimale des données multidates Landsat. En se référant à l'image avec la meilleure qualité (celle de 2014, avec 0 % de couverture nuageuse), une égalisation d'histogramme a été

**Tableau 2.** Description de toutes les données spatiales utilisées.

| Données                                 | Utilisations   |
|---|--|
| GRID <sup>3</sup>                       | - Localisation des villages, cases et zones habitées.<br>- Comprendre le mode de colonisation des milieux.   |
| Hauteur de la canopée,                  | - Appuyer l'algorithme de classification.<br>- Appuyer les données multispectrales de 2022.<br>- Apporter des informations supplémentaires dans la classification, validation et correction de la carte de la couverture végétale de 2022. |
| Images Landsat (4, 5, 7 et 8)           | - Production de la carte de couverture végétale pour chaque date (1995, 2004, 2014 et 2022).   |
| NDVI MODIS                              | - Etudier la variation de la moyenne annuelle de la productivité végétale entre les années 2000 et 2022.<br>- Décrire l'évolution de la qualité des habitats.  |
| Modèle numérique du terrain             | - Identifier et délimiter les bassins versants.<br>- Délimiter les différents niveaux altitudinaux<br>- Définir la limite théorique des classes de végétation.   |
| Carte topographique de FTM (1 :100 000) | - Identifier les principaux cours d'eau.<br>- Identifier les noms des localités.   |



effectuée sur les autres images afin de corriger les décalages radiométriques.

### Classification

La connaissance du terrain a été mise à profit pour assurer la qualité des analyses cartographiques. La méthode de classification supervisée a été choisie en intégrant les relevés de végétation effectués lors des missions de 2016 (Raherilalao *et al.*, 2016) et de 2021 (Tahinarivony, 2023, ici) dans les zones d'entraînement et de validation. L'algorithme du maximum de vraisemblance a été utilisé et l'image de 2022 a été traitée en premier pour obtenir une pré-carte, qui est par la suite confrontée aux données de hauteur de la forêt en 2019 (Potapov *et al.*, 2021), et les données biologiques mesurées en 2021 pour corriger les erreurs d'interprétation des données multispectrales. Après la validation de la carte de 2022, celles de 2014, de 2004 et de 1995 ont été successivement élaborées, par référence à la carte de l'année ultérieure. Les données d'altitude, issue du modèle numérique des terrains de SRTM (<https://www2.jpl.nasa.gov/srtm/>) ont été prises en compte pour définir avec précision la limite théorique entre les différentes classes de végétation naturelle, qui correspondent à celles décrites par Gautier (2018), à savoir :

- Forêt dense humide sempervirente de basse altitude (jusqu'à 800 m).
- Forêt dense humide sempervirente de moyenne altitude (800 à 1600 m).
- Fourré et prairie de montagne (au-dessus de 1600 m).

La classe de végétation modifiée, qui regroupe les friches, les jachères, les plantations et les formations dégradées, a une distribution irrégulière dans le parc mais ne dépasse pas un certain niveau altitudinal. Elle a été identifiée grâce à ses attributs en NDVI, ses caractéristiques multispectrales et notamment leur hauteur, fournie par les données de Potapov *et al.* (2019).

Pour chaque carte de couverture végétale produite, une matrice de confusion a été produite et le coefficient de Kappa a été calculé (Pontius, 2000). La classification est validée si le coefficient est supérieur à 80 %. En dessous de cette valeur, les causes des éventuelles confusions entre les classes ont été revues et la classification a été relancée jusqu'à obtenir des meilleurs résultats.

### Evolution annuelle de l'indice de végétation

Les valeurs bimensuelles de l'indice de végétation NDVI depuis l'année 2000 ont été regroupées par année civile pour obtenir la moyenne annuelle en chaque pixel du milieu. Une extraction des données par niveau altitudinal a été effectuée pour décrire la variation des données en fonction des conditions du milieu. Les classes d'altitude adoptées correspondent à la limite théorique des classes de végétation du Marojejy, décrite par Gautier (2018), à savoir : inférieur à 800 m, 800 à 1200 m, 1200 à 1600 m et au-dessus de 1600 m.

Les cyclones ayant touché la région pendant la période couverte par la série de données de NDVI ont été identifiés et tirés de la base de données « Historical Hurricane Tracks » (<https://coast.noaa.gov/hurricanes>), pour comprendre les causes de la variation de la productivité végétale de chaque type de formation. Les informations descriptives de ces différentes catégories de cyclones sont présentées dans le Tableau 3. Les plus intenses sont de catégorie H4, à savoir Hudah (2000), Gafilo (2004) et Enawo (2017).

**Tableau 3.** Description des cyclones ayant impacté le Parc National de Marojejy depuis l'année 2000.

| Nom     | Intensité            | Période         |
|---------|----------------------|-----------------|
| Gloria  | Tempête tropicale    | 1 mars 2000     |
| Hudah   | Catégorie H4         | 22 mars 2000    |
| Gafilo  | Catégorie H4         | 7 mars 2004     |
| Indlala | Catégorie H3         | 15 mars 2007    |
| Jaya    | Catégorie H1         | 3 avril 2007    |
| Irina   | Dépression tropicale | 26 février 2012 |
| Enawo   | Catégorie H4         | 7 mars 2017     |

### Evaluation des changements entre les dates

L'historique des changements a été étudié pour chaque classe de végétation. Le changement est perçu comme un gain ou une augmentation lorsque la différence de surface calculée entre les dates contiguës est positive. Pour le cas contraire, il s'agit d'une perte, et les causes de la dégradation ont été identifiées en se focalisant sur les données cycloniques et les menaces et pressions anthropiques. Le taux annuel de changement entre les dates contiguës a été calculé en appliquant la formule standardisée de Puyravaud (2002).

L'étude descriptive a été effectuée sur deux échelles différentes. La première analyse est une approche plus générale et considère le parc en sa

totalité comme unité d'étude ; et a pour but de fournir toutes les données et informations générales sur le processus de changement. Ensuite, les mêmes indicateurs ainsi que les mêmes méthodes de calcul ont été appliqués à une échelle beaucoup plus grande, notamment les bassins versants, pour des données plus détaillées et spécifiques. Les huit bassins versants du Marojejy (Andalangy, Andampy, Andranomazava, Andranomifotra, Antongodria, Betsomanga, Manantenina et Sambava) sont traités et les données ont été confrontées entre eux pour décrire le niveau et la différenciation du processus de changement en fonction des caractéristiques du milieu.

## Résultats

### Description de la couverture végétale du Parc National de Marojejy

Le Parc National de Marojejy est actuellement un vaste bloc forestier isolé, quoique faiblement connecté vers l'ouest avec l'aire protégée COMATSA-Sud (Figure 1). La végétation naturelle ne se rencontre que dans le parc, alors qu'en 1995 elle s'étendait encore de quelques kilomètres au-delà de sa limite, par exemple au sud-ouest, dans le secteur d'Ambalamanasy II, comme en témoignent les données Forêt/Non-forêt des dates contiguës (Figure 2). La comparaison des états observés entre 1995 et 2004 met en évidence l'augmentation de

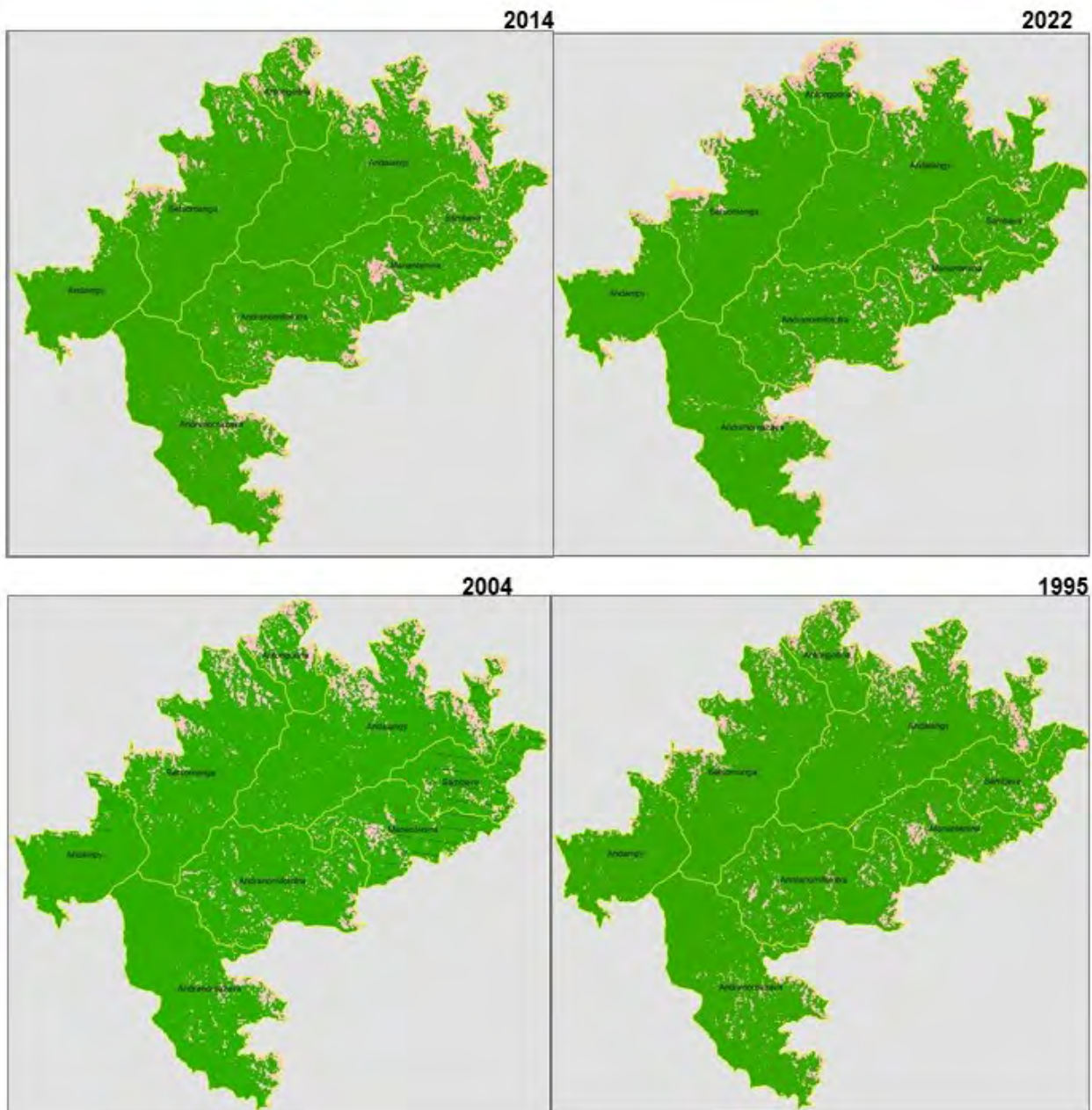


Figure 2. Masques Forêt / Non-forêt pour les quatre dates choisies.



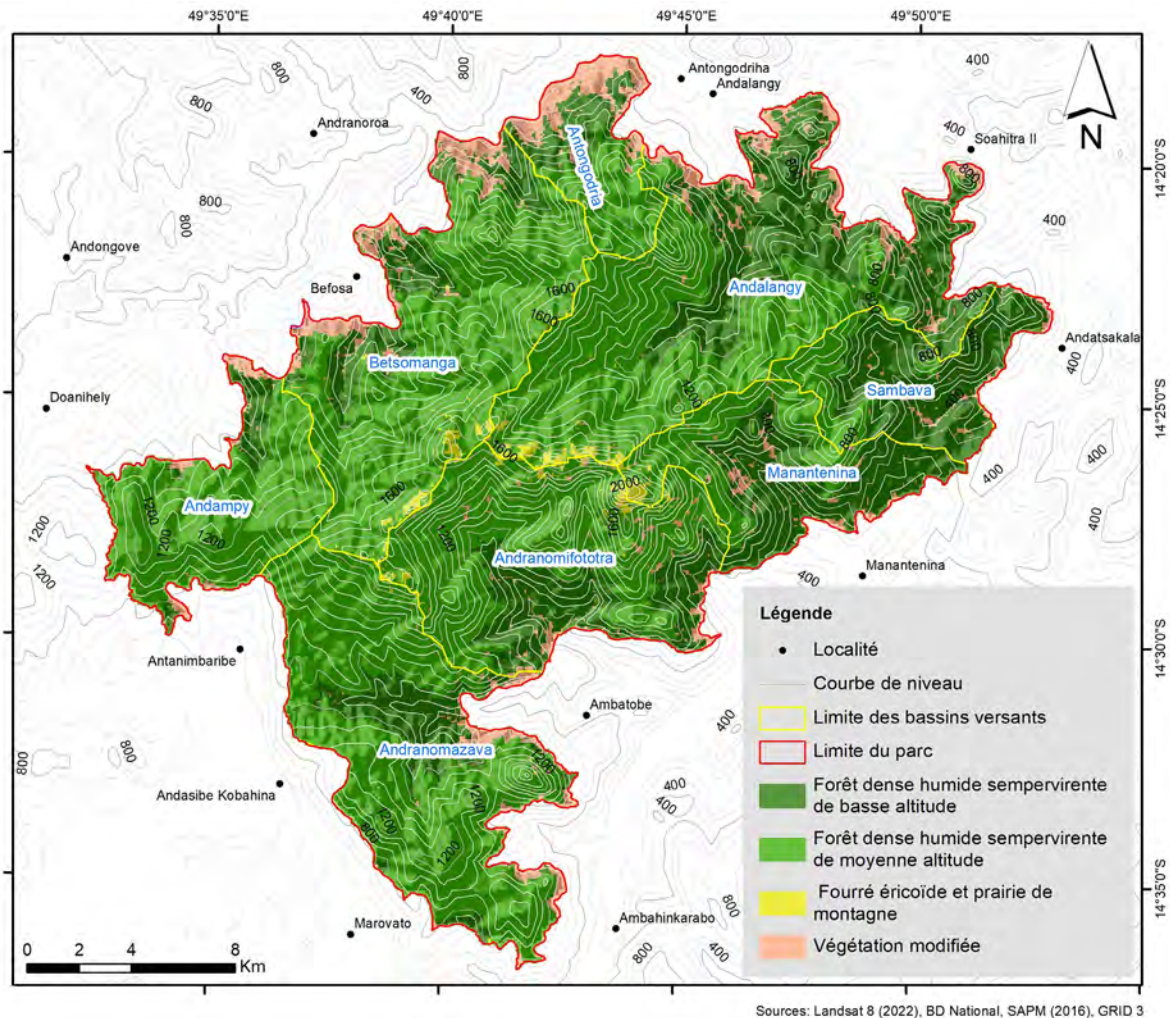


Figure 3. Couverture végétale du Parc National de Marojejy pour l'année 2022.

l'emprise de la végétation modifiée vers l'intérieur de l'aire protégée. De sa répartition et de sa dynamique, on peut facilement déduire la nature des causes de cette extension, qui sont le *tavy* et le feu non contrôlé.

Dans plusieurs zones où la limite du Marojejy se trouve aux alentours de 700 à 800 m d'altitude (Figure 3 : Marovato, Andasibe-Kobahina, Antanimbaribe et Doanihely dans le sud-ouest et Antongodria dans le nord-est), la mosaïque des végétations transformées a remplacé la forêt dense humide sempervirente de basse altitude et est devenue adjacente à la forêt dense humide sempervirente de moyenne altitude. L'évaluation de la couverture végétale de l'année 2022 (Figure 3) montre que la forêt dense humide sempervirente de moyenne altitude domine le parc avec 32 255 ha, soit 58 % de la superficie totale du Marojejy. La forêt dense humide sempervirente de basse altitude est la plus touchée par les changements, et n'est plus représentée que par une superficie totale de 15 497 ha en 2022. Les fourrés éricoïdes et les prairies de montagne sont à l'abri des activités anthropiques, mais demeurent la plus petite

classe de végétation naturelle du Marojejy, avec une superficie totale de 1686 ha. La végétation modifiée est assez importante, et s'est accrue de manière continue, au dépend de la végétation naturelle. Elle représente une superficie de 6123 ha dont plus de 80 % se rencontrent en dessous de 800 m d'altitude.

Une répartition spatiale irrégulière des différentes classes est observée entre les bassins versants (Tableau 4). La forêt dense humide sempervirente de basse altitude domine les bassins versants de Sambava (66,8 %) et de Manantenina (49 %), alors qu'elle ne représente que 9,0 % de la superficie totale d'Andranomazava. Pour le cas des grands bassins versants, à superficie supérieure à 8000 ha (Andranomifotra, Andampy, Betsomanga et Andalangy), la végétation dominante est de type forêt dense humide sempervirente de moyenne altitude. Les fourrés éricoïdes et prairies de montagne y sont faiblement représentés, car leur présence dépend de conditions climatiques liées à une topographie élevée. Leur taux d'occupation ne dépasse pas 1 %, comme mesuré dans les bassins versants



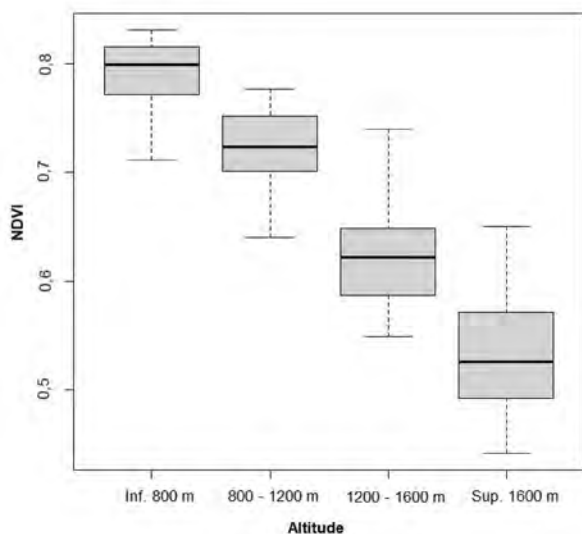
**Tableau 4.** Taux d'occupation des classes par bassin-versant en 2022.

|  |  | Sambava | Manan-tenina | Anton-godria | Andampy | Andrano-mazava | Betso-manga | Andrano-mifototra | Andalangy |
|--|--|---------|--------------|--------------|---------|----------------|-------------|-------------------|-----------|
| Superficie totale (ha)                         |  | 3656    | 4568         | 2587         | 9426    | 4650           | 9876        | 8126              | 12412     |
| Taux d'occupation (%) par classe de végétation | Forêt dense humide sempervirente de basse altitude   | 66,83   | 49,01        | 28,54        | 15,76   | 9,02           | 15,31       | 23,72             | 34,37     |
|  | Forêt dense humide sempervirente de moyenne altitude | 24,20   | 37,11        | 44,70        | 76,57   | 85,71          | 72,01       | 62,87             | 52,34     |
|  | Fourré et prairie                                    | 0,09    | 2,28         | 0,42         | 0,66    | 0,21           | 3,52        | 4,40              | 2,96      |
|  | Végétation modifiée                                  | 8,87    | 11,60        | 26,35        | 7,00    | 5,05           | 9,16        | 9,02              | 10,32     |

de Sambava (0,1 %), d'Andranomazava (0,2 %), d'Antongodria (0,4 %) et d'Andampy (0,7 %). Quant à la végétation modifiée, elle représente 5,1 à 26,4 % de la superficie des bassins versants.

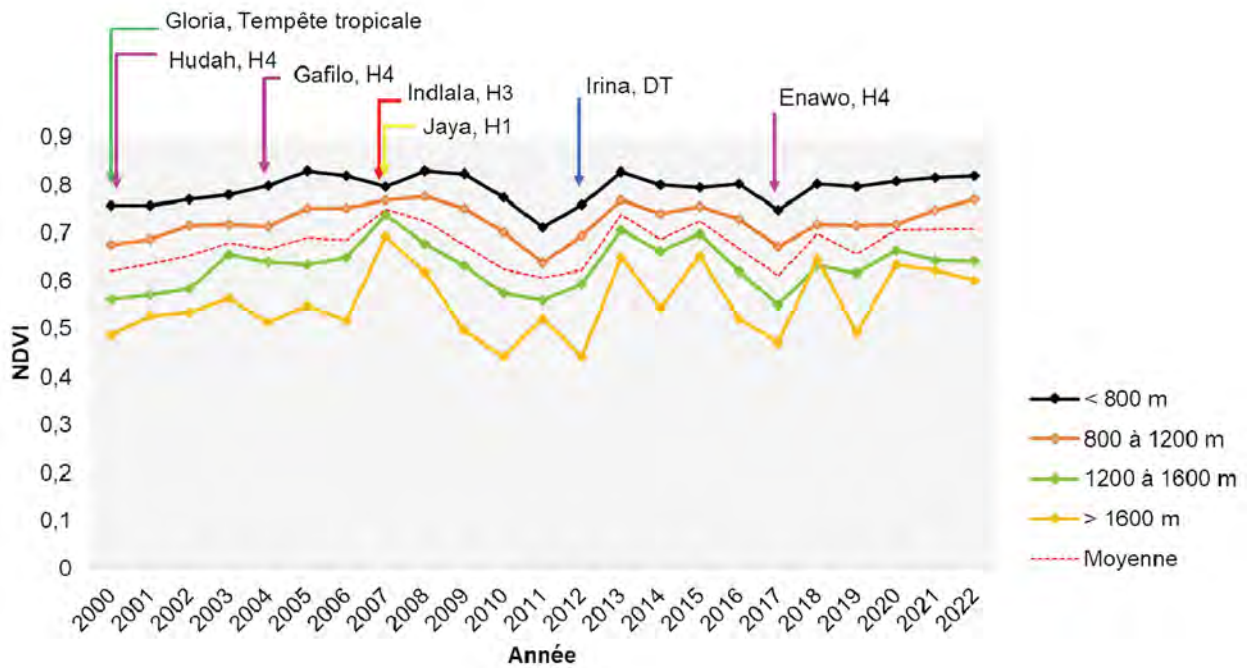
#### Variation des valeurs de l'indice de végétation NDVI entre les dates et les types d'habitat

Chaque pixel du milieu est attribué à une moyenne annuelle de NDVI. La variation de ces valeurs entre les années 2000 et 2022 et pour chaque classe de végétation est synthétisée dans la Figure 4, montrant que l'indice diminue lorsqu'on monte en altitude ; et ne dépasse pas 0,46 pour les formations aux alentours du sommet (2130 m d'altitude). De plus, aucune superposition des médianes pour chaque classe n'est observée, amenant à un test de comparaison des moyennes. Le test de Kurskal-Wallis conclut une différence significative des moyennes, avec une valeur de probabilité égale à 0,39 qui est supérieure au niveau de significativité alpha (0,05).

**Figure 4.** Distribution des valeurs de NDVI pour chaque gradient altitudinal.

La différence de superficie occupée par chaque classe d'altitude affecte leur nombre de pixels respectifs, et contraint l'étude à choisir la moyenne pondérée pour suivre la tendance évolutive de l'indice de végétation entre les dates. La variation des valeurs pendant la période d'étude et pour les quatre classes est présentée dans la Figure 5. La série temporelle des données de NDVI (Figure 5) montre une variation interannuelle irrégulière de la productivité végétale. Une tendance évolutive assez similaire est observée entre les quatre classes. Les classes en dessous de 800 et entre 800-1200 m d'altitude ont des valeurs au-dessus de la moyenne générale contrairement aux autres classes. La classe en dessous de 800 m d'altitude est la plus riche en matière de productivité végétale pendant que la plus faible est celle en dessus de 1600 m d'altitude. L'indice est très sensible pour la classe supérieure à 1600 m d'altitude, marqué par l'écart des valeurs enregistrées entre deux années, qui, parfois peut dépasser 0,1 (2017 et 2018). Le niveau de résilience de la végétation est fonction de l'intensité du cyclone. Entre 2000 et 2022, sept cyclones ont traversé le Nord-est et ont laissé des impacts considérables. En 2000, deux cyclones sont enregistrés et une reprise de la reproductivité végétale des quatre classes d'habitat est observée après leur passage. Ce rétablissement des écosystèmes est perturbé par le passage de Gafilo en 2004, surtout pour les classes situées en dessus de 800 m d'altitude. En effet, la classe la plus touchée est celle qui se trouve en dessus de 1600 m d'altitude, avec une valeur passée de 0,6 à 0,5 entre les années 2003 et 2004.

La productivité végétale a atteint sa valeur maximale en 2007 pour la classe de 1200-1600 m et celle supérieure à 1600 m d'altitude et malgré le passage des cyclones Indlala et Jaya la même année. Ces derniers n'ont affecté que la classe en dessous de 800 m d'altitude, occupée par la forêt dense humide sempervirente de basse altitude. Entre



**Figure 5.** Variation de la moyenne annuelle de l'indice de végétation NDVI entre les années 2000 et 2022 et données périodiques des cyclones ayant impacté le Parc National de Marojejy (couleur des flèches correspondre au code couleur de l'intensité du cyclone, selon la classification de Saffir-Simpson).

2007 et 2011 s'observe une dégradation de la valeur de NDVI pour toutes les classes alors qu'aucun cyclone n'a été enregistré pendant cette période ; justifiant ainsi que le cyclone n'est pas le seul facteur de changements des écosystèmes du Marojejy. Après 2011, une reprise de la productivité végétale ou une augmentation en NDVI est enregistrée pour toutes les classes de végétation. Cette tendance a résisté au passage de la dépression tropicale Irina en 2012, sauf pour la végétation en dessus de 1600 m d'altitude, marquée une faible baisse de l'ordre de 0,1. Après 2015, les trois classes en dessus de 800 m d'altitude ont connu une baisse de productivité, accentuée par le passage d'Enawo en 2017. En effet, à cause de Enawo, la classe de 1200 à 1600 m d'altitude a atteint sa plus faible valeur (0,5) pendant ces 22 dernières années. Entre 2018 et 2022, aucun cyclone n'a traversé la zone et toutes les classes sont définies par un accroissement ou la stabilité de ses valeurs de NDVI.

### Evolution de la superficie occupée par chaque classe entre 1995 et 2022

#### Evaluation à l'échelle du parc

Les données calculées entre les dates (Tableau 5) révèlent que pendant l'ensemble de la durée couverte par l'étude, le parc a connu plus de perte d'habitats naturels que de gain. Entre les classes de végétation naturelle, le changement le plus conséquent s'est

passé entre 2014 et 2022 et concerne la forêt dense humide sempervirente de basse altitude. Pendant cette période, la perte a affecté 4,6 % de la superficie totale de la classe et le taux annuel de déforestation est de 0,6 %, et correspond au double de ce qu'on a évalué entre 2004 et 2014.

**Tableau 5.** Taux de changement de la surface des classes de végétation entre 1995 et 2022 dans le Parc National de Marojejy.

| Classe   | Années      | Taux en % |
|--|-------------|-----------|
| Forêt dense humide sempervirente de basse altitude   | 1995 - 2004 | - 4,29    |
|  | 2004 - 2014 | - 2,94    |
|  | 2014 - 2022 | - 4,55    |
| Forêt dense humide sempervirente de moyenne altitude | 1995 - 2004 | - 0,79    |
|  | 2004 - 2014 | - 0,72    |
|  | 2014 - 2022 | - 1,08    |
| Fourré éricoïde et prairie de montagne               | 1995 - 2004 | - 2,04    |
|  | 2004 - 2014 | +0,20     |
|  | 2014 - 2022 | - 0,28    |
| Végétation modifiée                                  | 1995 - 2004 | +21,02    |
|  | 2004 - 2014 | +11,29    |
|  | 2014 - 2022 | +16,49    |

(- : valeur négative, attribuée à un taux de perte ; + : valeur positive, attribuée à un taux de gain)

La forêt dense humide sempervirente de moyenne altitude n'est pas à l'écart d'une évolution régressive de sa superficie pendant la période d'étude. Son taux de changement est en dessous de 1 % jusqu'en 2014, et un taux annuel de déforestation de 0,1 % entre 1995 et 2004 et entre 2004 et 2014.

Cependant, une augmentation de la déforestation est constatée ces dernières années, avec un taux annuel de 0,1 % entre 2014 et 2022. La superficie occupée par les fourrés éricoïdes et prairies de montagne ont faiblement changé pendant la période d'étude. Les pertes sont plus importantes comparées aux données de gain mais avec un taux annuel inférieur à 0,2 %. Au détriment de la végétation naturelle, la végétation modifiée a continué de s'agrandir pendant la période d'étude. En effet, une augmentation de 21,0 % a été mesurée entre 1995 et 2004 si elle était de 11,3 % entre 2004 et 2014. Pendant ces huit dernières années, la classe est devenue de plus en plus importante avec une augmentation de 16,5 % de sa superficie.

### **Evaluation par bassin versant**

Les données des bassins versants décrivent le processus et le rythme des changements à une échelle beaucoup plus grande (Tableau 6). Pendant la période d'étude, la forêt dense humide de basse altitude a accusé une perte dans tous les bassins versants du Marojejy. La plus importante est observée dans le bassin versant d'Andampy entre 2014 et 2022, avec un taux maximal de 10,6 %. Ce même processus de changement caractérise également la forêt dense humide sempervirente de moyenne altitude, conduisant à la réduction de sa superficie dans les bassins versants. Le taux le plus élevé est mesuré entre 2014 et 2022 dans le bassin versant d'Antongodria, et égal à 3,6 %. Contrairement aux classes précédentes, le type de changement pour les fourrés éricoïdes et prairies de montagne est fonction des caractéristiques du bassin versant :

- Sa superficie n'a pas changé depuis 1995 dans les bassins versants d'Andranomazava, d'Antongodria et de Sambava.

- La période de 1995 à 2004 est marquée par une perte pour tous les bassins versants. De plus, le taux calculé pour Manantenina (5,6 %) est deux fois plus élevé que celui du parc pendant cette même période.
- En général, le changement qui s'est produit entre 2004 et 2014 a contribué à l'augmentation de la superficie de la classe et le taux le plus élevé caractérise le bassin versant d'Andalangy (0,7 %).

Pendant toute la période d'étude choisie, la végétation modifiée ou transformée s'agrandit de manière continue. Son taux d'augmentation peut varier de 1,9 à 35,2 % et en fonction des bassins versants. Les plus grandes valeurs caractérisent la période de 1995 à 2004 pendant laquelle, le taux mesuré dans les bassins versants d'Andampy (35,2 %), d'Andalangy (22,6 %), d'Andranomazava (25,4 %) et de Betsomanga (25,2 %), sont supérieurs à celui du parc national (21,0%). Les plus faibles taux mesurés entre les dates appartiennent au bassin versant de Manantenina. En effet, son taux de changement a continué de diminuer et est passé de 12,5 à 1,9 % entre 1995 et 2022.

### **Taux annuel des changements**

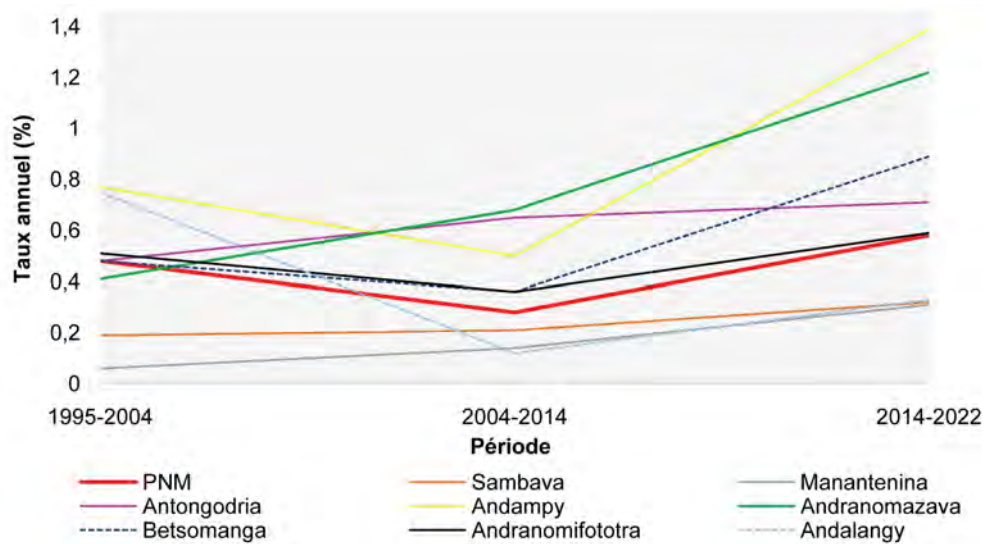
Le taux annuel de gain ou de perte est un indicateur majeur pour illustrer les processus de changement d'une classe pendant une période définie. Différentes tendances d'évolution sont obtenues en fonction de l'échelle d'étude adoptée, comme illustrent les Figures 6, 7, 8 et 9.

Pour la forêt de basse altitude (Figure 6), les données descriptives du Parc National, montrent que le taux de déforestation le plus élevé est mesuré entre 2014 et 2022. En effet, la tendance est caractérisée par un taux annuel de 0,48 % entre

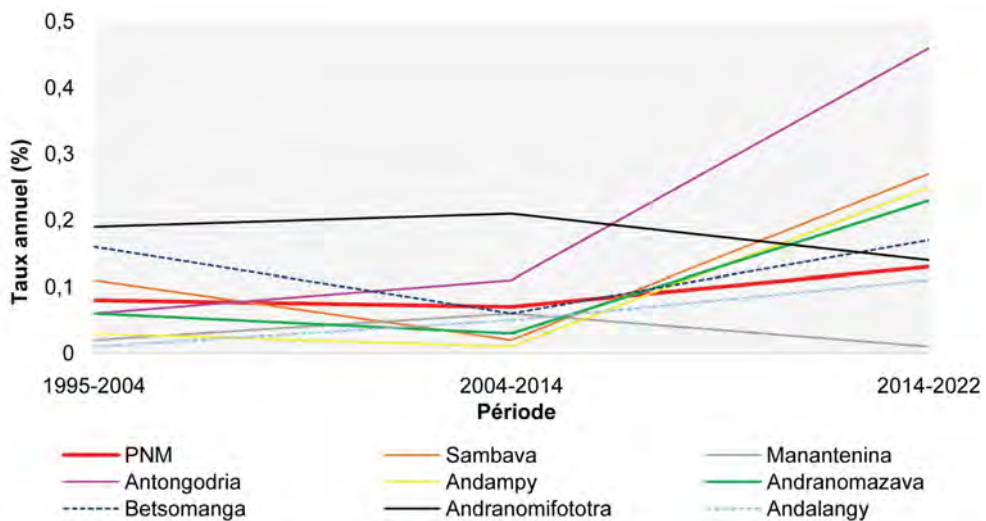
**Tableau 6.** Taux de perte (valeurs négatives) ou de gain (valeurs positives) calculé entre les dates pour chaque classe et par bassin versant dans le Parc National de Marojejy.

|  | Années    | Bassins versants |             |             |         |               |            |                |           |
|--|-----------|------------------|-------------|-------------|---------|---------------|------------|----------------|-----------|
|  |           | Sambava          | Manantenina | Antongodria | Andampy | Andranomazava | Betsomanga | Andranomifotra | Andalangy |
| Forêt dense humide sempervirente de basse altitude   | 1995-2004 | -1,70            | -0,58       | -4,29       | -6,76   | -3,68         | -4,25      | -4,45          | -6,55     |
|  | 2004-2014 | -2,09            | -1,48       | -6,30       | -4,90   | -6,66         | -3,54      | -3,61          | -1,24     |
|  | 2014-2022 | -2,55            | -2,42       | -5,51       | -10,55  | -9,35         | -6,95      | -4,67          | -2,62     |
| Forêt dense humide sempervirente de moyenne altitude | 1995-2004 | -1,00            | -0,80       | -0,55       | -0,34   | -0,53         | -1,47      | -1,78          | 0,10      |
|  | 2004-2014 | -1,77            | -0,02       | -1,10       | -0,12   | -0,31         | -0,66      | -2,16          | -0,54     |
|  | 2014-2022 | -2,17            | 0,54        | -3,62       | -2,04   | -0,19         | -1,37      | -1,17          | 0,04      |
| Fourré éricoïde et prairie de montagne               | 1995-2004 | 0,00             | -5,57       | 0,00        | -0,89   | 0,00          | -0,06      | -0,80          | -0,67     |
|  | 2004-2014 | 0,00             | 0,16        | 0,00        | 0,00    | 0,00          | 0,11       | -0,13          | 0,74      |
|  | 2014-2022 | 0,00             | -1,44       | 0,00        | 0,87    | 0,00          | -0,57      | -0,08          | -0,01     |
| Végétation modifiée                                  | 1995-2004 | 13,19            | 12,51       | 11,75       | 35,22   | 25,43         | 25,18      | 18,10          | 22,59     |
|  | 2004-2014 | 18,75            | 6,79        | 11,93       | 16,60   | 28,91         | 11,09      | 29,53          | 6,33      |
|  | 2014-2022 | 15,52            | 1,88        | 16,69       | 21,71   | 23,54         | 28,61      | 30,18          | 6,55      |

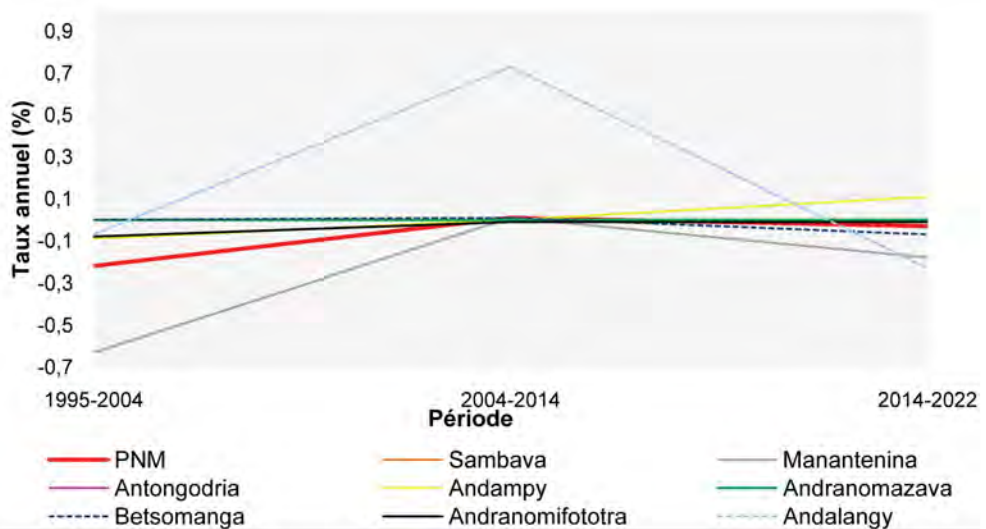




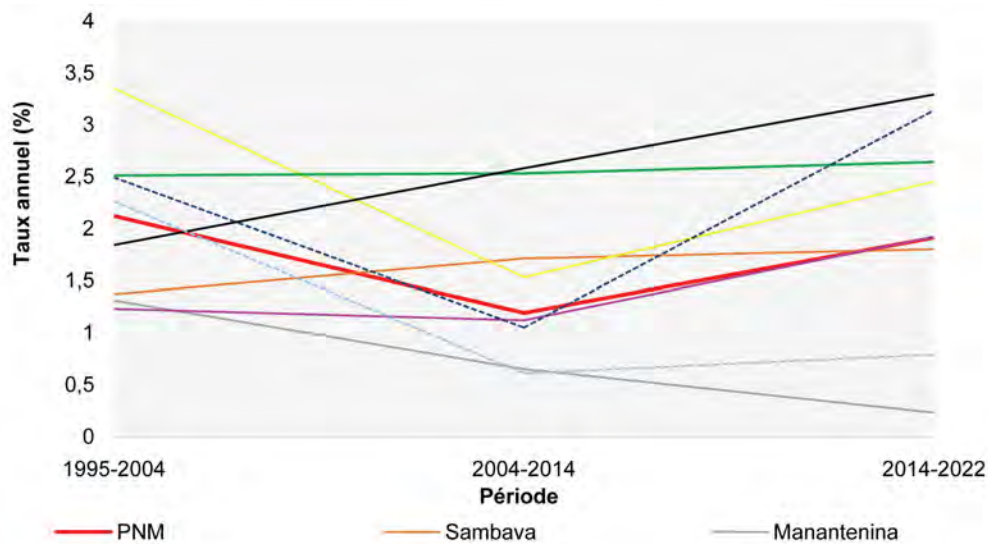
**Figure 6.** Variation du taux annuel de la perte en forêt dense humide de basse altitude dans le Parc National de Marojejy (PNM).



**Figure 7.** Variation du taux annuel de la perte en forêt dense humide de moyenne altitude dans le Parc National de Marojejy (PNM).



**Figure 8.** Variation du taux annuel des changements de la couverture en fourré et prairie de montagne dans le Parc National du Marojejy (PNM).



**Figure 9.** Variation du taux annuel d'accroissement en surface de la végétation modifiée par bassin versant dans le Parc National de Marojejy (PNM).

1995 et 2004, poursuivie par une baisse considérable entre 2004 et 2014 (0,28 %). Le double de ce dernier taux est mesuré entre 2014 et 2022, montrant que la forêt dense humide de basse altitude est de plus en plus menacée dans le Parc National du Marojejy. Cette même tendance est mesurée dans les bassins versants d'Andampy, de Betsomanga et d'Andranomifototra. Pour Andranomazava, l'accroissement du taux annuel de déforestation évolue de manière continue et depuis 1995, avant d'atteindre une valeur de 1,2 % entre 2014 et 2022. Les taux descriptifs pour Manantenina et Sambava n'ont jamais dépassé celui du parc même s'ils ont continué d'augmenter entre les dates. Pour le cas d'Andalangy, une diminution importante du taux annuel de la perte en forêt est constatée entre 1995 et 2014, un rythme qui n'a pas été maintenu jusqu'en 2022.

La perte en forêt dense humide de moyenne altitude se définit par un taux annuel de 0,46 % (Figure 7). A l'échelle du parc, une perte continue de la formation est observée et qui s'est intensifiée durant ces dernières années. Le taux annuel de perte est égal à 0,11 % entre 2014 et 2022. Ce même cas est enregistré pour plusieurs bassins versants, à savoir Andalangy, Andampy, Andranomazava, Betsomanga et Sambava. Seuls deux bassins versants ont connu une diminution du taux annuel de perte durant ces huit dernières années, à savoir : Andranomifototra et Manantenina. Le cas d'Antongodria est à la fois particulier et très alarmant. Son taux de perte en forêt est de 0,06 % entre 1995 et 2004 avant d'atteindre une valeur de 0,11 % entre 2004 et 2014. Ce rythme s'est accentué

après 2014 pour atteindre un taux de 0,46 % en 2022.

Pour le cas des fourrés éricoïdes et prairies de montagne (Figure 8), le taux annuel de changement est très proche de la valeur nulle. Une faible évolution de l'indicateur est mesurée pour les bassins versants d'Andranomazava, d'Andranomifototra, d'Antongodria et de Sambava. Les pertes enregistrées avant 2004 se sont évoluées avec un taux annuel de 0,22 %, qui est classifié comme faible comparé à celui de Manantenina (0,63 %). Le taux enregistré entre 2004 et 2014 est presque similaire pour la plupart des bassins versants, ce qui a permis au parc d'atteindre un gain de 0,01 % par année pendant cette période. Entre 2014 et 2022, les gains restent faibles et les pertes ne dépassent pas 0,1 % sauf pour Andalangy et Manantenina.

Différents cas d'évolution du taux annuel de la végétation modifiée sont présentés dans la Figure 9. La tendance observée à l'échelle du parc montre une diminution du taux annuel de gain en surface de la formation jusqu'en 2014. Par contre, entre 2014 et 2022, le rythme d'agrandissement a évolué pour atteindre un taux annuel de 1,91 %. Une tendance similaire mais à un taux beaucoup plus élevé est observée dans les bassins versants d'Andampy et de Betsomanga. Pour le cas de Manantenina, la formation modifiée évolue en surface mais avec un rythme moins faible, soit un taux annuel de 1,31 % entre 1995 et 2004 contre 2,23 % entre 2014 et 2022. Le cas contraire est observé à Andranomifototra, marqué par une progression linéaire du taux annuel d'accroissement en surface de la formation, qui est passé de 1,84 % entre 1995 à 2004 à 3,29 %

entre 2014 et 2022. Ces dernières années, la formation s'élargit plus vite à Andranomifototra qu'Andranomazava, où le taux annuel est de 2,64 %.

## Discussion

### NDVI pour le suivi écologique des habitats

Il a été montré dans la corne de l'Afrique que les variations de l'indice de NDVI sont en partie influencées, voire corrélées avec les données climatiques (Ghebregabher *et al.*, 2020). Ce cas est aussi justifié dans le Parc National du Marojejy lorsque les données climatiques mesurées par gradient de 400 m d'altitude (Marline *et al.* (2023, ici) et la variation de NDVI sont combinées. En effet, la productivité végétale traduite par la valeur de l'indice de NDVI est influencée par les facteurs climatiques comme la température et la précipitation. Sa valeur diminue proportionnellement avec la température lorsqu'on monte en altitude.

L'indice de végétation NDVI permet de suivre l'évolution de l'état de santé d'un écosystème. Sa diminution renseigne un phénomène de perturbation qui peut être d'origine anthropique ou naturelle, alors que le cas contraire peut être dû à la régénération naturelle et le maintien de l'intégrité écologique. Pendant une période ou les années sans cyclone notable, la diminution des valeurs de NDVI des forêts denses humides du Marojejy est attribuée à des facteurs anthropiques comme la déforestation ou le feu. Pour le cas des fourrés éricoïdes et les prairies de montagne, à l'abri de l'agriculture itinérante, la cause serait liée à une diminution de la précipitation ou d'autres facteurs climatiques. En effet, cette approche serait beaucoup plus enrichie et renforcée si des données de précipitation pour chaque pixel du milieu ou par tranche altitudinal sont disponibles et couvrent la période d'étude choisie.

### Niveau de conservation entre 1995 et 2022

#### Données générales sur le parc

La quantité de données analysées (546 enregistrements pendant 26 ans) et les informations fournies par MOD13Q1, qualifié comme un satellite de dernière génération, sont bien appropriées pour une étude de changement à l'échelle locale ou régionale (Cui *et al.*, 2020 ; Munawar & Udelhoven, 2020 ; Nyamekey *et al.*, 2020). Cette nouvelle approche des analyses de changements de la couverture végétale, appliquées à Marojejy et ses bassins versants peut être perçue comme une étude des cas et renforce les résultats sur l'étude de la

déforestation à Madagascar (Rakotomalala *et al.*, 2015), ou au sein des aires protégées de Goodman *et al.* (2018).

L'irrégularité des données annuelles de NDVI et l'augmentation du taux annuel de la perte en forêt dans toutes les classes de végétation naturelle remettent en cause le système de conservation en place. Sur le terrain, le constat se résume par le recul de la forêt et la prolifération de la pratique destructive dans le parc comme l'exploitation des bois, l'agriculture itinérante, le feu et l'agroforesterie ou la culture de vanille. La reconstitution naturelle de la formation est observée dans les formations au-dessus de 1600 m d'altitude et ne permettrait pas de garantir à elle seule la restauration écologique de l'écosystème. En basse altitude, la dynamique des formations post-culturelles ou post-cycloniques est observée, mais souvent freinée par les bambous et les espèces envahissantes.

#### Données des bassins versant

Dans certaines parties du parc, le statut de conservation est respecté et les activités agricoles ne franchissent pas la limite, ce qui n'est pas le cas pour plusieurs zones dans le versant Nord-est. Une disproportion entre le taux de gain et de perte de la végétation naturelle caractérise la période de 1995 à 2022. Cette tendance peut être dangereuse pour l'écosystème si aucune mesure n'est prise par le gestionnaire. Les causes de ces disproportions du changement entre les bassins versants seraient liées à plusieurs facteurs :

- La régularité du système de conservation et le niveau d'application des règles de gestion (fréquence de suivi et des activités de patrouille, niveau d'implication des communautés locales, moyens personnels et matériels disponibles) : Seuls les sites faciles d'accès sont fréquentés par les agents du parc. Ce contexte est renforcé par les manques des moyens humains et matériels du gestionnaire.
- La concentration de certaines activités (écotouristiques et recherches) dans les bassins versants de Mandena et d'Andranomifototra : Ces secteurs sont les portes d'entrée du Parc National. Les communautés locales dans ces localités ont bénéficié des apports des différents projets et toutes les activités entreprises dans le parc ; et sont conscientes des intérêts de la protection de l'aire protégée.



- Les autres bassins versants n'ont pas bénéficié d'avantage direct à l'application des règles de gestion et ne jouissent pas les intérêts et les avantages apportés par les activités écotouristiques générés par le parc. Par conséquent, les populations locales restent dépendantes à l'utilisation des ressources naturelles et continuent à exploiter la forêt. Ainsi, les zones les plus sensibles aux menaces anthropiques sont celles qui bénéficient moins des retombées directes des activités de l'aire protégée.

## Conclusion

La conservation du Parc National de Marojejy, nécessite encore plus d'intervention et à différents niveaux. La dégradation des écosystèmes n'affecte non seulement les habitats, mais aussi la connectivité du Marojejy avec COMATSA-Sud et les autres aires protégées. Plusieurs améliorations et renforcements devront être apportées surtout si on veut garder l'intégrité des écosystèmes, réduire ou stopper la déforestation et sortir le parc de la liste des patrimoines en péril de l'UNESCO. Parmi les solutions avancées sont : l'application stricte des règles de gestion, la reconnaissance mutuelle des intérêts de la conservation de ce patrimoine mondial par les communautés locales, les entrepreneurs, les miniers, les politiciens et l'Etat Malagasy, et la révision ou le renforcement du Plan de Gestion Environnemental et Social du parc. Aucune mesure ne peut être établie pour éviter les aléas climatiques, mais des interventions sont possibles pour atténuer les dégâts, telles que la mise en défens des parcelles dégradées et l'éradication des plantes envahissantes.

## Remerciements

Mes vifs remerciements reviennent à Steven M. Goodman qui a suggéré cette étude pour appuyer les données des inventaires biologiques du Marojejy. Je tiens également à remercier Laurent Gautier pour ses commentaires et suggestions sur ce manuscrit.

## Références bibliographiques

- Center for International Earth Science Information Network (CIESIN), Columbia University & Novel, T. 2021.** Geo-referenced Infrastructure and Demographic Data for Development (GRID3): Republic of Madagascar Settlement Extents, Version 01.01. Palisades, New York.
- Cui, C., Zhang, W., Hong, Z. & Meng, L. 2020.** Forecasting NDVI in multiple complex areas using neural network techniques combined feature engineering. *International Journal of Digital Earth*, 13 (12): 1733-1749.
- Foiben-Taontsarintanin'i Madagascar (FTM). 1966.** *Carte de Madagascar* au 1:100000. Feuille W-36, Andapa. FTM, Antananarivo.
- Foiben-Taontsarintanin'i Madagascar (FTM). 1974.** *Carte de Madagascar* au 1:100000. Feuille XY-36, Maroambihy. FTM, Antananarivo.
- Gautier, L. 2018.** Site 19, Marojejy : 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. 706-707. Association Vahatra, Antananarivo.
- Gautier, L., Tahianarivony, 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.
- Ghebregabher, M. G., Yang, T., Yang, X. & Sereke, T. E. 2020.** Assessment of NDVI variations in responses to climate change in the Horn of Africa. *The Egyptian Journal of Remote Sensing and Space Science*, 23 (3): 249-261.
- 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.
- Madagascar National Parks (MNP). 2018.** Site 19, Marojejy : Pressions anthropiques / Anthropogenic pressures. 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. 712. Association Vahatra, Antananarivo.
- 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.
- Messmer, N., Rakotomalaza, P. J. & Gautier, L. 2000.** Structure and floristic composition of the vegetation of the Parc National de Marojejy, Madagascar. In *A floral*

and faunal inventory of the Parc National de Marojejy, Madagascar: With the reference to elevational variation, ed. S. M. Goodman. *Fieldiana: Zoology*, new series, 97: 41-104.

- Munawar, S. & Udelhoven, T. 2020.** Land change syndromes identification in temperate forests of Hindukush Himalaya Karakorum (HHK) mountain ranges. *International Journal of Remote Sensing*, 41 (20): 7735-7756.
- Pontius Jr., R. G. 2000.** Quantification error versus location in comparison of categorical maps. *Photogrammetric Engineering and Remote Sensing*, 66 (8): 1011-1016.
- Potapov, P., Li, X., Hernandez-Serna, A., Tyukavina, A., Hansen, M. C., Kommareddy, A., Pickens, A., Turubanova, S., Tang, H., Silva, C. E., Armston, J., Dubayah, R., Blair, J. B. & Hofton, M. 2021.** Mapping global forest canopy height through integration of GEDI and Landsat data. *Remote Sensing of Environment*, 253: 112165.
- Puyravaud, J. P. 2002.** Standardizing the calculation of the annual rate of deforestation. *Forest Ecology and Management*, 177: 593-596.
- Rakotomala, F. A., Rabenandrasana, J. C., Andriambahiny, J. E., Rajaonson, R., Andriamalala, F., Burren, C., Rakotoarijaona, J. R., Parany, B. L. E., Vaudry, R., Rakotoniaina, S., Ranaivosoa, R., Rahagalala, P., Randrianary, T. & Grinand, C. 2015.** Estimation de la déforestation des forêts humides à Madagascar utilisant une classification multitempore d'images Landsat entre 2005, 2010 et 2013. *Revue Française de Photogrammétrie et de Télédétection*, 211-212: 12-23.
- Raherilalao, M. J., Raselimanana, A. P., Soarimalala, V. & Goodman, S. M. 2016.** Evaluation biologique et écologique de la flore et de la faune du Parc National de Marojejy, Madagascar. Rapport non publié. Association Vahatra, Antananarivo.
- Tahinarivony, J. A. 2023.** 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.

# A checklist of the mosses and liverworts of the Parc National de Marojejy, northeastern Madagascar

Rivoaharifara Randrianarimanana<sup>1,2</sup>, Nicholas Wilding<sup>3,4</sup>, Tamás Pócs<sup>5</sup>, Claudine Ah-Peng<sup>4</sup>, Roger Lala Andriamiarisoa<sup>6</sup>, Terry A. J. Hedderson<sup>7</sup> & Lovanomenjanahary Marline<sup>2,8</sup>

<sup>1</sup> Mention Biologie et Ecologie Végétales, Université d'Antananarivo, BP 566 Antananarivo 101, Madagascar  
E-mail: randriarf7@gmail.com

<sup>2</sup> Kew Madagascar Conservation Centre, Lot II J 131 B Ambodivoanjo, Ivandry, Antananarivo 101, Madagascar

<sup>3</sup> Missouri Botanical Garden, P.O. Box 299, St. Louis, Missouri, 63166-0299, U.S.A.  
E-mail: nwilding@mobot.org

<sup>4</sup> UMR PVBMT, Université de La Réunion, 7 chemin de l'IRAT, 97410 Saint-Pierre, La Réunion, France  
E-mail: claudine.ahpeng@univ-reunion.fr

<sup>5</sup> Institute of Biology, Eszterházy Károly Catholic University, Eger, Pf. 43, H-3301, Hungary  
E-mail: pocs.tamas33@gmail.com

<sup>6</sup> Missouri Botanical Garden Madagascar, PO Box 3391, Antananarivo 101, Madagascar  
E-mail: roger.andriamiarisoa@mobot.mg

<sup>7</sup> Bolus Herbarium, University of Cape Town, Private Bag X3, 7701 Rondebosch, South Africa  
E-mail: terry.hedderson@uct.ac.za

<sup>8</sup> Association Vahatra, BP 3972, Antananarivo 101, Madagascar  
E-mail: marlinelova@gmail.com

## Abstract

Floristic and phytogeographic surveys of bryophytes collected in the Parc National de Marojejy, northeastern Madagascar, were conducted during bryological expeditions in 1990, November 2009 and October 2021. Field collections, and a survey of publications, brings the total number of bryophyte species and infraspecific taxa reported from the protected area to 364 (212 liverworts and 152 mosses), representing 52 families and 100 genera. Eleven percent of these 364 taxa are endemic to Madagascar. A phytogeographical analysis of known bryophyte distribution patterns indicates that the bryophyte flora of the Marojejy Massif has a strong African affinity (40%).

**Keywords:** bryophytes, diversity, tropical mountain, rainforest, Madagascar

## Résumé détaillé

Le présent travail apporte un enrichissement des connaissances sur la flore des bryophytes Malgache, un groupe taxonomique qui contrairement aux plantes supérieures est peu documenté dans la littérature scientifique. Ainsi, une check-list des bryophytes du Parc National de Marojejy a été élaborée avec une analyse de leur affinité phytogéographique. Cette check-list est basée sur une compilation de données dans la littérature (principalement Marline, 2018), données issues d'herbier en ligne et de récentes collections écologiques et floristiques résultant principalement des expéditions de Pócs *et al.* 1990, Bryolat 2009 et Marline 2021.

Au total, 364 espèces et taxons infra-spécifiques (212 hépatiques et 152 mousses) répartis dans 100 genres et 52 familles ont été enregistrés, avec un taux d'endémisme de 11 %. La famille des Lejeuneaceae (21 genres et 107 espèces et 4 taxons infra-spécifiques) est la plus représentée dans le Parc National de Marojejy suivi de la famille des Dicranaceae (quatre genres et 29 espèces et 3 taxons infra-spécifiques). La flore des bryophytes de Marojejy montre une forte affinité africaine (40 %), ce qui démontre l'origine surtout africaine de la bryoflore de Madagascar.

Neuf espèces sont reportées pour la première fois pour Madagascar : *Syrrhodon crenulatus* (Tixier) W.D. Reese (Calymperaceae), *Taxithelium lindbergii* (A. Jaeger) Renaud & Cardot, *Brittonodoxa subpinnata* (Brid.) W.R. Buck, P.E.A.S. Câmara & Carv.-Silva (Sematophyllaceae), *Thamniopsis utacamundiana* (Mont.) W.R. Buck (Pilotrichaceae), *Hydrogonium orientale* (F. Weber) Jan Kučera (Pottiaceae), *Racopilum capense* Müll. Hal. ex Broth. (Racopilaceae), *Sphagnum obtusiusculum* Lindb. ex Warnst. (Sphagnaceae), *Radula flaccida* Lindenb. & Gottsche (Radulaceae), et *Telaranea diacantha* (Mont.) J.J.Engel & G.L. Merr. (Lepidoziaceae).

**Mots clés :** bryophytes, diversité, montagne tropicale, forêt humide, Madagascar

## Introduction

Bryophytes are chlorophyllose (that have chloroplasts within their cells) land plants that do not possess roots and lack lignified vascular tissues. The



bryophytes are divided into three groups: mosses, liverworts, and hornworts, which diverged (by divergent evolution) from each other by 515-470 Mya (Morris *et al.*, 2018). Bryophytes play an important role in the ecosystem, as they actively participate in nutrient cycling, water retention, and soil stabilization (Ah-Peng *et al.*, 2017). Because of their ecological, anatomical and physiological characteristics, such as poikilohydry (inability to regulate their water content), characteristics that allow desiccation resistance and bacterial symbiosis, they can maintain, modify, and even create habitats for other species.

While the vascular plant flora of Madagascar has received significant attention over the last four centuries, the bryophytes have received relatively little focus despite representing 9% of the Malagasy flora and 4% of the endemic plant species (Marline *et al.*, 2022a). In spite of numerous bryological explorations, inventories, and taxonomic work, knowledge on the bryophyte flora of Madagascar is far from complete. In this paper, we present a checklist of the bryophytes of the Parc National de Marojejy, as well as a phytogeographical analysis of the local flora.

## Materials and methods

### Study area

The Parc National de Marojejy, located in the SAVA Region of northeastern Madagascar, is an IUCN Category I protected area. With an area of 55,500 ha, the national park encompasses the entire massif of the same name. With the summit at 2130 m, its rugged topography forms diverse habitats that are often directly related to changes in altitude (Humbert, 1955).

Marojejy's vegetation is characterized by contrasting plant formations, which vary with altitude (Goodman, 2000; Messmer *et al.*, 2000; Tahinarivony, 2023, herein), moving from lowland evergreen moist forest (< 800 m) to a medium altitude moist evergreen forest (800-1400 m) and montane shrub (> 1800 m). This is one of the healthiest montane shrubs left in Madagascar; the vegetation on all other high mountain peaks has been degraded by fire (Goodman, 2000; Garreau & Manantsara, 2003).

### Checklist compilation

This checklist is a compilation of data from the literature (Grolle, 1974, 1984, 1985; Jones, 1992; La Farge, 2002a, 2002b; Pócs & Schäfer-Verwimp, 2006; Marline *et al.*, 2012; Pócs & Váña,

2015; Pócs, 2021; Gradstein & Reeb, 2022), online platforms (GBIF and Tropicos) and recent floristic and ecological collections. It is mainly based on the groundwork of Marline (2018), who examined the structure of epiphytic bryophyte assemblages along an elevational gradient in the Parc National de Marojejy, and the 2009 BRYOLAT project expedition (the project aimed to compare the distribution patterns of bryophytes and ferns along elevational gradients, and across a latitudinal gradient of islands, in the southwestern Indian Ocean region).

### **Ecological and floristic sampling of bryophytes on Marojejy**

In 1990, T. Pócs, R. Magill, C. La Farge-England, and their team took part in a collecting trip in Marojejy. Liverworts collected during this trip were identified by T. Pócs and some of these records are published for the first time in the present work.

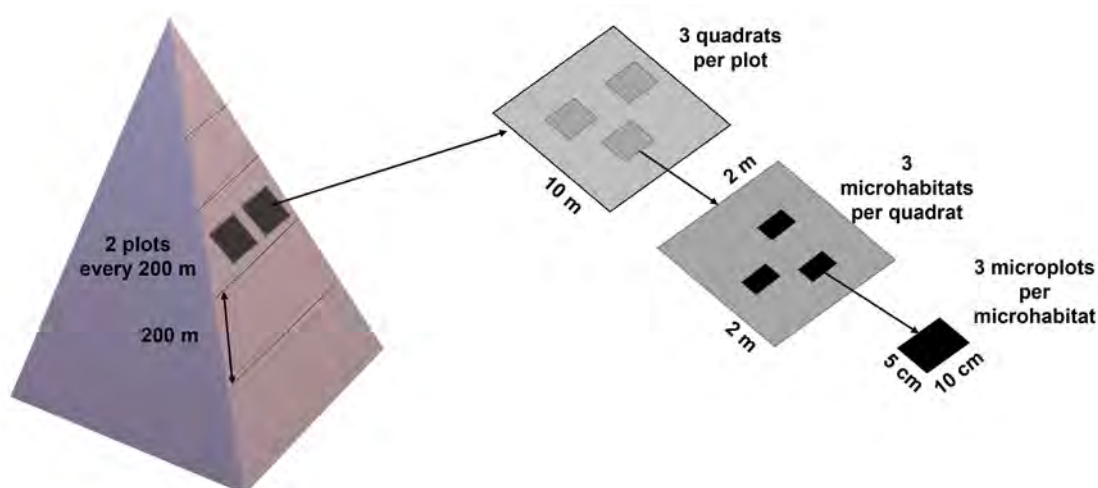
In November 2009, bryophytes were studied on the eastern slopes of the Marojejy Massif by a multinational group of bryologists following a hierarchically nested sampling design (Figure 1). Bryophytes were collected along an elevational transect, at 200 m intervals, along the Mandena-summit trail and from 250 m to 2050 m (10 sites in total). Sampling was undertaken at four hierarchical levels: elevational interval, plots, quadrats, and microhabitat (Ah-Peng *et al.*, 2007, 2012; Gabriel *et al.*, 2014; Marline *et al.*, 2020). In addition, collections made by Marline in October 2021, during a floristic inventory along the Mandena-summit trail, are also included.

### **Species identification**

Species identification was performed using binocular and compound microscopy. Since there is no available key for the bryophytes of Madagascar, available literature and herbarium collections were used as reference material. Ecological samples (heterogeneous samples composed of multiple species) from the BRYOLAT project are currently stored at the Bolus herbarium (BOL). Floristic specimens are currently stored at the Association Vahatra and duplicates will be deposited at the Tsimbazaza National Herbarium (TAN).

### **Phytogeographic affinities**

To analyze the phytogeographic affinities of Malagasy bryophytes, each taxon was assigned to a group based on its global distribution (Table 1). Distributions



**Figure 1.** Bryophyte sampling design along an elevational gradient (Marline *et al.*, 2020).

were assessed by information available in the literature, the GBIF platform, and the Madagascar Catalogue (2023). The phytogeographic groups are adapted from those used by Pócs and Geissler (2002).

**Table 1.** Distribution of Malagasy bryophyte taxa among nine phytogeographic groups.

| Phytogeographic affinities                 | Number of taxa |            |        |
|--|----------------|------------|--------|
|  | Total          | Liverworts | Mosses |
| 1. Endemic to Madagascar (End)             | 40             | 21         | 19     |
| 2. Malagasy Region (sub-endemic) (Emr)     | 51             | 25         | 26     |
| 3. African (Afr)                           | 137            | 78         | 59     |
| 4. Paleotropical (Pal)                     | 38             | 26         | 12     |
| 5. Pantropical (Pan)                       | 51             | 25         | 26     |
| 6. Tropical Afro-American disjunct (Af-am) | 26             | 19         | 7      |
| 7. Asian (Af-as)                           | 2              | 2          | 0      |
| 8. Sub-cosmopolitan (Sco)                  | 9              | 7          | 2      |
| 9. Pattern unknown (na)                    | 10             | 9          | 1      |

### Format of the list

Synopses of families, and species nomenclature follow The Bryophyte Nomenclator (Brinda & Atwood, 2023). For the annotated list, taxa are arranged alphabetically within Marchantiophyta (liverworts) and Bryophyta (mosses), and in a parallel manner within each family. Scientific names appear in *italic* font, followed by authors. For each taxon, we indicate the phytogeographical affinities in **bold** after author names (see Table 1 for abbreviations). Elevational ranges for each taxon are given in parentheses (when available). For some taxon, information about the elevational range is missing because it is not mentioned in the data associated with the specimen. In such cases, “na” is used when phytogeographic affinities and elevational ranges are unknown. The

acronym of the herbarium where specimens are housed is given in **bold** after the elevational range. Herbarium acronyms follow Thiers (2010).

## Results

### Species richness and compositions

A total of 364 bryophytes (355 species and 25 infraspecific taxa), comprising 152 mosses (150 species and 15 infraspecific taxa) and 212 (206 species and 10 infraspecific taxa) liverworts, from 100 genera (48 for liverworts and 52 for mosses) and 52 families (22 for liverworts and 30 for mosses) were recorded. Of these, a total of 36 species and 4 infraspecific taxa (a total of 11%) are endemic to Madagascar. Species richness increases with altitude, reaching a maximum at mid-elevation (1050-1450 m) before decreasing towards the summit. Endemic taxa (species and infraspecific) are mostly representatives of the moss family Dicranaceae (9 taxa) and the liverwort family Lejeuneaceae (15 taxa). The best represented moss families are Dicranaceae (29 taxa), Calymperaceae (19 taxa), Sematophyllaceae (15 taxa), and Orthotrichaceae (14 taxa). For liverworts, the best represented families are Lejeuneaceae (110 taxa), Lepidoziaceae (20 taxa), Plagiochilaceae (18 taxa), and Frullaniaceae (15 taxa). Nine species are newly reported for Madagascar: *Syrrhopodon crenulatus* (Tixier) W.D. Reese (Calymperaceae), *Taxithelium lindbergii* (A. Jaeger) Renauld & Cardot, *Brittonodoxa subpinnata* (Brid.) W.R. Buck, P.E.A.S. Câmara & Carv.-Silva (Sematophyllaceae), *Thamniopsis utacamundiana* (Mont.) W.R. Buck (Pilotrichaceae), *Hydrogonium orientale* (F. Weber) Jan Kučera (Pottiaceae), *Racopilum capense* Müll. Hal. ex Broth. (Racopilaceae), *Sphagnum obtusiusculum* Lindb. ex Warnst. (Sphagnaceae),

*Colura hattoriana* Pócs, and *Telaranea diacantha* (Mont.) J.J. Engel & G.L. Merr. (Lepidoziaceae).

### Annotated list of taxa

#### Liverworts

##### ADELANTHACEAE

*Adelanthus lindenbergianus* (Lehm.) Mitt. **Af-am** (150-1650 m) **BOL**

*Pseudomarsupidium decipiens* (Hook.) Grolle **Af-am** (1050-1650 m) **BOL**

*Syzygiella colorata* (Lehm.) K. Feldberg, Váňa, Hentschel & Heinrichs **Pan** (1900-2130 m) **EGR**

*Syzygiella manca* (Mont.) J.B. Jack & Steph. **Af-am** (1250-2050 m) **BOL**

##### ANEURACEAE

*Riccardia corbierei* (Steph.) Reeb & Gradst. **Emr** (1050-1650 m) **BOL**

*Riccardia longispica* (Steph.) Pearson **Afr** (1650 m) **BOL**

##### ARNELLIACEAE

*Gongylanthus* sp. **na** (1450-1650 m) **BOL**

##### BALANTIOPSISIDACEAE

*Isotachis aubertii* (Schwägr.) Mitt. **Af-am** (750-2050 m) **BOL**

##### CALYPOGEIACEAE

*Calypogeia fissa* (L.) Raddi. **Afr** (1050 m) **BOL**

*Mnioloma fuscum* (Lehm.) R.M. Schust. **Pal** (1250-1850 m) **BOL**

##### CEPHALOZIACEAE

*Fuscocephaloziopsis connivens* subsp. *fissa* (Steph.) Váňa & L. Söderstr. **Pan** (850-1050 m) **BOL**

*Odontoschisma jishibae* (Steph.) L. Söderstr. & Váňa. **Af-as** (1250 m) **BOL**

##### CEPHALOZIELLACEAE

*Cephaloziella vaginans* Steph. **Afr** (1250-1450 m) **BOL**

*Cylindrocolea kiaeri* (Austin) Váňa **Pal** (1250-1450 m) **BOL**

*Gottschelia schizopleura* (Spruce) Grolle **Pal** (1850-2050 m) **EGR**

*Kymatocalyx madagascariensis* (Steph.) Gradst. & Váňa **Emr** (750-1400 m) **EGR**

##### DUMORTIERACEAE

*Dumortiera hirsuta* (Sw.) Nees **Sco** (450-850 m) **BOL**

##### FRULLANIACEAE

*Frullania anderssonii* Aongstr. **Afr** (250-850 m) **BOL**

*Frullania angulata* Mitt. **Afr** (1250 m) **BOL**

*Frullania apicalis* Mitt. **Afr** (1050-1850 m) **BOL**

*Frullania apiculata* (Reinw. Blume & Nees) Nees **Pal** (850-2050 m) **BOL**

*Frullania capensis* Gottsche **Afr** (850 m) **BOL**

*Frullania eplicata* Steph. **Afr** (1250-2050 m) **BOL**

*Frullania gabonensis* Vanden Berghen **Afr** (780-1050 m) **BOL**

*Frullania grossiclava* Steph. **Afr** (1850 m) **BOL**

*Frullania humbertii* Vanden Berghen **Emr** (1250-1850 m) **BOL**

*Frullania letestui* Vanden Berghen **Afr** (1250 m) **BOL**

*Frullania lindenbergii* Lehm. **Afr** (850-1850 m) **BOL**

*Frullania purpurea* Steph. **Afr** (250-900 m) **BOL**

*Frullania serrata* Gottsche **Pal** (1250-1450 m) **BOL**

*Frullania vandenberghenii* Pócs **na** (800-1850 m) **BOL**

*Frullania variegata* Steph. **Afr** (1050-1850 m) **BOL**

##### HERBERTACEAE

*Herbertus dicranus* (Taylor) Trevis. **Pan** (1250-2050 m) **BOL**

*Herbertus juniperoideus* (Sw.) Grolle **Pan** (780-2050 m) **BOL**

##### LEJEUNEACEAE

*Acanthocoleus madagascariensis* (Steph.) Kruijt **Afr** (1050 m) **BOL**

*Acrolejeunea pycnoclada* (Taylor) Schiffn. **Pal** (1250 m) **BOL**

*Capillolejeunea mascarena* S.W. Arnell **Emr** (800-1550 m) **BOL**

*Caudalejeunea africana* (Steph.) Steph. **Afr** (200-500 m) **EGR**

*Caudalejeunea hanningtonii* (Mitt.) Schiffn. **Afr** (800-900 m) **EGR**

*Caudalejeunea lewallei* Vanden Berghen **Afr** (1250 m) **BOL**

*Ceratolejeunea belangeriana* (Gottsche) Steph. **Pal** (250-1250 m) **BOL**

*Ceratolejeunea coarina* (Gottsche) Schiffn. **Afr** (650 m) **BOL**

*Ceratolejeunea cornuta* (Lindenb.) Schiffn. **Pan** (1050 m) **BOL**

*Ceratolejeunea floribunda* Steph. **Afr** (1050 m) **BOL**

*Ceratolejeunea papuliflora* Steph. **Afr** (450-1550 m) **BOL**



- Ceratolejeunea saroltae* Pócs **End** (250-1050 m) **BOL**
- Cheilelejeunea cordigera* (Steph.) Grolle **na** (200-1800 m) **EGR**
- Cheilelejeunea cordistipula* (Steph.) Grolle ex E.W. Jones **Afr** (250-1850 m) **BOL**
- Cheilelejeunea decursiva* (Sande Lac.) R.M. Schust. **Pal** (250-1850 m) **BOL**
- Cheilelejeunea intertexta* (Lindenb.) Steph. **Pal** (250-850 m) **BOL**
- Cheilelejeunea krakammae* (Lindenb.) R.M. Schust. **Pal** (1250-1850 m) **BOL**
- Cheilelejeunea montagnei* (Gottsche) R.M. Schust. **Afr** (750-2050 m) **BOL**
- Cheilelejeunea renigastria* Pócs **End.** (1650-1850 m) **BOL**
- Cheilelejeunea rigidula* (Nees ex Mont.) R.M. Schust. **Pal** (850-1250 m) **BOL**
- Cheilelejeunea surrepens* (Mitt.) E.W. Jones **Afr** (250-1850 m) **BOL**
- Cheilelejeunea trapezia* (Nees) Kachroo & R.M. Schust. **Pal** (800-900 m) **EGR**
- Cheilelejeunea trifaria* (Reinw., Blume & Nees) Mizut. **Pan** (450-1850 m) **BOL**
- Cheilelejeunea usambarana* (Steph.) Grolle **Afr** (850-1050 m) **BOL**
- Cheilelejeunea xanthocarpa* (Lehm. & Lindenb.) Malombe **Afr** (1850-2100 m) **BOL**
- Cololejeunea andapania* Tixier **End** (450 m) **BOL**
- Cololejeunea appressa* (A. Evans) Benedix **Pan** (250-1850 m) **BOL**
- Cololejeunea capuronii* Tixier **End** (1800 m) **EGR**
- Cololejeunea cuneata* (Lehm. & Lindenb.) Herzog **Afr** (800-1800 m) **EGR**
- Cololejeunea deroinii* Tixier **End** (330-1100 m) **PC**
- Cololejeunea elegans* Steph. **Pal** (450 m) **BOL**
- Cololejeunea floccosa* (Lehm. & Lindenb.) Schiffn. **Pal** (650 m) **BOL**
- Cololejeunea hasskarliana* (Lehm.) Schiffn. **Pal** (250-850 m) **BOL, EGR**
- Cololejeunea hildebrandii* (Austin) Steph. **Af-am** (200-1800 m) **EGR**
- Cololejeunea inflectens* (Mitt.) Benedix **Pal** (800-900 m) **EGR**
- Cololejeunea leloutrei* (E.W. Jones) R.M. Schuster **Emr** (200-1050 m) **EGR**
- Cololejeunea magillii* Pócs **Afr** (800-1050 m) **BOL**
- Cololejeunea marginata* (Lehm. & Lindenb.) Pearson **Af-am** (800-900 m) **EGR**
- Cololejeunea microscopica* (Taylor) Schiffn. **Sco** (800-900 m) **BOL**
- Cololejeunea obliqua* (Nees & Mont.) Schiffn. **Pan** (800-900 m) **EGR, BOL**
- Cololejeunea obtusifolia* var. *madecassa* (Tixier) Pócs **End** (850 m) **BOL**
- Cololejeunea ocelloides* (Horik.) S. Hatt. **Pal** (na) **EGR**
- Cololejeunea peponiformis* Mizut. **Emr** (780-1250 m) **PC**
- Cololejeunea platyneura* (Spruce) A. Evans **Pan** (800-900 m) **EGR**
- Cololejeunea pteroporum* Tixier **End** (200-500 m) **EGR**
- Cololejeunea tanzaniae* Pócs **Afr** (800-1800 m) **EGR**
- Cololejeunea zenkeri* (Steph.) E.W. Jones **Afr** (450-650 m) **BOL**
- Colura digitalis* (Mitt.) Steph. **Af-am** (750-800 m) **EGR**
- Colura hattoriana* Pócs **Emr** (1800 m) **EGR**
- Colura heimii* Jovet-Ast **Emr** (200-1550 m) **EGR**
- Colura obesa* Jovet-Ast **Emr** (200-500 m) **EGR**
- Colura tenuicornis* (A. Evans) Steph. **Pan** (1800 m) **EGR**
- Dibrachiella elobulata* (Steph.) X.Q. Shi, R.L. Zhu & Gradst. **Afr** (450 m) **BOL**
- Diplasiolejeunea cavifolia* Steph. **Pan** (200-1850 m) **EGR, PC**
- Diplasiolejeunea cornuta* Steph. **Afr** (800-2130 m) **BOL**
- Diplasiolejeunea ensifera* Tixier **End** (2050 m) **BOL**
- Diplasiolejeunea ornata* Pócs & Schäfer-Verwimp **End** (200-500 m) **BOL**
- Diplasiolejeunea symoensii* Vanden Berghen **Afr** (200-900 m) **EGR**
- Diplasiolejeunea zakiae* Tixier **End** (1400-1550 m) **EGR**
- Drepanolejeunea cultrella* (Mitt.) Steph. **Afr** (1650-2050 m) **BOL**
- Drepanolejeunea madagascariensis* (Steph.) Grolle **Afr** (200-1850 m) **BOL**
- Drepanolejeunea pentadactyla* (Mont.) Steph. **Pal** (1650 m) **EGR, BOL**
- Drepanolejeunea physifolia* (Gottsche) Pearson. **Afr** (850-2050 m) **BOL**
- Drepanolejeunea pocsii* Grolle **Afr** (1830 m) **EGR**
- Drepanolejeunea trematodes* (Nees) Bischl. **Emr** (800-1400 m) **EGR**

- Drepanolejeunea vandenberghenii* Buchb. & Eb. Fisch **Afr** (1250 m) **BOL**
- Drepanolejeunea vesiculosa* (Mitt.) Steph. **Pal** (780-1850 m) **BOL**
- Lejeunea abyssinica* (Gola) Cufod. **Afr** (250-1050 m) **BOL**
- Lejeunea adpressa* Nees **Sco** (850 m) **BOL**
- Lejeunea capensis* Gottsche **Afr** (250-850 m) **BOL**
- Lejeunea conformis* Nees & Mont. **Afr** (650-1050 m) **BOL**
- Lejeunea eckloniana* Lindenb. **Afr** (250-1250 m) **BOL**
- Lejeunea exilis* (Reinw., Blume & Nees) Grolle **Pan** (1550 m) **EGR**
- Lejeunea flava* (Sw.) Nees **Pan** (250-1850 m) **BOL**
- Lejeunea flava* subsp. *tabularis* (Spreng.) S.W. Arnell **Pan** (250-1850 m) **BOL**
- Lejeunea furcicornuta* (Grolle) G.E. Lee & Pócs **End** (1300 m) **EGR** Type locality
- Lejeunea helenae* Pearson **Afr** (850 m) **BOL**
- Lejeunea isophylla* E.W. Jones **Afr** (450-1850 m) **BOL**
- Lejeunea lomana* E.W. Jones **Afr** (1450 m) **BOL**
- Lejeunea obtusata* Gottsche **Afr** (1050-1650 m) **BOL**
- Lejeunea ramosissima* Steph. **Afr** (650-1650 m) **BOL**
- Lejeunea villaumei* (Steph.) Grolle **Afr** (200-500 m) **EGR**
- Lejeunea vojtkoi* Pócs **End** (850 m) **BOL**
- Leptolejeunea epiphylla* (Mitt.) Steph. **Pan** (200-900 m) **EGR**
- Leptolejeunea maculata* (Mitt.) Schiffn. **Pan** (250 m) **BOL**
- Lopholejeunea eulopha* (Taylor) Schiffn. **Pan** (850-1850 m) **BOL**
- Lopholejeunea lepidoscypha* Kiaer & Pearson **End** (2050 m) **BOL**
- Lopholejeunea minima* Vanden Berghen **Emr** (850 m) **BOL**
- Lopholejeunea multilacera* Steph. **Emr** (250-2050 m) **BOL**
- Lopholejeunea nigricans* (Lindenb.) Schiffn. **Pan** (250-1050 m) **BOL**
- Lopholejeunea onraedtii* Vanden Berghen **End** (850-1050 m) **BOL**
- Lopholejeunea paramultilacera* Vanden Berghen **Emr** (250-850 m) **BOL**
- Lopholejeunea subfusca* (Nees) Schiffn. **Pan** (250-1050 m) **PC**
- Metalejeunea cucullata* (Reinw., Blume & Nees) Grolle **Pan** (1800 m) **EGR**
- Microlejeunea africana* Steph. **Afr** (250-1250 m) **BOL**
- Microlejeunea ankasica* E.W. Jones **Afr** (1050-1650 m) **BOL**
- Microlejeunea dispar* Jovet-Ast **Emr** (780-1050 m) **EGR**
- Microlejeunea inflata* Steph. **Emr** (850-1850 m) **BOL**
- Microlejeunea oblongistipula* (Gottsche) Pearson **Emr** (1250 m) **BOL**
- Odontolejeunea lunulata* (F. Weber) Schiffn. **Af-am** (200-500 m) **EGR**
- Odontoschisma jishibae* (Steph.) L. Söderstr. & Váňa **Sco** (na) **EGR**
- Otolejeunea moniliata* Grolle **End** (800-1550 m) **EGR** Type locality
- Prionolejeunea grata* (Gottsche) Schiffn. **Afr** (250-1650 m) **BOL**
- Schiffneriolejeunea pappeana* (Nees) Gradst. **Afr** (1250-1650) *Schiffneriolejeunea polycarpa* (Nees) Gradst. **Af-am** (650-850 m) **BOL**
- Thysananthus auriculatus* (Wilson & Hook.) Sukkharak & Gradst. **Af-am** (850-1850 m) **PC**
- Thysananthus spathulistipus* (Reinw., Blume & Nees) Lindenb. **Pal** (250-1250 m) **BOL**
- LEPIDOZIACEAE
- Amazoopsis diplopoda* (Pócs) J.J. Engel & G.L. Merr. **Emr** (200-1400 m) **BOL**
- Bazzania comorensis* Steph. **Emr** (1250-1450 m) **BOL**
- Bazzania decrescens* (Lehm. & Lindenb.) Trevis. **Afr** (1050-2050 m) **BOL**
- Bazzania decrescens* subsp. *curvidens* (Steph.) Gyarmati **End** (1050-1250 m) **BOL**
- Bazzania decrescens* subsp. *molleri* (Steph.) E.W. Jones **Afr** (1050-2050 m) **BOL**
- Bazzania decrescens* subsp. *pumila* (Mitt.) Pócs **Afr** (1050-2050 m) **EGR**
- Bazzania mascarena* (Steph.) Herzog **Emr** (1650 m) **BOL**
- Bazzania nitida* (F. Weber) Grolle **Pan** (250-1650 m) **BOL**
- Bazzania orbani* Pócs **End** (1250-1650 m) **BOL**
- Bazzania praerupta* (Reinw., Blume & Nees) Trevis. **Afr** (1250-2050 m) **BOL**
- Bazzania roccatii* Gola **Afr** (850-1250 m) **BOL**
- Kurzia capillaris* (Sw.) Grolle **Af-am** (780-2050 m) **BOL**
- Kurzia capillaris* subsp. *stephanii* (Renauld ex Steph.) Pócs **Afr** (1650-1850 m) **BOL**

*Lepidozia cupressina* subsp. *africana* (Steph.) Pócs  
**Pan** (1650 m) **BOL**

*Lepidozia stuhlmannii* Steph. **Afr** (1650 m) **BOL**

*Lepidozia succida* Mitt. **Afr** (850 m) **BOL**

*Telaranea bischleriana* Pócs **Emr** (850-1250 m) **BOL**

*Telaranea coactilis* (Spruce) J.J. Engel & G.L. Merr.  
**Afr** (250-1250 m) **BOL**

*Telaranea diacantha* (Mont.) J.J. Engel & G.L. Merr.  
**Af-am** (200-1050 m) **BOL**

*Telaranea nematodes* (Gottsche ex Austin) M. Howe  
**Af-am** (1450 m) **BOL**

#### LOPHOCOLEACEAE

*Conoscyphus trapezioides* (Sande Lac.) Schiffn. **Pal**  
(1250-2050 m) **BOL**

*Heteroscyphus dubius* (Gottsche) Schiffn. **Afr** (250-  
1250 m) **BOL**

*Heteroscyphus* sp. **Emr** (1050-2050 m) **BOL**

*Heteroscyphus spectabilis* (Steph.) Schiffn. **Afr**  
(1050-1450 m) **BOL**

*Heteroscyphus splendens* (Lehm. & Lindenb.) Grolle  
**Pal** (750-1850 m) **BOL**

*Lophocolea difformis* Nees **Afr** (450 m) **BOL**

*Lophocolea muricata* (Lehm.) Nees **Pan** (450-1850  
m) **BOL**

*Lophocolea onraedtii* Grolle **na** (1200 m) **BOL**

*Lophocolea muhavurensis* (S.W. Arnell) S.W. Arnell  
ex Pócs **na** (2050 m) **BOL**

#### MARCHANTIACEAE

*Marchantia pappeana* Lehm. **Afr** (850 m) **EGR**

#### MASTIGOPHORACEAE

*Mastigophora diclados* (Brid. ex F. Weber) Nees **Pal**  
(200-2050 m) **BOL**

#### METZGERIACEAE

*Metzgeria crassipilis* (Lindb.) A. Evans **Afr** (250 m)  
**BOL**

*Metzgeria furcata* (L.) Corda **Sco** (450-1500 m) **BOL**

*Metzgeria leptoneura* Spruce **Sco** (1800 m) **EGR**

*Metzgeria nudifrons* Steph. **Emr** (2050 m) **BOL**

*Metzgeria warnstorffii* Steph. **Pal** (250 m) **BOL**

#### NOTOSCYPHACEAE

*Notoscyphus lutescens* (Lehm. & Lindenb.) Mitt. **Pal**  
(2050-2130 m) **EGR**

#### PLAGIOCHILACEAE

*Plagiochila angusta* Lindenb. **Emr** (450 m) **BOL**

*Plagiochila barteri* Mitt. **Afr** (1250-1850 m) **BOL**

*Plagiochila barteri* var. *valida* (Steph.) Vanden  
Berghen **Afr** (1250-1650 m) **BOL**

*Plagiochila boryana* Steph. **Af-am** (1150 m) **EGR**

*Plagiochila drepanophylla* Sande Lac. **Afr** (1000-  
1400 m) **BOL**

*Plagiochila fusifera* Taylor **na** (1050 m) **BOL**

*Plagiochila incerta* Gottsche **Emr** (450-850 m) **BOL**

*Plagiochila kiaeri* Gottsche **Afr** (750-1250 m) **BOL**

*Plagiochila macrostachya* Lindenb. **End** (1050 m)  
**BOL**

*Plagiochila pectinata* Willd. ex Lindenb. **Afr** (750-  
2050 m) **BOL**

*Plagiochila pinniflora* Steph. **na** (850-1250 m) **BOL**

*Plagiochila punctata* var. *paucidentata* (Mont. &  
Gottsche) Gradst. **na** (1000-1400 m) **BOL**

*Plagiochila renauldii* Steph. **Emr** (1250 m) **BOL**

*Plagiochila repanda* (Schwägr.) Lindenb. **Afr** (850-  
1540 m) **BOL**

*Plagiochila rodriguezii* Steph. **End** (1300-1400 m)  
**BOL**

*Plagiochila sikorae* Steph. **End** (1000-1400 m) **BOL**

*Plagiochila stricta* Lindenb. **Af-am** (1300-1400 m)  
**BOL**

*Plagiochila terebrans* Nees & Mont. ex Lindenb. **Afr**  
(450-1400 m) **BOL**

#### PLEUROZIACEAE

*Pleurozia gigantea* (F. Weber) Lindb. **Pal** (1250-2000  
m) **BOL**

#### RADULACEAE

*Cladoradula boryana* (F. Weber) M.A.M. Renner,  
Gradst., Ilk.-Borg. & F.R. Oliveira-da-Silva. **Af-am**  
(450 m) **BOL**

*Radula appressa* Mitt. **Afr** (200-1050 m) **BOL**

*Radula mexicana* Lindenb. & Gottsche **Afr** (450 m)  
**BOL**

*Radula flaccida* Lindenb. & Gottsche **Pan** (800-900  
m) **EGR**

*Radula fulvifolia* (Hook.f. & Taylor) Gottsche, Lindenb.  
& Nees **Afr** (450-1050 m) **BOL**

*Radula marojezica* E.W. Jones **End** (1330-1370 m)  
**EGR** Type locality

*Radula madagascariensis* Gottsche **Afr** (850-1850  
m) **BOL**

*Radula stenocalyx* Mont. **Af-am** (650-1650 m) **BOL**

*Radula voluta* Taylor ex Gottsche, Lindenb. & Nees  
**Af-am** (850-1050 m) **BOL**



## SCAPANACEAE

*Anastrophyllum auritum* (Lehm.) Steph. **Afr** (1250-2050 m) **BOL**

*Anastrophyllum piligerum* (Nees) Steph. **Pan** (1250-2050 m) **BOL**

*Plicanthus hirtellus* (F. Weber) R.M. Schust. **Sco** (1450-1850 m) **BOL**

## SCHISTOCHILACEAE

*Schistochila neesii* (Mont.) Lindb. **Af-as** (1000-1650 m) **BOL**

*Schistochila piligera* Steph. **End** (800-900 m) **EGR**

*Schistochila alata* (Lehm.) Schiffn. **Af-am** (1500-1850 m) **EGR**

**Mosses**

## BARTRAMIACEAE

*Breutelia perrieri* Thér. **Afr** (1850 m) **NY**

*Breutelia stuhlmannii* Broth. **Afr** (2050 m) **EGR**

## BRACHYTHECIACEAE

*Squamidium brasiliense* (Hornsch.) Broth. **Af-am** (1250 m) **BOL**

## BRYACEAE

*Ptychostomum pseudotriquetrum* (Hedw.) J.R. Spence & H.P. Ramsay ex Holyoak & N. Pedersen **Sco** (na) **PC**

*Rosulabryum huillense* (Welw. & Duby) Ochyra **Pan** (950 m) **NY**

## CALYMPERACEAE

*Calymperes hispidum* Renauld & Cardot **Emr** (250-850 m) **BOL**

*Calymperes loucoubense* Besch. **End** (700 m) **MO**

*Calymperes palisotii* Schwägr. **Pan** (900 m) **MO**

*Calymperes pallidum* Mitt. **Pan** (700 m) **MO**

*Calymperes taitense* (Sull.) Mitt. **Pan** (250-450 m) **BOL**

*Calymperopsis madagascariensis* (Thér.) Broth **End** (330-1100 m) **PC**

*Leucophanes angustifolium* Renauld & Cardot **Afr** (450 m) **BOL**

*Leucophanes hildebrandtii* Müll. Hal. **Afr** (450-850 m) **BOL**

*Leucophanes renauldii* Cardot **Afr** (250-1450 m) **BOL**

*Leucophanes rodriguezii* Müll. Hal. ex Renauld & Cardot **Afr** (1050 m) **BOL**

*Octoblepharum albidum* Hedw. **Pan** (330-310 m) **MO, PC**

*Syrrhopodon albidus* subsp. *integrifolius* (E.B. Bartram) L.T. Ellis **Afr** (1250 m) **BOL**

*Syrrhopodon apertifolius* Besch. **Af-am** (850-1650 m) **BOL**

*Syrrhopodon armatissimus* W.D. Reese **Afr** (na) **MO**

*Syrrhopodon crenulatus* (Tixier) W.D. Reese **End** (na) **MO**

*Syrrhopodon gardneri* (Hook.) Schwägr. **Pan** (1250 m) **BOL**

*Syrrhopodon gaudichaudii* Mont. **Af-am** (1250-1450 m) **BOL**

*Syrrhopodon hispidocostatus* Renauld & Cardot **Pan** (850-1650 m) **BOL**

*Syrrhopodon prolifer* var. *prolifer* Schwägr. **Pan** (1250 m) **BOL**

## DALTONIACEAE

*Calyptrochaeta asplenioides* (Brid.) Crosby **Afr** (1300-1400 m) **NY**

*Distichophyllum mascarenicum* Besch. **Emr** (na) **PC**

## DICRANACEAE

*Dicranoloma billarderii* (Brid.) Paris **Pan** (1250-1850 m) **BOL**

*Dicranoloma billarderii* var. *scopareolum* (Müll. Hal.) Thér. **Afr** (1250-1650 m) **BOL**

*Dicranum johnstonii* Mitt. **Afr** (1050-1850 m) **BOL**

*Holomitrium borbonicum* Besch. **Emr** (1450 m) **BOL**

*Holomitrium cylindraceum* (P. Beauv.) Trevis. **Afr** (1050 m) **TAN, PC**

*Holomitrium gracilisetum* Thér. **End** (1250 m) **BOL**

*Leucoloma bifidum* (Brid.) Brid. **Emr** (450-1650 m) **BOL**

*Leucoloma boivinianum* var. *boivinianum* Besch. **Emr** (1250 m) **BOL**

*Leucoloma candidum* Broth. **End** (1250 m) **BOL**

*Leucoloma chrysobasilare* var. *chrysobasilare* (Müll. Hal.) A. Jaeger **Afr** (450-1050 m) **BOL**

*Leucoloma cinclidotioides* Besch. **Emr** (1250 m). **BOL**

*Leucoloma cuneifolium* (Hampe ex Müll. Hal. and Geh.) C.H. Wright **Afr** (1650 m) **BOL**

*Leucoloma dichelymoides* (Müll. Hal.) A. Jaeger **Emr** (650-1850 m) **BOL**

*Leucoloma fontinaloides* Dixon **End** (1450-1650 m) **BOL**

*Leucoloma fuscifolium* Besch. **Emr** (na) **PC**

*Leucoloma gracilescens* Broth. **Afr** (1250 m) **BOL**

*Leucoloma grimmoides* P. de la Varde **Afr** (1250-1650 m) **BOL**

*Leucoloma holstii* Broth. **Afr** (450-1250 m) **BOL**

*Leucoloma lepervanchei* Besch. **Afr** (250-1650 m) **BOL**

*Leucoloma longifolium* (Brid.) Wijk & Margad. **Emr** (450-1250 m) **MO**

*Leucoloma madagascariense* La Farge **End** (450-1650 m) **BOL**

*Leucoloma marojeziense* La Farge **End** (1450-1650 m) **BOL**

*Leucoloma membranaceum* La Farge **Emr** (1050-1450 m) **BOL**

*Leucoloma ochrobasilare* Renaud **Emr** (450 m) **BOL**

*Leucoloma rutenbergii* (Müll. Hal.) C.H. Wright **End** (850-1050 m) **BOL**

*Leucoloma sanctae-mariae* Besch. **Afr** (1450-1650 m) **BOL**

*Leucoloma sinuosulum* Müll. Hal. ex Besch. **Afr** (500-1000 m) **PC**

*Leucoloma subchrysoasilare* Renaud **End** (1050-1850 m) **BOL**

*Leucoloma thraustum* Hampe ex Besch. **End** (250-1850 m) **BOL**

*Leucoloma thuretii* Besch. **End** (1850 m) **BOL**

#### FISSIDENTACEAE

*Fissidens aristifer* Brugg.-Nann. **Emr** (850 m) **BOL**

*Fissidens asplenioides* Hedw. **Pan** (250 m) **BOL**

*Fissidens crispulus* Brid. **Afr** (1050 m) **MO**

*Fissidens madecassus* Schimp. ex Müll. Hal. **Emr** (700 m) **MO**

*Fissidens punctulatus* Sande Lac **Pal** (450-850 m) **BOL**

*Fissidens pellucidus* Hornsch. **Pan** (na) **PC**

*Fissidens planifrons* Besch. **Pal** (na) **PC**

*Fissidens ramulosus* Mitt. **Afr** (1050 m) **MO**

*Fissidens serratus* var. *serratus* Müll. Hal. **Pan** (250-450 m) **BOL**

#### HEDWIGIACEAE

*Bryowijkia madagassa* Touw. **Afr** (na) **MO**

#### HYPNACEAE

*Chaetomitrium papillifolium* Bosch & Sande Lac. **Pal** (330-1100 m) **PC**

*Ectropothecium regulare* (Brid.) A. Jaeger **Afr** (na) **NY**

*Mittenothamnium reptans* (Hedw.) Cardot **Pan** (850 m) **BOL**

#### HYPOPTERYGIACEAE

*Hypopterygium tamarisci* (Sw.) Brid. ex Müll. Hal. **Pan** (850 m) **BOL**

*Lopidium struthiopteris* (Brid.) M. Fleisch. **Pal** (450-850 m) **BOL**

#### LEUCOBRYACEAE

*Campylopus arctocarpus* subsp. *madecassus* (Besch.) J.-P. Frahm **Afr** (1450-1850 m) **BOL**

*Campylopus arcuatus* (Brid.) A. Jaeger **Afr** (1650-180 m) **BOL**

*Campylopus cuspidatus* subsp. *frahmii* Pócs **End** (na) **BOL**

*Campylopus flaccidus* Renaud & Cardot **Afr** (2000 m) **MO**

*Campylopus flexuosus* var. *flexuosus* (Hedw.) Brid. **Afr** (1650 m) **BOL**

*Campylopus flexuosus* var. *incacorralis* (Herz.) J.-P. Frahm **na** (na) **PC**

*Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid. **Sco** (2050 m) **EGR**

*Campylopus nivalis* var. *nivalis* (Brid.) Brid. **Pan** (1250-1850 m) **BOL**

*Campylopus robillardii* Besch. **Afr** (1450 m) **PC**

*Leucobryum boryanum* Besch. **Emr** (na) **MO**

*Leucobryum comorense* Müll. Hal. **Emr** (900 m) **PC**

*Leucobryum isleanum* Besch. **Afr** (450-650 m) **BOL**

*Leucobryum perrotii* Renaud & Cardot **Afr** (900 m) **MO**

#### LEUCOMIACEAE

*Leucomium strumosum* (Hornsch.) Mitt. **Pan** (450-650 m) **BOL**

#### METEORACEAE

*Aerobryopsis capensis* (Müll. Hal.) M. Fleisch. **Afr** (450-1250 m) **BOL**

*Floribundaria floribunda* (Dozy & Molck.) M. Fleisch. **Afr** (450-650 m) **BOL**

*Pilotrichella flexilis* (Hedw.) Ångstr. **Af-am** (1050 m) **MO**

*Pilotrichella mascarenica* (Müll. Hal.) A. Jaeger **Afr** (1050 m) **MO**

*Trachypodopsis serrulata* var. *serrulata* (P. Beauv.) M. Fleisch. **Pan** (450-1850 m) **BOL**

#### NECKERACEAE

*Alleniella ehrenbergii* (Müll. Hal.) Enroth **Afr** (na) **PC**

*Circulifolium exiguum* (Bosch & Sande Lac.) S. Olsson, Enroth & D. Quandt **Pal** (450-650 m) **BOL**  
*Deslooveria usagara* (Mitt.) Enroth **Afr** (450-850 m) **BOL**  
*Deslooveria variifolioides* (De Sloover) Enroth **Afr** (450 m) **BOL**  
*Neckeropsis disticha* (Hedw.) Kindb. **Pan** (450-850 m) **BOL**  
*Neckeropsis madecassa* (Besch.) M. Fleisch. **Afr** (650 m) **BOL**  
*Orthostichella longinervis* (Renauld & Cardot) B.H. Allen & Magill **Emr** (1050 m) **MO**  
*Orthostichella rigida* (Müll.Hal.) B.H. Allen & Magill **Pan** (1900-2050 m) **NY**  
*Pinnatidendron piniforme* (Brid.) Enroth **Afr** (na) **NY**  
*Porotrichum madagassum* Kiaer ex Besch. **Afr** (450-650 m) **BOL**  
*Scabrellifolium elongatum* (Welw. & Duby) Enroth **Afr** (450-850 m) **BOL**

#### ORTHOTRICACEAE

*Macromitrium fimbriatum* (P. Beauv.) Schwägr. **Emr** (1450-1850 m) **BOL**  
*Macromitrium microstomum* (Hook. & Grev.) Schwägr. **Pal** (1250 m) **PC**  
*Macromitrium orthostichum* Nees ex Schwägr. **Pal** (1900-2100 m) **MO**  
*Macromitrium serpens* (Bruch ex Hook. & Grev.) Brid. **Pal** (1250 m) **BOL**  
*Macromitrium subtortum* (Hook. & Grev.) Schwägr. **Afr** (1250 m) **PC**  
*Macromitrium sulcatum* var. *sulcatum* (Hook.) Brid. **Afr** (1250-850 m) **BOL**  
*Schlotheimia angulosa* (P. Beauv.) Dixon **Afr** (1250-2050 m) **BOL**  
*Schlotheimia badiella* Besch. **Emr** (1250-1650 m) **BOL**  
*Schlotheimia excorrigata* Müll. Hal. ex Cardot **Afr** (1250 m) **PC**  
*Schlotheimia ferruginea* (Bruch ex Hook. & Grev.) Brid. **Afr** (1450-2050 m) **BOL**  
*Schlotheimia fornicata* Duby **Emr** (1850 m) **PC**  
*Schlotheimia microcarpa* Schimp. ex Müll. Hal. & Geh. **Emr** (1450 m) **PC**  
*Schlotheimia percuspidata* Müll. Hal. **Afr** (1650-2050 m) **BOL**  
*Schlotheimia squarrosa* Brid. **Emr** (1850 m) **PC**

#### PHYLLOGONIACEAE

*Phyllogonium viscosum* (P. Beauv.) Mitt. **Pan** (1050 m) **MO**

#### PILOTRICHACEAE

*Cyclodictyon aubertii* (P. Beauv.) Kuntze **Emr** (450-650 m) **BOL**  
*Lepidopilum lastii* Mitt. **Afr** (1050 m) **MO**  
*Thamniopsis utacamundiana* (Mont.) W.R. Buck **Pan** (750-1050 m) **MO**

#### POLYTRICHACEAE

*Pogonatum convolutum* (Hedw.) P. Beauv. **Af-am** (750-800 m) **EGR**  
*Polytrichum subpilosum* P. Beauv. **Afr** (800 m) **MO**

#### POTTIACEAE

*Anoetangium madagassum* Renauld & Paris **End** (na) **PC**

#### PTEROBRYACEAE

*Orthorrhynchidium planifrons* (Renauld & Paris) Renauld & Cardot **Afr** (850 m) **PC**  
*Orthostichopsis subimbricata* (Hampe) Broth. **End** (na) **DUKE**

#### PYLAISIADELPHACEAE

*Isopterygium intortum* (P. Beauv.) A. Jaeger **Emr** (850 m) **PC**

#### RACOPIACEAE

*Racopilum africanum* Mitt. **Afr** (650 m) **PC**  
*Racopilum madagassum* Renauld **Afr** (650-1050 m) **BOL**  
*Racopilum capense* Müll. Hal. ex Broth. **Afr** (900 m) **MO**

#### RHACOCARPACEAE

*Rhacocarpus purpurascens* (Brid.) Paris **Pan** (2130 m) **MO**

#### RHIZOGONIACEAE

*Pyrrhobryum spiniforme* (Hedw.) Mitt. **Pan** (450-1050 m) **BOL**

#### RUTENBERGIACEAE

*Rutenbergia limbata* (Hampe) Besch. **End** (850-1650 m) **BOL**  
*Rutenbergia madagassa* Geh. & Hampe **End** (1250-1650 m) **BOL**

#### SEMATOPHYLLACEAE

*Acanthorrhynchium papillatum* (Harv.) M. Fleisch. **Emr** (750 m) **MO**  
*Acroporium megasporum* (Duby) M. Fleisch. **Af-am** (1050-2050 m) **BOL**  
*Brittonodoxa subpinnata* (Brid.) W.R. Buck, P.E.A.S. Câmara & Carv.-Silva **Pan** (na) **MO**



*Macrohymenium acidodon* (Mont.) Dozy & Molk. **Afr** (1250-2050 m) **BOL**

*Macrohymenium mitratum* var. *strictum* (Bosch & Sande Lac.) B.C. Tan, T.J. Kop. & D.H. Norris. **Pal** (na) **NY**

*Radulina borbonica* (Bel.) W.R. Buck **Pal** (450-1050 m) **BOL**

*Rhaphidorrhynchium rubricaule* (Besch.) Broth. **Emr** (2050 m) **PC**

*Sematophyllum crassiusculum* (Brid.) Broth. **Emr** (250-650 m) **BOL**

*Sematophyllum schimperii* (Besch. ex Paris) Broth. **Afr** (1650 m) **PC**

*Sematophyllum sinuosulum* (Besch.) Broth. **Afr** (1250-1650 m) **BOL**

*Taxithelium lindbergii* (A. Jaeger) Renauld & Cardot **Pan** (850-1000 m) **MO**

*Trichosteleum debettei* var. *laevisetum* Cardot **End** (450-1650 m) **BOL**

*Trichosteleum pervilleanum* (Schimp. ex Müll. Hal. & Geh.) W.R. Buck **Afr** (250 m) **BOL**

#### SPHAGNACEAE

*Sphagnum palustre* L. **Af-am** (330-1100 m) **PC**

*Sphagnum violascens* Müll. Hal. **Pal** (na) **PC**

*Sphagnum* sp. **na** (1050-1450 m) **BOL**

#### STEREOPHYLLACEAE

*Entodontopsis nitens* (Mitt.) W.R. Buck & Ireland **Afr-am** (na) **MO**

#### THUIDIACEAE

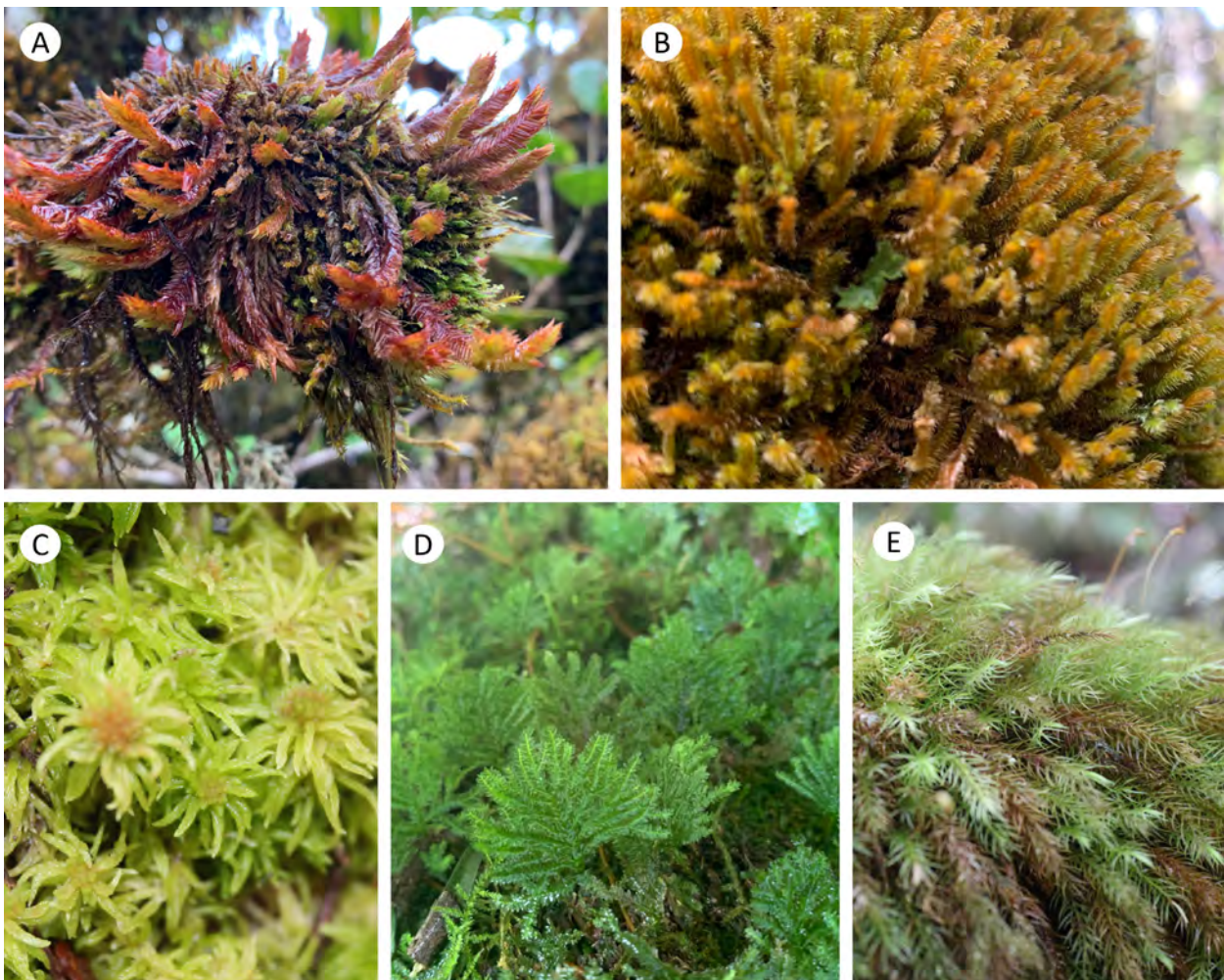
*Thuidium assimile* (Mitt.) A. Jaeger **Pal** (650 m) **PC**

#### TRACHYPODACEAE

*Trachypodopsis serrulata* (P. Beauv.) M. Fleisch. **Pan** (1050 m) **MO**

#### Phytogeographic affinities of the bryophytes collected in the Parc National de Marojej

Eight major phytogeographic patterns were recognized for the bryophytes collected from the



**Figure 2.** Common species of mosses and liverworts. **A)** *Pleurozia gigantea* (F. Weber) Lindb., **B)** *Herbertus dicranus* (Taylor ex Gottsche *et al.*) Trevis., **C)** *Sphagnum* sp., **D)** *Hypopterygium tamarisci* (Sw.) Brid. ex Müll. Hal, and **E)** *Pyrrhobryum spiniforme* (Hedw.) Mitt. (All photos by Lovanomenjanahary Marline.)

Parc National de Marojejy (Table 1): endemic to the Malagasy Region (sub-endemic) (13%); endemic to Madagascar (11%); African (40%); Paleotropical (10.7%); Panropical (10.7%); African-American (6.8%); African-Asian (< 1%); and Cosmopolitan (2.3%).

## Discussion

The present work enriches working knowledge on the bryophyte flora of the Parc National de Marojejy. This checklist reports 364 species and infraspecific taxa, including 40 (11%) that are endemic to Madagascar. This is a much higher number as compared to other massifs, such as Manongarivo, where Pócs and Geissler (2002) reported 176 species and infraspecific taxa from the massif, with a similarity of 42%, 30%, and 17% respectively, for families, genera, and species from Marojejy. However, the percentage of endemic taxa found at Manongarivo was much higher compared to Marojejy (18% vs. 11%). The most dominant families in the Parc National de Marojejy are Lejeuneaceae (liverwort) and Dicranaceae (moss), which are globally diverse on island massifs in the southwestern Indian Ocean (Pócs & Geissler, 2002; Ah-Peng *et al.*, 2012).

Compared to other spore dispersed plant groups such as pteridophytes, which includes 239 recorded species on Marojejy (Rakotondrainibe, 2000), the species richness of bryophytes is higher. However, the level of endemism is much higher for pteridophytes (43%). Although these two groups are both dispersed by spores (transported by wind), their dispersal capacities are different: bryophytes have a smaller spore size that allows them to have a wider dispersal range (Zanten & Pócs, 1981).

The most recent checklist of bryophytes from Madagascar reports 766 species of moss, 443 species of liverworts and 5 species of hornworts (Marline *et al.*, 2022b). In this paper, liverworts (212 species and infraspecific taxa) are more diverse than mosses (152 species and infraspecific taxa), which is the case on other Old World islands with undisturbed rainforests (Aranda *et al.*, 2014). Bryophytes listed in this paper are mostly based on the work of Marline *et al.* (2020), which focused on the epiphytic microhabitat where liverworts are generally more diverse than mosses (Cornelissen & Gradstein, 1990; Gradstein *et al.*, 2001; Acebey *et al.*, 2003; Monica *et al.*, 2022). Further work on the ground-dwelling, epiphyllous, lignicolous microhabitats and the unknown canopy community is needed to better understand the true diversity of Marojejy's bryoflora.

## Summary conclusion

We present a non-exhaustive list of the bryophytes of the Parc National de Marojejy. To date, 364 species and infraspecific taxa (29% of bryophyte species of Madagascar) are reported from the Marojejy Massif. Liverworts are the most diverse comprising 22 families, 59 genera, and 212 species and infraspecific taxa. Moss comprises 30 families, 65 genera and 152 species and infraspecific taxa. The recorded species are mostly African with a large number of endemics to Madagascar and to the Malagasy region (sub-endemic), illustrating the uniqueness of these species' assemblages on the Marojejy Massif. This annotated list illustrates mainly the epiphytic community, it will be greatly completed by further studies on the ground-dwelling, epiphyllous, rupicolous and canopy communities. Much work is needed to complete our knowledge of the bryophyte flora of Madagascar. Identification and monitoring tools need to be developed to accelerate the knowledge of this poorly known flora.

## Acknowledgements

The authors are grateful to the Fondation pour la recherche sur la biodiversité, FEDER POE 3.21, ANR (MOVECLIM project) for financial support during the 2009 expedition (BRYOLAT project). T. Pócs and his companions are grateful to the National Geographic Society (NGS 4233-89) for supporting the 1990 expedition. Marline's further expeditions in Marojejy were funded by the International Foundation for Sciences (IFS, IFS-3388F589) and National Geographic Society (NGS-72178R-20) and were supported by the Association Vahatra. The authors wish to acknowledge Jacques Bardat, Min Chuah-Petiot, and Jürgen Kluge for their participation during the 2009 fieldwork and their help in curating the specimens, Steven M. Goodman for the improvement of the quality of the manuscript. We are grateful to the Ministère de l'Environnement et du Développement Durable (MEDD) for the issuing of collecting and export permits (No 253/09/MEF/SG/DGF/DCBSAP/SLRSE and N°357/21/MEDD/SG/DGGE/DAPRNE/SCBE.Re).

## References

- Acebey, A., Gradstein, S. R. & Krömer, T. 2003. Species richness and habitat diversification of bryophytes in submontane rain forest and fallows of Bolivia. *Journal of Tropical Ecology*, 19 (1): 9-18.
- Ah-Peng, C., Chuah-Petiot, M., Descamps-Julien, B., Bardat, J., Stamenoff, P. & Strasberg, D. 2007.



- Bryophyte diversity and distribution along an altitudinal gradient on a lava flow in La Réunion. *Diversity and Distributions*, 13 (5): 654-662.
- Ah-Peng, C., Wilding, N., Kluge, J., Descamps-Julien, B., Bardat, J., Chuah-Petiot, M., Strasberg, D. & Hedderson, T. A. J. 2012.** Bryophyte diversity and range size distribution along two altitudinal gradients: Continent vs. island. *Acta Oecologica*, 42: 58-65.
- Ah-Peng, C., Cardoso, A. W., Flores, O., West, A., Wilding, N., Strasberg, D. & Hedderson, T. A. 2017.** The role of epiphytic bryophytes in interception, storage, and the regulated release of atmospheric moisture in a tropical montane cloud forest. *Journal of Hydrology*, 548: 665-673.
- Aranda, S. C., Gabriel, R., Borges P. A. V., Santos A. M. C., de Azevedo E. B., Patiño, J., Hortal, J. & Lobo, J. M. 2014.** Geographical, temporal and environmental determinants of bryophyte species richness in the Macaronesian Islands. *PLoS ONE*, 9 (7): e101786.
- Brinda, J. C. & Atwood, J. J. (eds.) 2023.** The Bryophyte Nomenclator. Retrieved April 27, 2023 from <http://www.bryonames.org/>
- Cornelissen, J. H. C. & Gradstein, S. R. 1990.** On the occurrence of bryophytes and macrolichens in different lowland rainforest types at Mabura Hill, Guyana. *Tropical Bryology*, 3: 29-35.
- Crandall-Stotler, B., Stotler, R. E. & Long, D. G. 2009.** Phylogeny and classification of the Marchantiophyta. *Edinburgh Journal of Botany*, 66 (1): 155-198.
- Gabriel, R., Coelho, M. M. C., Henriques, D. S. G., Borges, P.A.V., Elias, R.B., Kluge, J. & Ah-Peng, C. 2014.** Long-term monitoring across elevational gradients to assess ecological hypothesis: A description of standardized sampling methods in oceanic islands and first results. *Arquipelago-Life and Marine Sciences*, 31: 45-67.
- Garreau, J.-M. & Manantsara, A. 2003.** The protected-area complex of the Parc National de Marojejy and Réserve Spéciale d'Anjanaharibe Sud. In *The natural history of Madagascar*, eds. S. M. Goodman & J. P. Benstead, pp. 1451-1458. The University of Chicago Press, Chicago.
- GBIF.org (March 2023).** GBIF Occurrence Download <https://doi.org/10.15468/dl.pcgqs3>
- Goffinet, B., Buck, W. R. & Shaw, A. J. 2009.** Morphology and classification of the Bryophyta. In *Bryophytes biology*, eds. B. Goffinet & A. J. Shaw, pp. 55-138. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom.
- Goodman, S. M. 2000.** Description of the Parc National de Marojejy, Madagascar, and the 1996 biological inventory of the reserve. In A floral and faunal inventory of the Parc National de Marojejy, Madagascar: With reference to elevation variation, ed. S. M. Goodman. *Fieldiana: Zoology*, new series, 97: 1-18.
- Gradstein, S. R., Griffin, D., Morales, M. I. & Nadkarni, N. M. 2001.** Diversity and habitat of mosses and liverworts in the cloud forest on Monteverde, Costa Rica. *Caldasia*, 23 (1): 203-212.
- Gradstein S. R. & Reeb C. 2022.** The genus *Plagiochila* (Dumort.) Dumort. (Marchantiophyta) in Madagascar. *Cryptogamie, Bryologie* 43 (5): 65-106.
- Grolle, R. 1974.** Eine neue *Taxilejeunea* aus Madagascar und Réunion. *Journal of Bryology*, 8: 93-96.
- Grolle, R. 1984.** Miscellanea Hepaticologica 221-230. *Journal of the Hattori Botanical Laboratory*, 55: 501-511.
- Grolle, R. 1985.** Zur Kenntnis der Lebermoosgattung *Otolejeunea*. *Haussnechtia* 2: 45-56.
- Jones, E. W. 1992.** African Hepatics XLII. *Radula marojezica* E.W. Jones, a new species from Madagascar. *Journal of Bryology*, 17: 307-311.
- La Farge, C. 2002a.** *Leucoloma* II: A revision of *Leucoloma* series *Holomitrioidea* (Dicranaceae). *Bryologist*, 105: 591-605.
- La Farge, C. 2002b.** *Leucoloma* III: A species synopsis: typification, synonymy and excluded names. *Bryologist*, 105: 606-624.
- Madagascar Catalogue. 2023.** Catalogue of the plants of Madagascar. Missouri Botanical Garden, St. Louis & Antananarivo. [<https://tropicos.org/Project/Madagascar>]
- Marline, L. 2018.** Diversity and biogeography of Madagascan bryophytes with an analysis of taxic and functional diversity along an elevational gradient in Marojejy National Park. PhD Thesis, Department of Biological Sciences, University of Cape Town, Cape Town.
- Marline, L., Andriamiarisoa, R. L., Bardat, J., Chuah-Petiot, M., Hedderson, T. A. J., Reeb, C., Strasberg, D., Wilding, N. & Ah-Peng, C. 2012.** Checklist of the bryophytes of Madagascar. *Cryptogamie Bryologie*, 33 (3): 199-255.
- Marline, L., Ah-Peng, C. & Hedderson, T. A. J. 2020.** Epiphytic bryophyte diversity and range distributions along an elevational gradient in Marojejy, Madagascar. *Biotropica*, 52 (5): 616-626.
- Marline, L., Ah-Peng, C. & Hedderson, T. A. J. 2022a.** Bryophyte diversity, endemism, and phytogeography. In *The new natural history of Madagascar*, ed. S. M. Goodman, pp. 510-520. Princeton University Press, Princeton.
- Marline, L., Ah-Peng, C. & Hedderson, T. A. J. 2022b.** Checklist of the bryophytes of Madagascar. In *The new natural history of Madagascar*, ed. S. M. Goodman, pp. 521-537. Princeton University Press, Princeton.
- Messmer, M., Rakotomalaza, P. J. & Gautier, L. 2000.** Structure and floristic composition of the vegetation 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: 41-104.
- Monica, B. B., Gradstein, S. R., Guiérot, L., Léon-Yanez, L., Bendix, J. & Bader, M. Y. 2022.** Diversity patterns of epiphytic bryophytes across spatial scales: Species-rich crowns and beta-diverse trunks. *Biotropica*, 54: 893-905.



- Morris, J. L., Puttick, M. N., Clark, J. W., Edwards, D., Kenrick, P., Pressel, S., Wellman, C. H., Yang, Z., Schneider, H. & Donoghue, P. C. J. 2018.** The timescale of early land plant evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 115: E2274-E2283.
- Pócs, T. 2021.** The African species of *Drepanolejeunea vesiculosa* group with description of *Drepanolejeunea vanderpoorteni* spec. nova (Jungermanniopsida) from Madagascar. *Acta Botanica Hungarica*, 63 (1-2): 195-212.
- Pócs, T. & Geissler, P. 2002.** The bryophytes collected in the 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: 41-76.
- Pócs, T. & Váňa, J. 2015.** East African Bryophytes XXX. New liverwort and hornwort records. *Acta Biologica Plantarum Agriensis*, 3: 3-21.
- Pócs, T. & Schäfer-Verwimp, A. 2006.** East African Bryophytes, XXIII. Three new species of *Diplasiolejeunea* (Lejeuneaceae, Jungermanniopsida) from Madagascar *Cryptogamie, Bryologie*, 27 (4): 439-452.
- Rakotondrainibe, F. 2000.** Pteridophyte diversity patterns along an elevation gradient in the Parc National de Marojejy. 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: 19-40.
- Tahinarivony, J. A. 2023.** 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. Raheirilalao. *Malagasy Nature*, 17: 102-135.
- Thiers, B. 2010** - (and continuously updated). Index Herbariorum: A global directory of public herbaria and associated staff. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. <http://sweetgum.nybg.org/ih/>.
- Tropicos.org.** Missouri Botanical Garden. 28 Mar 2023 <<https://tropicos.org>>
- Zanten, B. O. V. & Pócs, T. 1981.** Distribution and dispersal of bryophytes. *Advances in Bryology*, 1: 479-562.

# Typologie des habitats en fonction du gradient altitudinal : Cas du Parc National de Marojejy

**Jacquis A. Tahinarivony**

Association Famelona, BP 5147, Antananarivo 101,  
Madagascar

E-mail : jacquis.tahinarivony@famelona.mg,  
andonahary@yahoo.fr

## Résumé

La reprise de l'investigation menée en 1996 a permis de décrire l'état actuel de la végétation naturelle, et de mesurer l'évolution des indicateurs biologiques de la flore et de la végétation du Parc National de Marojejy. L'analyse des données issues des dix relevés linéaires et neuf relevés de surface attestent la diminution de la hauteur des arbres et le diamètre à hauteur de poitrine lorsqu'on monte en altitude. La forêt dense humide sempervirente de basse altitude a le potentiel en bois le plus élevé même si celle de moyenne altitude est la plus riche en individus à dhp supérieur ou égal à 10 cm. Les forêts des versants sont les plus riches et diversifiées que celles des crêtes ou des plateaux. La diversité de Shannon peut varier de 3,2 à 3,6 dans la basse altitude et de 3,2 à 3,9 en moyenne altitude. Les résultats de cette étude corroborent la description de Messmer *et al.* (2000) sur la variation altitudinale des caractéristiques de la flore et de la végétation du Marojejy, et les analyses comparatives des données collectées en 1996 et 2021 amènent à conclure sur le maintien de la qualité des habitats dans les cinq sites d'études. Cependant, ces informations ne sont pas suffisantes pour conclure sur l'état de conservation de l'ensemble du Parc, mais permettent en tout cas de comprendre la capacité de résilience de la flore et de la végétation pendant ces 25 dernières années des milieux échantillonnés.

**Mots clés :** relevé, types de végétation, gradient altitudinal, Marojejy

## Extended abstract

The Parc National de Marojejy is among Madagascar's protected areas that has been the subject of detailed studies of altitudinal variation of its biota. Herein we report on a vegetational study conducted at five sites between 450 and 1880 m in 2021 and which follows the same sites and field techniques as a parallel

study in 1996. In 2021, a total of 10 linear transect samples and nine 0.1 ha temporary plots were conducted to provide qualitative and quantitative data of habitats in the five altitudinal zones and to measure possible differences since the 1996 field research, a period of 25 years. Reference collections were made associated with the different transects and plots, as well as general collections. The physiognomic and floristic differences of each natural vegetation type are associated with the Marojejy Massif's considerable topographic variation and aspects such as slope and soil depth. The descriptive data of each forest vegetation type, including lowland and medium altitude moist evergreen forest and ericoid montane thickets show that the primary characteristics of the forest remain intact. The tallest forest, up to 30 m, occurs in the lowland areas at around 450 m. The highest density of trees was found in the medium altitude moist evergreen forest with a density of 120 to 140 individuals per 0.1 ha. This same zone has a high floral diversity and associated by the relative importance of epiphyte and herbaceous plants. Further, within this same zone, species richness are more diverse on slopes than on ridges.

The different habitat and vegetational parameters measured in 2021 and within the five altitudinal sites corroborate these aspects given by Messmer *et al.* (2000) based on the 1996 survey and confirmed that the integrity of the ecosystems of the protected area. However, as this work was conducted only along the eastern slopes of the Marojejy Massif, the state of other areas of the park it is not possible to evaluate, and underlines the importance of a spatial and landscape approaches to document the evolution of the habitat quality in the Parc National de Marojejy.

**Keywords:** linear sample, altitudinal transect, forest types, Marojejy

## Introduction

La description de la végétation du Marojejy, dans la partie Nord-est de Madagascar, a été initiée principalement par Humbert (1955a), et suivie par plusieurs botanistes et forestiers. En matière de caractérisation des habitats, l'effet de l'altitude et de la topographie sur la distribution des espèces, la diversité biologique et la physionomie de la

végétation ont été abordées de manière détaillée par Messmer *et al.* (2000), grâce à l'utilisation de la méthode de relevé de Gautier *et al.* (1994). Par conséquent, la monographie (Goodman, 2000) a été considérée comme référence pour décrire le Parc National de Marojejy ainsi que ses composantes biologiques, notamment la faune et la flore. La végétation naturelle a été étudiée grâce aux mesures des descripteurs biologiques permettant d'apprécier la qualité des habitats comme les indices de diversité et les paramètres structuraux. Dans ce sens, la reproduction de l'étude et les approches adoptées en 1996 seraient ainsi un des meilleurs moyens pour mettre à jour les données biologiques de la zone.

Pour ces différentes raisons, la présente étude cherche à définir l'état actuel des habitats du parc, notamment à travers la description des données de la flore et de la végétation, tout en reprenant les mêmes approches que celles de Messmer *et al.* (2000). En effet, les mêmes sites ont été choisis ainsi que les méthodes de collecte et de traitement des données, dans le but de mettre en évidence l'évolution des données biologiques au terme de ces 25 dernières années. Dans les conditions idéales ou si l'intégrité biologique est maintenue, les habitats du Marojejy ont préservé ses caractéristiques climatiques, et les états des lieux observés en 2021 restent similaires à ceux décrits par Gautier (2018). Ainsi, les objectifs spécifiques sont d'améliorer le niveau de connaissance sur la flore et la végétation du Marojejy, d'actualiser les données biologiques, d'évaluer le niveau de résilience des écosystèmes, de décrire l'état de conservation par l'analyse des données de menaces et pressions avant de formuler des recommandations pour renforcer la protection et la valorisation des ressources naturelles du Parc.

## Matériels et méthodes

### Choix des sites

Les sites d'étude (Figure 1) choisis lors de l'investigation en 1996 sont maintenus, pour assurer l'uniformité des protocoles, tout en permettant d'identifier et d'évaluer les éventuels changements des composantes de l'écosystème (voir Goodman *et al.*, 2023, ici pour plus de détails).

Le principal critère d'échantillonnage est le gradient altitudinal. Il a permis de définir cinq sites (Tableau 1 et Figure 2) dont les trois premiers sont connus sous d'autres noms ou terminologies écotouristiques, à savoir Camp Mantella (480 m ou Camp 1), Camp Marojejya (750 m ou Camp 2) et Camp Simpona (1300 m ou Camp 3). Les deux derniers ou les Camp 4 (1550 m) et Camp 5 (1880 m) se trouvent à l'écart du circuit touristique principal et sont destinés principalement aux chercheurs.

Au sein de chaque site, le niveau topographique a été pris en compte pour décrire les différents types d'habitats et de mettre en évidence l'influence des facteurs écologiques sur la composition floristique et la physiologie de la végétation. Ainsi, les données stationnelles des relevés de Messmer *et al.* (2000) sont prises en compte et la méthode de Gautier *et al.* (1994) a été reproduite pour étudier la flore et la végétation.

La répartition des relevés le long du gradient altitudinal et au sein des sites est donnée dans le Tableau 1, montrant que cinq relevés sont étudiés pour décrire la forêt dense humide sempervirente de basse altitude (Figure 3) dont trois sont caractéristiques du Site 2 à 750 m (Figure 4). La caractérisation de la forêt de moyenne altitude est basée sur l'analyse des deux relevés de versants et deux sur crêtes, répartis entre 1226 à 1571 m d'altitude (Figure 5). Le Site 5, est étudié grâce à un relevé, mis en place dans une formation de fourré (Figure 6). Les prairies ne sont pas représentées, conformément aux approches adoptées par l'équipe de 1996.

**Tableau 1.** Description des relevés de végétation dans le Parc National de Marojejy.

| Site   | Nom du relevé | Altitude (m) | Niveau topographique | Type de forêt   |
|--------|---------------|--------------|----------------------|---|
| Site 1 | R1            | 511          | Versant              | Forêt dense humide sempervirente de basse altitude.   |
|        | R2            | 618          | Plateau              |   |
| Site 2 | R3            | 732          | Versant              |   |
|        | R4            | 765          | Crête                |   |
|        | R5            | 712          | Plateau              |   |
| Site 3 | R6            | 1294         | Versant              | Forêt dense humide sempervirente de moyenne altitude. |
|        | R7            | 1226         | Crête                |   |
| Site 4 | R8            | 1531         | Versant              |   |
|        | R9            | 1571         | Crête                |   |
| Site 5 | R10           | 1718         | Versant              | Fourré éricoïde de montagne.                          |



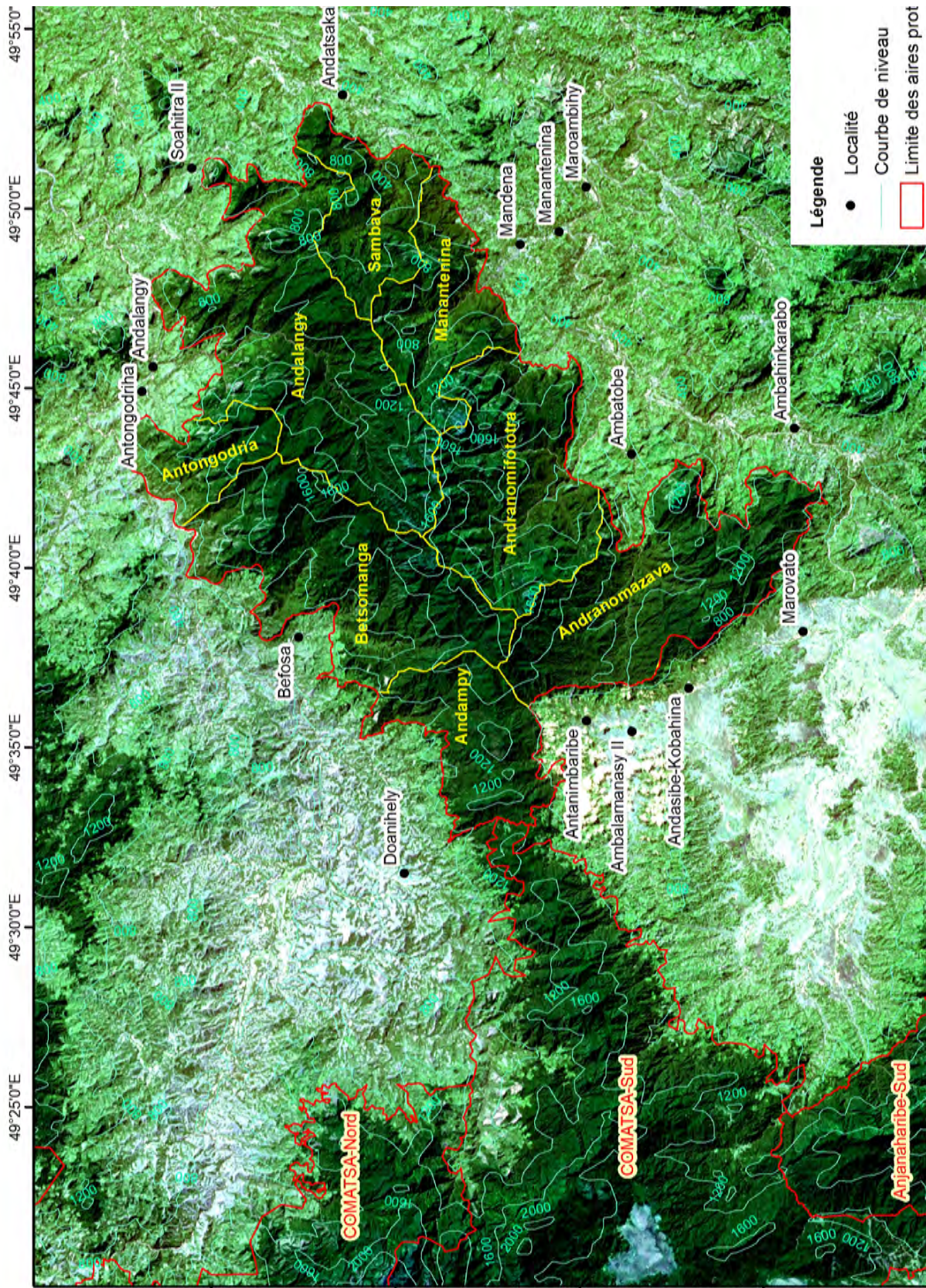
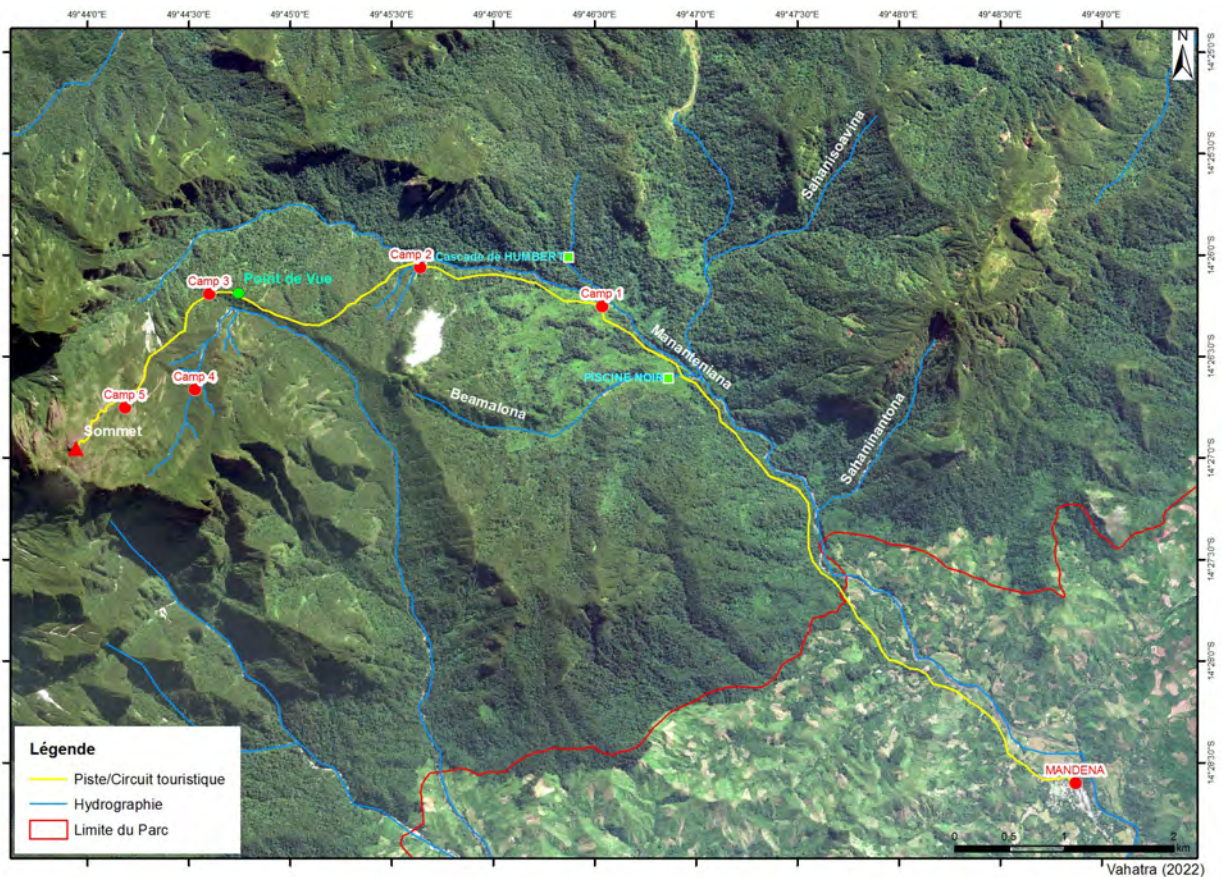


Figure 1. Vue d'ensemble sur le Parc National de Marojeiy, site d'études et les environs.





**Figure 2.** Localisation des sites d'études dans le Parc National de Marojejy par rapport aux infrastructures touristiques du parc.

### Relevé linéaire

Dans une unité de végétation jugée homogène, une ligne de 100 m de long et d'azimut fixe a été installée. Le long de cette ligne et au niveau de chaque point de lecture, soit tous les mètres, le travail consiste à recenser tous les points de contact entre la masse végétale et le vertical. La hauteur de contact a été mesurée grâce à un jalon gradué de 8 m, puis estimée avec des mesures de calage au clinomètre. Pour chaque contact, les paramètres mesurés sont la hauteur et le nom de la plante. Les plantes non identifiées sur place ont été récoltées, étiquetées, pressées et séchées pour être ensuite déterminées dans les herbiers de TEF (FOFIFA Ambatobe, Antananarivo) ou et TAN (PBZT Tsimbazaza, Antananarivo).

### Relevé de surface

Un relevé de surface de 0,1 ha a été utilisé pour décrire les données dendrométriques de la végétation. Il s'agit d'une parcelle de 10 x 100 m, traversée au milieu de sa longueur par la ligne de relevé linéaire. La parcelle est subdivisée en 10 placettes de 10 x 10 m pour faciliter le recensement

des individus semenciers ou à diamètre à hauteur de poitrine (dhp) supérieur ou égale à 10 cm. Pour chaque individu semencier, les paramètres mesurés sont le dhp, la hauteur du fût, la hauteur maximale et le nom de la plante. Un herbier a été pressé pour les spécimens non identifiés sur place.

### Analyse des données

#### *Données issues du relevé linéaire*

##### *Profil de végétation*

Le profil de végétation a été établi à partir des données de contact entre les masses végétales et le vertical le long de la ligne de relevé. Il permet de visionner la structure verticale de la végétation et la disposition des différentes strates. C'est également une manière d'afficher sur le plan vertical la répartition ou la disposition des taxa caractéristiques de la végétation grâce à l'utilisation des symboles distinctifs.

##### *Distribution verticale de la végétation*

Les données de profil de végétation peuvent être présentées sous forme d'un diagramme horizontal pour décrire l'occurrence de la végétation et par



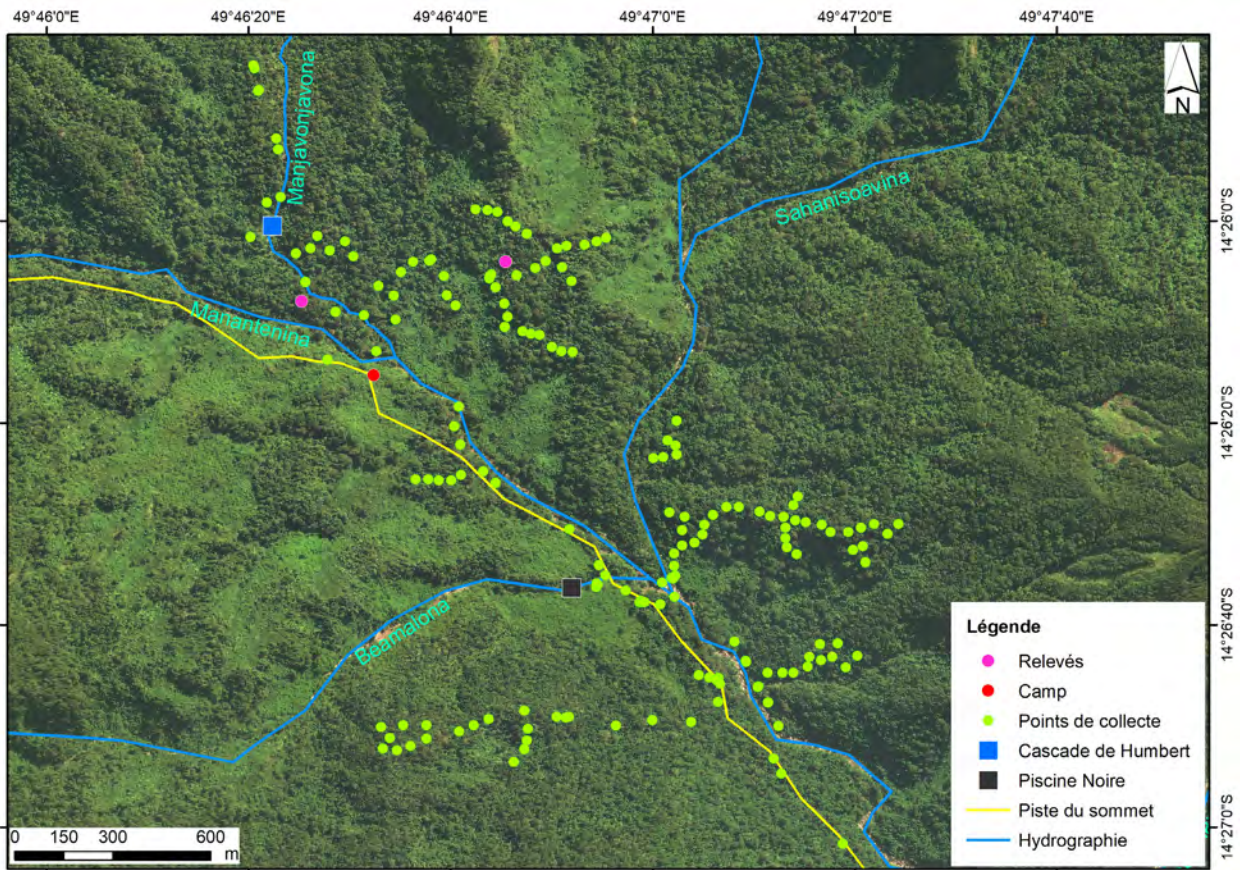


Figure 3. Localisation des relevés de végétation du Site 1 à 480 m dans le Parc National de Marojejy.

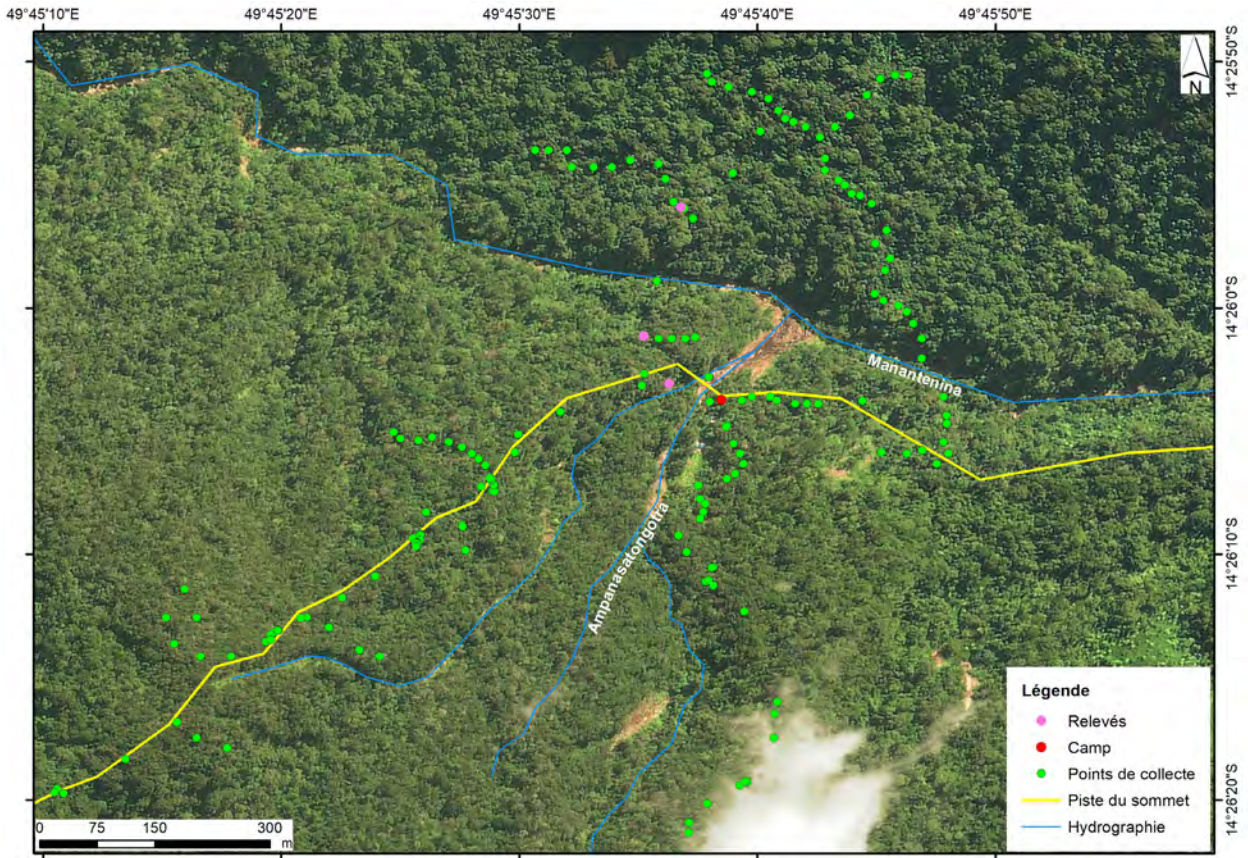


Figure 4. Localisation des relevés de végétation du Site 2 à 750 m dans le Parc National de Marojejy.



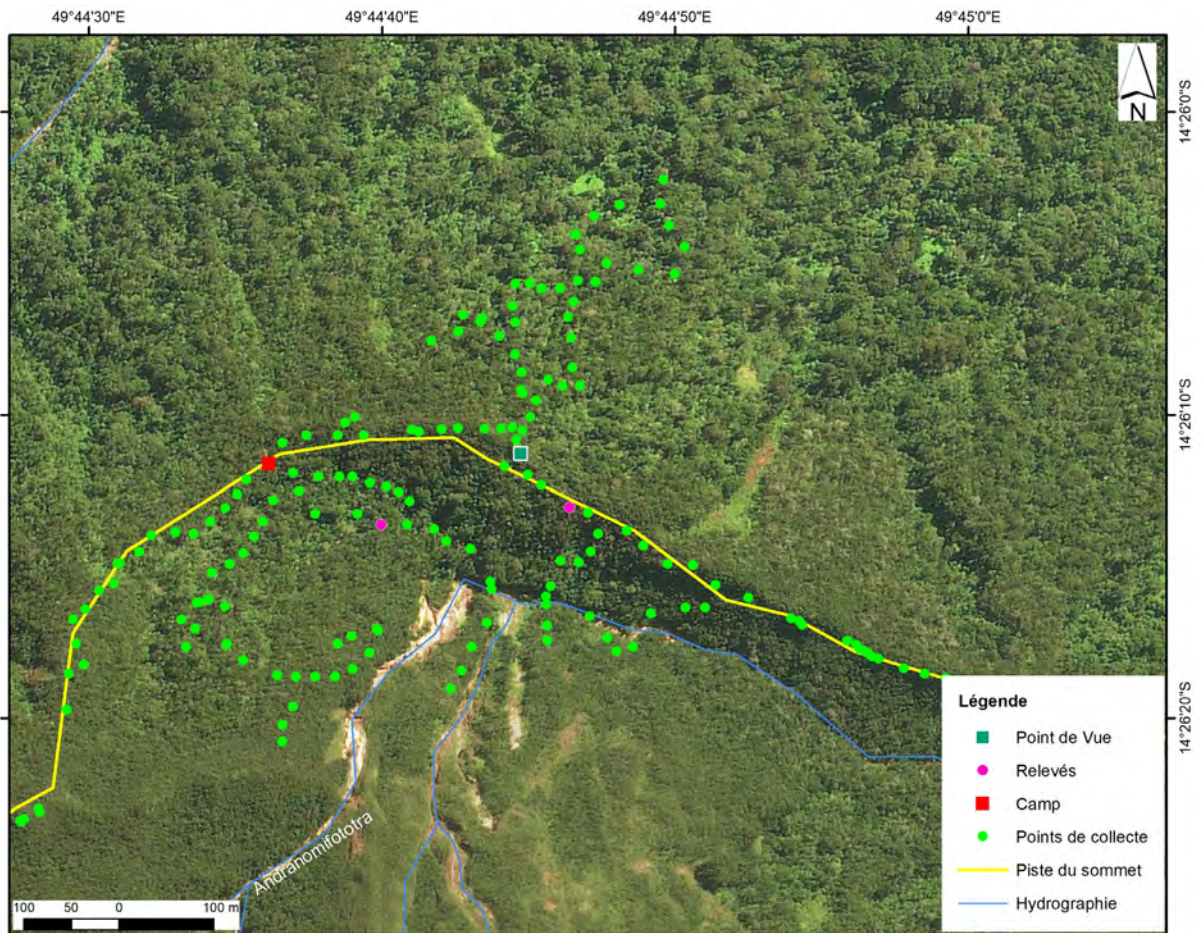


Figure 5. Localisation des relevés de végétation du Site 3 à 1300 m dans le Parc National de Marojejy.

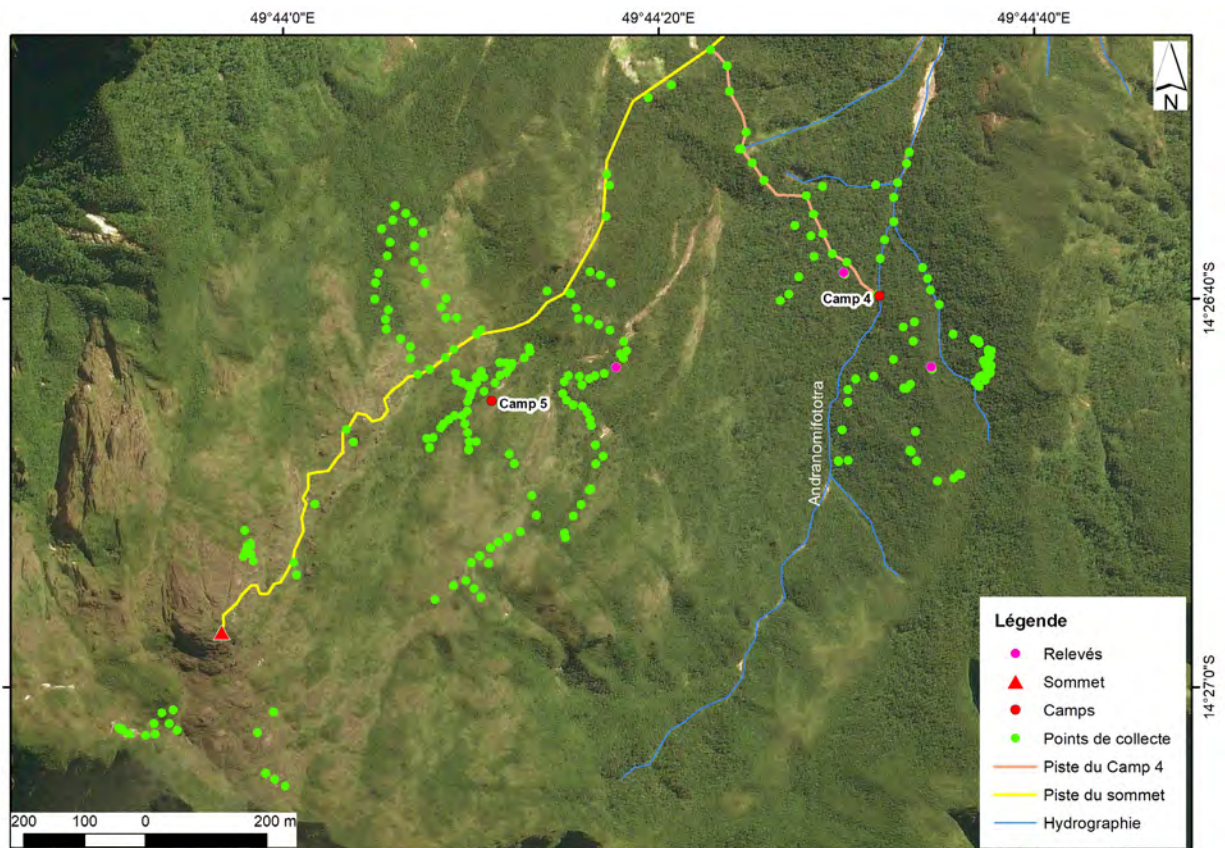


Figure 6. Localisation des relevés de végétation du Site 4 à 1550 m et du Site 5 à 1880 m dans le Parc National de Marojejy.



classe ou Intervalle de Hauteur (IDH). Pour ces raisons, les six classes d'IDH d'Emberger *et al.* (1968) ont été adoptées et le taux de recouvrement a été calculé.

#### *Indice de saturation*

L'indice de saturation est obtenu par le rapport entre le nombre de contacts et le nombre total d'individus d'un relevé (Tahinarivony, 2016). Il informe sur la typologie de la formation et l'architecture des individus qui la constituent. L'indice est égal à 1, si chaque individu n'a touché qu'une seule fois le vertical, et sous-entend que la formation est jeune ou du type secondaire. Par contre, sa valeur est grande quand la formation présente un certain nombre d'individus dominants ou à large diamètre du houppier, comme le cas des forêts primaires ou quasi intactes.

#### *Recouvrement des espèces*

Le recouvrement d'une espèce a permis de montrer son importance au sein des différentes strates de la formation. Ce recouvrement est l'équivalent du pourcentage de points à la verticale duquel une espèce est présente. Il est aussi influencé par le nombre d'individus qui représentent l'espèce. En effet, ce niveau de dépendance sépare les espèces dominantes de celles qui sont abondantes de par le nombre total d'individus d'une espèce et l'effectif total du nombre de contacts pour une espèce.

#### *Indice de diversité de Shannon-Weaver (H')*

L'entropie de Shannon (Shannon & Weaver, 1949) a été calculée pour mesurer la diversité floristique d'un relevé. Elle dépend principalement de la taille de l'échantillon et prend en considération la présence ou l'absence d'une espèce, l'importance de sa présence par le nombre d'individus et son recouvrement le long du relevé.

#### *Indice de similarité de Horn (Ro)*

La similarité entre deux communautés connues x et y peut être calculée grâce à l'indice Ro de Horn (1966). Il mesure les ressemblances dans la composition floristique en utilisant les informations contenues dans l'indice de diversité  $H_x$  et  $H_y$  des deux relevés. L'entropie est minimale lorsque les deux communautés sont identiques et devient maximale lorsque aucune espèce n'est partagée entre elles.

### **Données issues des relevés de surface**

#### *Aire basale*

L'aire basale est la surface terrière, qui exprime la richesse en bois de la formation. Elle peut être calculée pour chaque famille ou chaque espèce dans le but de bien décrire les caractéristiques d'une formation.

#### *Distribution des diamètres*

Le paramètre tel que le diamètre à hauteur de poitrine des semenciers est utilisé non seulement pour décrire la structure horizontale d'un habitat, mais aussi pour illustrer la variation de la physionomie en fonction des facteurs du milieu comme l'altitude ou la topographie. Pour ces raisons, neuf classes de dhp par intervalle de 10 cm sont constituées et l'histogramme de distribution des individus a été élaboré pour décrire les données dendrométriques de la végétation.

#### *Distribution des hauteurs*

La distribution des individus semenciers en fonction de leur hauteur apporte des informations supplémentaires pour la description de la physionomie d'une formation. En effet, neuf classes de hauteur sont constituées (0-5, 5-10, 10-15, 15-20, 20-25, 25-30, 30-35, 35-40 et supérieur de 40 m), et le pourcentage d'individus par classe a été calculé et présenté sous-forme d'histogramme.

#### *Indice de valeur d'importance des familles*

L'Indice de Valeur d'Importance des Familles (« Family Importance Value ») ou FIV (Mori *et al.*, 1983) a été calculé pour mettre en évidence les familles caractéristiques de chaque type d'habitat. Il regroupe à lui seul toutes les informations recueillies sur le terrain concernant les familles représentées par les semenciers. Il informe également sur l'importance floristique de chaque famille, et a été obtenu par la somme de trois facteurs représentatifs des valeurs biométriques quantitatives du relevé de surface, à savoir :

- La dominance relative.
- La densité relative du peuplement.
- La diversité relative.

#### **Indice de Valeur d'Importance des espèces**

L'Indice de Valeur d'Importance (« Importance Value Index ») ou IVI de Cottam et Curtis (1956) est l'estimation de la diversité des espèces ligneuses et

à dhp supérieur ou égal à 10 cm dans le relevé de surface. Pour chaque espèce, il informe sur le nombre d'individus, sur leur distribution dans le relevé ainsi que sur leur importance en fonction de leur surface terrière. L'indice a permis de détecter les espèces les plus importantes grâce à la somme des trois facteurs représentatifs des valeurs biométriques quantitatives, à savoir : la dominance relative, la densité relative du peuplement et la fréquence relative de chaque espèce. A noter que pour un relevé de surface, la fréquence d'une espèce est l'équivalent du nombre de placettes dans laquelle elle a été inventoriée.

### **Caractérisation des menaces et pressions**

#### **Définition des zones sensibles aux menaces anthropiques**

Des bases de données sont disponibles, permettant d'analyser et de décrire le niveau des menaces et pressions anthropiques qui pèsent sur un milieu donné. Pour le cas du Marojejy, deux images Landsat, de la scène numéro 158/070 ont été téléchargées. Elles sont datées de mars 1995 et de mai 2022, présentant une faible couverture nuageuse et une résolution de 30 x 30 m. Ces dernières ainsi que les données sur les points de feux en forêt, fournies par la plateforme Firecast ont été analysées et traitées pour localiser les zones sensibles aux menaces anthropiques. Les données observées sur le terrain, telles que les souches coupées, les pièges à lémuriers, les parcelles défrichées ou autres formes de dégradation qui ne seraient pas détectés par les satellites sont également prises en compte pour enrichir la carte des menaces et pressions (voir Tahinarivony 2023, ici pour plus les détails).

#### **Alternatives d'atténuation ou de réduction des menaces et pressions**

Des échanges ont eu lieu avec les représentants des communautés locales, les porteurs, les guides et les responsables au niveau de Madagascar National Parks-Marojejy pour discuter les enjeux de la conservation et les alternatives socio-économiques contre la dégradation des ressources naturelles. En fonction des informations obtenues et des réalités observées sur place, une analyse de synthèse a été apportée pour les transformer en un outil d'aide à la décision pour le gestionnaire et ses partenaires techniques et financiers.

## **Résultats**

### **Typologie générale de la végétation du Marojejy**

La végétation naturelle, comme définie par Gautier *et al.* (2018) est composée par des forêts denses humides sempervirentes, les fourrés éricoïdes de montagne et des prairies de montagne. Des variantes topographiques se rencontrent dans le paysage et constituent un ensemble d'écosystèmes à la fois complexe et riche en diversité. A cause des facteurs de dégradation, le paysage abrite également de la végétation modifiée, dont une grande partie se rencontre en basse altitude (inférieure à 800 m). Elle est composée principalement par :

- Les formations à bambous, dominées par des espèces naturalisées, à savoir : *Bambusa multiplex* et *Dendrocalamus strictus* (Poaceae).
- Les formations secondaires arbustives ou arborées, dominées par plusieurs groupes d'espèces, telles que :
  - Les espèces autochtones : *Aframomum angustifolium* (Zingiberaceae), *Harungana madagascariensis* (Hypericaceae) et *Trema orientalis* (Cannabaceae).
  - Les espèces introduites : *Albizia lebbek* (Fabaceae), *Clidemia hirta* (Melastomataceae) et *Hedychium coronarium* (Zingiberaceae).
  - Les espèces envahissantes : *Lantana camara* (Verbenaceae) et *Rubus apetalus* (Rosaceae).

En théorie, le processus de succession végétale serait suffisant pour garantir la régénération naturelle des forêts et l'autoréparation des habitats dégradés dans le Parc. Par contre, il est retardé voire inhibé par les bambous, ayant une structure racinaire qui s'étend sur plusieurs mètres, et de nature traçante ou leptomorpe (Isagi *et al.*, 2016).

Pour la végétation naturelle, la variation altitudinale de la physionomie de la végétation est synthétisée par la comparaison des valeurs des paramètres structuraux entre les sites, comme la hauteur, le dhp et la densité des semenciers par unité de surface (Figure 7). Une aperçue générale portée sur l'ensemble de ces informations a permis de décrire certaines caractéristiques, à savoir :

- Les forêts les plus hautes et les grands arbres dépassant 35 m de hauteur se rencontrent en basse altitude.
- La hauteur des arbres diminue lorsqu'on monte en altitude et atteint une moyenne de 4 m pour les fourrés éricoïdes de montagne.
- La densité des semenciers est plus importante en moyenne altitude pendant que le plus gros



diamètre est recensé dans la forêt de basse altitude.

- Au-dessus de 1600 m d'altitude, les grands arbres se font rares et le diamètre maximal dépasse à peine 20 cm.

La hauteur de la forêt et la densité des masses végétales s'associent pour définir les strates ou les caractéristiques des intervalles de hauteur (IDH). Le taux de recouvrement de chaque IDH forme un bon descripteur pour décrire la variation de la physionomie en fonction de l'altitude. Parmi les caractéristiques observées :

- L'IDH de 0-2 m est ouvert à peu fermé en basse altitude et devient de plus en plus dense et fermé en niveau topographique supérieur. L'élévation est corrélée avec l'abondance des herbacées et se traduit par un taux de recouvrement de 90 % vers 1531 m d'altitude (relevé R 8) et de 100 % au niveau du Site 5, représenté par le relevé R10 (1718 m d'altitude).
- L'IDH de 2-4 m est ouvert pour les forêts de basse altitude et fermé à 100 % pour les fourrés éricoïdes de montagne.
- Vers 1200 m d'altitude, l'IDH de 4-8 m présente un taux de recouvrement supérieur à 80 % et devient 60 % vers 1718 m (R10).

L'IDH 16-32 m est caractéristique de la forêt dense humide de basse altitude. Il est dominé par les grands arbres typiques du Domaine de l'Est, à savoir : *Anthostema madagascariense* (Euphorbiaceae), *Canarium* spp. (Burseraceae), *Mauloutchia* (Myristicaceae), *Sloanea rhodanta* (Elaeocarpaceae) et *Uapaca* (Phyllanthaceae). Au-dessus de 1200 m

d'altitude, l'IDH est ouvert à très ouvert, défini par un taux de recouvrement de 20 à 30 %.

### Structure verticale

#### Végétation du Site 1 (480 m)

La végétation climacique est une forêt dense humide sempervirente de basse altitude. Elle est pluristratifiée et présente une densité de 193 à 213 individus par 100 m linéaire. La forêt est plus dense au niveau des versants que sur les crêtes (Figure 8). Les taxa dominants sont *Canarium ferrugineum*, *C. longistipulatum*, *Tina thouarsiana* (Sapindaceae), *Dialium unifoliolatum* (Fabaceae), *Gambeya boiviniana* (Sapotaceae), *Mauloutchia chapelieri*, *Sloanea rhodanta* et *Uapaca littoralis*. Ces derniers sont munis de contreforts ou des racines échasses, et se font remarquer grâce à un fût droit de 20 à 30 m de hauteur et un houppier de 15 à 30 m de diamètre.

Le sous-bois est clair à assez-dense, composé par des graminées, des plantules et des fougères. Les strates moyennes sont composées par des arbustes et des jeunes arbres dont les plus caractéristiques sont *Diospyros* spp. (Ebenaceae), *Dracaena reflexa* (Asparagaceae), *Erythroxylum* spp. (Erythroxylaceae), *Trophis montana* (Moraceae) et *Oncostemum* spp. (Primulaceae). La canopée est fermée à bien fermée et se trouve entre 20 à 30 m au-dessus du sol. Les émergents dépassent 35 m de hauteur, dont *Dialium unifoliolatum*, *Sloanea rhodantha* et *Canarium* spp.

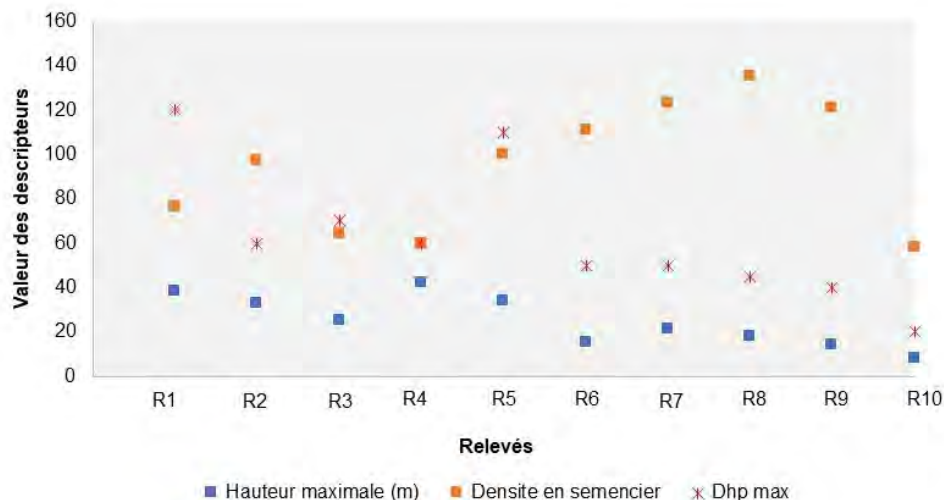
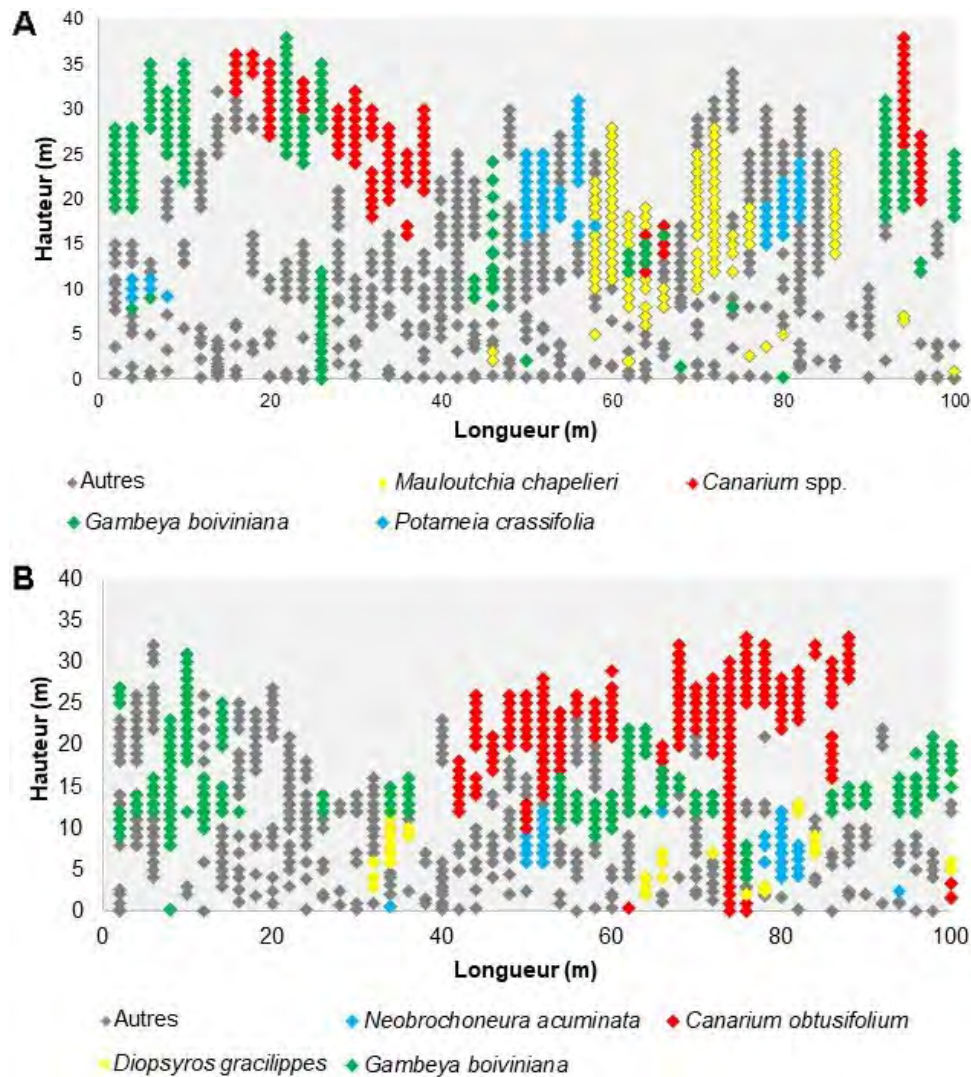


Figure 7. Variation de la typologie des forêts en fonction de l'altitude dans le Parc National de Marojejy.



**Figure 8.** Profils structuraux et dispositions des taxa caractéristiques des formations sur **A)** versant et **B)** plateau du Site 1 (480 m) dans le Parc National de Marojejy.

### Végétation du Site 2 (750 m)

La végétation est une variante de forêt dense humide sempervirente de basse altitude. Elle est haute et pluristratifiée et à canopée fermée. La densité la plus élevée mesure 211 individus par 100 m linéaire et caractérise la forêt sur plateau (R5). Son indice de saturation est d'une valeur de 1,4 ; obtenue grâce à la présence des taxa dominants tels que : *Canarium* spp., *Sarcolaena multiflora* (Sarcolaenaceae) et *Uapaca* spp. Son substrat à sol profond a permis l'installation et le développement d'un sous-bois riche en *Cyathea* (Cyatheaceae), *Dyopsis* (Arecaceae), *Pandanus* (Pandanaeae) et d'autres arbustes.

Au niveau des versants (R3), s'installe une végétation dense, dépassant 30 m de haut. Elle a une densité de 198 individus par 100 m linéaire, moins importante que celle des plateaux à cause de la pente assez forte et la présence des rochers. Son indice de saturation est de 1,39 et les taxa dominants

sont : *Cryptocarya* spp. (Lauraceae), *Dillenia triquetra* (Dilleniaceae), *Mauloutchia chapelieri* et *Sloanea rhodantha*.

Au niveau des crêtes (R4), se rencontre une végétation assez dense qui ne dépasse pas 25 m de hauteur et à sous-bois ouvert. Sa densité linéaire est de 190 individus par 100 m, pour un indice de saturation de 1,37, qui correspond à la plus faible valeur du Site 2.

L'importance de certaines espèces dans chaque type de formation est illustrée sur les profils structuraux (Figure 9). En général, le sous-bois est clair et dominé par des plantules et des monocotylédones de la famille des Arecaceae, Asparagaceae, Liliaceae, Orchidaceae, Pandanaeae et Poaceae. Les strates moyennes sont assez-denses à denses, composées par : *Diospyros*, *Dyopsis*, *Marojejya* (Arecaceae), *Noronhia* (Oleaceae) et *Vepris* (Rutaceae). La canopée se trouve entre 20 à 30 m du sol et dominée



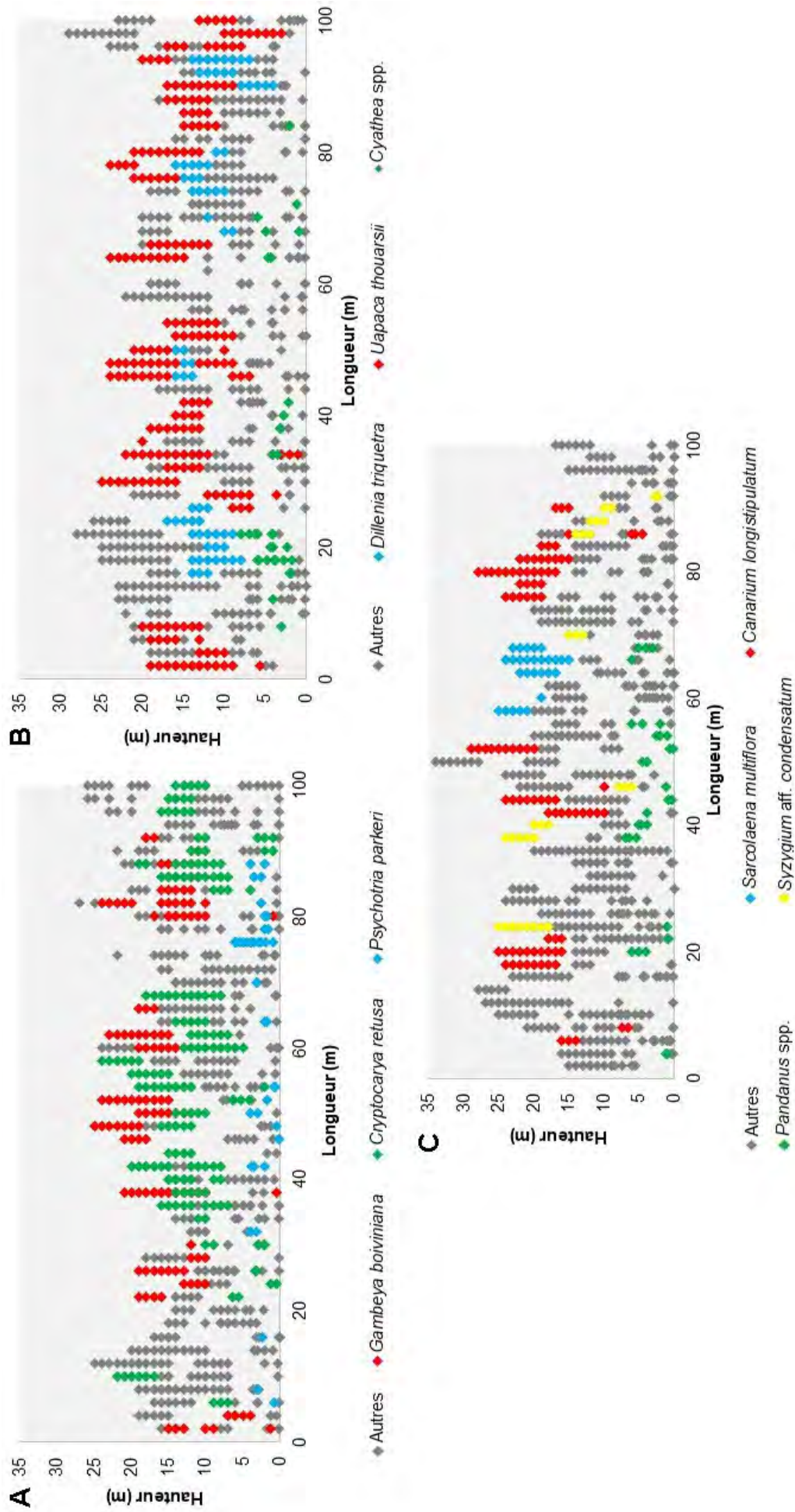
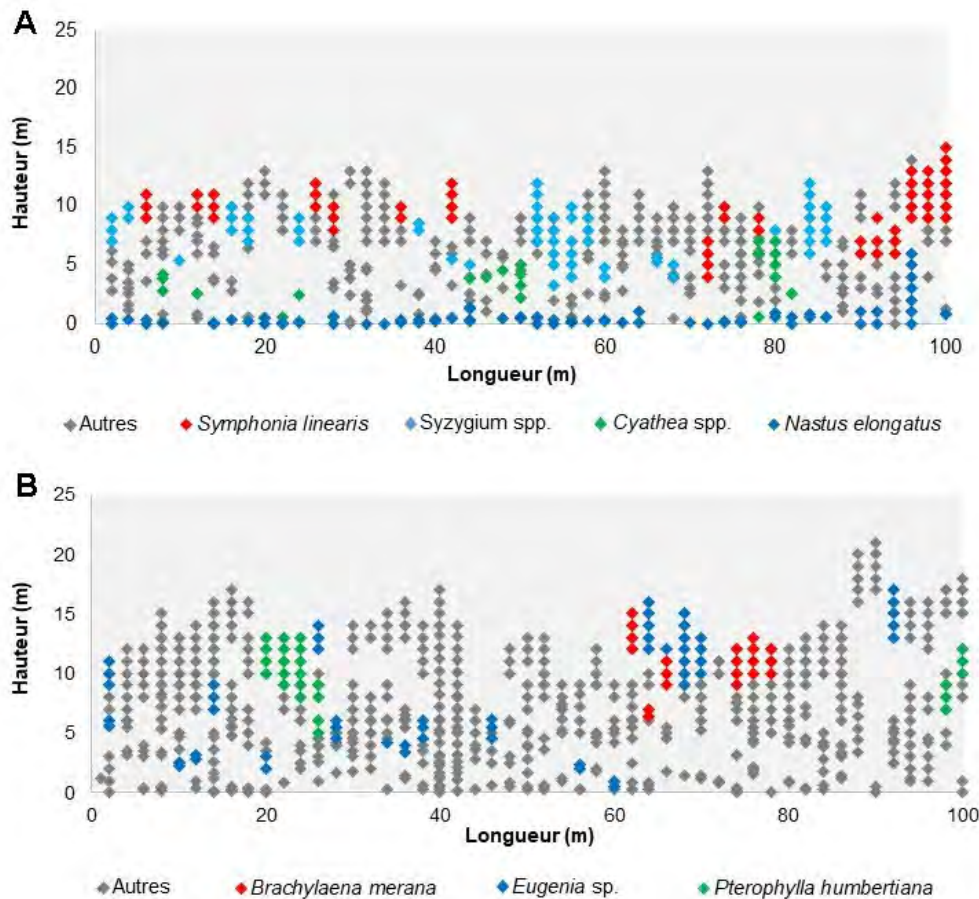


Figure 9. Types de profils structuraux et dispositions des taxa caractéristiques des formations sur **A**) versant, **B**) crête et **C**) plateau du Site 2 (750 m) dans le Parc National de Marojejy.





**Figure 10.** Types de profils structuraux et disposition des taxa caractéristiques de formations sur **A)** versant et sur **B)** crête du Site 3 (1300 m) dans le Parc National de Marojejy.

par : *Anthostema madagascariense*, *Mauloutchia humblotii* et *M. chapelierii*.

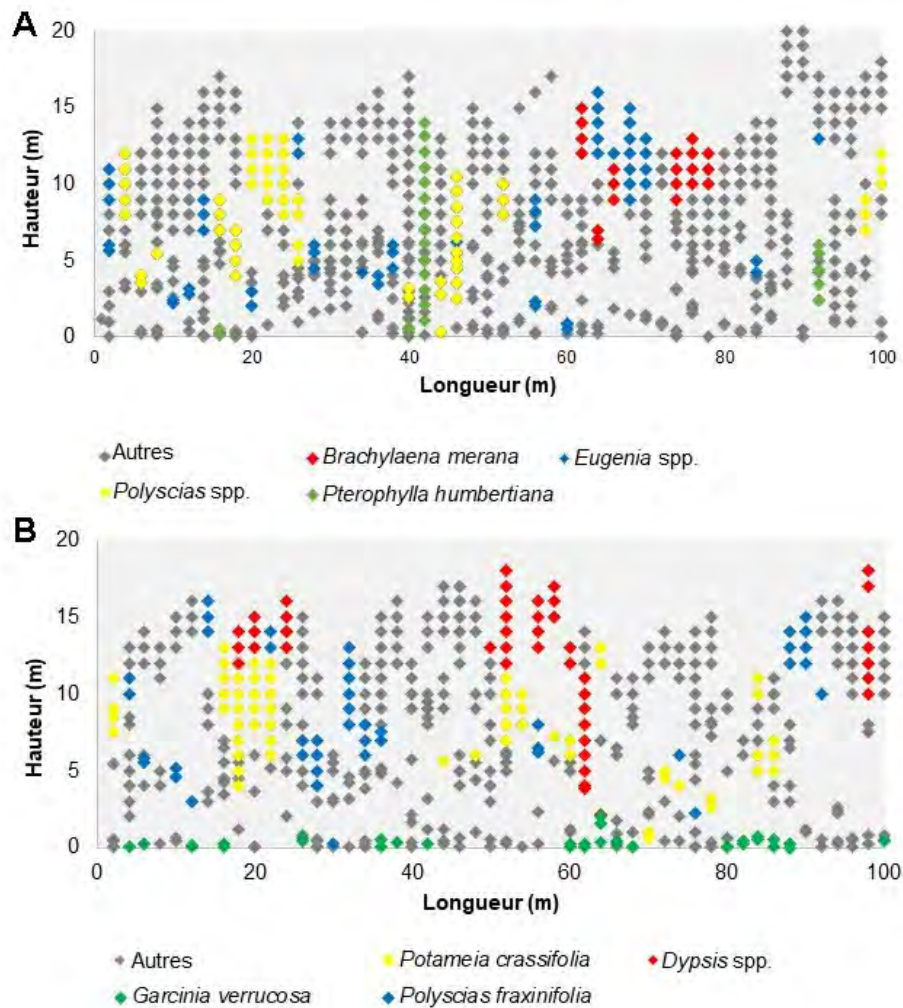
### Végétation du Site 3 (1300 m)

Ce niveau altitudinal est marqué par l'abondance des bryophytes aussi bien en hauteur qu'au niveau du sol. La végétation s'adapte aux conditions édaphiques du milieu, le relief et les facteurs climatiques, et affiche par la suite certaines caractéristiques particulières comme l'architecture tortueuse des ligneux, la réduction de la surface foliaire et la taille limitée des arbres.

La physionomie de la forêt varie entre les niveaux topographiques (Figure 10). La végétation est dense et haute dans les vallons et sur les versants à sol profond (R6), et devient de plus en plus basse au niveau topographique supérieur. Sa densité peut s'élever jusqu'à 218 individus par 100 m linéaire au niveau des versants contre 199 pour les crêtes (R7). A cause de la taille des arbres et l'abondance des arbustes, son indice de saturation est faible et ne dépasse pas 1,23.

La strate herbacée est peu fermée au niveau des crêtes (86 %) et fermée pour les forêts sur versant (92 %). Elle est riche en diversité floristique, dont les familles les plus représentées sont les Acanthaceae, les Balsaminaceae, les Bignoniaceae, les Melastomataceae et les Pandanaceae.

L'IDH de 2 à 4 m est ouverte (64 à 66 %). Au niveau des crêtes, les taxa caractéristiques sont : *Cyathea* spp., *Dichaetanthera* spp. (Melastomataceae) et *Oncostemum* spp. et *Polyscias* et *Schefflera* (Araliaceae). Pour les forêts de versant, la strate moyenne est dominée par : *Diospyros*, *Tambourissa* (Monimiaceae), et des arbustes de la famille des Clusiaceae, Euphorbiaceae, Melastomataceae et Rubiaceae. Pour ces deux niveaux topographiques, les strates supérieures sont occupées par *Cryptocarya* spp. et *Potameia* spp. (Lauraceae), *Syzygium* spp. (Myrtaceae), *Tambourissa* spp. et *Uapaca* spp. Quelques taxa caractéristiques de l'étage moyenne altitude sont également inventoriés, dont *Dillenia triquetra* et *Dilobeia thouarsii* (Proteaceae).



**Figure 11.** Profil structural et disposition des taxa caractéristiques de formations sur **A)** versant et sur **B)** crête Site 4 (1550 m) dans le Parc National de Marojejy.

### Végétation du Site 4 (1550 m)

Vers 1550 m d'altitude, le sol est mince et le substrat est rocailleux. Ces conditions du milieu sont accentuées par un relief accidenté d'une pente de 30-45 %, une faible durée d'insolation journalière, des brouillards et crachins intermittents pour favoriser d'une part, l'installation et la prolifération des bryophytes et d'autre part la réduction de la taille des arbres. Les bryophytes recouvrent le sol, enrobent les troncs d'arbres et stockent une grande quantité d'eau pour préserver une humidité permanente toute l'année. Par conséquent, la végétation observée est assez similaire à celle du Site 3 (1300 m), mais marquée par l'intensité ou l'importance de certains paramètres descriptifs :

- Une abondance remarquable d'épiphytes, dont les familles les plus représentées sont : Araliaceae, Asphodelaceae, Aspleniaceae, Melastomataceae, Orchidaceae et Piperaceae.
- Une réduction de la surface foliaire.

- Une ramification plus prononcée des arbres et la faible hauteur du fut.
- L'absence des grands arbres à fût droit et haut.

Les variantes topographiques de la formation sont mises en évidence par la caractérisation des habitats sur versant et sur plateau. Le relevé de bas-versant (R8) décrit une formation à densité linéaire de 187 individus par 100 m et un indice de saturation de 1,28. La hauteur moyenne des arbres est de 11,8 m, alors que les plus grands dépassent 20 m (Figure 11). Les familles dominantes sont : Araliaceae, Asteraceae, Monimiaceae et Myrtaceae.

La formation est composée de quatre strates et a un sous-bois fermé (92 %). La strate moyenne inférieure est ouverte (48 %), tandis que celle de la moyenne-supérieure est dense, assez fermée (80 %) et occupée par les jeunes arbres. La strate supérieure est dense et a un taux de recouvrement de 96 %. Ses espèces caractéristiques sont : *Ocotea cymosa* et *Potameia crassifolia*, *Pterophylla*

*humbertiana* (Cunoniaceae), *Syzygium emirnense* et *Tambourissa madagascariensis*.

Au niveau des crêtes (R9), les arbres ont une hauteur moyenne de 11,3 m et une maximale de 18 m. La formation présente une physionomie assez similaire à celle des versants mais composée d'une flore moins diversifiée. Les familles les plus riches sont : Araliaceae, Arecaceae, Clusiaceae, Melastomataceae, Myrtaceae et Rubiaceae. Le sous-bois est fermé à 90 % et riche en *Impatiens* spp. (Balsaminaceae) et *Begonia* spp. (Begoniaceae). Les strates moyennes sont dominées par des arbustes et des jeunes arbres dont : *Polyscias* et *Schefflera*, *Garcinia* (Clusiaceae) et *Syzygium*. La canopée est fermée à bien fermée, avec un taux de recouvrement supérieur à 94 %. En plus des grands arbres, la canopée abrite des lianes et des épiphytes dont : *Impatiens*, *Kalanchoe* (Asphodelaceae), *Piper* (Piperaceae) et plusieurs espèces d'Orchidaceae.

### Végétation du Site 5 (1880 m)

Le Site 5 est composé d'une mosaïque de plusieurs types d'habitats dont les plus caractéristiques sont les fourrés éricoïdes et prairies des montagnes. Les forêts denses humides de moyenne altitude sont limitées dans les vallons profonds pendant que les prairies occupent des milieux à sol mince et superficiel. La formation herbeuse est entrecoupée par des rochers et sont dominées par les Cyperaceae, les Poaceae et quelques dicotylédones de la famille des Asteraceae. Les caractéristiques issues des données du relevé linéaire R10 (Figure 12) montrent que :

- La formation a une hauteur moyenne de 2,31 m, et les émergents dépassent 4 m.
- La densité linéaire s'élève à 241 individus par 100 m et constitue la formation la plus dense du Marojejy.
- Son indice de saturation est de 1,06 stipulant qu'un très faible nombre d'individus peut avoir un diamètre du houppier supérieur à 1 m, l'équivalent de l'intervalle entre deux points de lecture.
- La stratification n'est pas nette. Entre 0 à 4 m, la végétation est fermée, avec un taux de recouvrement de 100 %. Les familles dominantes sont : Araliaceae, Asteraceae, Ericaceae, Melastomataceae, Myrsinaceae et Myrtaceae.
- Au-dessus de 4 m de hauteur, se rencontrent quelques individus de la famille des Arecaceae, Asparagaceae, Ericaceae, Clusiaceae, Calophyllaceae et Monimiaceae.

### Données dendrométriques

#### Distribution des individus par classe de diamètre

Les mesures dendrométriques effectuées dans les dix relevés de surface révèlent que le plus grand arbre du Marojejy est un *Canarium*, avec un dhp de 143 cm, une hauteur du fût de 22 m et une hauteur maximale de 32 m. Ces valeurs diminuent lorsqu'on monte en altitude, et seuls un petit nombre d'individus ont atteint un dhp de 20 cm vers 1800 m d'altitude. La répartition des individus par classe de diamètre (Figure 13) a mis en évidence les caractéristiques suivantes :

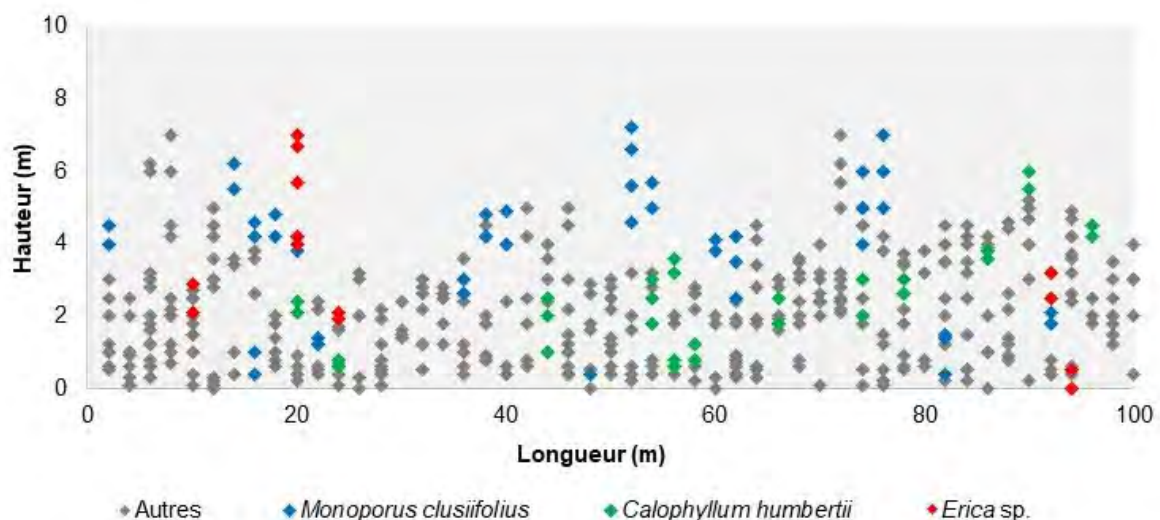
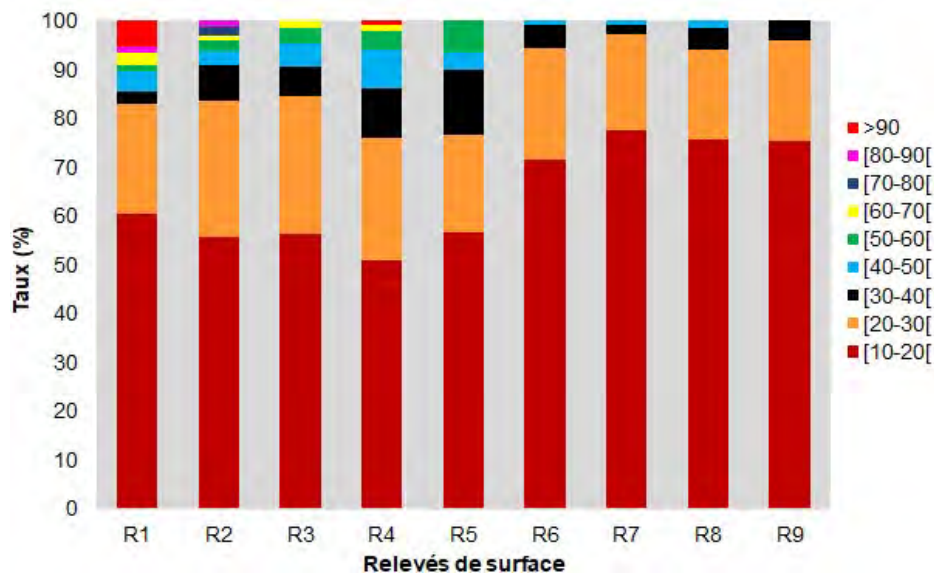


Figure 12. Profil structural du relevé R10 du Site 5 dans le Parc National de Marojejy.





**Figure 13.** Répartition des individus par classe de diamètre dans les quatre zones forestières du transect entre 480 et 1550 m dans le Parc National de Marojejy.

- Au Site 1 (480 m), toutes les classes de diamètres sont représentées. Vers 750 m d'altitude ou au Site 2, les plus grands arbres se rencontrent au niveau des crêtes (dhp > 90 cm), pendant que la valeur maximale ne dépasse pas 75 cm au niveau des versants et des plateaux.
- Dans la forêt dense humide sempervirente de moyenne altitude, les semenciers sont répartis dans trois à quatre classes et le plus gros diamètre ne dépasse pas 50 cm.
- La densité des individus de 10-20 cm de dhp est un des descripteurs prépondérants, permettant de décrire les différents types d'habitats du Marojejy. En effet, en basse altitude, cette classe représente moins de 60 % des semenciers, et dépasse un taux de 80 % pour les formations du Site 3 et du Site 4.
- Dans la partie basse altitude, les individus de gros diamètre se rencontrent dans les différents niveaux topographiques, alors qu'ils se limitent dans les vallons et les bas-versants pour le cas des Sites 3 et 4.

### Distribution des individus par classe de hauteur

Les données des relevés de surface illustrent une variation de 3 à 35 m, la hauteur des semenciers.

Cette variation est irrégulière au sein et entre les habitats (Figure 14) et montre que :

- En dessous de 800 m d'altitude, les semenciers sont dominés par les individus de 15 à 20 m, avec un taux de 25 à 47 %. En moyenne altitude, la classe la plus représentée est celle de 10 à 15 m de (59 à 78 %).
- Les forêts les plus hautes appartiennent au Site 1 et se rencontrent au niveau des versants, comme le cas du relevé de surface R1 (511 m d'altitude).
- En moyenne altitude les forêts sur crêtes (R9, 1571 m d'altitude) sont riches en individus de 15 à 20 m de haut, et représentent plus de 80 % des semenciers.
- Les semenciers peuvent avoir une hauteur inférieure à 5 m, comme mesurés dans les fourrés éricoïdes de montagne. En effet, cette classe représente 10 % des semenciers de la formation, une caractéristique qui n'a pas été mesurée dans les habitats en basse altitude.

### Potentiel en bois des formations

La végétation naturelle du Marojejy a une aire basale de 23 à 70 m<sup>2</sup>/ha (Tableau 2). En dehors des fourrés (non représentés par les relevés de surface), la plus

**Tableau 2.** Aire basale et biovolume des différents relevés de surface dans le Parc National de Marojejy.

| Relevé                           | R1  | R2  | R3  | R4  | R5  | R6  | R7  | R8  | R9  |
|----------------------------------|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|
| Aire basale (m <sup>2</sup> /ha) | 70  | 57  | 32  | 63  | 30  | 34  | 23  | 37  | 31  |
| Biovolume (m <sup>3</sup> /ha)   | 329 | 433 | 199 | 373 | 160 | 149 | 168 | 150 | 121 |

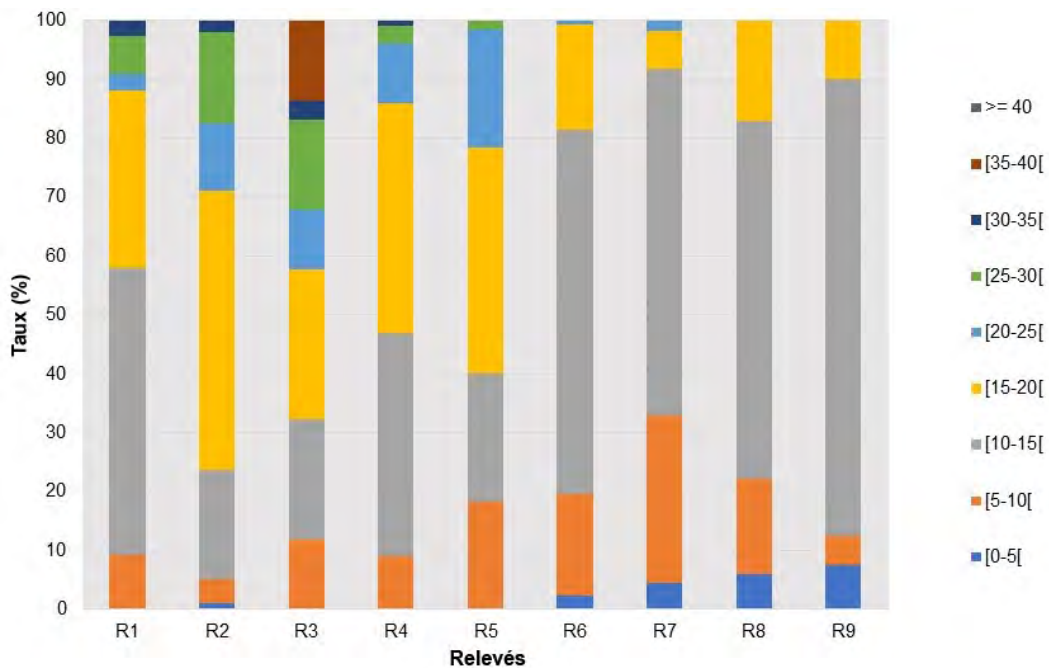


Figure 14. Distribution des semenciers par classe de hauteur dans le Parc National de Marojejy.

faible aire basale est attribuée à la classe de forêt dense humide de moyenne altitude et sur crête, comme le cas du relevé R7 (1226 m), alors que la plus grande valeur caractérise la forêt sur versant du Site 1 (R1, 511 m). Pour le biovolume, qui est un produit entre l'aire basale et la hauteur des arbres, il varie de 121 à 433 m<sup>3</sup>/ha dont le plus faible potentiel en bois est mesuré vers 1571 m d'altitude et appartient à une forêt dense humide de moyenne altitude et sur crête. Grâce à la présence et l'abondance des grands arbres dans la forêt de basse altitude, la valeur maximale pour Marojejy est attribuée à la forêt sur crête, ici représenté par le relevé R2 (618 m).

#### Similarité structurale entre les habitats

La confrontation de toutes les données physiologiques a permis de visualiser le niveau de similarité entre les relevés (Figure 15). En effet, l'altitude a une influence majeure sur la typologie de la végétation et a confirmé la présence de deux groupes caractéristiques :

- Le premier se rencontre en dessous de 800 m d'altitude, définie par une formation haute, pluristratifiée, à canopée fermée et riche en bois.
- Au-dessus de 1200 m d'altitude, le deuxième groupe est marqué par une hauteur moyenne inférieure à 13 m, un dhp maximal ne dépassant pas 70 cm et un sous-bois dense à très dense.

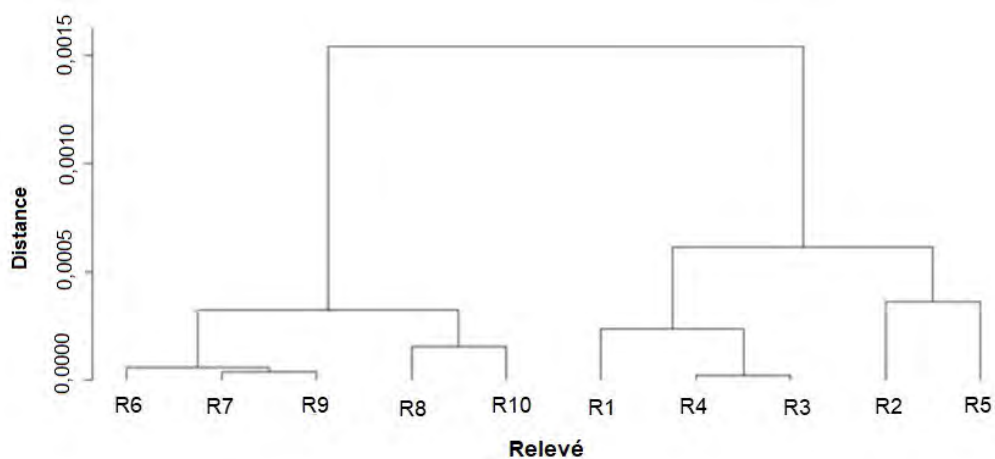


Figure 15. Niveau de ressemblance des relevés en fonction des paramètres structuraux dans le Parc National de Marojejy.

Au sein des grands groupes, s'illustrent quelques variantes telles que :

- Vers 500 m d'altitude, les forêts sur versant se différencient de celles des crêtes de par leur hauteur de la canopée, la densité de la population, et le potentiel en bois.
- A partir de 1200 m d'altitude, se développent plusieurs types de formations. Dans ces milieux, l'altitude n'est plus déterminante pour définir avec certitude la limite théorique entre les différentes classes de végétation naturelle à cause des effets simultanés du type de substrat, de la topographie

### Richesse et diversité floristique

#### Données générales sur la flore

Les méthodes de relevé ont permis de recenser 424 espèces et morpho-espèces réparties dans 159 genres et 89 familles (Annexe 1). Les familles les plus diversifiées (Figure 16) sont : Rubiaceae (32), Melastomataceae (25) et Arecaceae (22). Ces dernières ont une large distribution dans le parc et sont représentées dans les cinq sites d'étude. Au total, quatre des cinq familles endémiques sont inventoriées, à savoir : *Asteropeiaceae* (*Asteropeia amblyocarpa*, *A. rhopaloides*), *Physenaceae* (*Physena madagascariensis*), *Sarcolaenaceae* (*Sarcolaena multiflora*, *Xyloolaena richardii*) et *Sphaerosepalaceae* (*Rhopalocarpus macrorhamnifolius*). La famille des *Barbeuiaceae* a une occurrence dans le parc mais n'a pas été inventoriée dans les relevés.

Quelques espèces menacées sont également inventoriées dans les relevés :

- Quatre espèces En danger critique (CR).
- 11 espèces En danger (EN).
- 28 espèces Vulnérables (VU).

### Richesse et diversité floristique des habitats

La densité spécifique de la végétation naturelle varie de 53 à 95 espèces par 100 m linéaire (Figure 17). La grande diversité floristique est mesurée en moyenne altitude et au sein de l'habitat R6 (1294 m). Au Site 4, un faible écart de la densité linéaire spécifique est mesuré entre les habitats de versant (R8) et de crête (R9), une valeur qui est similaire à celle du relevé de fourré ou R10. De plus, entre les habitats d'un même niveau altitudinal, les formations sur versant restent les plus riches comparées à celles des crêtes ou des plateaux.

Les indices de diversité sont calculés et présentés dans le Tableau 3, montrant que les formations les plus riches et diversifiées en flore appartiennent à l'étage moyenne altitude. Entre les différents habitats étudiés, la maximale pour la diversité de Shannon (3,89) est mesurée dans une forêt dense humide de moyenne altitude à 1226 m et sur crête, dont son indice de diversité de Simpson est supérieur à 0,96. L'indice de Simpson, qui donne plus de poids aux espèces abondantes a une valeur de 0,96 pour les formations au-dessus de 1200 m d'altitude (R7, R8, R9 et R10), alors qu'elle est de 0,91 pour une forêt de basse altitude sur plateau (R5).

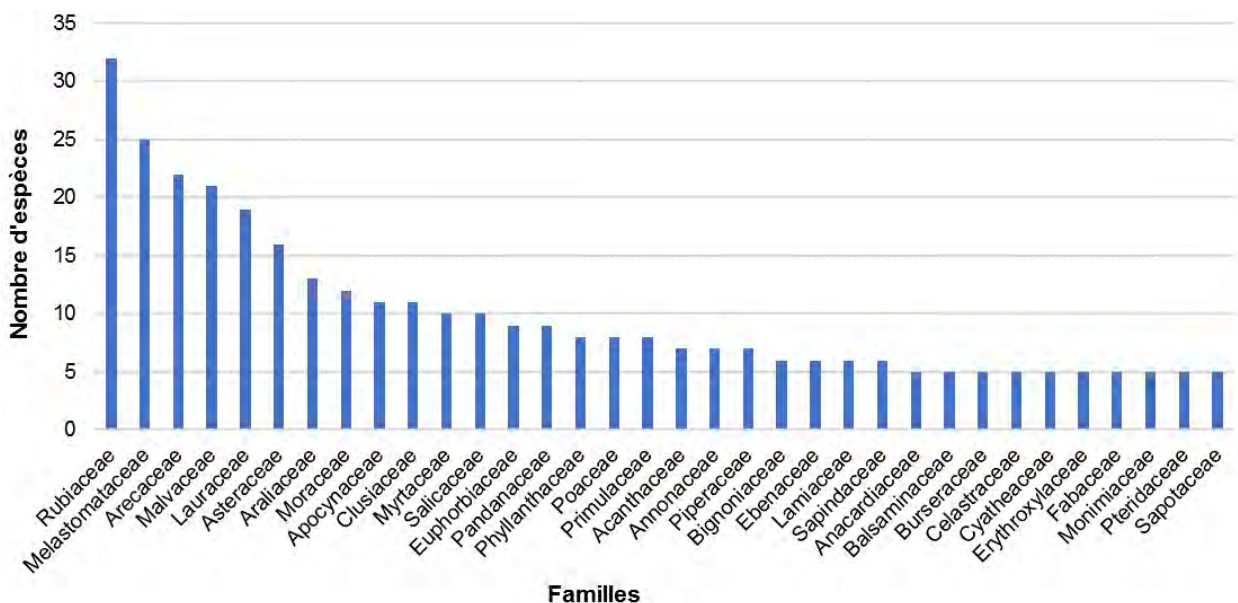
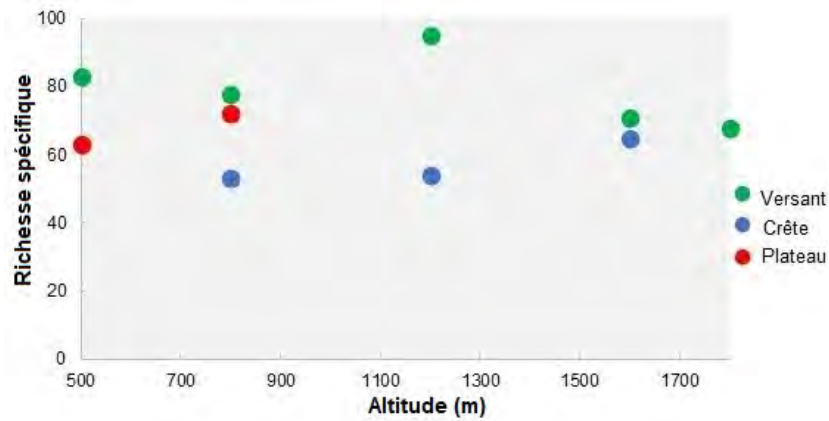


Figure 16. Familles les plus riches inventoriées dans les relevés de végétation dans le Parc National de Marojejy.





**Figure 17.** Diversité spécifique de la flore dans les différents niveaux topographiques du gradient altitudinal du Parc National de Marojejy.

**Tableau 3.** Données des indices de diversité de plantes dans le Parc National de Marojejy.

| Relevés | Diversité de Shannon | Equitabilité de Piélou | Diversité de Simpson |
|---------|----------------------|------------------------|----------------------|
| R1      | 3,411                | 0,054                  | 0,945                |
| R2      | 3,462                | 0,042                  | 0,943                |
| R3      | 3,231                | 0,061                  | 0,933                |
| R4      | 3,652                | 0,051                  | 0,955                |
| R5      | 3,463                | 0,044                  | 0,915                |
| R6      | 3,231                | 0,061                  | 0,929                |
| R7      | 3,891                | 0,041                  | 0,961                |
| R8      | 3,674                | 0,056                  | 0,961                |
| R9      | 3,782                | 0,053                  | 0,967                |
| R10     | 3,675                | 0,054                  | 0,960                |

### Richesse et composition floristique des peuplements ligneux

Seules les données de relevés de surface sont tenues en compte pour décrire la flore des peuplements ligneux (Tableau 4). Elles définissent une densité spécifique de 20 à 38 espèces et une moyenne de 31 espèces par 0,1 ha. La forêt du Site 3 sur versant (R6) est marquée par une densité maximale de 38 espèces, dont les familles les plus représentés sont : Araliaceae, Cunoniaceae, Lauraceae, Monimiaceae, Myrtaceae et Phyllanthaceae. Au niveau du genre, 17 à 34 par 0,1 ha sont recensés et répartis dans 14 à 25 familles, justifiant encore une fois la richesse et diversité élevée de la forêt dense humide de moyenne altitude.

**Tableau 4.** Richesse et diversité floristique des relevés de surface dans le Parc National de Marojejy.

| Relevés            | R1 | R2 | R3 | R4 | R5 | R6 | R7 | R8 | R9 |
|--------------------|----|----|----|----|----|----|----|----|----|
| Nombre d'espèces   | 36 | 31 | 33 | 21 | 32 | 38 | 25 | 33 | 31 |
| Nombre de genres   | 31 | 30 | 32 | 17 | 29 | 34 | 23 | 29 | 28 |
| Nombre de familles | 24 | 22 | 25 | 14 | 22 | 25 | 15 | 19 | 18 |

Au sein du parc, certaines familles ont une large répartition et sont inventoriées depuis le piémont jusqu'au sommet. Ce sont : Araliaceae, Arecaceae, Clusiaceae, Elaeocarpaceae, Euphorbiaceae, Lauraceae, Malvaceae, Monimiaceae, Moraceae, Myrtaceae, Phyllanthaceae et Rubiaceae. Quelques familles ont une distribution bien définie ou sont caractéristiques de certains gradients altitudinaux :

- Anisophylleaceae, Canellaceae, Dilleniaceae, Myristicaceae, Sarcolaenaceae et Sphaerosepalaceae sont caractéristiques des forêts en dessous de 800 m d'altitude.
- La forêt de basse altitude est également marquée par la présence des Asparagaceae à dhp supérieur à 15 cm, représentées par *Dracaena reflexa*.
- Les Ericaceae sont caractéristiques des forêts de montagne. Des individus semenciers, ayant un dhp de 12 à 20 cm sont inventoriés au Site 4.
- Les Burseraceae sont abondantes en basse altitude et deviennent moins fréquentes vers 1200 m d'altitude. Vers 1600 m d'altitude, aucun individu de la famille n'a été inventorié dans les relevés.
- Les grands arbres de la famille des Cunoniaceae (*Pterophylla* [anciennement *Weinmannia*]) s'observent à partir de 800 m d'altitude.

### Niveau d'importance des espèces (IVI) par type de formation

L'IVI (Tableau 5) a mis en évidence les espèces caractéristiques des neuf relevés de surface :

- Pour le Site 1, *Sloanea rhodantha* et *Gambeya boiviniana* sont les plus importantes des forêts sur plateau, et ont un IVI de 57,74 et 40,69. Au niveau des versants, les deux espèces les plus

**Tableau 5.** IVI des espèces caractéristiques des relevés de surface dans le Parc National de Marojejy.

|   | R1    | R2    | R3    | R4    | R5    | R6    | R7    | R8    | R9    |
|---|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
| <i>Brachylaena merana</i>               | -     | -     | -     | -     | -     | 11,25 | -     | -     | -     |
| <i>Mauloutchia chapelieri</i>           | 18,83 | 16,47 | -     | -     | -     | -     | -     | -     | -     |
| <i>Canarium longistipulatum</i>         | 22,35 | -     | -     | 36,75 | -     | -     | -     | -     | -     |
| <i>Cryptocarya retusa</i>               | -     | -     | -     | -     | 12,19 | -     | -     | -     | -     |
| <i>Cryptocarya pervillei</i>            | -     | -     | 12,18 | -     | 77,12 | -     | -     | -     | -     |
| <i>Ocotea racemosa</i>                  | -     | -     | -     | -     | 27,88 | 20,65 | -     | -     | -     |
| <i>Dillenia triquetra</i>               | -     | -     | 31,75 | -     | -     | -     | -     | -     | -     |
| <i>Dyopsis</i> sp. 1                    | -     | -     | -     | -     | -     | -     | 11,29 | 14,32 | -     |
| <i>Syzygium emirnense</i>               | -     | -     | -     | 24,48 | -     | 43,36 | 89,71 | -     | 42,39 |
| <i>Eugenia</i> sp. 1                    | -     | -     | -     | -     | -     | -     | -     | 25,00 | 49,35 |
| <i>Gambeya boiviniana</i>               | 21,14 | 40,69 | -     | -     | 74,56 | -     | -     | -     | -     |
| <i>Garcinia goudotiana</i>              | -     | -     | 30,58 | 12,64 | -     | -     | -     | 14,06 | 14,90 |
| <i>Garcinia lowryi</i>                  | -     | -     | -     | -     | -     | -     | -     | -     | 14,80 |
| <i>Streblus dimepate</i>                | -     | -     | -     | -     | 14,49 | -     | -     | -     | -     |
| <i>Oncostemum</i> sp. 1                 | -     | 16,91 | -     | -     | -     | -     | -     | -     | -     |
| <i>Xyloolena richardii</i>              | -     | -     | -     | 14,41 | -     | -     | -     | -     | -     |
| <i>Xylopia perrieri</i>                 | -     | -     | 13,48 | -     | -     | -     | -     | -     | -     |
| <i>Polyscias nossibensis</i>            | -     | -     | -     | -     | -     | -     | -     | 27,86 | -     |
| <i>Polyscias leandriana</i>             | -     | -     | -     | -     | -     | -     | -     | 15,17 | -     |
| <i>Polyscias aculeata</i>               | -     | -     | -     | -     | -     | -     | -     | -     | 15,57 |
| <i>Potameia antevatrata</i>             | -     | 12,63 | -     | -     | -     | -     | 9,86  | -     | -     |
| <i>Potameia obtusifolia</i>             | 14,98 | -     | -     | -     | -     | 12,48 | 9,51  | -     | -     |
| <i>Neocussonia</i> aff. <i>halleana</i> | -     | -     | -     | -     | -     | -     | -     | 14,84 | -     |
| <i>Sloanea rhodantha</i>                | -     | 57,74 | -     | -     | -     | -     | -     | -     | -     |
| <i>Symphonia louvelii</i>               | -     | -     | -     | -     | -     | -     | 18,41 | -     | -     |
| <i>Uapaca louvelii</i>                  | 16,78 | -     | 36,55 | 78,00 | -     | 19,04 | -     | -     | -     |

importantes sont *Canarium* aff. *lamianum* et *G. boiviniana* avec un IVI de 22,35 et 21,14.

- Au Site 2, quelques espèces sont caractéristiques, à savoir *Beilschmiedia* spp. et *Ocotea* spp. (Lauraceae), *Canarium* spp., *Dillenia triquetra*, *G. boiviniana* et *Uapaca* spp. Entre les différents niveaux topographiques, on note l'importance de *U. louvelii* (36,55) et *D. triquetra* (31,75) au niveau des versants et *Beilschmiedia velutina* (77,12) et *G. boiviniana* (74,56) sur les plateaux. Au niveau des crêtes, les deux espèces les plus importantes sont *U. louvelii* (78,00) et *Canarium* aff. *bullatum* (36,75).

La composition floristique du Site 3 est différente de celle observée dans les forêts de basse altitude. Les relevés de surface informent l'importance de certaines espèces telles qu'*Eugenia* spp. et *Syzygium* spp., *Ocotea* spp. et *Symphonia* spp. (Clusiaceae). *Syzygium* aff. *emirnense* est largement distribuée dans ce niveau altitudinal et caractérise ainsi la flore des crêtes (89,71) et des versants (43,36). *Symphonia urophylla* (18,41) est la deuxième espèce caractéristique des crêtes contre *Ocotea racemosa* (20,65) pour les versants. La forêt du Site 4 est marquée par la présence de quelques familles caractéristiques des forêts de montagne, à savoir : Araliaceae, Clusiaceae, Myrsinaceae et Myrtaceae. Le calcul de l'IVI montre que les espèces les plus importantes des versants sont

*Polyscias* aff. *humbertiana* (27,86) et *Eugenia* sp. (25,00). Au niveau des crêtes, *Eugenia* sp. (49,39) et *Garcinia* sp. (42,39) sont identifiées comme les plus caractéristiques de la formation.

#### Niveau d'importance des familles (FIV) par type de formation

Les familles caractéristiques de la flore de l'Est sont bien représentées à Marojejy. Plusieurs d'entre elles sont observées depuis le piedmont jusqu'au sommet du massif, à savoir : Clusiaceae, Euphorbiaceae, Lauraceae, Moraceae, Myrtaceae, Phyllanthaceae, et Sapotaceae, pendant que d'autres sont typiques d'un certain niveau altitudinal. A titre d'illustration, la famille des Myristicaceae restent en dessous de 800 m d'altitude et les Burseraceae peuvent aller jusqu'en dessus de 1200 m d'altitude. Les Strelitziaceae n'ont pas été inventoriées dans les Site, Site 3, Site 4 et Site 5, alors que certains individus de la famille peuvent atteindre une hauteur supérieure à 20 m dans le domaine de basse altitude.

Les résultats du calcul de l'indice FIV sont présentés dans le Tableau 6 et montrent que :

- La famille des Lauraceae appartient aux trois familles les plus importantes de la végétation naturelle du Marojejy.
- Quelques familles ont une large répartition dans le Marojejy et présentent un FIV assez important

**Tableau 6.** FIV de certaines familles caractéristiques de chaque relevé de surface dans le Parc National de Marojejy.

| Familles          | R1 | R2 | R3 | R4  | R5 | R6 | R7 | R8 | R9 |
|-------------------|----|----|----|-----|----|----|----|----|----|
| Anacardiaceae     | 6  | -  | 4  | -   | -  | 3  | 8  | -  | -  |
| Anisophylleaceae  | -  | -  | -  | -   | 13 | -  | -  | -  | -  |
| Annonaceae        | 6  | 25 | 3  | -   | 23 | -  | -  | -  | -  |
| Aphloiaceae       | -  | -  | -  | -   | -  | 5  | -  | -  | -  |
| Apocynaceae       | -  | 10 | -  | -   | -  | -  | -  | -  | -  |
| Araliaceae        | 5  | -  | -  | -   | -  | 20 | 17 | 28 | 25 |
| Arecaceae         | 4  | -  | 7  | 7   | 26 | 18 | 19 | 22 | 26 |
| Asparagaceae      | 9  | -  | -  | -   | -  | -  | -  | -  | -  |
| Asteraceae        | -  | -  | -  | -   | -  | 21 | -  | 4  | -  |
| Bignoniaceae      | -  | -  | 3  | -   | -  | 6  | -  | -  | -  |
| Burseraceae       | 16 | 21 | 37 | 7   | 8  | 10 | 11 | -  | -  |
| Calophyllaceae    | -  | -  | 8  | -   | -  | 3  | -  | 14 | -  |
| Canellaceae       | -  | -  | 3  | -   | -  | -  | -  | -  | -  |
| Celastraceae      | -  | -  | -  | -   | 5  | -  | -  | 4  | -  |
| Clusiaceae        | 6  | 12 | 28 | 23  | 49 | 17 | 40 | 40 | 65 |
| Cunoniaceae       | -  | -  | -  | -   | -  | 7  | 12 | -  | 8  |
| Cyatheaceae       | 13 | 4  | -  | -   | 6  | 3  | -  | -  | -  |
| Dilleniaceae      | -  | -  | 5  | -   | 26 | -  | -  | -  | -  |
| Ebenaceae         | 12 | -  | 7  | 7   | 7  | 3  | -  | -  | -  |
| Elaeocarpaceae    | 54 | 10 | -  | -   | -  | -  | -  | -  | 5  |
| Ericaceae         | -  | -  | -  | -   | -  | -  | -  | 3  | -  |
| Erythroxylaceae   | 7  | 8  | -  | -   | -  | -  | 4  | 8  | -  |
| Euphorbiaceae     | -  | 6  | 4  | 8   | 5  | 11 | 6  | 11 | 11 |
| Fabaceae          | 4  | 15 | -  | 17  | 12 | -  | 4  | -  | -  |
| Flacourtiaceae    | -  | -  | -  | -   | -  | 7  | -  | 4  | 4  |
| Lamiaceae         | -  | -  | 3  | -   | -  | -  | -  | -  | -  |
| Lauraceae         | 22 | 52 | 18 | 120 | 27 | 47 | 37 | 8  | 27 |
| Malvaceae         | -  | 5  | -  | -   | 5  | 13 | 13 | 3  | 20 |
| Melastomataceae   | -  | 6  | 3  | -   | 11 | -  | -  | -  | -  |
| Menispermaceae    | 4  | -  | -  | -   | -  | -  | -  | -  | -  |
| Monimiaceae       | 8  | 4  | -  | -   | 5  | 3  | -  | 11 | 12 |
| Moraceae          | 11 | 33 | -  | 15  | 14 | -  | 4  | -  | 3  |
| Myristicaceae     | 12 | 30 | 4  | 7   | -  | -  | -  | -  | -  |
| Myrsinaceae       | 17 | 6  | 4  | -   | -  | 5  | -  | -  | -  |
| Myrtaceae         | -  | 6  | 27 | -   | 5  | 47 | 91 | 86 | 41 |
| Oleaceae          | -  | -  | 4  | -   | -  | -  | -  | -  | -  |
| Pandanaceae       | -  | -  | 12 | -   | -  | 3  | -  | -  | -  |
| Phyllanthaceae    | 4  | 13 | 71 | 8   | 32 | 14 | -  | 5  | 6  |
| Rubiaceae         | 10 | -  | -  | 7   | -  | 15 | -  | 16 | 21 |
| Rutaceae          | -  | -  | 7  | -   | -  | -  | -  | -  | -  |
| Salicaceae        | -  | -  | -  | 7   | -  | -  | 16 | 16 | 7  |
| Sapindaceae       | 4  | 8  | -  | -   | -  | -  | -  | 4  | 7  |
| Sapotaceae        | 41 | 20 | -  | 61  | 5  | 3  | -  | 3  | -  |
| Sarcolaenaceae    | -  | -  | 21 | -   | 5  | -  | -  | -  | -  |
| Sphaerosepalaceae | -  | -  | 4  | -   | -  | -  | -  | -  | -  |
| Strelitziaceae    | 17 | -  | 3  | -   | -  | -  | -  | -  | -  |

au sein de chaque classe de végétation naturelle. Parmi eux, les plus remarquées sont : Arecaceae, Clusiaceae, Euphorbiaceae, Lauraceae, Myrtaceae et Phyllanthaceae.

- Les Myrtaceae dominent la forêt dense humide de moyenne altitude et présentent une valeur de FIV de 40 à 90 dans le Site 3.
- Les familles les plus importantes du Site 1 sont : Elaeocarpaceae (54), Lauraceae (52) et Sapotaceae (41).
- Vers 750 m d'altitude ou au Site 2, les familles les plus importantes sont : Lauraceae (120), Phyllanthaceae (71) et Sapotaceae (61).

- Au Site 3, les familles caractéristiques sont : Myrtaceae (91), Lauraceae (47) et Clusiaceae (40).
- La flore du Site 4 et du Site 5 se distingue de celle des autres sites par l'importance des Araliaceae (28), Clusiaceae (65) et Myrtaceae (86).

#### Similarité floristique entre les relevés

Les analyses de similarité attestent que le niveau altitudinal est un facteur prépondérant dans la définition des différentes classes de végétation naturelle du Marojejy. Au sein du domaine de basse altitude, un certain niveau de dissimilarité est mesuré



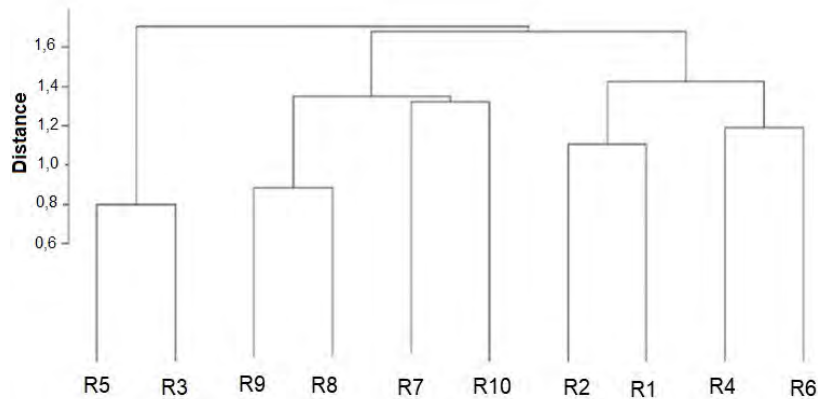


Figure 18. Niveau de similarité floristique entre les relevés dans le Parc National de Marojejy.

entre la flore du Site 1 et celle du Site 2. En moyenne altitude, une forte similarité est observée entre les habitats des différents niveaux topographiques (versant et crête). De plus, la Figure 18 montre la présence des espèces partagées entre le Site 2 et le Site 3. En effet, ceci est dû à la transition entre les forêts de basse et de moyenne altitude et aux caractéristiques écophysiologiques de certaines espèces de la forêt humide.

## Menaces et pressions

La maîtrise des menaces et pressions anthropiques reste un grand défi pour le gestionnaire du Parc et ses parties prenantes. La plateforme Firecast renseigne la présence des points de feux à l'intérieur du Parc. Le secteur le plus menacé est celui d'Andalangy, situé dans la partie Nord-est du parc. De plus, les données sur les feux dans le parc évoluent de manière irrégulière :

- Un seul point de feu a été enregistré en 2001 contre neuf en 2008.
- Le nombre de points de feux est faible entre les années 2008 et 2016. En effet, pendant cette

période, les paysans avaient quasi délaissé le secteur agricole et la pratique de *tavy* à cause de l'activité d'exploitation de bois de rose.

- Ces cinq dernières années, les feux en forêt sont devenus de plus en plus fréquents, avec un nombre maximal de 11 pour l'année 2020. Les causes suspectées seraient le niveau d'application des règles de gestion et l'efficacité du plan ou des mesures de sauvegarde sociale et environnementale. Sa valeur est passée de 1 à 11 entre 2016-2021 et dont les secteurs les plus touchés sont Andalangy, Soahitra et Ambatobe (Figure 19).

Les informations sur le feu corroborent les résultats des analyses cartographiques de la déforestation (Figure 20). Entre 1996 et 2022, plus de 200 ha de forêts sont détruites, dont les zones les plus touchées par le *tavy* se trouvent dans les secteurs d'Ambatobe et de Doanihely. La coupe sélective et l'exploitation des bois sont également observées dans le parc. Une grande partie des produits est destinée pour les marchés régionaux et dont les catégories les plus exploitées sont le bois

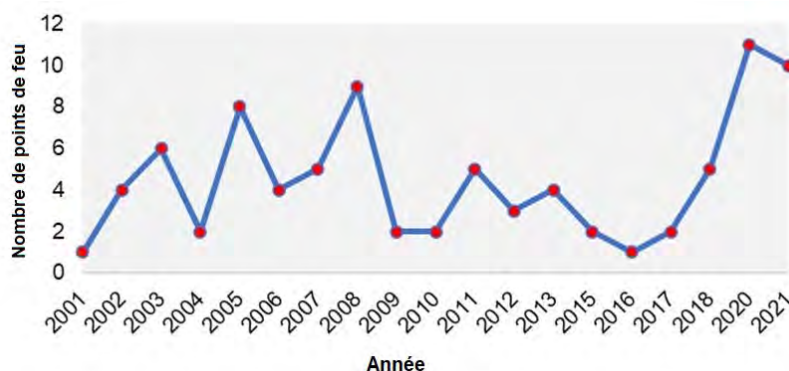
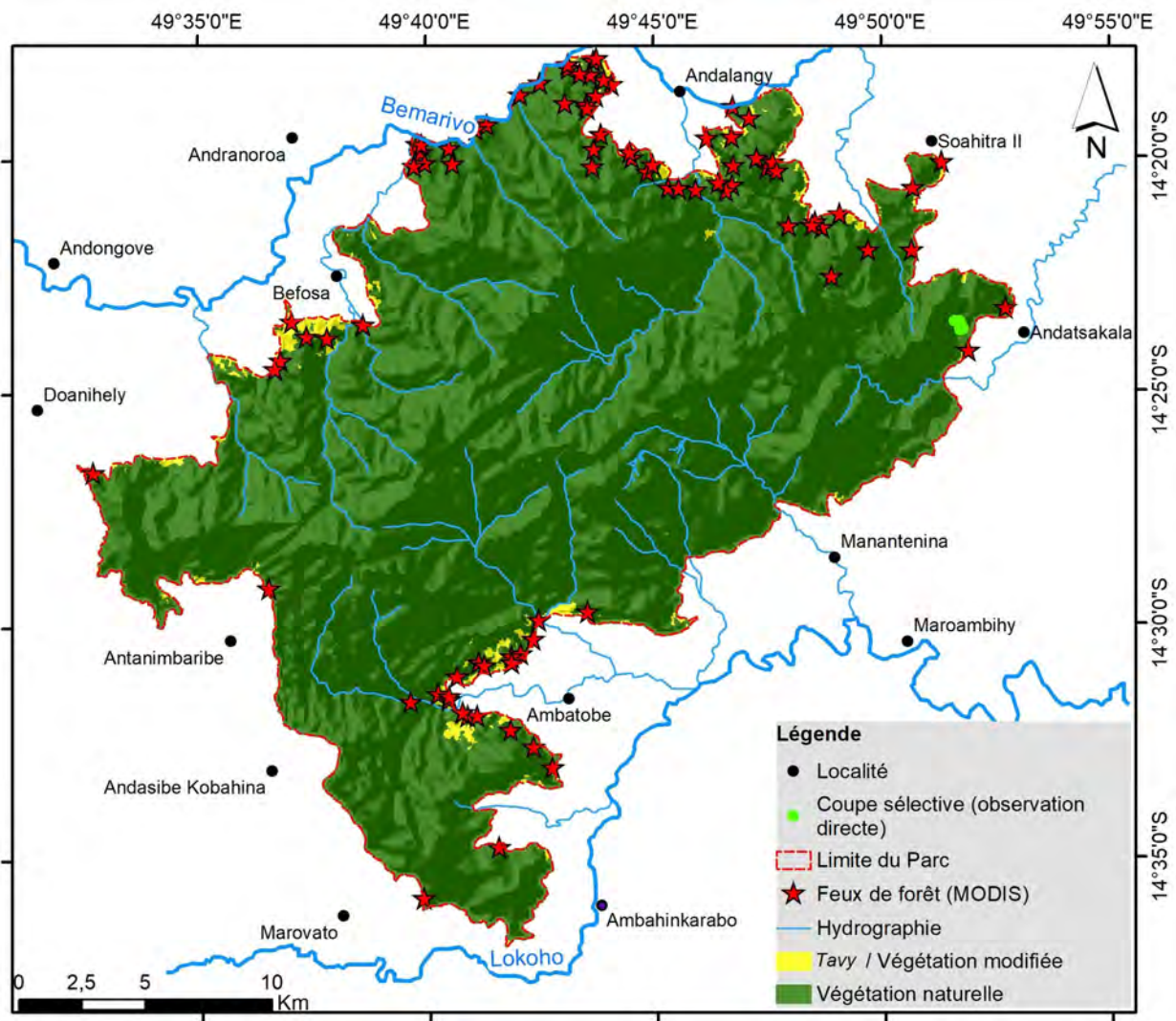


Figure 19. Evolution du nombre de feux enregistrés dans le Parc National de Marojejy.



**Figure 20.** Localisation des points de feux et les zones touchées par le tavy entre 1996 et 2021 dans le Parc National de Marojejy.

de construction et le bois d'œuvre. Parmi les zones sensibles, on cite Andatsakala et Ambodiangezoka.

### Principales causes ou origines des menaces anthropiques

Parmi les causes de la persistance des menaces et des pressions dans le Parc National de Marojejy, on cite :

- L'assentiment et l'adhérence des populations locales aux systèmes et pratiques destructives, notamment le tavy.
- Les contraintes du développement économique pour certaines.
- L'impératif de survie pour les plus démunies, les forçant à pratiquer la chasse ou la collecte des produits forestiers ligneux et non ligneux.
- La mauvaise gestion des revenus au niveau des ménages.
- L'appauvrissement et la dégradation des ressources naturelles dans les zones non protégées ou aux alentours du parc.
- Le faible niveau d'éducation de la majorité de la population.
- La qualité de la mise en œuvre ou l'application des règles et outils de gestion par le gestionnaire et ses parties prenantes.
- La pertinence du plan de sauvegarde social et environnemental (PSSE) : application et optimisation par les bénéficiaires (directs ou indirects) des services, techniques, matériels et autres alternatives apportées par le projet de conservation.

Pour une aire protégée telle que Marojejy, créée depuis 1952, les règles de gestion, ainsi que les cibles d'interdiction sont supposées comme connues par les communautés riveraines, mais n'ont pas pu stopper le développement des menaces et pressions

anthropiques. Ainsi aucune solution n'est magique ou permettrait de contrôler définitivement ces menaces de manière efficace et permanente si les problèmes et causes suscités ne sont pas traités.

### **Alternatives identifiées à l'issue des échanges avec les parties prenantes de base**

#### ***Développement de la filière de rente et professionnalisation des paysans producteurs***

Pour les populations locales, la culture de vanille est considérée comme la première filière porteuse de développement économique et leur permettrait de garantir un avenir meilleur. Les principaux obstacles rencontrés sont l'irrégularité du prix au niveau du marché, le non maîtrise des techniques de culture et de traitement des vanilles vertes. La présence d'une maladie a été mentionnée par les personnes enquêtées, et à l'origine de la baisse de production ces dernières années. Pour ces raisons et afin de traiter les problèmes rencontrés, le parc et ses partenaires pourraient :

- Mobiliser des techniciens agricoles et des experts pour encadrer et appuyer les paysans producteurs.
- Faciliter l'accès aux intrants agricoles.
- Sensibiliser et inviter les paysans bénéficiaires des appuis apportés par le gestionnaire et ses partenaires à s'engager dans les activités de protection et de conservation des ressources naturelles du parc.
- Former et appuyer les paysans à restaurer les milieux dégradés en dehors du parc grâce à des pratiques agroécologiques dans le but d'augmenter la superficie des parcelles favorables à la culture de rente.

#### ***Formations en bonne gestion/utilisation des revenus***

La bonne gestion des revenus est un obstacle au développement économique de certains ménages qui vivent aux alentours du Parc National de Marojejy. Les preuves sont la stagnation de leur niveau de vie après le phénomène de bois de rose (2009-2014), ou pendant et après la montée du prix du kilo de la vanille (2015-2020). Leurs revenus sont utilisés ou dépensés de manière abusive pour des objets et besoins de luxe et au détriment d'une épargne ou d'un investissement promoteur de développement économique durable.

Ces situations justifient ainsi la nécessité des formations ou des renforcements des capacités des

ménages ou des femmes en matière de gestion des revenus. C'est un des moyens les plus faciles à réaliser ou à mettre en œuvre par le gestionnaire et ses parties prenantes afin de réduire les menaces et pressions anthropiques et d'améliorer le niveau de vie des communautés locales.

#### ***Développement de l'agroforesterie et valorisation des milieux dégradés***

La déforestation est pratiquée depuis plusieurs décennies et a contribué au développement des formations dégradées. Les parcelles inappropriées au *tavy* sont abandonnées par les paysans et occupées par des plantes exotiques et invasives. Par contre, la valorisation de ces dernières peut améliorer la source de revenue des paysans et contribue à la gestion durable des terres et d'autres ressources naturelles. Une manière ou technique de valorisation est le développement de l'agroforesterie, par la plantation des espèces ligneuses non invasives et à potentiel économique considérable. Parmi les filières qu'on peut développer aux alentours du parc :

- La plantation des *bilahy* : espèces autochtones de la famille des agrumes ou Rutaceae (*Vepris* et *Melicope*), capables de fixer le sol contre l'érosion et très recherchées par les paysans pour la fermentation des rhums locaux et par certains projets de production d'huile essentielle. Les produits secondaires sont utilisés comme bois de chauffe et peuvent être valorisés dans la construction ou la fabrication des outils.
- Redynamisation de la filière café par le rajeunissement des pieds et production des jeunes plants.
- Production des jeunes plants de certaines espèces de la famille des Fabaceae, utilisées comme ombrières pour le café et la vanille.
- Plantation des espèces ligneuses non-invasives, antiérosives, fertilisantes et utilisées comme bois de chauffe et des bois de construction.

#### ***Effectif des agents du Parc***

Le Parc National de Marojejy s'appuie sur un suivi assuré par huit agents pour sécuriser toute sa superficie. Ce ratio d'un agent par 7000 ha de forêts est inéquitable et classifié comme insuffisant pour contrôler ou limiter les menaces et pressions. Pour ces raisons, le gestionnaire devrait multiplier ou tripler l'effectif des agents afin d'assurer la gestion durable de l'aire protégée.



### **Régularisation du système de suivi-communautaire**

Le système mis en place, à savoir l'implication des communautés locales du parc ou CLP dans les activités de suivi et de patrouille a connu des succès pendant une certaine période. Il a permis de :

- Limiter la pratique des activités illicites dans le parc.
- Améliorer le revenu des personnes ou populations impliquées dans les activités du CLP.
- Générer un sentiment d'appropriation au niveau des communautés locales et d'entretenir leur engagement et leur responsabilité dans la gestion et la protection des ressources naturelles.

A causes des périodes difficiles traversées par les aires protégées, la relation entre le gestionnaire et les CLP s'est dégradée et le système de suivi communautaire est devenu compromettant. En effet, des membres du CLP sont identifiés comme auteurs de certaines infractions à cause de la dégradation du système instauré et la perte des confiances mutuelles entre les parties prenantes. Ainsi, le renouvellement du système est capital et à la fois urgent, et dont les moyens et les méthodes d'y parvenir sont ci-dessous :

- Dotation d'équipement de protection individuelle aux membres du CLP.
- Amélioration et coordination des activités du CLP et régularisation du système de paiement des indemnités de suivi.
- Formations et renforcement des capacités des CLP en matière de suivi et d'application des règles de gestion.
- Considération et traitement des rapports fournis par les CLP.
- Implication et responsabilisation des CLP dans toutes les activités socio-économiques proposées ou entreprises par le gestionnaire et ses partenaires.
- Priorisation des membres du CLP lors des recrutements ou autres personnels employés par le parc (guide, agent, pépiniériste, gardien, assistant de recherche, autres).

### **Diversification des cibles de valorisation : Rapport entre superficie du parc et infrastructures touristiques**

Les cibles de valorisation du Parc National de Marojejy se focalisent sur quelques espèces phares ou emblématiques de la faune et de la flore ainsi que quelques habitats uniques et spectaculaires. Concernant les infrastructures existantes et bien

connues par le monde du tourisme, elles apportent des avantages directs à un certain nombre de populations surtout avant la pandémie. Pour le relancement du tourisme et afin de rendre la filière porteuse de développement économique, le parc devrait faire beaucoup d'efforts pour améliorer la qualité de ses services et ses infrastructures, et de diversifier les centres d'intérêts :

- Entretenir les infrastructures existantes : pistes, ponts, cabanes, sanitaires, point de vue, panneaux d'indication, dispositifs de sécurité, autres.
- Diversifier les cibles de valorisation et identifier les nouveaux sujets d'attraction (ex : circuits pour observation des espèces animales nocturnes, ouverture des nouveaux circuits dans les autres secteurs du parc, aménagement des stations de repos, piscines naturelles et des cascades, diversification des activités pour attirer les différentes catégories de visiteurs).
- Améliorer les structures et faciliter l'organisation des porteurs et des guides.
- Capitaliser les expériences acquises pendant la période de pandémie.

## **Discussion**

### **Nomenclature des différentes classes de végétation du massif de Marojejy**

Dans le Domaine phytogéographique de l'Est de Madagascar (Humbert, 1955b), la nomenclature des principales classes de végétation a été proposée par des biologistes, écologistes et phytogéographes dont nombreux se sont focalisés sur l'utilisation du gradient altitudinal comme facteur prépondérant. Pour le cas des principales montagnes, à savoir : Tsaratanàna (2876 m), Andringitra (2658 m), Ankaratra (2643 m), Marojejy (2133 m) et Anjanaharibe-Sud (2064 m), ces nomenclatures sont synthétisées par Messmer *et al.* (2000) dans leur analyse synoptique de la classification de la végétation humide en fonction de l'altitude. Toutes ces données et informations sont pertinentes et peuvent servir de cadre général pour une classification simplifiée (Gautier & Goodman, 2008), mais confrontent des difficultés pour décrire les limites exactes de chaque classe de formation végétale. Dans sa description de la végétation du Marojejy, Gautier (2018) stipule que l'altitude est considérée comme une limite théorique pour différencier les principales classes observées, à savoir la forêt dense humide sempervirente de basse altitude (inf. 800 m), la forêt dense humide sempervirente de moyenne altitude (800-1800 m) et

le fourré éricoïde et la prairie de montagnes (à partir de 1800 m d'altitude).

Face à ces différentes nomenclatures, seules les données biologiques sont capables de démystifier la subtilité de la classification de la végétation, surtout à l'échelle locale, comme le cas du Marojejy. Elles fournissent des éléments susceptibles d'étayer ou de préciser la classification utilisée et, ou les terminologies les plus appropriées aux caractéristiques des écosystèmes observés. A cet effet, les travaux de Messmer *et al.* (2000) et les résultats de la présente étude ont permis de préciser et de décrire les principales classes de végétation du Parc National de Marojejy.

### Données des indicateurs biologiques et niveau des menaces et pressions

Entre les deux dates choisies et pour les cinq sites d'études, les principaux indicateurs permettant d'évaluer le niveau de la conservation sont le taux de couverture de la forêt, les données sur le feu et le tavy, la collecte des produits forestiers ligneux et non-ligneux, la chasse, la qualité des services rendus par l'écosystème et les données biologiques sur les taxa (faune et flore) caractéristiques du milieu.

Pour le cas de la flore, les deux espèces les plus célèbres et recherchées par les visiteurs sont *Marojejya insignis* et *Takhtajania perrieri* (Winteraceae). La première, homonyme du Site 2 reste abondante dans son habitat naturel, observée aussi bien en état juvénile qu'en individu semencier. *Takhtajania perrieri* a été observé en fruit en octobre 2021, étayant son bon état de santé et de régénération naturelle, malgré sa faible occurrence observée dans l'aire protégée. De plus, les arbres les plus exploités dans le parc, à savoir *Dalbergia* spp. (Fabaceae), regroupant les bois de rose et les palissandres ; et *Vepris* et *Melicope* connus sous le nom local de *bilahy*, sont également inventoriés dans le parc. Ces situations justifient ainsi que l'écosystème et les espèces ont une capacité de résilience importante leur permettant de survivre ou de se reconstituer à condition que les menaces et les pressions soient maîtrisées à temps.

Les indicateurs de dégradation cités plus haut ne sont pas observés dans les cinq sites d'étude. Aucune trace de coupe, de feu ou de chasse n'a été constatée dans ces cinq zones, contrairement aux autres sites visités par l'autre équipe de l'Association Vahatra travaillant sur un projet différent. En effet :

- Des activités de coupe et d'exploitation des bois sont observées à Antanimbaribe, Andasibe-Kobahina et Andatsakala
- Des pièges à lémuriers sont également identifiés dans le secteur d'Antanimbaribe et d'Andatsakala.
- Des activités de pêche sont signalées dans le parc par les assistants de recherche et par certains membres de la communauté locale.

De plus, les feux en forêt enregistrés par MODIS justifient également la persistance des menaces et des pressions dans les secteurs assez reculés ou faiblement surveillés par les responsables. Pour ces raisons, les résultats de la présente étude, basés sur la caractérisation de ces cinq sites sont limités et ne permettraient pas au gestionnaire d'avoir des informations suffisantes et détaillées sur toutes les menaces et les pressions anthropiques du parc.

### Données et évolution des indicateurs biologiques entre 1999 et 2021

En 1996, la flore de Marojejy était encore très mal connue comparée à son état actuel. De plus, entre 1996 et 2021, plusieurs collectes botaniques ont été effectuées et des nouvelles informations sont publiées et stockées dans les bases de données dont le catalogue des plantes vasculaires de Madagascar (<http://legacy.tropicos.org/Project/Madagascar>). Ainsi, les résultats de la présente étude sont présentés avec un minimum de morpho-espèces et par conséquent, plus précis pour décrire la richesse et la composition floristique des habitats.

Le maintien de l'intégrité écologique ou l'absence des menaces et des pressions dans les cinq sites se transforment par une augmentation des valeurs des indicateurs mesurés, comme le biovolume, la densité des semenciers et autres. Entre 1996 et 2021, la dynamique de la végétation se caractérise par le recrutement des semenciers et l'augmentation du potentiel en bois de la formation. Il est donc naturel que les données mesurées en 2021 soient plus grandes que celles de l'année 1996, comme illustrent les cas cités suivants :

- Pour les formations à 500 m d'altitude, Messmer *et al.* (2000) avaient mesuré une densité de 38 à 66 individus semenciers par 0,1 ha, alors que ces valeurs s'élèvent jusqu'à 96 en 2021. La présence de ces recrues est surtout vérifiée par l'importance des classes de dhp de 10 à 20 cm et 20 à 30 cm.
- En altitude, le recrutement des individus semenciers est faiblement remarqué. En effet, la croissance en hauteur et en diamètre des arbres

serait beaucoup plus lente dans ces milieux qu'en basse altitude à cause des influences des facteurs écologiques. Pour le cas des formations sur versant et à 1600 m d'altitude, la densité des semenciers était de 116 par 0,1 ha en 1996 contre 135 en 2021.

## Conclusion

La richesse biologique et la particularité des habitats du Parc National de Marojejy sont confirmées grâce aux résultats et informations fournis par les inventaires biologiques et la caractérisation écologique des principaux habitats de l'aire protégée. L'étude a mis en évidence des nouveaux éléments permettant d'apporter des précisions sur la typologie des habitats et la nomenclature des grandes classes de végétation du parc. A cet effet, le paysage complexe et à la fois extraordinaire du Marojejy, composé d'une forêt dense humide sempervirente de basse altitude, d'une forêt dense humide sempervirente de moyenne altitude, des fourrés et des prairies de montagne, n'est autre que l'effet simultané de plusieurs facteurs écologiques et climatiques.

La reproduction des approches adoptées en 1996 a permis de vérifier la pertinence de certains paramètres utilisés pour apprécier les changements perçus dans un milieu donné. Cette démarche peut être appliquée dans toutes les aires protégées pour apprécier et décrire les changements au niveau de la composition et de la diversité de la faune, de la flore, ainsi que les caractéristiques des habitats. En quelque sorte, l'étude peut être considérée comme un suivi des composantes biologiques pour fournir des nouvelles données au gestionnaire et ses parties prenantes. C'est également une occasion pour les spécialistes de recollecter les spécimens mal connus et d'approfondir les études taxonomiques et phylogénétiques.

Pour la flore, la liste présentée dans cette étude illustre les espèces inventoriées dans les relevés. Cependant, les données des collectes itinérantes ne sont pas encore disponibles et les travaux d'identification sont en cours. La méthode a permis de collecter plus de 2400 spécimens d'herbiers dont certains sont mal connus et susceptibles de compléter les éléments manquants pour des analyses phylogénétiques. Des spécimens sont également collectés pour appuyer et finaliser la description des espèces suspectées nouvelles pour la science. Pour donner une meilleure idée de l'augmentation importante de la flore connue de Marojejy, entre 1988 et fin 2022, 14 espèces de

Ptéridophytes et 97 espèces d'Angiospermes ont été désignées comme nouvelles pour la science et pour lesquelles de spécimens types ou de spécimens référencés utilisés pour leur description et cités dans des publications ont été recueillis sur le massif du Marojejy et ses environs immédiats.

## Références bibliographiques

- Cottam, G. & Curtis, J. T. 1956.** The use of distance measures in phytosociological sampling. *Ecology*, 37: 451-460.
- Emberger, L., Godron, M. & Daget, P. 1968.** *Code pour le relevé méthodique de la végétation et du milieu.* Edition CNRS, Paris.
- Gautier, L. 2018.** Site 19, Marojejy: 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. Raheirilalao & S. Wohlhauser, pp. 706-707. Association Vahatra, Antananarivo.
- Gautier, L. & Goodman, S. M. 2008.** Introduction à la flore. Dans *Paysages naturels et biodiversité à Madagascar*, ed. S. M. Goodman, pp. 103-139. Editions Scientifiques du Muséum, Paris.
- Gautier, L., Chatelain, C. & Spichiger, R. 1994.** Presentation of a releve method for vegetation studies based on high resolution satellite imagery. In *Proceedings of XIIIth plenary meeting of AETFAT*, eds. J. H. Seyani & A. C. Chikuni, pp. 1339-1350. National Herbarium and Botanic Gardens of Malawi, Zomba.
- 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. Raheirilalao & 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, ed. S. M. Goodman. *Fieldiana: Zoology*, new series, 97: 1-286.
- Goodman, S., 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. Raheirilalao. *Malagasy Nature*, 17: 5-31.
- Horn, H. S. 1966.** Measurement of "overlap" in comparative ecological studies. *American Naturalist*, 100: 419-424.
- Humbert, H. 1955a.** Une merveille de la nature à Madagascar. Première exploration botanique du massif du Marojejy et ses satellites. *Mémoires Institut Scientifique de Madagascar, Série B, Biologie Végétale*, 6: 1-272.



- Humbert, H. 1955b.** Les territoires phytogéographiques de Madagascar. *Année Biologique*, série 3 (31): 439-448.
- Isagi, Y., Oda, T., Fukushima, K., Lian, C., Yokogawa, M. & Kaneko, S. 2016.** Predominance of a single clone of the most widely distributed bamboo species *Phyllostachys edulis* in East Asia. *Journal of Plant Research*, 129 (1): 21-27.
- Messmer, N., Rakotomalaza, P. J. & Gautier, L. 2000.** Structure and floristic composition of the vegetation of the Parc National de Marojejy, Madagascar. In A floral and faunal inventory of the Parc National de Marojejy, Madagascar: With the reference to elevational variation, ed. S. M. Goodman. *Fieldiana: Zoology*, new series, 97: 41-104.
- Mori, S. A., Boom, B. M., De Carvalino, A. M. & Dos Santos, T. S. 1983.** Ecological importance of Myrtaceae in an eastern Brazilian wet forest. *Biotropica*, 15 (1): 68-70.
- Shannon, C. E. & Weaver, W. 1949.** *The mathematical theory of communication*. The University of Illinois Press, Urbana.
- Tahinarivony, J. A. 2016.** Spatialisation des données écologiques de la végétation pour l'identification des zones potentielles pour la conservation dans la péninsule d'Ampasindava. Thèse de Doctorat, Faculté des Sciences, Université d'Antananarivo.
- Tahinarivony, J. A. 2023.** 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. Raheirilalao. *Malagasy Nature*, 17: 73-87.

## Annexe

| Num | Famille          | Taxa  |
|-----|------------------|---|
| 1   | Acanthaceae      | Acanthaceae sp.   |
| 2   | Acanthaceae      | <i>Hypoestes diclipteroides</i> Nees  |
| 3   | Acanthaceae      | <i>Hypoesthes</i> sp. 1   |
| 4   | Acanthaceae      | <i>Hypoesthes</i> sp. 2   |
| 5   | Acanthaceae      | <i>Hypoesthes</i> sp. 3   |
| 6   | Acanthaceae      | <i>Hypoesthes</i> sp. 4   |
| 7   | Acanthaceae      | <i>Ruellia heterosepala</i> Benoist   |
| 8   | Anacardiaceae    | <i>Abrahamia ditimena</i> (H. Perrier) Randrian. & Lowry                        |
| 9   | Anacardiaceae    | <i>Abrahamia lenticellata</i> Randrian. & Lowry                                 |
| 10  | Anacardiaceae    | <i>Abrahamia</i> sp. TAJ941   |
| 11  | Anacardiaceae    | <i>Rhus thouarsii</i> (Engl.) H. Perrier  |
| 12  | Anacardiaceae    | <i>Sorindeia madagascariensis</i> DC.   |
| 13  | Anisophylleaceae | <i>Anisophyllea schatzii</i> Li Bing Zhang                                      |
| 14  | Annonaceae       | <i>Ambavia gerrardii</i> (Baill.) Le Thomas                                     |
| 15  | Annonaceae       | <i>Fenerivia ghesquiereana</i> (Cavaco & Keraudren) R.M.K. Saunders             |
| 16  | Annonaceae       | <i>Fenerivia oligosperma</i> (Danguy) R.M.K. Saunders                           |
| 17  | Annonaceae       | <i>Isolona ghesquierei</i> Cavaco & Keraudren                                   |
| 18  | Annonaceae       | <i>Xylopia beananensis</i> Cavaco & Keraudren                                   |
| 19  | Annonaceae       | <i>Xylopia perrieri</i> Diels   |
| 20  | Annonaceae       | <i>Xylopia ravelonarivoi</i> D.M. Johnson & N.A. Murray                         |
| 21  | Aphloiaceae      | <i>Aphloia theiformis</i> (Vahl) Benn.  |
| 22  | Apocynaceae      | <i>Alafia</i> sp.   |
| 23  | Apocynaceae      | <i>Alafia vallium</i> Pichon  |
| 24  | Apocynaceae      | <i>Alafia thouarsii</i> Roem. & Schult.   |
| 25  | Apocynaceae      | <i>Carissa spinarum</i> L.  |
| 26  | Apocynaceae      | <i>Landolphia myrtifolia</i> (Poir.) Markgr.                                    |
| 27  | Apocynaceae      | <i>Mascarenhasia arborescens</i> A. DC.   |
| 28  | Apocynaceae      | <i>Petchia erythrocarpa</i> (Vatke) Leeuwenb.                                   |
| 29  | Apocynaceae      | <i>Petchia madagascariensis</i> (A. DC.) Leeuwenb.                              |
| 30  | Apocynaceae      | <i>Petchia erythrocarpa</i> (Vatke) Leeuwenb.                                   |
| 31  | Apocynaceae      | <i>Plectanea thouarsii</i> Roem. & Schult.                                      |
| 32  | Apocynaceae      | <i>Secamone</i> cf. <i>linearis</i> Klack.                                      |
| 33  | Aquifoliaceae    | <i>Ilex mitis</i> (L.) Radlk.   |
| 34  | Araceae          | <i>Pothos scandens</i> L.   |
| 35  | Araliaceae       | <i>Neocussonia fosbergiana</i> (Bernardi) Lowry, G.M. Plunkett, Gostel & Frodin |
| 36  | Araliaceae       | <i>Neocussonia halleana</i> (Bernardi) Lowry, G.M. Plunkett, Gostel & Frodin    |
| 37  | Araliaceae       | <i>Polyscias amplifolia</i> (Baker) Harms                                       |
| 38  | Araliaceae       | <i>Polyscias aubrevillei</i> (Bernardi) Bernardi                                |
| 39  | Araliaceae       | <i>Polyscias leandriana</i> (Bernardi) Lowry & G.M. Plunkett                    |
| 40  | Araliaceae       | <i>Polyscias muraliana</i> Bernardi   |
| 41  | Araliaceae       | <i>Polyscias</i> sp. 1  |
| 42  | Araliaceae       | <i>Polyscias aculeata</i> (Decne. & Planch.) Harms                              |
| 43  | Araliaceae       | <i>Polyscias anacardium</i> Bernardi  |
| 44  | Araliaceae       | <i>Polyscias andrearum</i> Bernardi   |
| 45  | Araliaceae       | <i>Polyscias aubrevillei</i> (Bernardi) Bernardi                                |
| 46  | Araliaceae       | <i>Polyscias humbertiana</i> (Bernardi) Lowry & G.M. Plunkett                   |
| 47  | Araliaceae       | <i>Polyscias ornifolia</i> (Baker) Harms  |
| 48  | Arecaceae        | <i>Dypsis andapae</i> Beentje   |
| 49  | Arecaceae        | <i>Dypsis bonsai</i> Beentje  |
| 50  | Arecaceae        | <i>Dypsis lastelliana</i> (Baill.) Beentje & J. Dransf.                         |
| 51  | Arecaceae        | <i>Dypsis occidentalis</i> (Jum.) Beentje & J. Dransf.                          |
| 52  | Arecaceae        | <i>Dypsis pilulifera</i> (Becc.) Beentje & J. Dransf.                           |
| 53  | Arecaceae        | <i>Dypsis pinnatifrons</i> Mart.  |
| 54  | Arecaceae        | <i>Dypsis</i> sp. 1   |
| 55  | Arecaceae        | <i>Dypsis</i> sp. 2   |
| 56  | Arecaceae        | <i>Dypsis</i> sp. 3   |
| 57  | Arecaceae        | <i>Dypsis</i> sp. 4   |
| 58  | Arecaceae        | <i>Dypsis</i> sp. 5   |
| 59  | Arecaceae        | <i>Dypsis</i> sp. 6   |
| 60  | Arecaceae        | <i>Dypsis</i> sp. 7   |
| 61  | Arecaceae        | <i>Dypsis tsaravoasira</i> Beentje  |
| 62  | Arecaceae        | <i>Dypsis cookei</i> J. Dransf.   |
| 63  | Arecaceae        | <i>Dypsis perrieri</i> (Jum.) Beentje & J. Dransf.                              |
| 64  | Arecaceae        | <i>Marojejya insignis</i> Humbert   |
| 65  | Arecaceae        | <i>Masoala madagascariensis</i> Jum.  |
| 66  | Arecaceae        | <i>Ravenea dransfieldii</i> Beentje   |
| 67  | Arecaceae        | <i>Ravenea madagascariensis</i> Becc.   |

| Num | Famille        | Taxa   |
|-----|----------------|--|
| 68  | Arecaceae      | <i>Ravenea robustior</i> Jum. & H. Perrier                             |
| 69  | Arecaceae      | <i>Ravenea sambiranensis</i> Jum. & H. Perrier                         |
| 70  | Asparagaceae   | <i>Dracaena reflexa</i> Lam.   |
| 71  | Asparagaceae   | <i>Dracaena reflexa</i> var. <i>angustifolia</i> Baker                 |
| 72  | Asphodelaceae  | <i>Dianella ensifolia</i> (L.) Redouté                                 |
| 73  | Aspleniaceae   | <i>Asplenium nidus</i> L.  |
| 74  | Aspleniaceae   | <i>Asplenium</i> sp. 1   |
| 75  | Aspleniaceae   | <i>Asplenium</i> sp. 2   |
| 76  | Astaraceae     | <i>Vernonia rubicunda</i> Klatt  |
| 77  | Asteraceae     | <i>Apodocephala multiflora</i> Humbert                                 |
| 78  | Asteraceae     | Asteraceae sp. 1   |
| 79  | Asteraceae     | Asteraceae sp. 2   |
| 80  | Asteraceae     | Asteraceae sp. 3   |
| 81  | Asteraceae     | <i>Brachylaena merana</i> (Baker) Humbert                              |
| 82  | Asteraceae     | <i>Gymnanthemum chapelieri</i> (Drake) H. Rob.                         |
| 83  | Asteraceae     | <i>Helichrysum leucocladum</i> Humbert                                 |
| 84  | Asteraceae     | <i>Oliganthes simihetorum</i> Humbert                                  |
| 85  | Asteraceae     | <i>Psiadia lucida</i> (Cass.) Drake                                    |
| 86  | Asteraceae     | <i>Senecio geniorum</i> Humbert  |
| 87  | Asteraceae     | <i>Senecio melastomifolius</i> Baker                                   |
| 88  | Asteraceae     | <i>Senecio multidenticulatus</i> Humbert                               |
| 89  | Asteraceae     | <i>Senecio saboureaui</i> Humbert                                      |
| 90  | Asteraceae     | <i>Vernoniopsis</i> sp. 1  |
| 91  | Asteraceae     | <i>Vernoniopsis</i> sp. 2  |
| 92  | Asteropeiaceae | <i>Asteropeia rhopaloides</i> (Baker) Baill.                           |
| 93  | Asteropeiaceae | <i>Asteropeia amblyocarpa</i> Tul.                                     |
| 94  | Balsaminaceae  | <i>Impatiens benitae</i> Eb. Fisch. Wohlh. & Raheliv.                  |
| 95  | Balsaminaceae  | <i>Impatiens betsomangae</i> Eb. Fisch. & Raheliv.                     |
| 96  | Balsaminaceae  | <i>Impatiens decaryana</i> H. Perrier                                  |
| 97  | Balsaminaceae  | <i>Impatiens echinosperma</i> H. Perrier                               |
| 98  | Balsaminaceae  | <i>Impatiens fuchsoides</i> H. Perrier                                 |
| 99  | Bignoniaceae   | <i>Phyllarthron multiflorum</i> H. Perrier                             |
| 100 | Bignoniaceae   | <i>Phyllarthron suarezense</i> H. Perrier                              |
| 101 | Bignoniaceae   | <i>Rhodocolea humberitii</i> Callm. & Phillipson                       |
| 102 | Bignoniaceae   | <i>Rhodocolea magnifica</i> Callm. & Phillipson                        |
| 103 | Bignoniaceae   | <i>Rhodocolea humberitii</i> Callm. & Phillipson                       |
| 104 | Bignoniaceae   | <i>Rhodolaena coriacea</i> G.E. Schatz Lowry & A.-E. Wolf              |
| 105 | Blechnaceae    | <i>Blechnum</i> sp. 1  |
| 106 | Blechnaceae    | <i>Blechnum</i> sp. 2  |
| 107 | Blechnaceae    | <i>Stenochlaena</i> sp. 1  |
| 108 | Blechnaceae    | <i>Stenochlaena tenuifolia</i> (Desv.) T. Moore                        |
| 109 | Burseraceae    | <i>Canarium bullatum</i> (Leenh.) Daly Raharim. & Federman             |
| 110 | Burseraceae    | <i>Canarium ferrugineum</i> Daly Raharim. & Federman                   |
| 111 | Burseraceae    | <i>Canarium longistipulatum</i> Daly Raharim. & Federman               |
| 112 | Burseraceae    | <i>Canarium obtusifolium</i> Scott Elliot                              |
| 113 | Burseraceae    | <i>Protium madagascariense</i> Engl.                                   |
| 114 | Calophyllaceae | <i>Calophyllum humberitii</i> P.F. Stevens                             |
| 115 | Calophyllaceae | <i>Mammea bongo</i> (R. Vig. & Humbert) Kosterm.                       |
| 116 | Calophyllaceae | <i>Mammea perrieri</i> (R. Vig. & Humbert) P.F. Stevens                |
| 117 | Canellaceae    | <i>Cinnamosma madagascariensis</i> Danguy                              |
| 118 | Capparaceae    | <i>Crateva</i> aff. <i>excelsa</i> Bojer                               |
| 119 | Celastraceae   | <i>Brexia</i> aff. <i>humberitii</i> H. Perrier                        |
| 120 | Celastraceae   | Celastraceae sp. 1   |
| 121 | Celastraceae   | Celastraceae sp. 2   |
| 122 | Celastraceae   | Celastraceae sp. 2   |
| 123 | Celastraceae   | <i>Polycardia</i> sp.  |
| 124 | Clusiaceae     | <i>Garcinia lowryi</i> Z.S. Rogers & P. Sweeney                        |
| 125 | Clusiaceae     | <i>Garcinia</i> sp. 1  |
| 126 | Clusiaceae     | <i>Garcinia</i> sp. 2  |
| 127 | Clusiaceae     | <i>Garcinia tsaratananensis</i> (H. Perrier) P. Sweeney & Z.S. Rogers  |
| 128 | Clusiaceae     | <i>Garcinia tsimatimia</i> P. Sweeney & Z.S. Rogers                    |
| 129 | Clusiaceae     | <i>Garcinia goudotiana</i> (Planch. & Triana) P. Sweeney & Z.S. Rogers |
| 130 | Clusiaceae     | <i>Garcinia verrucosa</i> Jum. & H. Perrier                            |
| 131 | Clusiaceae     | <i>Symphonia linearis</i> H. Perrier                                   |
| 132 | Clusiaceae     | <i>Symphonia louvelii</i> Jum. & H. Perrier                            |
| 133 | Clusiaceae     | <i>Symphonia</i> sp. 1   |
| 134 | Clusiaceae     | <i>Symphonia</i> sp. 2   |
| 135 | Clusiaceae     | <i>Symphonia</i> sp. TAJ 938   |



| Num | Famille           | Taxa  |
|-----|-------------------|---|
| 136 | Connaraceae       | <i>Agelaea pentagyna</i> (Lam.) Baill.                              |
| 137 | Cunoniaceae       | <i>Pterophylla humbertiana</i> (Bernardi) J. Bradford & Z.S. Rogers |
| 138 | Cunoniaceae       | <i>Pterophylla humblotii</i> (Baill.) J. Bradford & Z.S. Rogers     |
| 139 | Cunoniaceae       | <i>Pterophylla stenostachya</i> (Baker) J. Bradford & Z.S. Rogers   |
| 140 | Cyatheaceae       | <i>Cyathea</i> sp. 1  |
| 141 | Cyatheaceae       | <i>Cyathea</i> sp. 2  |
| 142 | Cyatheaceae       | <i>Cyathea</i> sp. 3  |
| 143 | Cyatheaceae       | <i>Cyathea approximata</i> Bonap.                                   |
| 144 | Cyatheaceae       | <i>Cyathea similis</i> C. Chr.                                      |
| 145 | Cyperaceae        | <i>Cyperus rufostriatus</i> C.B. Clarke ex Cherm.                   |
| 146 | Cyperaceae        | <i>Scleria hilsenbergii</i> Ridl.                                   |
| 147 | Davalliaceae      | <i>Davallia chaerophylloides</i> (Poir.) Steud.                     |
| 148 | Dennstaedtiaceae  | <i>Blotiella</i> sp.  |
| 149 | Dennstaedtiaceae  | <i>Dennstaedtia</i> sp. 1   |
| 150 | Dennstaedtiaceae  | <i>Microlepia</i> sp. 1   |
| 151 | Dichapetalaceae   | <i>Dichapetalum leucosia</i> (Spreng.) Engl.                        |
| 152 | Dichapetalaceae   | <i>Dichapetalum madagascariense</i> Poir.                           |
| 153 | Didymochlaenaceae | <i>Didymochlaena</i> sp. 1  |
| 154 | Dilleniaceae      | <i>Dillenia triquetra</i> (Rottb.) Gilg                             |
| 155 | Dioscoreaceae     | <i>Dioscorea</i> sp. 1  |
| 156 | Dioscoreaceae     | <i>Dioscorea</i> sp. 2  |
| 157 | Ebenaceae         | <i>Diospyros boivinii</i> Hiern                                     |
| 158 | Ebenaceae         | <i>Diospyros haplostylis</i> Boivin ex Hiern                        |
| 159 | Ebenaceae         | <i>Diospyros lokohensis</i> (H. Perrier) G.E. Schatz & Lowry        |
| 160 | Ebenaceae         | <i>Diospyros parvifolia</i> Hiern                                   |
| 161 | Ebenaceae         | <i>Diospyros squamosa</i> Bojer ex A. DC.                           |
| 162 | Ebenaceae         | <i>Diospyros velutipes</i> (H. Perrier) G.E. Schatz & Lowry         |
| 163 | Elaeocarpaceae    | <i>Sloanea rhodantha</i> (Baker) Capuron                            |
| 164 | Ericaceae         | <i>Erica</i> sp. 1  |
| 165 | Ericaceae         | <i>Erica</i> sp. 2  |
| 166 | Ericaceae         | <i>Vaccinium secundiflorum</i> Hook.                                |
| 167 | Erythroxylaceae   | <i>Erythroxylum</i> sp. 1   |
| 168 | Erythroxylaceae   | <i>Erythroxylum</i> sp. 2   |
| 169 | Erythroxylaceae   | <i>Erythroxylum sphaeranthum</i> H. Perrier                         |
| 170 | Erythroxylaceae   | <i>Erythroxylum</i> aff. <i>sphaeranthum</i> H. Perrier             |
| 171 | Erythroxylaceae   | <i>Erythroxylum ferrugineum</i> Cav.                                |
| 172 | Euphorbiaceae     | <i>Acalypha leonii</i> Baill.                                       |
| 173 | Euphorbiaceae     | <i>Acalypha magistri</i> l. Montero & Cardiel                       |
| 174 | Euphorbiaceae     | <i>Argomuellera</i> aff. <i>integra</i> McPherson                   |
| 175 | Euphorbiaceae     | <i>Claoxylopsis perrieri</i> Leandri                                |
| 176 | Euphorbiaceae     | <i>Croton argyrodaphne</i> Baill.                                   |
| 177 | Euphorbiaceae     | <i>Croton</i> sp. 1   |
| 178 | Euphorbiaceae     | <i>Croton</i> sp. 2   |
| 179 | Euphorbiaceae     | <i>Drypetes madagascariensis</i> (Lam.) Humbert & Leandri           |
| 180 | Euphorbiaceae     | <i>Tannodia grandiflora</i> Radcl.-Sm.                              |
| 181 | Fabaceae          | <i>Cynometra commersoniana</i> Baill.                               |
| 182 | Fabaceae          | <i>Cynometra pervilleana</i> Baill.                                 |
| 183 | Fabaceae          | <i>Dalbergia madagascariensis</i> Vatke                             |
| 184 | Fabaceae          | <i>Dialium occidentale</i> (Capuron) Du Puy & R. Rabev.             |
| 185 | Fabaceae          | <i>Mucuna paniculata</i> Baker                                      |
| 186 | Fabaceae          | <i>Senna lactea</i> (Vatke) Du Puy                                  |
| 187 | Gentianaceae      | <i>Anthocleista madagascariensis</i> Baker                          |
| 188 | Gleicheniaceae    | <i>Dicranopteris linearis</i> (Burm. f.) Underw.                    |
| 189 | Hypericaceae      | <i>Harungana madagascariensis</i> Lam. ex Poir.                     |
| 190 | Hypericaceae      | <i>Psorospermum versicolor</i> H. Perrier                           |
| 191 | Lamiaceae         | <i>Clerodendrum baronianum</i> Oliv.                                |
| 192 | Lamiaceae         | <i>Clerodendrum kamhyoe</i> Phillipson & L. Allorge                 |
| 193 | Lamiaceae         | <i>Clerodendrum roseiflorum</i> Moldenke                            |
| 194 | Lamiaceae         | <i>Plectranthus emirnensis</i> (Baker) Hedge                        |
| 195 | Lamiaceae         | <i>Premna decaryi</i> Moldenke                                      |
| 196 | Lamiaceae         | <i>Vitex cauliflora</i> Moldenke                                    |
| 197 | Lauraceae         | <i>Aspidostemon</i> sp. 1   |
| 198 | Lauraceae         | <i>Beilschmiedia velutina</i> (Kosterm.) Kosterm.                   |
| 199 | Lauraceae         | <i>Cryptocarya</i> sp. 2  |
| 200 | Lauraceae         | <i>Cryptocarya retusa</i> (Willd. ex Nees) van der Werff            |
| 201 | Lauraceae         | <i>Cryptocarya pervillei</i> Baill.                                 |
| 202 | Lauraceae         | <i>Ocotea cymosa</i> (Nees) Palacky                                 |
| 203 | Lauraceae         | <i>Ocotea humblotii</i> Baill.                                      |

| Num | Famille          | Taxa   |
|-----|------------------|--|
| 204 | Lauraceae        | <i>Ocotea racemosa</i> (Danguy) Kosterm.                     |
| 205 | Lauraceae        | <i>Ocotea</i> sp. 2  |
| 206 | Lauraceae        | <i>Ocotea cymosa</i> (Nees) Palacky                          |
| 207 | Lauraceae        | <i>Ocotea racemosa</i> (Danguy) Kosterm.                     |
| 208 | Lauraceae        | <i>Ocotea</i> sp. 1  |
| 209 | Lauraceae        | <i>Potameia</i> sp. 1  |
| 210 | Lauraceae        | <i>Potameia</i> sp. 2  |
| 211 | Lauraceae        | <i>Potameia antevatrata</i> Kosterm.                         |
| 212 | Lauraceae        | <i>Potameia crassifolia</i> Kosterm.                         |
| 213 | Lauraceae        | <i>Potameia obtusifolia</i> van der Werff                    |
| 214 | Lauraceae        | <i>Potameia thouarsiana</i> (Baill.) Capuron                 |
| 215 | Lauraceae        | <i>Ravenea madagascariensis</i> Becc.                        |
| 216 | Lindsaeaceae     | <i>Lindsaea</i> sp. 1  |
| 217 | Lomariopsidaceae | <i>Lomariopsis</i> aff. <i>christensenii</i> Rakotondr.      |
| 218 | Lomariopsidaceae | <i>Lomariopsis</i> aff. <i>longicaudata</i> (Bonap.) Holttum |
| 219 | Loranthaceae     | <i>Bakerella perrieri</i> Balle                              |
| 220 | Lycopodiaceae    | <i>Huperzia megastachya</i> (Baker) Tardieu                  |
| 221 | Malvaceae        | <i>Dombeya andapensis</i> Arènes                             |
| 222 | Malvaceae        | <i>Dombeya marojejensis</i> Arènes                           |
| 223 | Malvaceae        | <i>Dombeya</i> sp. 1   |
| 224 | Malvaceae        | <i>Dombeya</i> sp. 2   |
| 225 | Malvaceae        | <i>Dombeya</i> sp. 3   |
| 226 | Malvaceae        | <i>Dombeya andapensis</i> Arènes                             |
| 227 | Malvaceae        | <i>Dombeya marojejensis</i> Arènes                           |
| 228 | Malvaceae        | <i>Grewia cuneifolia</i> Juss.                               |
| 229 | Malvaceae        | <i>Grewia radula</i> Baker                                   |
| 230 | Malvaceae        | <i>Grewia</i> sp. 1  |
| 231 | Malvaceae        | <i>Macaranga cuspidata</i> Boivin ex Baill.                  |
| 232 | Malvaceae        | <i>Macaranga echinocarpa</i> Baker                           |
| 233 | Malvaceae        | <i>Macaranga grillata</i> McPherson                          |
| 234 | Malvaceae        | <i>Macaranga</i> sp. 2                                       |
| 235 | Malvaceae        | Malvaceae sp. 1  |
| 236 | Malvaceae        | <i>Nesogordonia</i> sp.                                      |
| 237 | Malvaceae        | <i>Nesogordonia normandii</i> Capuron                        |
| 238 | Malvaceae        | <i>Noronhia grandifolia</i> H. Perrier                       |
| 239 | Malvaceae        | <i>Noronhia humblotiana</i> (H. Perrier) Hong-Wa             |
| 240 | Malvaceae        | <i>Noronhia louvelii</i> H. Perrier                          |
| 241 | Malvaceae        | <i>Noronhia verticillata</i> H. Perrier                      |
| 242 | Melastimataceae  | <i>Rousseauxia marojejensis</i> Jacq.-Fél.                   |
| 243 | Melastomataceae  | <i>Dichaetanthera articulata</i> Endl.                       |
| 244 | Melastomataceae  | <i>Dichaetanthera cordifolia</i> Baker                       |
| 245 | Melastomataceae  | <i>Dichaetanthera reticulata</i> Cogn.                       |
| 246 | Melastomataceae  | <i>Dichaetanthera</i> sp. 1                                  |
| 247 | Melastomataceae  | <i>Dichaetanthera</i> sp. 2                                  |
| 249 | Melastomataceae  | <i>Dionycha triangularis</i> Jum. & H. Perrier               |
| 250 | Melastomataceae  | <i>Gravesia hirtopetala</i> H. Perrier                       |
| 251 | Melastomataceae  | <i>Gravesia rubra</i> (Jum. & H. Perrier) H. Perrier         |
| 252 | Melastomataceae  | <i>Lijndenia</i> sp. 1                                       |
| 253 | Melastomataceae  | <i>Medinilla cordifolia</i> Baker ex H. Perrier              |
| 254 | Melastomataceae  | <i>Medinilla papillosa</i> Baker                             |
| 255 | Melastomataceae  | <i>Memecylon perditum</i> R.D. Stone                         |
| 256 | Melastomataceae  | <i>Memecylon planifolium</i> Jacq.-Fél.                      |
| 257 | Melastomataceae  | <i>Memecylon</i> sp. 1                                       |
| 258 | Melastomataceae  | <i>Memecylon</i> sp. 2                                       |
| 259 | Melastomataceae  | <i>Memecylon</i> sp. 3                                       |
| 260 | Melastomataceae  | <i>Memecylon</i> sp. 4                                       |
| 261 | Melastomataceae  | <i>Memecylon</i> cf. <i>rubiflorum</i> Jacq.-Fél.            |
| 262 | Melastomataceae  | <i>Tristemma</i> sp. 3                                       |
| 263 | Melastomataceae  | <i>Tristemma mauritianum</i> J.F. Gmel.                      |
| 264 | Melastomataceae  | <i>Tristemma</i> sp. 1                                       |
| 265 | Melastomataceae  | <i>Tristemma</i> sp. 2                                       |
| 266 | Melastomataceae  | <i>Warneckea</i> sp. 1                                       |
| 267 | Melastomataceae  | <i>Warneckea</i> sp. 2                                       |
| 268 | Meliaceae        | <i>Malleastrum</i> sp.                                       |
| 269 | Menispermaceae   | <i>Burasaia madagascariensis</i> DC.                         |
| 270 | Menispermaceae   | Menispermaceae sp. 1   |
| 271 | Menispermaceae   | <i>Strychnopsis thouarsii</i> Baill.                         |
| 272 | Menispermaceae   | <i>Triclisia jumelliana</i> Diels                            |

| Num | Famille          | Taxa  |
|-----|------------------|---|
| 273 | Monimiaceae      | <i>Ehippiandra madagascariensis</i> (Danguy) Lorence                |
| 274 | Monimiaceae      | <i>Tambourissa madagascariensis</i> Cavaco                          |
| 275 | Monimiaceae      | <i>Tambourissa rakotozafyi</i> Lorence & Jérémie                    |
| 276 | Monimiaceae      | <i>Tambourissa thouvenotii</i> Danguy                               |
| 277 | Monimiaceae      | <i>Tambourissa trichophylla</i> Baker                               |
| 278 | Moraceae         | <i>Ficus bivalvata</i> H. Perrier                                   |
| 279 | Moraceae         | <i>Ficus politoria</i> Lam.   |
| 280 | Moraceae         | <i>Ficus polyphlebia</i> Baker                                      |
| 281 | Moraceae         | <i>Ficus reflexa</i> Thunb.   |
| 282 | Moraceae         | <i>Ficus</i> sp. 1  |
| 283 | Moraceae         | <i>Ficus</i> sp. 2  |
| 284 | Moraceae         | <i>Ficus tiliifolia</i> Baker                                       |
| 285 | Moraceae         | <i>Streblus dimepate</i> (Bureau) C.C. Berg                         |
| 286 | Moraceae         | <i>Streblus</i> sp. 1   |
| 287 | Moraceae         | <i>Streblus mauritanus</i> (Jacq.) Blume                            |
| 288 | Moraceae         | <i>Trilepisium madagascariense</i> DC.                              |
| 289 | Moraceae         | <i>Trophis montana</i> (Leandri) C.C. Berg                          |
| 290 | Myristicaceae    | <i>Mauloutchia chapelieri</i> (Baill.) Warb.                        |
| 291 | Myrtaceae        | <i>Eugenia quillotii</i> Hochr.                                     |
| 292 | Myrtaceae        | <i>Eugenia schatzii</i> J.S. Mill.                                  |
| 293 | Myrtaceae        | <i>Eugenia</i> sp. 1  |
| 294 | Myrtaceae        | <i>Eugenia</i> sp. 2  |
| 295 | Myrtaceae        | <i>Eugenia</i> sp. 3  |
| 296 | Myrtaceae        | <i>Syzygium condensatum</i> (Baker) Labat & G.E. Schatz             |
| 297 | Myrtaceae        | <i>Syzygium emirnense</i> (Baker) Labat & G.E. Schatz               |
| 298 | Myrtaceae        | <i>Syzygium</i> sp. 1   |
| 299 | Myrtaceae        | <i>Syzygium</i> sp. 2   |
| 300 | Myrtaceae        | <i>Syzygium</i> sp. 3   |
| 301 | Nephrolepidaceae | <i>Nephrolepis biserrata</i> (Sw.) Schott                           |
| 302 | Oleaceae         | <i>Jasminium</i> sp.  |
| 303 | Oleandraceae     | <i>Oleandra distenta</i> Kunze                                      |
| 304 | Orchidaceae      | Orchidaceae sp. 1   |
| 305 | Orchidaceae      | Orchidaceae sp. 2   |
| 306 | Pandanaceae      | <i>Pandanus alveolatus</i> Huynh                                    |
| 307 | Pandanaceae      | <i>Pandanus bipyramidatus</i> Martelli                              |
| 308 | Pandanaceae      | <i>Pandanus humberitii</i> Laivao Callm. & Buerki                   |
| 309 | Pandanaceae      | <i>Pandanus linguiformis</i> B.C. Stone                             |
| 310 | Pandanaceae      | <i>Pandanus pseudobathiei</i> Pic. Serm.                            |
| 311 | Pandanaceae      | <i>Pandanus pseudocollinus</i> Pic. Serm.                           |
| 312 | Pandanaceae      | <i>Pandanus pygmaeus</i> Thouars                                    |
| 313 | Pandanaceae      | <i>Pandanus linguiformis</i> B.C. Stone                             |
| 314 | Pandanaceae      | <i>Pandanus tabellarius</i> Huynh                                   |
| 315 | Passifloraceae   | <i>Paropsia edulis</i> Noronha ex Thouars                           |
| 316 | Phyllanthaceae   | <i>Phyllanthus humberitii</i> (Leandri) Petra Hoffm. & McPherson    |
| 317 | Phyllanthaceae   | <i>Phyllanthus lichenisilvae</i> (Leandri) Petra Hoffm. & McPherson |
| 318 | Phyllanthaceae   | <i>Phyllanthus</i> sp. 1  |
| 319 | Phyllanthaceae   | <i>Uapaca densifolia</i> Baker                                      |
| 320 | Phyllanthaceae   | <i>Uapaca littoralis</i> Denis                                      |
| 321 | Phyllanthaceae   | <i>Uapaca louvelii</i> Denis  |
| 322 | Phyllanthaceae   | <i>Uapaca</i> sp. 1   |
| 323 | Phyllanthaceae   | <i>Uapaca thouarsii</i> Baill.                                      |
| 324 | Physenaceae      | <i>Physena madagascariensis</i> Thouars ex Tul.                     |
| 325 | Piperaceae       | <i>Peperomia robusta</i> G. Mathieu                                 |
| 326 | Piperaceae       | <i>Peperomia rotundilimba</i> C. DC.                                |
| 327 | Piperaceae       | <i>Peperomia terebinthina</i> G. Mathieu                            |
| 328 | Piperaceae       | <i>Peperomia truncicola</i> C. DC.                                  |
| 329 | Piperaceae       | <i>Piper capense</i> L. f.  |
| 330 | Piperaceae       | <i>Piper pachyphyllum</i> Baker                                     |
| 331 | Piperaceae       | <i>Piper umbellatum</i> L.  |
| 332 | Pittosporaceae   | <i>Pittosporum verticillatum</i> Bojer                              |
| 333 | Poaceae          | <i>Dendrocalamus</i> aff. <i>strictus</i> (Roxb.) Nees              |
| 334 | Poaceae          | <i>Leptaspis zeylanica</i> Nees                                     |
| 335 | Poaceae          | <i>Nastus elongatus</i> A. Camus                                    |
| 336 | Poaceae          | <i>Nastus</i> sp. 1   |
| 337 | Poaceae          | <i>Nastus</i> sp. 2   |
| 338 | Poaceae          | <i>Panicum subalbidum</i> Kunth                                     |
| 339 | Poaceae          | Poaceae sp.   |
| 340 | Poaceae          | <i>Valiha diffusa</i> S. Dransf.                                    |



| Num | Famille        | Taxa  |
|-----|----------------|---|
| 341 | Podocarpaceae  | <i>Podocarpus madagascariensis</i> Baker  |
| 342 | Polypodiaceae  | <i>Pyrrhosia lanceolata</i> (L.) Farw.  |
| 343 | Primulaceae    | <i>Monoporus</i> aff. <i>spathulatus</i> Mez  |
| 344 | Primulaceae    | <i>Monoporus clusiifolius</i> H. Perrier  |
| 345 | Primulaceae    | <i>Oncostemum</i> sp. 1   |
| 346 | Primulaceae    | <i>Oncostemum</i> sp. 2   |
| 347 | Primulaceae    | <i>Oncostemum</i> sp. 3   |
| 348 | Primulaceae    | <i>Oncostemum</i> sp. 4   |
| 349 | Primulaceae    | <i>Oncostemum</i> sp. 5   |
| 350 | Primulaceae    | Primulaceae sp. 1   |
| 351 | Proteaceae     | <i>Dilobeia thouarsii</i> Roem. & Schult.   |
| 352 | Pteridaceae    | <i>Adiantum phanerophlebium</i> (Baker) C. Chr.   |
| 353 | Pteridaceae    | Pteridaceae sp. 1   |
| 354 | Pteridaceae    | Pteridaceae sp. 2   |
| 355 | Pteridaceae    | <i>Pteris remotipinna</i> Bonap.  |
| 356 | Pteridaceae    | <i>Pteris</i> sp.   |
| 357 | Rhamnaceae     | <i>Gouania tiliifolia</i> subsp. <i>glandulosa</i> (Boivin ex Tul.) Buerki, Phillipson & Callm. |
| 358 | Rhizophoraceae | <i>Macarisia pyramidata</i> Thouars   |
| 359 | Rubiaceae      | <i>Antirhea borbonica</i> J.F. Gmel. var. <i>borbonica</i>                                      |
| 360 | Rubiaceae      | <i>Chassalia</i> sp. 1  |
| 361 | Rubiaceae      | <i>Coffea leroyi</i> A.P. Davis   |
| 362 | Rubiaceae      | <i>Coffea pustulata</i> A.P. Davis & Rakotonas.   |
| 363 | Rubiaceae      | <i>Coffea tricalysioides</i> J.-F. Leroy  |
| 364 | Rubiaceae      | <i>Danais</i> sp. 1   |
| 365 | Rubiaceae      | <i>Danais tsaratananensis</i> Homolle   |
| 366 | Rubiaceae      | <i>Gaertnera macrostipula</i> Baker   |
| 367 | Rubiaceae      | <i>Gaertnera obovata</i> Baker  |
| 368 | Rubiaceae      | <i>Gaertnera</i> sp. 1  |
| 369 | Rubiaceae      | <i>Gaertnera</i> sp. 2  |
| 370 | Rubiaceae      | <i>Ixora clandestina</i> De Block   |
| 371 | Rubiaceae      | <i>Ixora crassipes</i> Boivin ex De Block   |
| 372 | Rubiaceae      | <i>Ixora cremixora</i> Drake  |
| 373 | Rubiaceae      | <i>Ixora</i> sp.  |
| 374 | Rubiaceae      | <i>Paracarphalea kirondron</i> (Baill.) Razafim., Ferm, B. Bremer & Kårehed                     |
| 375 | Rubiaceae      | <i>Peponidium marojejense</i> (Cavaco) Razafim., Lantz & B. Bremer                              |
| 376 | Rubiaceae      | <i>Psychotria deflexiflora</i> C.M. Taylor  |
| 377 | Rubiaceae      | <i>Psychotria homolleae</i> Bremek.   |
| 378 | Rubiaceae      | <i>Psychotria marojejensis</i> Bremek.  |
| 379 | Rubiaceae      | <i>Psychotria paradoxalis</i> (Bremek.) A.P. Davis & Govaerts                                   |
| 380 | Rubiaceae      | <i>Psychotria cephaloides</i> A.P. Davis & Govaerts   |
| 381 | Rubiaceae      | <i>Psychotria parkeri</i> Baker   |
| 382 | Rubiaceae      | <i>Psychotria</i> sp.   |
| 383 | Rubiaceae      | <i>Razafimandimbisonia humblotii</i> (Drake) Kainul. & B. Bremer                                |
| 384 | Rubiaceae      | Rubiaceae sp. 1   |
| 385 | Rubiaceae      | Rubiaceae sp. 2   |
| 386 | Rubiaceae      | Rubiaceae sp. 3   |
| 387 | Rubiaceae      | <i>Sabicea diversifolia</i> Pers.   |
| 388 | Rubiaceae      | <i>Sabicea marojejensis</i> Razafim. & J.S. Mill.   |
| 389 | Rubiaceae      | <i>Schismatoclada rubra</i> Homolle   |
| 390 | Rubiaceae      | <i>Tricalysia</i> aff. <i>ambrensis</i> Randriamb. & De Block                                   |
| 391 | Rutaceae       | <i>Citrus aurantium</i> L.  |
| 392 | Rutaceae       | <i>Vepris ampody</i> H. Perrier   |
| 393 | Rutaceae       | <i>Vepris</i> sp. 1   |
| 394 | Salicaceae     | <i>Calantica cerasifolia</i> (Vent.) Tul.   |
| 395 | Salicaceae     | <i>Homalium cauliflorum</i> H. Perrier  |
| 396 | Salicaceae     | <i>Homalium planiflorum</i> (Boivin ex Tul.) Baill.   |
| 397 | Salicaceae     | <i>Homalium</i> sp. 1   |
| 398 | Salicaceae     | <i>Homalium</i> sp. 2   |
| 399 | Salicaceae     | <i>Homalium</i> sp. 3   |
| 400 | Salicaceae     | <i>Homalium</i> sp. 4   |
| 401 | Salicaceae     | <i>Homalium oppositifolium</i> (Tul.) Baill.  |
| 402 | Salicaceae     | Salicaceae sp. 1  |
| 403 | Salicaceae     | <i>Tisonia coriacea</i> Scott Elliot  |
| 404 | Sapindaceae    | <i>Allophylus masoalensis</i> Capuron ex Gereau & G.E. Schatz                                   |
| 405 | Sapindaceae    | <i>Plagioscyphus jumellei</i> (Choux) Capuron   |
| 406 | Sapindaceae    | Sapindaceae sp. 1   |
| 407 | Sapindaceae    | <i>Tina</i> aff. <i>urschii</i> (Capuron) Callm. & Buerki                                       |
| 408 | Sapindaceae    | <i>Tina chapelieriana</i> (Cambess.) Kalkman  |

| Num | Famille           | Taxa  |
|-----|-------------------|---|
| 409 | Sapindaceae       | <i>Tina thouarsiana</i> (Cambess.) Capuron              |
| 410 | Sapotaceae        | <i>Faucherea</i> sp. 1                                  |
| 411 | Sapotaceae        | <i>Faucherea parvifolia</i> Lecomte                     |
| 412 | Sapotaceae        | <i>Gambeya boiviniana</i> Pierre                        |
| 413 | Sapotaceae        | <i>Labramia costata</i> (M.M. Hartog ex Baill.) Aubrév. |
| 414 | Sapotaceae        | <i>Mimusops ankaibeensis</i> Capuron ex Aubrév.         |
| 415 | Sarcolaenaceae    | <i>Sarcolaena multiflora</i> Thouars                    |
| 416 | Sarcolaenaceae    | <i>Xyloolaena richardii</i> (Baill.) Baill.             |
| 417 | Smilacaceae       | <i>Smilax anceps</i> Willd.                             |
| 418 | Sphaerosepalaceae | <i>Rhopalocarpus macrorhamnifolius</i> Capuron          |
| 419 | Strelitziaceae    | <i>Ravenala madagascariensis</i> Sonn.                  |
| 420 | Thymeleaceae      | <i>Stephanodaphne geminata</i> H. Perrier ex Leandri    |
| 421 | Violaceae         | <i>Rinorea arborea</i> (Thouars) Baill.                 |
| 422 | Violaceae         | <i>Rinorea longipes</i> (Tul.) Baill.                   |
| 423 | Vitaceae          | <i>Leea guineensis</i> G. Don                           |
| 424 | Zingiberaceae     | <i>Aframomum angustifolium</i> (Sonn.) K. Schum.        |

# Description d'*Anatispinosa*, nouveau genre de phasme du massif du Marojejy, Madagascar, comprenant deux espèces nouvelles réparties selon l'altitude (Phasmatodea, Antongiliidae)

**Nicolas Cliquennois**

Collège français Jules-Verne, BP 141, Tomboarivo,  
Antsirabe 110, Madagascar

E-mail : nicolascliquennois@yahoo.fr

<https://zoobank.org/References/9db5b176-54b4-40b4-aca0-67a814c4ab3e>

## Résumé

L'auteur décrit le genre *Anatispinosa* gen. n. au sein de la famille malgache des Antongiliidae (Phasmatodea). Ce genre contient deux espèces nouvelles : *A. elongata* sp. n. et *A. tumidicollis* sp. n., toutes deux récoltées sur le versant est du massif du Marojejy, les limites altitudinales connues de la première étant 450-700 m environ, quand celles de la seconde sont 1200-1600 m environ. Ce genre est connu d'autres localités voisines (Andramanalana, Marojejy-ouest, Anjanaharibe-Sud, Makira). Les taxons les plus proches d'*Anatispinosa* sont *Onogastris pauliani* Chopard, 1952 et *Cirsia multilobata* Chopard, 1952 du massif du Tsaratanàna, ces deux espèces nécessitant la description d'un nouveau genre. Ces taxons n'appartiennent à aucune des tribus établies, mais forment un groupe à décrire, endémique du Nord de Madagascar.

**Mots clés** : Antongiliidae, *Anatispinosa* gen. n., nouvelles espèces, Marojejy, Madagascar

## Extended abstract

*Anatispinosa* gen. n. is described herein and is a member of the Malagasy stick insect family Antongiliidae (Phasmatodea). This genus contains two species, also described herein: *A. elongata* sp. n. and *A. tumidicollis* sp. n., both collected on the eastern slopes of the Marojejy Massif, the known altitudinal limits of the former species being about 450-700 m, while those of the latter are about 1200-1600 m. The two species may derive from a common ancestor and differentiated as a result of allopatric or parapatric speciation linked to two distinct altitudinal zones on the massif. Both live in the lower vertical portion of the forest, at heights below 1.5 m. *Anatispinosa elongata* appears to feed on shrubs belonging to family Rubiaceae. This genus is

known from other nearby localities (Andramanalana, Marojejy-west, Anjanaharibe-Sud, and Makira) and based on images of animals in the wild these records may best be associated with *A. elongata*. The closest taxa to *Anatispinosa* are *Onogastris pauliani* Chopard, 1952 and *Cirsia multilobata* Chopard, 1952 from the Tsaratanàna Massif, and awaiting further taxonomic research these two species may require the description of a new genus. The above named taxa do not belong to any of the established tribes, but form a group to be described and endemic to northern Madagascar.

**Keywords**: Antongiliidae, *Anatispinosa* gen. n., new species, Marojejy, Madagascar

## Introduction

Des recherches menées à la fois dans les collections du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris (MNHN) et sur le terrain ont permis la découverte de deux espèces de phasmes congénères du massif du Marojejy. Elles présentent les caractères typiques des Antongiliidae (Phasmatodea, Anisacanthoidea) mais ne correspondent à aucun des genres déjà décrits. Ces espèces sont présentement décrites au sein du genre nouveau *Anatispinosa*.

## Matériel et méthodes

Le matériel étudié provient de trois sources : celui du MNHN, notamment celui récolté en 1972 à l'occasion de la mission RCP 225 qui portait sur l'étude des écosystèmes montagnards de la région malgache (Guillaumet *et al.*, 1975), celui de Sylvain Hugel récolté en février 2018, et celui récolté par des membres de la mission scientifique menée en octobre et novembre 2021 à laquelle j'ai participé. Les spécimens femelles du MNHN ont été étiquetés en tant que types par moi-même en 2005, les spécimens mâles en 2006. J'ai conservé le statut d'holotype aux femelles désignées comme tel en 2005, malgré l'apport récent de nouveau matériel, du fait que leur état général était bon et qu'un changement ne s'imposait pas. Les étiquettes de données des spécimens sont rapportées telles quelles entre deux barres obliques. Les coordonnées



géographiques sont données en degrés décimaux avec une précision de trois décimales.

Les mensurations des insectes ont été prises avec une règle graduée en demi-millimètres, au quart de millimètre près, sauf la longueur du corps qui a été mesurée au demi-millimètre près ; celles des œufs avec un pied à coulisse au dixième de millimètre près. La longueur du corps des insectes est mesurée dorsalement du bord antérieur du front au bord postérieur du tergum 10.

La plupart des photographies ont été prises avec l'appareil Olympus TG-5 ou TG-6 (Olympus corporation, Tokyo, Japon). Les figures ne suivent pas nécessairement l'ordre du texte mais sont assemblées de manière à mettre en évidence les caractères morphologiques qui rapprochent mais surtout qui opposent les deux nouvelles espèces décrites présentement.

La classification et les termes morphologiques employés sont ceux exposés par Cliquennois (2020). Ces termes employés sont notamment les suivants : « tergum 1 » (segment médian), « tergum 10 » (segment anal), « tergum 11 » (épiprocte, plaque suranale), « sternum 8 » (operculum, plaque sous-génitale chez la femelle). La nomenclature morphologique des œufs suit celle des travaux de Sellick (1997).

Les données géographiques concernant le Marojejy viennent de Goodman (2003) et avec certaines corrections notées dans l'introduction de cette monographie. Les abréviations sont explicitées au fil du texte, lors de leur première occurrence.

## Résultats

### Anisacanthoidea, Antongiliidae

Les deux espèces décrites ci-après présentent les caractères typiques des Antongiliidae, famille strictement endémique de Madagascar et faisant partie de la superfamille des Anisacanthoidea, endémique de Madagascar et des Comores (Cliquennois, 2020), à savoir un corps bacilliforme de taille petite ou moyenne, aptère, des antennes très courtes, comportant entre 10 et 19 articles, dont un troisième article adapté pour la stridulation : allongé, plus ou moins élargi à l'apex, à section plus ou moins triangulaire, à la surface interne plus ou moins concave, cernée de courtes lamelles formant une râpe. Le mâle est pourvu d'un vomer.

### *Anatispinosa* gen. n.

Zoobank : <https://zoobank.org/NomenclaturalActs/F2D781F1-EA1A-4A3D-8552-6B256103B2B9>

Espèce type : *Anatispinosa elongata* sp. n.

Derivatio nominis : nom féminin formé des éléments latins « anati- » (« canard ») et « spinosa » (« épineux ») en référence à deux caractères anatomiques, l'aspect du tergum 10 en forme de bec de canard pour le premier, les diverses épines dorsales du corps pour le second.

### Diagnose

Antongiliidae typique.

*Anatispinosa* gen. n. appartient à un groupe inédit (N. Cliquennois, en prép. ; voir Discussion) endémique du Nord de Madagascar qui se caractérise par l'allongement du tergum 10 (segment anal) de la femelle en bec de canard, par des antennes très courtes (1,5-2 fois la longueur de la tête chez la femelle, 2-3 fois chez le mâle) et par un nombre réduit d'articles antennaires (entre 10 et 14).

Au sein de ce groupe dont il est le premier genre à être décrit, *Anatispinosa* gen. nov. se caractérise par des antennes de 1,5 à 2,5 fois plus longues que la tête, constituées de 11 ou 12 articles et des fémurs antérieurs non courbés à la base (ou à peine) chez les deux sexes. La tête présente une tendance hypognathe modérée, avec une calotte postérieure couronnée d'une paire d'épines coniques. Le mésonotum et le métanotum présentent des groupes de tubercules (sauf le mâle d'*A. tumidicollis* sp. n.) plus ou moins développés. Les tergums abdominaux 1-9 présentent des plaques dorsales s'achevant postérieurement par une expansion médiane en pointe pouvant surplomber le bord antérieur du tergum suivant, ainsi que des angles antérieurs saillants et des angles postérieurs plus ou moins développés en pointe. Les pattes sont subinermes, les fémurs présentant sur les carènes dorsales deux ou trois lobes peu distincts et sur les carènes ventrales une paire d'épines subapicales émoussées.

Ce genre contient les deux espèces *A. elongata* et *A. tumidicollis* spp. nov. que plusieurs caractères permettent de distinguer aisément (Tableau 1).

### *Anatispinosa elongata* sp. n.

Figures 1 et 2-8 (A et C)

Zoobank : <https://zoobank.org/NomenclaturalActs/b25db8a7-99f2-400e-a3a3-37ecf3258616>

Derivatio nominis : Cette espèce est nommée par l'adjectif latin *elongata* (« allongée ») en rapport

**Tableau 1.** Clé tabulaire des espèces d'*Anatispinosa* gen. n.

|   | <i>Anatispinosa elongata</i> sp. n.   | <i>Anatispinosa tumidicollis</i> sp. n.  |
|---|---|--|
| Longueur du corps (mm)                            | ♀ : 64-68 ; ♂ : 49-52   | ♀ : 52-59 ; ♂ : 33-38  |
| Nombre d'articles antennaires                     | 12  | 11   |
| Longueur relative de l'article antennaire apical. | ♀ : allongé, presque aussi long que les articles 7-11 combinés ; ♂ : peu allongé, un peu plus court que les articles 10-11 combinés | ♀ : modérément allongé, environ aussi long que les articles 8-10 combinés ; ♂ : peu allongé, un peu plus long que les articles 9-10 combinés |
| Pronotum  | Angles antérieurs ordinaires (Figures 3A & 3C).<br>Armé postérieurement de deux tubercules submédians (Figures 3A & 4C)             | Angles antérieurs surélevés et épaissis (Figures 3B & 3D).<br>Armé postérieurement d'une grande épine médiane (Figures 3B & 3D)              |
| Rapport mésonotum/pronotum                        | ♀ : 4,9-5,5 ; ♂ : 4,7-5,3   | ♀ : 3,8-4,2 ; ♂ : 3,6-3,8  |
| Mésonotum   | Pourvu d'au moins un groupe de quatre tubercules disposés en couronne (Figures 4A & 4C).  | Dépourvu de tubercules, à tout le moins dépourvu d'un groupe de quatre tubercules en couronne (Figures 4B & 4D).                             |
| Mésonotum et métanotum                            | Pourvus postérieurement au plus d'un tubercule médian peu développé, à l'apex émoussé (Figures 4A, 4C, 5A & 5C).                    | Armés postérieurement d'une grande épine médiane (Figures 4B, 4D, 5B & 5D).  |
| Abdomen ♀ et ♂                                    | Tergums 2-5 armés postérieurement d'une forte épine médiane (Figures 6A & 6C).  | Tergums dépourvus d'épine médiane postérieure (Figures 6B & 6D).   |
| Tergum 10 ♀                                       | 1,5 fois plus long que le tergum 9, à l'apex légèrement entaillé (Figure 7A1).  | Un peu plus de 2 fois plus long que le tergum 9, sans entaille apicale (Figure 7B1).   |
| Tergum 10 ♂                                       | Nettement bilobé (Figure 7C1).  | Présentant une échancrure médiane peu prononcée (Figure 7D1).  |
| Organe préoperculaire (♀)                         | Protubérance médiane postérieure du sternum 7 dirigée vers l'arrière, surplombant nettement le sternum 8 (Figure 7A4).              | Protubérance médiane postérieure du sternum 7 ne surplombant pas ou à peine le bord antérieur du sternum 8 (Figure 7B4).                     |
| Sternum 8 ♀                                       | A l'apex vaguement pointu, arrondi ou tronqué, sans apicule (Figure 7A3).   | A l'extrémité pourvue d'un apicule arrondi (Figure 7B3).   |
| Vomer ♂   | Rectangulaire (Figure 7C3).   | Triangulaire (Figure 7D3).   |
| Cerques ♀   | Allongés, plus de quatre fois plus longs que larges (Figure 7A3).   | Courts, à peine deux fois plus longs que larges (Figure 7B3).  |

avec l'aspect élancé de son corps, par opposition à *Anatispinosa tumidicollis*, plus trapue.

Holotype ♀ : /Madagascar Est, massif du Marojejy (rés. nat. intégr. 12)/, /Muséum Paris, 500 m,



**Figure 1.** Couple d'*Anatispinosa elongata* sp. n. (spécimens non typiques) observé et photographié en début de soirée en bas du Camp 2 (vers 700 m) par Éric Mathieu le 30 octobre 2014 (<https://www.inaturalist.org/observations/69864286>).

17.XII.1972, A. Peyrieras/, /*Anatispinosa elongata* sp. n. HOLOTYPE, dét. N. Cliquennois VIII.2005/ (MNHN)

Paratypes ♀ : 2 ♀ : /Marojejy camp 1, ± 500 m (14,437°S, 49,775°E), II.2018, Sylvain Hugel/ (MNHN) ; 1 ♀ : /Marojejy ± 600 m (14,435°S, 49,768°E), 18.X.2021, Achille P. Raselimanana et Fandresena Rakotomalala/ (FMNH : Field Museum of Natural History, Chicago, Etats-Unis) ; 3 ♀ : /Marojejy ± 600 m (14,435°S, 49,768°E), 18.X.2021, Nicolas Cliquennois/ (1 ♀ : MNHN ; 1 ♀ : IMQC : Insectarium de Montréal, Québec, Canada ; 1 ♀ : NHMUK: Natural History Museum, Londres, Royaume-Uni) ; 1 ♀ : /Marojejy, bas du camp 2, ± 650 m (14,434°S, 49,763°E), 19.X.2021, Tahiry Langrand/ (FMNH)

Paratypes ♂ : 1 ♂ : //Madagascar Est, massif du Marojejy (rés. nat. intégr. 12), 600 m, 9-12-XII-1972, A. Peyrieras/, / Muséum Paris, Madagascar Est, mission C.N.R.S., R.C.P. n° 225/, /*Anatispinosa elongata* sp. n. PARATYPE ♂, dét. N. Cliquennois VII.2006/ (MNHN) ; 2 ♂ : /Marojejy camp 1, ± 500 m (14,437°S, 49,775°E), II.2018, Sylvain Hugel/ (MNHN) ; 3 ♂ : /Marojejy ± 600 m (14,435°S, 49,768°E), 18.X.2021, Nicolas Cliquennois/ (1 ♂ :

FMNH ; 1 ♂ : IMQC ; 1 ♂ : NHMUK) ; 1 ♂ : /Marojejy ± 700 m (14,434°S, 49,762°E), 17.X.2021, Tahiry Langrand/ (FMNH)

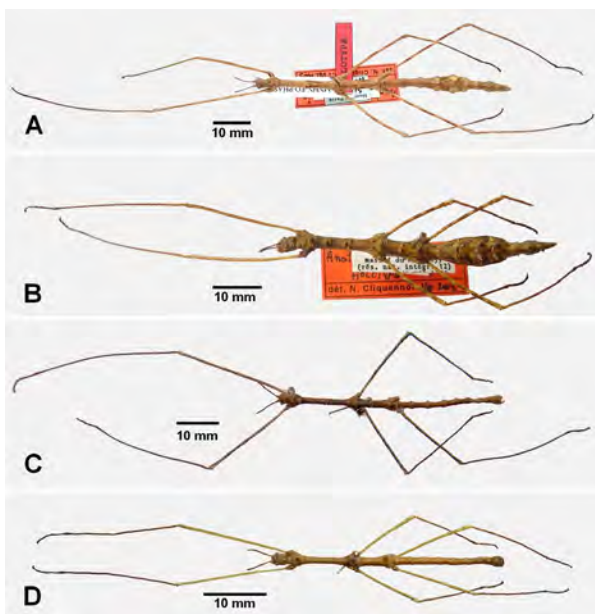
Œufs : 3 œufs immatures (ex-abdomen) de la femelle paratype « Marojejy, bas du camp 2, 19.X.2021, Tahiry Langrand » (MNHN)

Autres spécimens examinés : 1 ♀, /Institut scientifique Madagascar/, /Madagascar Est, dct. Sambava, R. N. XII, Marojejy-Ouest 1300 m, IX-X-59, Pierre Soga/ ; 1 ♂, mêmes données, avec en sus l'étiquette /« *Antongilia parechinops* n. sp. »./ qui indique un projet de description avortée, sans doute de Renaud Paulian ou de Lucien Chopard. La référence à *Antongilia echinops* Redtenbacher, 1906 (synonyme d'*Onogastris pardalina* Redtenbacher, 1906 (Cliquennois, 2009)) n'est fondée que sur une similitude globale ; 1 ♀ juvénile, /Institut scientifique Madagascar/, /Madagascar Est, dct. Sambava, R. N. XII, Marojejy, Beondroka 1200 m, VI-60, P. Soga/ (tous trois : MNHN).

## Description de l'holotype ♀

### Description générale

Antongiliinae typique (Figure 2A). Phasme au corps allongé, brun clair marqué de noir ou de brun foncé dorsalement, notamment sur le thorax et les pattes. Tégument d'aspect globalement lisse, pourvu de gros granules épars et de quelques épines coniques. Tête à tendance légèrement hypognathe, armée postérieurement d'une paire de longues épines



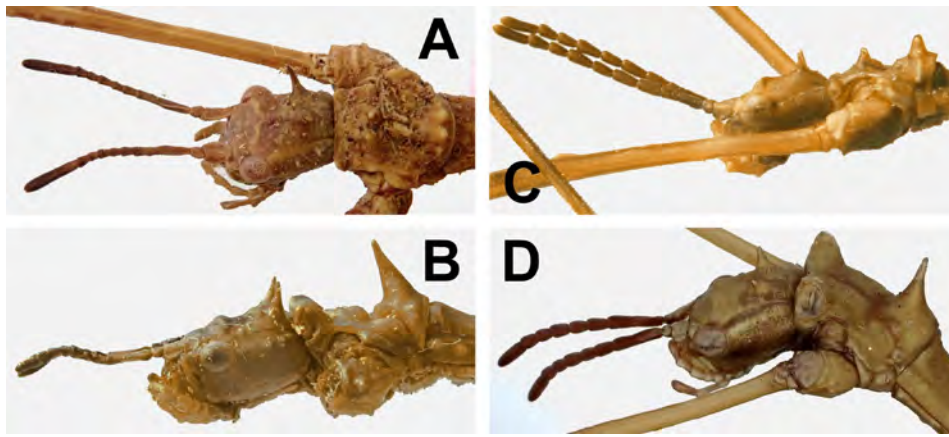
**Figure 2.** A) *Anatispinosa elongata*, ♀ holotype. B) *A. tumidicollis*, ♀ holotype. C) *A. elongata*, ♂ paratype. D) *A. tumidicollis*, ♂ paratype. Habitus.

divergentes (Figure 3A). Antennes courtes (Tableau 2), composées de 12 articles, les articles 4 et 5 étant peu discernables et l'article apical très long, environ cinq fois plus long que le précédent. Pronotum pourvu de deux paires de tubercules coniques submédians au sommet arrondi (Figure 3A). Mésonotum pourvu antérieurement d'une paire de tubercules submédians légèrement dissymétriques, et vers le centre de quatre tubercules disposés en couronne (Figure 4A). Métanotum pourvu d'une seule paire de tubercules similaires (Figure 5A). Mésosternum et métasternum pourvus de nombreux gros granules et de petits tubercules coniques. Les segments dorsaux sont pourvus d'une épine médiane postérieure du mésonotum au tergum abdominal 9 mais de taille et de forme différentes : épines petites ou très petites du mésonotum au tergum 3 et du tergum 6 au tergum 9 ; développées en une épine lamellaire et qui surplombe le bord antérieur du tergum suivant pour les tergums 4 et 5 (Figure 5A). Tergums 5 et 6 pourvus d'une paire d'épines sublatérales épaisses, coniques, émoussées et divergentes (Figure 5A). Tergums 3-7 aux angles postérieurs étendus, notamment les tergums 4-6 (Figure 5A). Tergum 10 allongé en bec de canard, à l'apex légèrement incisé (Figures 7A1, 7A2 & 7A3). Sternums abdominaux 3-7 pourvus d'une paire de gros granules subantérieurs et sublatéraux plus ou moins développés. Sternums 2-7 aux angles postérieurs plus ou moins développés en une épine triangulaire, précédée d'une carène pour les sternums 4-6. Sternum 8 peu bombé, s'étrécissant postérieurement vers un apex vaguement pointu (Figures 7A2 & 7A3), pourvu d'une carène sublatérale sinuée au niveau des tergums 8 et 9, développée en une courte saillie arrondie au niveau du bord postérieur du tergum 8. Pleures abdominaux formant une lamelle latérale au niveau des segments 4-6. Pattes très fines et allongées, subinermes (Figure 2A).

### Description détaillée

Couleurs générales – phasme de couleur brun clair assez uniforme, les bords latéraux des tergums abdominaux 4-6, notamment leurs angles postérieurs, ainsi que les angles antérieurs du tergum 5 et 6, sont plus clairs et plus brillants. Articles distaux des antennes plus foncés. Mésonotum et métanotum marqués de deux traits noirs sublatéraux, au niveau du troisième quart du mésonotum et des deuxième et troisième quarts du métanotum. Epimères de ces deux segments noirâtres. Pleure reliant le métanotum et le tergum 1 noirâtre de chaque côté.





**Figure 3.** A) *Anatispinosa elongata*, ♀ holotype. B) *A. tumidicollis*, ♀ holotype. C) *A. elongata*, ♂ paratype. D) *A. tumidicollis*, ♂ paratype. Tête et pronotum. (Echelle : voir mensurations des Tableaux 2 & 3).



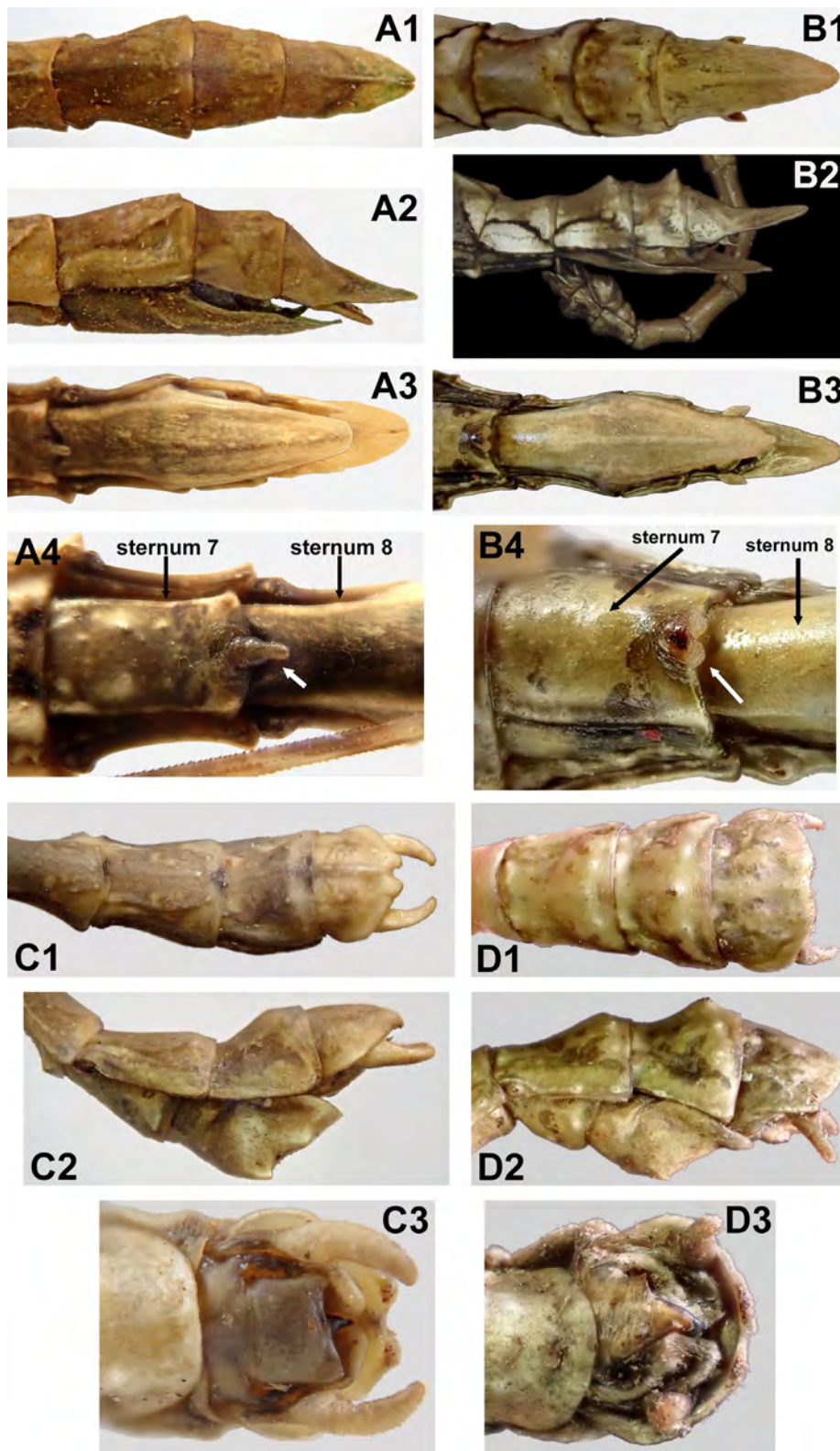
**Figure 4.** A) *Anatispinosa elongata*, ♀ holotype. B) *A. tumidicollis*, ♀ holotype. C) *A. elongata*, ♂ paratype. D) *A. tumidicollis*, ♂ paratype. Mésonotum. (Echelle : voir mensurations des Tableaux 2 & 3).



**Figure 5.** A) *Anatispinosa elongata*, ♀ holotype. B) *A. tumidicollis*, ♀ holotype. C) *A. elongata*, ♂ paratype. D) *A. tumidicollis*, ♂ paratype. Métanotum. (Echelle : voir mensurations des Tableaux 2 & 3).



**Figure 6.** A) *Anatispinosa elongata*, ♀ holotype. B) *A. tumidicollis*, ♀ holotype. C) *A. elongata*, ♂ paratype. D) *A. tumidicollis*, ♂ paratype. Tergums abdominaux numérotés en vue dorso-latérale (A et B) et en vue latérale (C et D). (Echelle : voir mensurations des Tableaux 2 & 3).



**Figure 7.** A) *Anatispinosa elongata* ♀, A1 et A2) holotype, A3 et A4) paratype. B) *A. tumidicollis*, ♀ paratype. C) *A. elongata*, ♂ paratype. D) *A. tumidicollis*, ♂ paratype. Terminalia en vues dorsale (A1, B1, C1, D1), latérale (A2, B2, C2, D2) et ventrale (A3, B3, C3, D3). Organe préoperculaire ♀ (A3, B3 et A4, B4 (flèche blanche)). Vomer ♂ (C3, D3).

Zones claires postérieures des tergums 4-6 bordées antérieurement de noir. Pattes marquées de zones brunâtres dorsalement, hanches assombries ventralement. Les diverses protubérances sont généralement brun très clair voir blanchâtres.

Tête (Figure 3A) à tendance modérément hypognathe, s'étrécissant légèrement vers l'arrière, pourvue postérieurement d'une calotte peu saillante et armée d'une paire d'épines divergentes, coniques, longues et fines. Suture frontale marquée par deux



petites fossettes submédianes. Zones frontales et postfrontales lisses et un peu plus foncées que la zone vertexale postérieure, où les zones blanchâtres dominant. Présence entre les yeux d'une paire de deux petits tubercules submédians transverses brun clair et au sommet arrondi. De chaque côté, bande blanchâtre postoculaire, large et irrégulière. Deux gros granules blanchâtres sous cette bande, un vers son milieu et un postérieurement. Yeux globuleux, environ deux fois plus longs que hauts. Antennes courtes (Tableau 2), à l'apex atteignant environ le premier tiers des fémurs antérieurs, composées de 12 articles : scape modérément allongé ; article 3 deux fois plus long que le pédicelle, peu élargi vers l'apex (1,5 fois plus large que la base), à section triangulaire, à la surface interne concave, bordée de deux carènes blanchâtres rectilignes convergentes mais qui ne se rejoignent pas à l'apex ; articles 4 et 5 difficilement discernables entre eux et des articles voisins, courts (le 5 étant presque deux fois plus long que le 4) ; article 6 environ 3,5 fois plus long que le 5, pourvu d'une protubérance arrondie brillante à la base, côté externe ; articles 7-11 allant s'épaississant modérément vers l'apex ; article apical très long, environ cinq fois plus long que le précédent, presque aussi long que les articles 7-11 combinés. Gula environ deux fois plus large que longue, en forme d'enclume.

Thorax (Figures 3A, 4A & 5A) – pronotum un peu plus court que la tête (Tableau 2), allant s'élargissant légèrement sur les trois quarts antérieurs avant de s'étrécir, pourvu au niveau du premier tiers d'une paire de tubercules submédians plus hauts que larges et au sommet arrondi et brillant et près du bord postérieur d'une paire de tubercules

submédians coniques et épais, au sommet arrondi, environ aussi hauts que larges, bordés sur chaque côté externe d'un tubercule beaucoup plus petit. Mésonotum allongé, environ 5,5 fois plus long que le pronotum (Tableau 2), la moitié antérieure plus claire que la moitié postérieure, parcouru d'un léger sillon médian plus net postérieurement ; pourvu de six tubercules coniques au sommet arrondi et brillant : une paire de tubercules submédians légèrement asymétriques au niveau du premier cinquième, et quatre tubercules comme disposés en couronne (ouverte antérieurement) au niveau du milieu, les deux submédians postérieurs étant plus développés que les deux sublatéraux antérieurs ; quelques autres protubérances notables : quelques granules plus ou moins développés le long des bords latéraux, quatre zones blanchâtres disposées en couronne (ouverte postérieurement) au niveau du deuxième tiers, trois gros granules dans les angles postérieurs, un tubercule médian aplati au sommet arrondi près du bord postérieur. Métanotum près de deux fois plus court que le mésonotum (Tableau 2), parcouru par un sillon médian plus net que celui du mésonotum ; pourvu de divers granules blanchâtres épars, les plus gros le long des bords latéraux, mais surtout de quatre gros tubercules coniques au sommet arrondi formant une couronne ouverte antérieurement, composée de deux tubercules sublatéraux et de deux tubercules submédians plus larges, couronne similaire à celle du mésonotum, mais aux tubercules plus larges et un peu plus distants les uns des autres ; petit tubercule médian sur le bord postérieur, lequel bord surplombe de chaque côté le bord antérieur du tergum 1. Mésépistérne et métépistérne pourvus de quelques granules blancs ; mésépimère

**Tableau 2.** Mensurations de l'holotype et des paratypes d'*Anatispinosa elongata* sp. n.

| Mensurations (en mm)       | <i>elongata</i> ♀<br>holotype | <i>elongata</i> ♀<br>paratypes | <i>elongata</i> ♂<br>paratypes |
|----------------------------|-------------------------------|--------------------------------|--------------------------------|
| Corps                      | 68,0                          | 64,0-68,0                      | 49,5-52,0                      |
| Tête                       | 3,5                           | 3,3-3,5                        | 2,5                            |
| Antennes                   | 6,0                           | 6,5-7,0                        | 6,0-7,0                        |
| Pronotum                   | 3,0                           | 3,3                            | 2,8                            |
| Mésonotum                  | 17,0                          | 16,0-16,5                      | 13,0-14,5                      |
| Métanotum et tergum 1      | 11,5                          | 10,5-11,8                      | 8,8-9,0                        |
| Métanotum                  | 9,8                           | 8,8-9,8                        | 7,3                            |
| Tergum 1                   | 2,3                           | 2,0-2,3                        | 1,75-2,0                       |
| Abdomen (sans le tergum 1) | 32,0                          | 31,5-32,0                      | 24,0-25,0                      |
| Tergum 10 (♀)              | 3,5                           | 4,0                            | -                              |
| Fémurs antérieurs          | 30,0                          | 30,5-31,0                      | 26,0-27,5                      |
| Fémurs médians             | 20,0                          | 19,5-20,3                      | 16,8-17,5                      |
| Fémurs postérieurs         | 24,0                          | 24,0-25,0                      | 20,0-21,0                      |
| Tibias antérieurs          | 36,5                          | 38,0-40,0                      | 31,5-34,5                      |
| Tibias médians             | 22,0                          | 22,0-24,0                      | 19,5-20,0                      |
| Tibias postérieurs         | 29,0                          | 32,0-34,0                      | 28,0-29,0                      |
| Tarses antérieurs          | 8,3                           | 7,3-7,5                        | 6,5-7,0                        |



et métépimère lisses et noirs. Probasisternite pourvu de granules blanchâtres, sauf la zone triangulaire médiane, laquelle est lisse ; profurcasternite pourvu antérieurement d'une zone en demi-lune densément grenue (aire sensorielle ?), partie postérieure parsemée de granules blanchâtres. Moitié antérieure du mésosternum plus densément couverte de granules blanchâtres de tailles diverses que la moitié postérieure sur laquelle les granules sont également plus petits mais qui présente quelques petits tubercules coniques sublatéraux dans sa partie antérieure (soit le troisième quart du sternum). Métasternum moins densément granuleux mais pourvu de deux rangées sublatérales composées de quatre petits tubercules coniques.

Pattes (Figure 2A) – très longues (Tableau 2), les pattes antérieures étant plus longues que le corps. Hanches antérieures pourvues latéralement d'un granule blanchâtre près du bord apical. Fémurs à section rectangulaire ; fémurs antérieurs non courbés au niveau de la tête ; carènes dorsopostérieures des fémurs pourvues de trois petits lobes plus ou moins développés, le moins sur les fémurs antérieurs, le plus sur les fémurs postérieurs ; fémurs médians et postérieurs pourvus de deux épines subapicales sur les carènes ventrales, dorsalement d'une épine apicale. Tibias et tarsi inermes, pourvus de nombreuses soies courtes sur les carènes ventrales.

Abdomen (Figures 6A & 7A) – très légèrement plus long que le thorax (tergum 1 exclus de la longueur de l'abdomen) (Tableau 2), segments 5 et 6 épaissis, un peu plus de deux fois plus larges que le segment 2. Tergum 1 environ quatre fois plus court que le métanotum (Tableau 2). Tergums 4-7 pourvus d'une carène médiane. Tergums 1-9 pourvus d'une épine médiane postérieure, très petite sur les tergums 1 et 7-9, petites sur les tergums 2 et 6, plus grandes, aplaties et dirigées vers l'arrière, formant un pli avec le bord postérieur, pour ce qui est des tergums 3-5, surplombant le bord antérieur du tergum suivant pour les tergums 4 et 5. Cette épine constitue le prolongement postérieur d'une plaque exhaussée portée postérieurement par les tergums 1-9, plaque surtout développée sur les tergums 4-6 où elle s'achève postérieurement de chaque côté par un pli cuticulaire formant un surplomb. Tergums 5 et 6 armés antérieurement d'une paire d'épines sublatérales coniques, divergentes, épaisses, au sommet émoussé. Tergums 3-7 aux angles postérieurs étendus, notamment les tergums 4-6. Tergums 2-7 aux angles antérieurs saillants, notamment pour les tergums 5 et 6. Pleures

abdominaux formant une lamelle latérale au niveau des segments 4-6. Sternum 1 très court, pourvu d'une paire de gros granules sublatéraux. Sternum 2 présentant près du bord antérieur une paire de granules submédians. Sternums 3-7 présentant une paire de saillies sublatérales plus ou moins développées au niveau du premier tiers du segment. Sternums 2-7 aux angles postérieurs plus ou moins développés en un lobe triangulaire, précédé d'une carène pour les sternums 4-6. Terminalia : tergum 10 en forme de bec de canard, aux bords sinués, 1,5 fois plus long que le tergum 9, pourvu d'une crête médiane au niveau du deuxième tiers, à l'apex entaillé, entaille prolongée ventralement par une gouttière médiane qui s'arrête vers le milieu du segment au tergum 11, ce dernier se présentant sous la forme d'un demi-cercle perpendiculaire au tergum 10 ; organe préoperculaire formant une fossette médiane entre le bord postérieur du sternum 7 et le bord antérieur du sternum 8, mais paraissant incomplet (voir infra) ; sternum 8 naviculaire, faiblement bombé, trois fois plus long que large, atteignant à peine le milieu du tergum 10, comprimé latéralement vers la base, s'élargissant vers le centre avant de s'étrécir jusqu'à l'apex vaguement pointu, pourvu sur le dernier quart d'une carène médiane peu développée et le long des deuxième et troisième quarts d'une carène sublatérale présentant vers la mi-longueur une saillie en forme de lobe rappelant les lobes formés par les angles postérieurs des sternums précédents (voir infra) ; cerques fins, plus de quatre fois plus longs que larges, aplatis dorsoventralement, s'affinant vers un apex arrondi.

Variations – chez les spécimens vivants (Figure 1), c'est un mélange de vert clair et de vert sombre qui domine dorsalement, les articles antennaires 6-11 étant d'un brun bordeaux clair, foncé pour les articles 3-5 et 12, le scape et le pédicelle étant verts. Le bord antérieur du mésonotum et du métanotum peut être marqué d'une courte bande noire transverse. Ventralement, on observe des zones sombres au niveau de la tête et de l'insertion des pattes, hanches incluses. La spinescence est globalement la même que celle de la ♀ holotype mais généralement plus développée, notamment sur le mésonotum, le métanotum, les tergums abdominaux et les pattes. L'organe préoperculaire (Figure 7A4) apparaît complet chez les paratypes : il est composé d'une saillie médiane sur le bord postérieur du sternum 7 et qui s'étend assez largement postérieurement, surplombant une fossette creusée sur le bord antérieur du sternum 8 apparemment prolongée

antérieurement par une cavité sous le bord postérieur du sternum 7 ; cette saillie s'affine postérieurement et présente un apex arrondi garni de petites soies.

## Description des ♂ paratypes

### Description générale

Antongiliinae ♂ typique (Figure 2C). Phasmes au corps allongé, subcylindrique, présentant dorsalement un mélange de verts chez les spécimens vivants, teintes brunissant chez les spécimens morts ; spinescence similaire à celle de la femelle, avec notamment une paire de fines épines sur la calotte postérieure de la tête, deux paires de tubercules sur le pronotum (Figure 3C), trois séries de quatre tubercules plus ou moins développés et disposés en couronne sur le mésonotum (Figure 4C), une série sur le métanotum (Figure 5C), une épine médiane postérieure ou un tubercule émoussé sur le mésonotum, le métanotum et les tergums 1-5 (Figures 4C, 5C & 6C). Pattes longues, fines, subinermes (Figure 2C). Segment anal bilobé (Figure 7C1), vomer rectangulaire (Figure 7C3).

### Description détaillée

Couleurs générales – phasmes présentant dorsalement un mélange de verts chez les spécimens vivants (Figure 1), teintes brunissant chez les spécimens morts ; bord antérieur du mésonotum et du métanotum marqué d'une courte bande noire transverse ; brun ventralement, plus ou moins marqué de noir au niveau de l'insertion des pattes, hanches incluses. Des bandes longitudinales claires à l'avant des tubercules sur le mésonotum et le métanotum s'observent parfois. Episternes du mésothorax et du métathorax blanc.

Tête (Figure 3C) à tendance hypognathe présentant une petite calotte postérieure, un peu plus longue que large, s'étrécissant sensiblement vers l'arrière ; pourvue d'une paire de petites protubérances médianes transverses entre les yeux, sur la calotte postérieure d'une paire d'épines coniques longues et fines, plus ou moins émoussées, et d'une paire de granules postérieurs plus ou moins développés. Yeux très bombés, hémisphériques, environ deux fois plus larges que hauts. Antennes composées de 12 articles, les deux premiers brun très clair, les autres brun foncé, surtout les 3, 4 et 12 ; articles 5-12 couverts de soies courtes ; scape un peu plus long que large, au bord latéral interne droit, au bord latéral externe arrondi ; pédicelle mesurant un peu plus de la moitié de la longueur du scape ;

article 3 environ deux fois plus long que le pédicelle, peu élargi vers l'apex, au bord apical environ 1,5 fois plus large que le bord basal ; article 4 très court, environ 3,5 fois plus court que le 3 ; article 5 un peu plus d'1,5 fois plus long que le 4 ; article 6 environ deux fois plus long que le 4, pourvu sur le bord externe, à la base, sur la jonction 5-6, d'une petite protubérance arrondie et lisse ; articles 7-11 d'aspect similaire, les 9-11 épaissis vers l'apex ; article apical modérément allongé, environ deux fois plus long que le précédent. Gula environ deux fois plus large que longue, en forme d'enclume.

Thorax (Figures 3C, 4C & 5C) – pronotum légèrement plus long que la tête (Tableau 2), un peu moins d'1,5 fois plus long que large, au bords latéraux sinués, allant s'étrécissant jusqu'au premier quart, puis s'élargissant jusqu'au deuxième tiers, avant de s'étrécir à nouveau jusqu'au bord postérieur ; armé centralement d'une paire de tubercules coniques submédians à l'apex arrondi et brillant, et postérieurement d'une paire de tubercules submédians un peu plus épais que les précédents et très proches, couronnant une protubérance fendue par un sillon médian. Bord antérieur du mésonotum exhaussé et marqué d'une bande transverse noire ; mésonotum pourvu de tubercules coniques plus ou moins développés à l'apex arrondi et lisse : leur disposition consiste généralement en trois groupes de quatre protubérances organisées en couronnes ouvertes vers l'avant, l'un au niveau du premier sixième, le deuxième avant le milieu, le troisième au deuxième tiers ; les tubercules dont le développement varie le moins d'un spécimen à l'autre sont ceux de la paire submédiane des groupes 1 et 2 : épais et hauts, surtout ceux du groupe 2, lesquels sont également légèrement divergents ; les protubérances sublatérales et celles du groupe 3 sont très petites, ayant la forme de granules lisses plus ou moins développés ; mésonotum pourvu en outre d'autres rares granules épars, plus denses près du bord postérieur, notamment d'une ligne de trois granules espacés sur les bords latéraux ; bord postérieur pourvu d'une protubérance transverse présentant un gros tubercule médian au sommet arrondi, flanqué de chaque côté par un granule ; métanotum pourvu au niveau du premier tiers d'une couronne de quatre tubercules similaire à celle du milieu du mésonotum, les deux tubercules submédians étant nettement plus développés que les sublatéraux ; métanotum présentant quelques granules notables : une paire latérale près du bord antérieur, une paire submédiane à l'avant

de la couronne de tubercules, quelques granules dans la moitié postérieure disposés plus ou moins symétriquement par rapport à la ligne médiane ; armé postérieurement d'un court tubercule médian nettement moins développé que celui du mésonotum. Mésépisternes et métépisternes pourvus d'une ligne de granules espacés. Probasisternite presque lisse, profurcasternite présentant antérieurement une zone en forme de demi-cercle pourvue de minuscules épines conférant à cette zone un aspect grenu. Mésosternum et métasternum pourvus de nombreux petits granules en zone médiane, plus gros et plus denses antérieurement sur le mésosternum, et de chaque côté d'une ligne sublatérale de quelques gros granules lisses et blanchâtres, espacés.

Pattes (Figure 2C) longues (Tableau 2), fines, les tibias antérieurs étant les segments les plus longs, aussi longs que la longueur combinée du métanotum et de l'abdomen. Hanches antérieures pourvues dorsalement d'un tubercule apical médian. Fémurs à section rectangulaire, armés d'une épine apicodorsale, aux carènes dorsales pourvues de deux ou trois petits lobes triangulaires peu développés ; fémurs antérieurs non courbés au niveau de la tête ; fémurs médians et postérieurs armés sur les carènes ventrales d'une paire de petites épines subapicales émoussées, la plus distale souvent un peu plus développée. Tibias et tarses aux carènes pourvues de nombreuses petites soies. Probasitarses allongés, aussi longs que les tarsomères suivants combinés.

Abdomen (Figures 6C & 7C) légèrement plus court (sans le tergum 1) que le thorax (Tableau 2), tergum 2 un peu plus de deux fois plus long que le tergum 1, tergums allant s'allongeant jusqu'au tergum 4, puis allant s'accourcissant. Tergums 1-9 présentant postérieurement une plaque médiane surélevée dont les bords latéraux débutent antérieurement par un granule plus ou moins développé, pourvue d'une épine médiane postérieure plus ou moins développée ; tergums 1-5 au bord postérieur surélevé. Tergum 1 environ quatre fois plus court que le métanotum, plaque médiane occupant toute la longueur, épine médiane postérieure un peu plus développée que celle du métanotum. Tergums 1-8 aux angles antérieurs développés en une protubérance arrondie, surmontant les stigmates, aux angles postérieurs développés en une pointe émoussée, aux bords latéraux présentant une forme concave vus du dessus. Tergums 2-5 à l'épine médiane postérieure très développée, orientée plus ou moins vers l'arrière et surplombant parfois le bord antérieur du segment suivant. Sternum 2 pourvu près

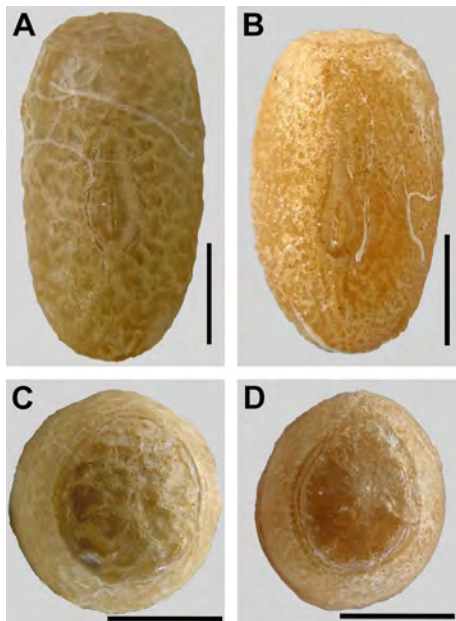
du bord antérieur d'une paire de petits tubercules blanchâtres submédiens. Sternums 2-8 parsemés de granules, notamment d'une paire de granules submédiens un peu plus développés que les autres, situés au niveau du premier tiers, pourvus dans les angles postérieurs d'une protubérance lisse et blanchâtre, discrète sur les premiers tergums, plus développée sur les derniers. Terminalia : tergum 10 un peu plus court que le 9, pourvu d'une courte carène médiane postérieurement, étranglé à la base puis allant légèrement s'élargissant jusque vers la mi-longueur avant de s'étrécir rapidement postérieurement, au bord postérieur pourvu de soies courtes, présentant deux petits lobes séparés par une échancrure médiane arrondie, lesquels lobes sont armés ventralement de cinq minuscules épines brunâtres ; bord antérieur du sternum 9 en retrait du bord antérieur du tergum 9, bord postérieur situé environ au niveau du premier tiers du tergum 9 ; poculum approximativement 1,5 fois plus long que le sternum 9, pourvu d'une paire de protubérances sommitales comprimées latéralement, pourvues de soies courtes, et vers le milieu de la déclivité postérieure de deux protubérances latérales arrondies moins développées, parfois vestigiales ; vomer blanchâtre, grossièrement rectangulaire, un peu plus long que large, à la base élargie et présentant de chaque côté une surface bombée, fortement étranglé au niveau du premier tiers, puis plus étroit qu'à la base, aux angles postérieurs légèrement étendus, au bord postérieur armé d'une forte épine apicale médiane, noirâtre, conique et recourbée ; paraproctes concaves ventralement, à l'apex arrondi ; cerques falciformes, relativement longs, presque aussi longs que le tergum 10, visibles dorsalement, allant s'affinant et légèrement s'étrécissant postérieurement, à l'apex arrondi, au bord interne droit, au bord externe arrondi, pourvus de soies courtes.

### Description des œufs (immatures)

Mensurations (longueur/largeur/hauteur en mm de la capsule) : 3,3/1,7/1,8-1,9

Œufs (Figures 8A & 8C) brun clair verdâtre, ovoïdes, allongés, près de deux fois plus longs que larges, un peu plus hauts que larges, au pôle postérieur arrondi. Capsule et opercule parcourus par un réseau de rides, d'aspect poreux, dépourvus de soies. Plaque micropylaire située vers le centre de la surface dorsale, lancéolée, mesurant un peu moins de la moitié de la longueur de la capsule, pourvue d'une carène médiane sur les deux tiers postérieurs,





**Figure 8.** A et C) *Anatispinosa elongata*. B et D) *A. tumidicollis*. A et B) Œuf en vue dorsale. C et D) Operculum et capsule en vue antérieure. (Echelle : la barre représente 1 mm.)

qui se poursuit un peu au-delà de la limite de l'aire micropylaire, sous la coupe micropylaire. Angle operculaire très légèrement négatif. Opercule ovale, légèrement bombé.

## Biologie

Cette espèce se rencontre en sous-bois vers 450-700 m d'altitude dans la zone de forêt qui borde le camp 1 et le chemin qui mène au camp 2 du versant sud-est du Parc National de Marojejy (Figure 9). Cette répartition altitudinale demeure à être précisée, elle repose sur les données fournies par les étiquettes des spécimens déposés au MNHN, les données de Sylvain Hugel (février 2018), mes propres observations et celles de mes compagnons de mission en octobre 2021, ainsi que sur les six observations disponibles sur [www.inaturalist.org](http://www.inaturalist.org) (consulté le 31 juillet 2022) ; je n'ai pas prospecté les environs du camp 1 (450 m), mais les environs du camp 2 (775 m) durant trois nuits : je n'ai pu observer cette espèce qu'en descendant assez loin du camp 2 vers 600-650 m ; je ne l'ai pas non plus observée plus haut, entre 650 et 900 m. De même, je ne l'ai pas observée aux environs du camp 3 (1325 m) et du camp 4 (1550 m). Par ailleurs, je n'ai observé aucun spécimen en train de se nourrir, mais six individus sur les sept rencontrés en octobre 2021 se tenaient sur la face supérieure ou inférieure de feuilles marquées de mangeures d'au moins deux espèces arbustives de la famille des Rubiaceae (ce

qu'on peut également observer sur deux photos du site [www.inaturalist.org](http://www.inaturalist.org) : <https://www.inaturalist.org/observations/9924217> et <https://www.inaturalist.org/observations/69807398>), famille de plantes couramment consommée par les Antongiliinae. Ces spécimens se tenaient non accouplés entre 0,5 et 1,5 m de hauteur. C'est une espèce qui apparaît assez commune, ce que confirme le fait que sur 15 observations d'Antongiliidae au Marojejy (toutes sur le flanc sud-est) postées sur [www.inaturalist.org](http://www.inaturalist.org), six la concernent quand une petite vingtaine d'espèces de cette famille sont présentes sur ce site (N. Cliquennois, données inédites).

## Répartition

Par circonspection, je n'ai conservé dans la série typique que les spécimens provenant des alentours du camp 1 et des bas du camp 2 sur le versant sud-est du massif (Figure 9). J'en ai exclu de ce fait, les deux spécimens adultes (MNHN), mâle et femelle, récoltés en 1959 par Pierre Soga sur le versant ouest à 1300 m d'altitude (voir Autres spécimens examinés), même si aucune différence majeure dans leur morphologie ne les éloigne des spécimens récoltés plus bas sur le versant est, si ce n'est la longueur des antennes, un peu plus courtes, et celle des segments des pattes, environ 10 % plus longs chez les spécimens du versant ouest. Une autre femelle juvénile, écartée elle aussi, vient du mont Beondroka à 1200 m, localité intéressante située à environ 3 km à vol d'oiseau à l'est du camp 1, mais nettement plus en altitude. Il est par ailleurs à noter que l'on trouve sur le site [www.inaturalist.org](http://www.inaturalist.org) (consulté le 31 juillet 2022) des photos de spécimens hors massif du Marojejy qui correspondent à l'habitus d'*A. elongata* : l'une prise vers 950 m à Anjanaharibe-Sud : <https://www.inaturalist.org/observations/70082227> (observation d'Eric Mathieu, Antananarivo), l'autre vers 600 m au Makira : <https://www.inaturalist.org/observations/33991334> (observation de Kristof Zyskowski, New-Haven, Etats-Unis). A ces observations disponibles en ligne, s'ajoute celle de Dimitri Känel (Fribourg, Suisse) qui m'a fait parvenir deux photos prises vers 1300 m près d'une localité nommée Andregengy (14,334°S, 49,295°E), dans ce qui semble être la forêt dite d'Andramanalala au nord-ouest du Marojejy, dans le corridor forestier Tsaratanàna-Marojejy. Ces spécimens pourraient représenter effectivement *A. elongata*, ce qui constituerait une aire de répartition assez vaste pour cette espèce (Figure 10).

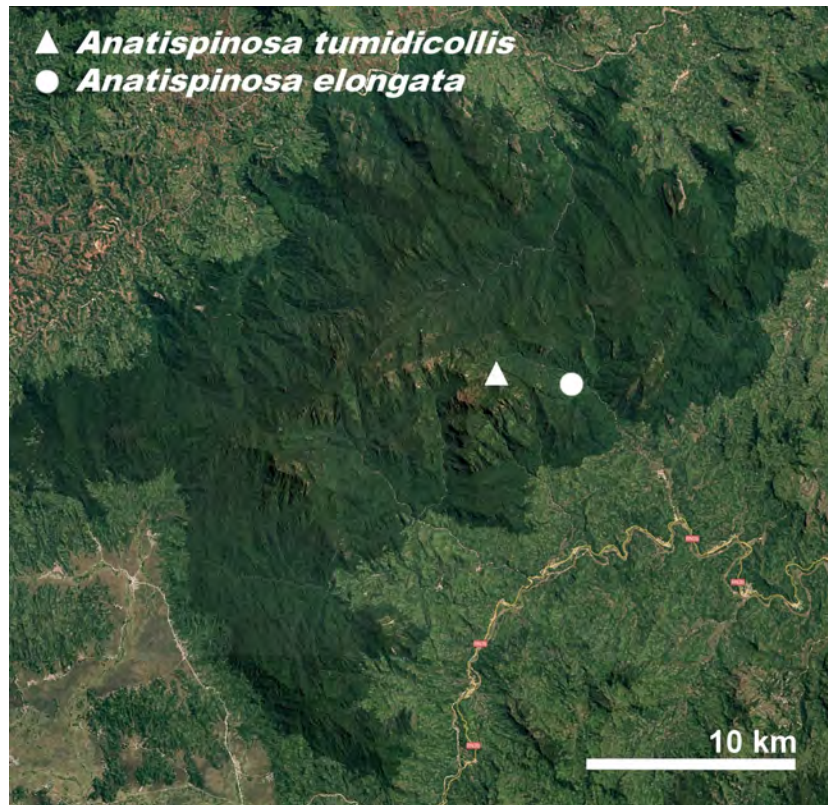


Figure 9. Parc National de Marojejy. Localités types d'*Anatispinosa elongata* et d'*A. tumidicollis*. Image Google.

## Statut de conservation

Cette espèce étant à la fois commune et apparemment répartie sur un vaste territoire dont une partie est légalement protégée et bien préservée, il apparaît que sa pérennité est actuellement assurée.

### *Anatispinosa tumidicollis* sp. n.

Figures 2-8 (B et D)

Zoobank : <https://zoobank.org/NomenclaturalActs/1c19a3c0-98cc-4a62-b29f-61091e364d56>

Derivatio nominis : Le nom de cette espèce est formé à partir de l'adjectif latin *tumidus* (« enflé », « tuméfié ») et du nom latin *collum* (« cou ») en lien avec l'aspect enflé du bord antérieur du pronotum.

Holotype ♀ : /Madagascar Est, massif du Marojejy, (rés. nat. intégr. 12)/, /12.XII.1972, A. Peyrieras, 1300 m/, /*Anatispinosa tumidicollis* sp. n., HOLOTYPE ♀, dét. N. Cliquennois, VIII.2005/ (MNHN)

Paratypes ♀ : 1 ♀, *idem* holotype (MNHN) ; 1 ♀ : / Marojejy, environs du camp 3, ± 1300 m (14,436°S, 49,743°E), II.2018, Sylvain Hugel/ (très abîmée : elle a perdu cinq pattes et ses antennes ; MNHN) ; 1 ♀ (in copula) : /Marojejy, environs du camp 4 vers 1550 m

(14,444°S, 49,742°E), 31.X-5.XI.2021, Association Vahatra/ (FMNH)

Paratypes ♂ : 1 ♂ : /Madagascar Est, massif du Marojejy (rés. nat. intégr. 12)/, /12.XII.1972, A. Peyrieras, 1300 m/, /*Anatispinosa tumidicollis* sp. n., PARATYPE ♂, dét. N. Cliquennois, VII.2006/ (MNHN) ; 1 ♂ : /Marojejy, XII.1972/ /Muséum Paris, Madagascar Est, mission C.N.R.S., R.C.P. n° 225/, /*Anatispinosa tumidicollis* sp. n., PARATYPE ♂, dét. N. Cliquennois, VII.2006/ (MNHN) ; 1 ♂, /Madagascar Est, massif du Marojejy (rés. nat. intégr. 12)/, / Muséum Paris, 1300 m, 12.XII.1972, A. Peyrieras/, /*Anatispinosa tumidicollis* sp. n., PARATYPE ♂, dét. N. Cliquennois, VII.2006/ (MNHN) ; 1 ♂ (in copula) : / Marojejy, environs du camp 4 vers 1550 m (14,444°S, 49,742°E), 31.X-5.XI.2021, Association Vahatra/ (FMNH)

Œufs : 3 œufs immatures (ex-abdomen) de la femelle paratype « Marojejy, camp 4, vers 1650 m, 31.X-5.XI.2021, association Vahatra » (MNHN)

Autres spécimens examinés : 1 ♂, /Institut scientifique Madagascar/, /Madagascar Est, dct. Sambava, R. N. XII, Marojejy-Ouest 1300 m, IX-X-59, Pierre Soga/, /*Antongilia sogai* n. sp./ (MNHN) Il est à noter concernant ce spécimen que l'étiquette manuscrite « *Antongilia sogai* sp. n. » indique un projet de description avortée, sans doute de Renaud

Paulian, sinon de Lucien Chopard ; 1 ♀ juvénile, mêmes données que le spécimen précédent, mais sans étiquette d'identification (MNHN) ; 1 ♀ juvénile, Marojejy, camp 3, ± 1300 m (14,436°S, 49,743°E), 22.X.2021, Achille P. Raselimanana et Fandresena Rakotomalala ; 1 ♀ juvénile, Marojejy, camp 3, ± 1300 m (14,436°S, 49,743°E), 25.X.2021, Nicolas Cliquennois ; 1 ♀ juvénile, Marojejy, camp 4, vers 1550 m (14,444°S, 49,742°E), 29.X.2021, Nicolas Cliquennois (MNHN).

## Description de l'holotype ♀

### Description générale

Antongiliinae typique. Phasme au corps modérément allongé, à l'abdomen massif et aux longues pattes (Figure 2B). De teinte brun clair assez uniforme, marqué latéralement d'une ligne noire irrégulière sur le mésonotum et les tergums 1-8. Tégument d'aspect lisse, armé de fortes épines coniques (voir infra). Tête (Figure 3B) à tendance légèrement hypognathe, armée postérieurement d'une paire de longues épines légèrement divergentes. Antennes courtes (Tableau 3), composées de 11 articles, le 4<sup>e</sup> étant difficilement discernable du 3<sup>e</sup> et du 5<sup>e</sup>, l'article apical étant long, environ quatre fois plus long que le précédent. Pronotum (Figure 3B) aux angles antérieurs fortement développés en pointe – l'orifice glandulaire étant très large latéralement, armé postérieurement d'une épine médiane conique très développée inclinée vers l'avant. Mésonotum (Figure 4B) armé de deux paires d'épines coniques submédianes plus hautes que larges, dissymétriques, et d'une épine médiane postérieure similaire à celle du pronotum. Métanotum (Figure 5B) pourvu d'une paire de tubercules submédians plus larges que hauts et d'une épine médiane postérieure un peu plus courte que celles du pronotum et du mésonotum, droite. Abdomen (Figure 6B) aux segments 3-6 élargis. Tergums 5 et 6 armés antérieurement d'une paire de grosses épines coniques divergentes, épaisses et pointues, plus hautes que larges ; tergums 8 et 9 pourvus postérieurement d'une petite protubérance médiane. Tergum 10 (Figures 7B1 & 7B2) allongé en forme de bec de canard, plus de deux fois plus long que le tergum 9. Episternes pourvus de petits tubercules blanchâtres. Mésosternum et métasternum parsemés de granules blanchâtres. Sternums 2-6 aux angles postérieurs développés en un petit lobe blanchâtre. Sternum 8 incomplet. Pattes (Figure 2B) subinermes, pattes antérieures fines et allongées, aussi longues que le corps, pattes médianes et postérieures d'aspect plus massif.

**Tableau 3.** Mensurations de l'holotype et des paratypes d'*Anatispinosa tumidicollis* sp. n.

| Mensurations (en mm)       | <i>tumidicollis</i> ♀ holotype | <i>tumidicollis</i> ♀ paratypes | <i>tumidicollis</i> ♂ paratypes |
|----------------------------|--------------------------------|---------------------------------|---------------------------------|
| Corps                      | 53,5                           | 52,0-59,0                       | 33,5-37,5                       |
| Tête                       | 3,3                            | 3,3-3,5                         | 2,5-2,8                         |
| Antennes                   | 4,5                            | 5,0                             | 4,0-4,5                         |
| Pronotum                   | 3,3                            | 3,3-3,5                         | 2,3-2,5                         |
| Mésonotum                  | 12,5                           | 12,0-14,5                       | 8,5-9,0                         |
| Métanotum et tergum 1      | 8,5                            | 7,8-10,0                        | 6,3-6,8                         |
| Métanotum                  | 6,8                            | 6,0-8,5                         | 5,5                             |
| Tergum 1                   | 2,0                            | 1,8-2,0                         | 1,0-1,3                         |
| Abdomen (sans le tergum 1) | 26,0                           | 27,0-28,5                       | 17,0-17,5                       |
| Tergum 10 (♀)              | 4,3                            | 4,3-4,5                         | -                               |
| Fémurs antérieurs          | 21,5                           | 22,5-25,0                       | 17,0-19,5                       |
| Fémurs médians             | 13,5                           | 13,3-14,0                       | 10,5-13,0                       |
| Fémurs postérieurs         | 16,5                           | 16,5-18,5                       | 12,3-15,0                       |
| Tibias antérieurs          | 26,0                           | 26,0-32,0                       | 21,0-22,5                       |
| Tibias médians             | 14,5                           | 14,0-17,0                       | 11,5-14,5                       |
| Tibias postérieurs         | 19,5                           | 18,0-21,5                       | 15,5-18,5                       |
| Tarses antérieurs          | 6,3                            | 6,50                            | 5,3                             |

### Description détaillée

Couleurs générales – brun moyen uniforme, les grandes protubérances de la même couleur, les petites plus claires. Zone postérieure du mésonotum, du métanotum et des tergums 1-8 marquée latéralement d'un sillon noir irrégulier plus ou moins épais, nettement arrondi sur les tergums 3-8. Tergums abdominaux 1-8 marqués latéralement de larges rubans brun clair obliques, s'étendant de part et d'autre des limites tergales, ceux des tergums 3-6 étant les plus marqués ; rubans bordés par le sillon noir évoqué ci-dessus sur leur bord antérieur dans l'angle postérieur des tergums, traversés par ce sillon noir dans l'angle antérieur des tergums. Fémurs marqués de bandes sombres dorsalement.

Tête (Figure 3B) à légère tendance hypognathe, à peine plus longue que large, pourvue entre les yeux de deux protubérances submédianes au sommet arrondi, plus larges que hautes, postérieurement d'une paire de longues épines coniques, très légèrement divergentes, ainsi que d'autres petits tubercules à l'arrière des yeux, dorsalement et latéralement. Yeux peu bombés, presque trois fois plus longs que hauts. Antennes courtes, environ 1,5 fois plus longues que la tête (Tableau 3), dépassant légèrement le premier tiers des fémurs antérieurs, composées de 11 articles ; le scape à peine plus long que large, aux bords latéraux arrondis ; le pédicelle



aussi long que large, moitié moins long que le scape ; limites entre l'article 4 et les articles 3 et 5 difficiles à distinguer, formées par un fin sillon visible seulement à fort grossissement ; article 3 environ deux fois plus long et moitié moins large à la base que le pédicelle, s'élargissant modérément vers l'apex, sa largeur apicale mesurant moins de deux fois la largeur basale, à section triangulaire, à la face interne faiblement concave, cernée d'une râpe stridulatoire formée de lamelles ; article 4 un peu plus court que le 3, pourvu à la base, côté externe, d'une petite protubérance arrondie ; articles 5-9 courts, allant s'élargissant de la base vers l'apex ; article apical près de 2,5 fois plus long que l'article 10, presque aussi long que les articles 8-10 combinés ; antennes pourvues de soies, très denses sur l'article apical. Gula en forme d'enclume, environ deux fois plus large que longue, à la surface parsemée latéralement de granules.

Thorax (Figures 3B, 4B & 5B) – pronotum de même longueur que la tête (Tableau 3), un peu plus long que large, aux bords latéraux sinués, allant s'étrécissant jusqu'au premier quart, puis s'élargissant jusqu'au troisième quart avant de s'étrécir ; surface très irrégulière, faite de creux et de bosses ; angles antérieurs fortement développés, constitués en pointe de chaque côté, surélevés – la zone médiane du bord antérieur étant plus basse, formant une structure ayant la forme d'un nœud papillon en vue dorsale ; les orifices des glandes prothoraciques sont larges, occupant toute la surface latérale des angles antérieurs surélevés ; bord postérieur armé d'une longue et épaisse épine conique médiane, large à la base, puis s'affinant rapidement vers un apex émoussé, penchée vers l'avant. Mésonotum modérément allongé, environ quatre fois plus long que le pronotum (Tableau 3), armé au niveau du premier quart de deux grosses épines coniques submédianes, plus hautes que larges, dissymétriques, l'épine de gauche étant antérieure à celle de droite ; armé vers le milieu de deux autres épines similaires, un peu moins épaisses, disposées pareillement ; pourvu de deux tubercules coniques plus petits dans la même zone : un au même niveau, sublatéral à gauche, l'autre plus en arrière, sublatéral à droite ; armé d'une longue épine médiane postérieure similaire à celle du pronotum ; bords latéraux séparés de la surface dorsale par un fin sillon un peu irrégulier, lequel noircit et bifurque postérieurement avant de confluer, circonscrivant une petite zone un peu exhaussée antérieure à l'insertion des hanches ;

ces bords latéraux pourvus irrégulièrement d'une dizaine de gros granules blanchâtres plus ou moins développés. Métonotum près de deux fois plus court que le mésonotum (Tableau 3), pourvu centralement d'une paire de tubercules coniques médians légèrement dissymétriques et armé d'une épine médiane postérieure verticale, moins développée que celle du pronotum et du mésonotum ; bords latéraux similaires à ceux du mésonotum mais au sillon latéral plus marqué, nettement noir, irrégulier, bifurquant postérieurement mais sans confluer ensuite. Mésépisternes et métépisternes pourvus de quelques gros granules clairs et brillants. Mésépimères et métépimères pourvus d'une épine émoussée, plus développée sur les premiers que sur les seconds. Probasisternite divisé en trois zones triangulaires dont une zone postérieure médiane légèrement grenue, les deux zones antérieures latérales étant lisses ; profurcasternite densément grenu. Mésosternum et métasternum parsemés de granules plus denses et plus petits sur le tiers antérieur du mésosternum, plus épars et plus gros postérieurement.

Pattes (Figure 2B) – pattes antérieures fines et allongées, aussi longues que le corps, le tibia antérieur mesurant la longueur de l'abdomen ; pattes médianes et postérieures moins allongées (Tableau 3) ; fémurs antérieurs très faiblement incurvés au niveau de la tête ; fémurs et tibias à section rectangulaire ; fémurs armés ventralement de chaque côté d'une paire de petites épines triangulaires subapicales, épine dorsapicale émoussée. Lobes des carènes dorsales des fémurs présents chez *A. elongata* n'apparaissant ici que sous une forme vestigiale peu distincte.

Abdomen (Figures 6B & 7B) – un peu plus long que le thorax (Tableau 3), massif : allant s'élargissant postérieurement du milieu du segment 2 au segment 5, puis s'étrécissant jusqu'au segment 7 ; tergum 1 environ trois fois plus large que long, tergum 2 un peu plus large que long, segment 5 presque deux fois plus large que long. Tergums 5 et 6 armés antérieurement d'une paire de grosses épines submédianes coniques divergentes, épaisses et pointues, plus hautes que larges ; tergum 4 présentant ces mêmes épines sous une forme très atténuée ; tergums 8 et 9 pourvus postérieurement d'une petite protubérance médiane comprimée latéralement, celle du tergum 9 étant plus développée. Sternums 2-7 à la surface légèrement grenue, pourvus d'une paire de gros granules submédians centraux, aux angles postérieurs développés en un petit lobe brun clair

dans le prolongement des bords latéraux, lesquels sont saillants et pourvus de quelques granules clairs. Pleures abdominaux 2-7 pourvus le long du bord dorsal d'une ligne longitudinale de granules un peu allongés longitudinalement. Terminalia : tergum 10 allongé en forme de bec de canard, un peu plus de deux fois plus long que le tergum 9, apex lancéolé. Organe préoperculaire constitué d'une petite saillie médiane arrondie sur le bord postérieur du sternum 7, lequel présente une petite échancrure médiane et surplombe une fossette médiane sur le bord antérieur du sternum 8. Sternum 8 incomplet (voir infra). Tergum 11 formant un petit arc de cercle perpendiculaire au tergum 10, au niveau du premier tiers de ce tergum et de l'insertion des cerques. Cerques très courts, à peine plus longs que larges, se terminant en une petite pointe triangulaire arrondie ; la surface dorsale apparaît concave vers la base, formant une petite coupe, l'apex étant aplati.

Variations – chez les spécimens vivants, un mélange de différents verts semble dominer dorsalement, mais je n'ai observé sur le terrain que des spécimens juvéniles et n'ai aucune photographie d'une femelle adulte, au mieux d'une femelle subadulte. Les trois premiers articles antennaires apparaissent brun clair, les articles 4-10 bordeaux, et l'article apical noirâtre. La spinescence apparaît stable, le degré de développement des principales protubérances diffère peu, à l'exception des principales protubérances mésonotales du spécimen paratype qui a les mêmes données que l'holotype, lesquelles ne sont pas coniques mais cylindriques à la base et à l'apex ogival, nettement plus hautes que larges, plus éloignées les unes des autres. Ce même spécimen est plus grand, moins massif, et a les pattes plus longues. Le sternum 8 (Figures 7B2 & 7B3), incomplet sur le spécimen holotype, est naviculaire, allongé, trois fois plus long que large, atteint postérieurement le deuxième tiers du tergum 10, peu bombé, le plus large vers le milieu, s'étrécissant vers l'apex, à l'extrémité pourvue d'un apicule arrondi, tricaréné : une carène médiane sur les deux tiers postérieurs, une carène latérale de chaque côté sur les deux tiers antérieurs.

## Description des paratypes ♂

### Description générale

Antongiliidae ♂ typique. Phasme au corps modérément allongé, subcylindrique (Figure 2D), d'un brun moyen assez uniforme, présentant quelques granules blanchâtres, aux articles antennaires 3-11 d'un brun grenat ou noirs, aux pattes brun verdâtre.

Tête (Figure 3D) à tendance hypognathe ; antennes courtes (Tableau 3), composées de 11 articles dont le 4<sup>e</sup> est difficile à distinguer du précédent et du suivant. Spinescence moins développée que celle de la femelle, avec une paire d'épines sur la calotte postérieure de la tête, une forte épine médiane sur le bord postérieur du pronotum, du mésonotum et du métanotum (Figures 4D & 5D), mais sans autres protubérances dorsales majeures sur le thorax et l'abdomen (Figure 6D). Pronotum présentant également des angles antérieurs exhaussés (Figure 3D). Pattes (Figure 2D) allongées (Tableau 3), surtout les antérieures, et subinermes. Vomer (Figure 7D3) grossièrement triangulaire, à la base présentant de chaque côté une protubérance en forme de corne, armé d'une forte épine apicale et d'une épine latérale distale à gauche (en vue ventrale).

### Description détaillée

Couleurs générales – (NB. Aucune donnée n'est disponible concernant les mâles adultes vivants.) Phasme d'un brun moyen uniforme, avec parfois quelques petites tâches noirâtres sur la tête et les derniers segments de l'abdomen, quelques granules blanchâtres, surtout ventralement ; articles antennaires 3-11 d'un brun grenat ou noirs ; pattes d'un brun verdâtre.

Tête (Figure 3D) similaire à celle des femelles avec notamment les deux basses protubérances submédianes entre les yeux et une paire d'épines sur la calotte postérieure de la tête, celles-ci étant un peu plus courtes et peu ou pas divergentes ; quelques rares granules blanchâtres : une paire sublatérale vers la mi-longueur, quelques-uns latéralement derrière les yeux. Yeux plus saillants que ceux de la femelle, environ deux fois plus longs que hauts. Antennes courtes, environ 1,6 fois plus longues que la tête (Tableau 3), composées de 11 articles ; similaires à celles de la femelle, légèrement plus allongées. Gula similaire à celle de la femelle.

Thorax (Figures 3D, 4D & 5D) – pronotum similaire à celui de la femelle. Mésonotum modérément allongé, moins de quatre fois plus long que le pronotum (Tableau 3), armé d'une forte épine médiane sur le bord postérieur, mais les gros tubercules dorsaux présentés par la femelle n'apparaissent ici que sous la forme de petites saillies arrondies et blanchâtres. Métanotum armé sur le bord postérieur d'une épine médiane un peu moins haute que celle du mésonotum, la paire de tubercules dorsaux présents chez la femelle étant ici aussi réduite à deux petites saillies arrondies blanchâtres.

Le reste du thorax globalement identique à celui de la femelle.

Pattes (Figure 2D) – pattes antérieures fines et allongées, plus longues que le corps, le tibia antérieur mesurant un peu plus que la longueur combinée de la tête et du thorax ; fémurs antérieurs faiblement incurvés au niveau de la tête ; pattes subinermes, à l'instar de celles des femelles : lobes indistincts sur les carènes dorsales des fémurs et petites épines subapicales sur les carènes ventrales ; épine apicodorsale des fémurs peu développée.

Abdomen (Figures 6D & 7D) – un peu plus long que le thorax (Tableau 3), subcylindrique, inerme, dépourvu des protubérances et expansions de celui des femelles, les angles antérieurs des tergums 2-7 étant cependant un peu saillants ; tergums 8-10 pourvus d'une carène médiane, très courte sur le tergum 10. Sternums 2-7 légèrement grenus, pourvus notamment d'une paire de gros granules blanchâtres submédians près du centre de chaque segment. Terminalia : tergums 9 et 10 plus larges que les tergums précédents ; tergum 10 un peu étranglé à la base, aux bords latéraux arrondis, au bord postérieur pourvu d'une légère échancrure médiane séparant deux lobes latéraux très peu développés, armés de minuscules épines ventrales brunâtres. Sternum 8 un tiers plus court que le tergum 8 ; sternum 9 très court, bord postérieur situé au niveau du bord postérieur du tergum 8 ; poculum environ trois fois plus long que le sternum 9, un peu plus long que le tergum 9 ; poculum au bord arrondi, rebordé, pourvu sur son sommet d'une paire de tubercules arrondis peu développés. Vomer grossièrement triangulaire au-delà de sa base, laquelle est large et présente de chaque côté une protubérance en forme de corne, puis fortement étréci avant de former un triangle à l'apex armé d'une forte épine recourbée ; vomer armé également d'une épine latérale distale à gauche (en vue ventrale) constituée d'un lobe surmonté d'une fine courte pointe. Cerques presque aussi longs que le tergum 10, allongés, modérément courbés, s'affinant de la base vers l'apex.

### Description des œufs (immatures)

Mensurations (longueur/largeur/hauteur en mm de la capsule) : 2,8-2,9/1,6/1,9

Œufs (Figures 8B & 8D) brun clair orangé, ovoïdes, modérément allongés, moins de deux fois plus longs que larges, environ 1,2 fois plus hauts que larges, pôle postérieur arrondi. Capsule et opercule parcourus par un réseau de rides fines et peu

saillantes, dépourvus de soies. Plaque micropylaire située vers le centre de la surface dorsale, lancéolée, mesurant environ 2/5<sup>e</sup> de la longueur de la capsule, pourvue d'une carène médiane sur les deux tiers postérieurs, qui se poursuit un peu au-delà de la plaque micropylaire. Angle operculaire infime. Opercule ovale, légèrement bombé.

### Biologie

Cette espèce apparaît peu commune : si j'ai pu observer six spécimens d'*Anatispinosa elongata* lors de la seule soirée où j'ai prospecté leur zone de présence sur le flanc sud-est du Marojejy, je n'ai pu observer que trois spécimens, juvéniles, d'*A. tumidicollis* lors des onze soirées passées à parcourir son habitat au niveau des camps 3 et 4. De ce fait, je n'ai pu recueillir aucune information sur ses plantes-hôtes (observation sur des plantes différentes, aucune consommation constatée). Elle semble se tenir très bas dans la végétation, vers 50 cm de haut, voire moins.

### Répartition

Tous les spécimens typiques proviennent du versant sud-est du Marojejy, dans la zone de forêt de montagne au nord-est du sommet, de 1300 à 1600 m d'altitude environ, près des camps 3 et 4 (Figure 9). Pierre Soga a récolté un spécimen sur le versant ouest du massif à 1300 m d'altitude, qui se rapporte probablement à cette espèce, mais il a été écarté de la série typique du fait de son lieu de récolte, relativement éloigné de la zone où ont été récoltés les autres spécimens. Il semble donc que cette espèce d'altitude présente une répartition très restreinte et est peut-être strictement endémique des hauteurs du Marojejy.

### Statut de conservation

Du fait de son aire de répartition apparemment très restreinte, on peut considérer cette espèce comme vulnérable, même si aucun danger immédiat n'a été constaté, son habitat étant bien conservé.

### Discussion

Les deux espèces *Anatispinosa elongata* et *A. tumidicollis* spp. nov. se distinguent facilement l'une de l'autre par une série de caractères remarquables (Tableau 1), mais ont un habitus très proche, résultant du partage de nombreux autres caractères évoqués dans la diagnose. Cette proximité morphologique



ainsi que leur proximité géographique suggèrent qu'elles dérivent d'un ancêtre commun par suite d'une spéciation allopatrique ou parapatric liée à l'occupation de deux zones altitudinales distinctes au sein du massif du Marojejy. L'aire de répartition d'*A. tumidicollis* est probablement restreinte à la forêt de montagne (1200-1600 m) de ce massif, tandis que celle d'*A. elongata* apparaît plus vaste, s'étendant de la forêt de basse altitude du Marojejy-est (entre 450 et 700 m selon les connaissances actuelles) aux hauteurs du Marojejy-ouest (où elle vivrait en sympatrie avec *A. tumidicollis*), ainsi qu'à Beondroka (Marojejy-est), Andrengegy, Anjanaharibe-Sud et au Makira (Figure 10), à moins que ces localités n'abritent en fait des espèces distinctes mais morphologiquement similaires.

Parmi les taxons actuellement décrits, ce genre a pour parents les plus proches les espèces *Onogastris pauliani* Chopard, 1952 et *Cirsia multilobata* Chopard, 1952. Ces deux espèces décrites du massif de Tsaratanàna sont pour l'heure classées chacune dans un genre inadéquat et requièrent la description d'un nouveau genre pour les accueillir toutes deux (N. Cliquennois, en préparation). Elles présentent de nombreuses similarités morphologiques avec *Anatispinosa*, notamment pour ce qui est de la forme de la tête, de la conformation des antennes (à 11 articles) et des pattes (fémurs antérieurs pas ou peu

courbés à la base), des protubérances des segments du corps, de la forme en bec de canard du tergum 10, mais s'en distinguent par des pattes très lobées et un mésothorax plus massif, ainsi que par la géographie.

Une autre espèce inédite du Marojejy, d'aspect pourtant très différent (au corps lisse et noir, inerme), présente également un tergum 10 en forme de bec de canard chez la femelle, des antennes très similaires (à 13 articles) et des fémurs antérieurs pas ou peu courbés à la base.

Tous ces taxons partagent des caractères peu communs voire uniques au sein des Antongiliidae et semblent donc former un groupe inédit endémique du complexe montagneux du Nord de Madagascar. Ils partagent également le caractère « tergum 10 en forme de bec de canard chez la femelle » avec *Antongilia madagassa* (Brunner von Wattenwyl, 1907) de la Montagne d'Ambre, espèce qui pourrait être un parent plus lointain, les similitudes morphologiques étant par ailleurs moindres. Ces taxons partagent en outre ce caractère femelle avec *Pachymorpha madagassa* Brunner von Wattenwyl, 1907, mais cette espèce est actuellement la seule décrite d'un vaste groupe de petits phasmes malgaches des forêts humides à large répartition du nord au sud et qui se caractérise notamment par un mode de vie épigé (au niveau de la litière forestière) et des antennes très caractéristiques (N. Cliquennois, en préparation).

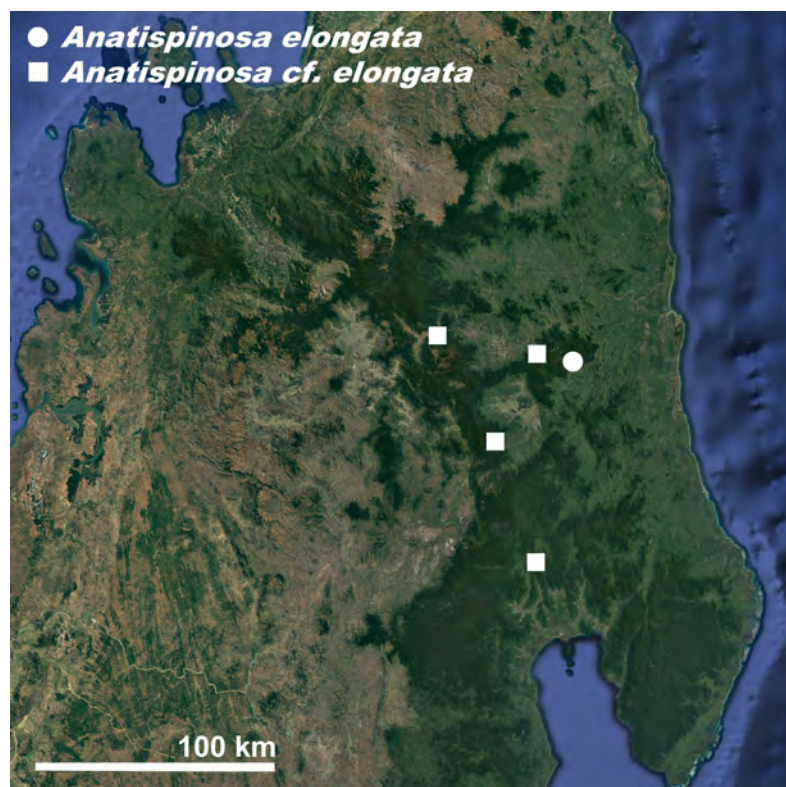


Figure 10. Répartition d'*Anatispinosa elongata* et de formes proches ou conspécifiques. Image Google.

Le type d'œuf pondu par les deux espèces d'*Anatilonga* n'est connu que par des spécimens extraits de l'abdomen (voir supra), mais il semble se rapprocher de celui présenté par les Leprodini (Cliquennois, 2006) et par *Spathomorpha* (Cliquennois, 2005). Cette ressemblance superficielle (forme ovoïde, structure réticulaire de la capsule et de l'opercule) apparaît cependant de faible valeur phylétique du fait qu'elle est vraisemblablement plésiomorphe au sein des Antongiliidae (Cliquennois, 2006).

## Conclusion

Ce travail fait connaître au sein d'un genre inédit deux espèces qui ne représentent que les deuxième et troisième espèces de phasmes décrites du massif du Marojejy, la première étant *Paranisacantha poulaini* Cliquennois, 2008 (Anisacanthinae). Une étude préliminaire de la richesse en phasmes de ce massif, fondée quasi exclusivement sur des récoltes réalisées sur le versant sud-est, a permis d'inventorier au moins quarante espèces (N. Cliquennois, données inédites). On mesure par-là combien la connaissance des phasmes du Marojejy en est encore à ses balbutiements, ce qui est vrai a fortiori pour l'ensemble du complexe montagneux du Nord de la Grande île, qui semble constituer un centre d'endémisme pour cet ordre d'insectes.

## Remerciements

Je tiens d'abord à remercier tous ceux qui au MNHN m'ont permis au fil des ans de venir étudier la collection de phasmes : la regrettée Christiane Amédégnato, Emmanuel Delfosse, Laure Desutter, Simon Poulain et Tony Robillard. J'adresse un grand merci à Sylvain Hugel (CNRS, Strasbourg) pour tout le matériel de phasmes récolté dans les îles de l'océan Indien occidental depuis une vingtaine d'années. Ma reconnaissance va également à ceux qui m'ont permis d'obtenir des photos et des données sur les taxons évoqués ci-dessus : Dimitri Känel (Fribourg, Suisse), Eric Mathieu (Antananarivo) et Kristof Zyskowski (Yale University, Peabody Museum of Natural History, New Haven, Connecticut, Etats-Unis). Yannick Bellanger (Trédias, France), Romain Boisseau (University of Montana, Missoula, Montana) et Sylvain Hugel ont permis d'améliorer cet article

par leurs relectures avisées. Enfin, je ne saurais trop exprimer ma gratitude envers l'équipe de la mission d'octobre-novembre 2021 au Marojejy pour m'avoir accueilli parmi eux pendant deux semaines et d'avoir contribué à faire un succès de ce trop court séjour : Voahangy Soarimalala pour avoir organisé ma venue, Tahiry Langrand, Marie Jeanne Raherilalao et plus particulièrement Achille P. Raselimanana et Fandresena Rakotomalala pour m'avoir fourni des spécimens de phasmes dont certains ont servi à cette étude ; enfin, je ne saurais trop remercier Steve Goodman pour m'avoir offert l'occasion de prospecter le mythique Marojejy et incité à rédiger cette contribution.

## Références bibliographiques

- Cliquennois, N. 2005.** *Spathomorpha* n. gen : un nouveau genre de Phasme de Madagascar (Phasmatodea, Anareolatae). *Bulletin de la Société Entomologique de France*, 110 (2): 113-124.
- Cliquennois, N. 2006.** Révision partielle des Antongiliinae fondée sur l'étude des œufs, comprenant la définition d'une nouvelle tribu et de quatre nouveaux genres (Phasmatodea). *Bulletin de la Société Entomologique de France*, 111 (2): 157-172.
- Cliquennois, N. 2009 [2008].** Notes synonymiques sur les Phasmes de Madagascar (Phasmatodea). *Bulletin de la Société Entomologique de France*, 113 (4): 427-433.
- Cliquennois, N. 2020.** Ordre des Phasmatodea (Phasmes). Dans *Les insectes du Monde. Biodiversité, classification, clés de détermination des familles*, ed. H.-P. Aberlenc, pp. 403-437 (texte, tome 1), 172-179 (figures, tome 2). Quae & Editions Museo, Versailles.
- Goodman, S. M. 2003.** Introduction. 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 : 1-26.
- Guillaumet, J.-L., Betsch, J.-M., Blanc, C., Morat, P., Peyrieras, A. & Paulian, R. 1975.** Etude des écosystèmes montagnards dans la région malgache. III. Le Marojezy. IV. L'Iremo et l'Ibity. Géomorphologie, climatologie, faune et flore (Campagne RCP 225, 1972-1973). *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, troisième série, Ecologie générale, 25: 29-67.
- Sellick, J. T. 1997.** Descriptive terminology of the phasmid egg capsule, with an extended key to the phasmid genera based on egg structure. *Systematic Entomology*, 22: 97-122.

# Diversity and altitudinal distribution of grasshoppers from the Parc National de Marojejy (Orthoptera: Tetrigoidea, Eumastacoidea, Acridoidea)

## Sylvain Hugel

Institut des Neurosciences Cellulaires et Intégratives, CNRS, Université de Strasbourg, 8, allée du Général Rouvillois, F-67000 Strasbourg, France and Madagascar Biodiversity Center, Parc Botanique et Zoologique de Tsimbazaza, BP 4096, Antananarivo 101, Madagascar  
E-mail: hugels@inci-cnrs.unistra.fr

## Abstract

The list of grasshoppers and allied insects of the suborder Caelifera occurring in the Marojejy National Park is updated based on new material collected during two different field surveys in 2018 and 2021. A total of 56 species of Caelifera are now recorded from this protected area, 30 of which are only known from the site. More than half of these species occur at elevations ranging between 650 and 1150 m. Among the Caelifera species recorded from Marojejy, 15 are only known from a single specimen, suggesting that further sampling is needed to further advance the inventory of these insects in this national park.

**Keywords:** Orthoptera, Tetrigoidea, Eumastacoidea, Acridoidea, Madagascar, grasshoppers, endemism, singletons, altitudinal distribution

## Résumé détaillé

La liste des criquets et groupes proches du sous-ordre Caelifera présents dans le parc national de Marojejy est mise à jour grâce au matériel collecté durant deux missions de terrain menées en 2018 et 2021. Jusqu'à 2018, 25 espèces de criquets étaient connus de ce parc national. Les nouvelles collectes permettent à présent d'y recenser un total de 56 espèces de Caelifera. Les Caelifera du Parc National de Marojejy appartiennent aux superfamilles suivantes : Acridoidea (24 espèces), Tetrigoidea (16 espèces), Eumastacoidea (10 espèces) et Pyrgomorphoidea (6 espèces). Les Tetrigoidea sont particulièrement diversifiés dans ce parc et représentent 22 % des espèces de cette superfamille à Madagascar. De ces 56 espèces, 21 ne sont pas encore nommées et seront décrites dans une prochaine publication. Plus de la moitié

de ces espèces (30/56) sont uniquement connues de cette aire protégée. Le maximum de diversité en Caelifera est rencontré entre 650 et 1150 m, altitudes auxquelles plus de la moitié des espèces (30/56) sont présentes. Parmi tous les Caelifera recensés à Marojejy, 15/56 correspondent à des singletons : ils ne sont connus que d'un seul spécimen, suggérant qu'un effort d'échantillonnage supplémentaire serait nécessaire pour compléter l'inventaire de ce sous-ordre dans ce parc national.

**Mots clés :** Orthoptera, Tetrigoidea, Eumastacoidea, Acridoidea, Madagascar, criquets, endémisme, singletons, distribution altitudinale

## Introduction

Grasshoppers and allied insects belong to the suborder Caelifera, within the order Orthoptera. Two-thirds of the species of Orthoptera described from Madagascar belong to Caelifera. This unusual proportion likely results from the strong taxonomic attention towards Caelifera by previous authors (Hugel, 2022).

Humans have strong and ambiguous relationships with Caelifera since some species are serious crop pests, but this suborder is also a source of protein particularly appraised by Malagasy people. The diversity of edible Caelifera on the island is particularly high, and recent work recorded the consumption of 26 species (Van Itterbeeck *et al.*, 2019; Fisher & Hugel, 2022). Besides the anthropological importance of Malagasy Caelifera, these insects display particularly high levels of diversity and endemism (Hugel, 2022).

A compilation of the literature on Malagasy Caelifera indicated that until 2018, 25 species belonging to this suborder were known from the Parc National de Marojejy (Hancock, 1900; Finot, 1908; Bruner, 1910; Rehn, 1930, 1953; Bolivar, 1932; Rehn & Rehn, 1945; Günther, 1959, 1974; Dirsh, 1961, 1962, 1963a, 1963b, 1963c, 1966; Descamps, 1965, 1969, 1971, 1974; Descamps & Wintrebert, 1965, 1966a, 1966b, 1967; Dirsh & Descamps, 1968; Wintrebert, 1972). Specimens of most of these species were collected between 1958 and 1960 by Ernest Raharizonina and Pierre Soga, and some material by Paul Griveaud (Table 1). These



three individuals were entomological collaborators of the Institut de Recherche Scientifique de Madagascar (IRSM). Pierre Soga was affected to the Poste forestier of Manantenina in Marojejy. Ernest Raharizonina was a field assistant of Paul Griveaud and participated to surveys during this period. The present work aims at updating the species list in and around the Marojejy Massif based on new material collected during two different field surveys in 2018 and 2021.

## Methods

### Insect collecting

The new material cited herein was collected during two field inventories: 1) a survey conducted by the team of Insect and People of the South-Western Indian Ocean (IPSIO) project and by the author in February 2018 and 2) a survey conducted by Nicolas Cliquennois associated with an elevational transect organized by Association Vahatra in November 2021. Sampling permits for these collections were issued by the Malagasy authorities (permits N°012/18/MEEF/SG/DGF/DSAP/SCB.RE to S. Hugel and N°357/21/MEED/SG/DGGE/DAPRNE/SCBE.Re to Association Vahatra).

Most specimens were localized by sight during night using a headlamp and collected with a net. A few specimens were also obtained during daylight hours. These were localized either by sight or by shaking the vegetation or the leaf litter above a large umbrella turned upside down. For material collected in 2018, the code “2018MadaSHxxx” is used for all data associated with a given specimen, including notes on the field pad, pictures, pinned specimens, ethanol material, etc.

### Collection repository

The new specimens cited in this work are temporarily held in the author’s collection. Holotypes, allotypes, and most paratypes of new species will be described in the near future and this material to be deposited in museum collections.

### Identifications

Species were identified using the following literature: Hancock (1900), Finot (1908), Bruner (1910), Rehn (1930, 1953), Bolivar (1932), Rehn and Rehn (1945), Günther (1959, 1974), Dirsh (1961, 1962, 1963a, 1963b, 1963c), Descamps (1965, 1969, 1971, 1974), Descamps and Wintrebert (1965, 1966a, 1966b, 1967), Dirsh (1966), Dirsh and Descamps (1968),

Wintrebert (1972), and Devriese (1991, 1995). Since no new taxonomical designations are given in this paper, and to follow the spirit of Recommendation 16A of the International Code of Zoological Nomenclature (2023), undescribed species are referred to as “undescribed species” rather than “new species”. Each undescribed species is designated with a capital letter (from “A” to “U”) followed by “u. sp.”. If the genus is also undescribed, “u. gen.” is added before “u. sp.”. The taxonomic positions of these undescribed species are given in Table 1.

## Results

### New records from Marojejy

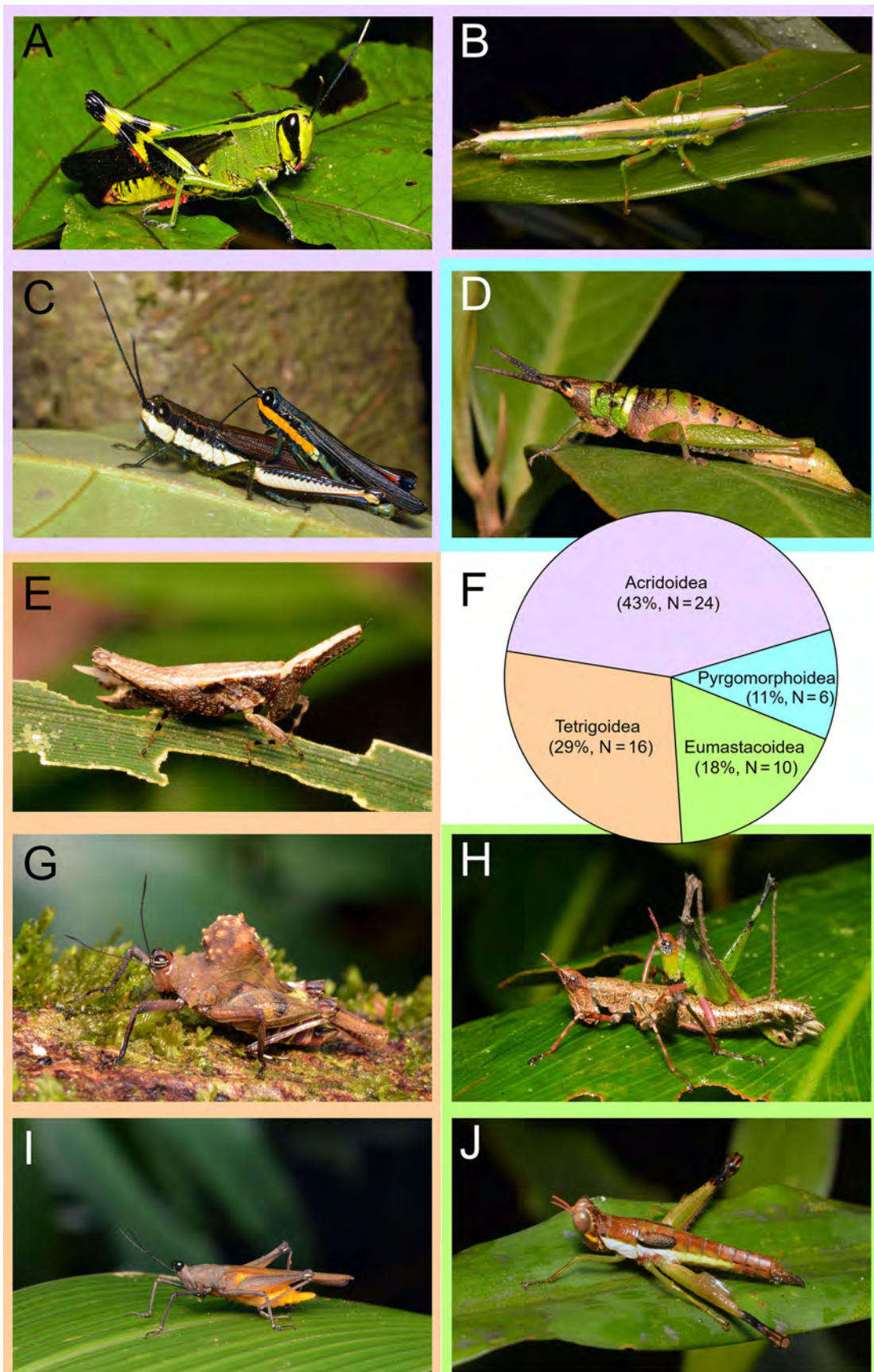
The two recent field surveys at Marojejy targeting orthopteroid insects conducted in 2018 and 2021 resulted in the collection of 152 adult specimens of Caelifera (146 by S. Hugel and 8 by N. Cliquennois). This new material added 31 species to Marojejy’s Caelifera list (Table 1, species with \*). The total number of Caelifera species known to occur in Marojejy is now 56 (Table 1). This number corresponds to 12% of the Caelifera species described from Madagascar as a whole (Hugel, 2022).

### Superfamilies of Caelifera recorded in Marojejy

Caelifera species recorded in Marojejy belong to the following superfamilies (Figure 1): Acridoidea (24 species), Tetrigoidea (16 species), Eumastacoidea (10 species), and Pyrgomorpoidea (6 species). Tetrigoidea are particularly diversified on the Marojejy Massif and the number of species recorded in the park correspond to 22% of the species belonging to this superfamily described from Madagascar (Hugel, 2022). This may also be due to collecting habits of Ernest Raharizonina and Pierre Soga, who appear to have particularly targeted these pygmy grasshoppers. No Tridactylidea has yet been recorded on Marojejy, but this superfamily is expected to occur at least along rivers at low elevations.

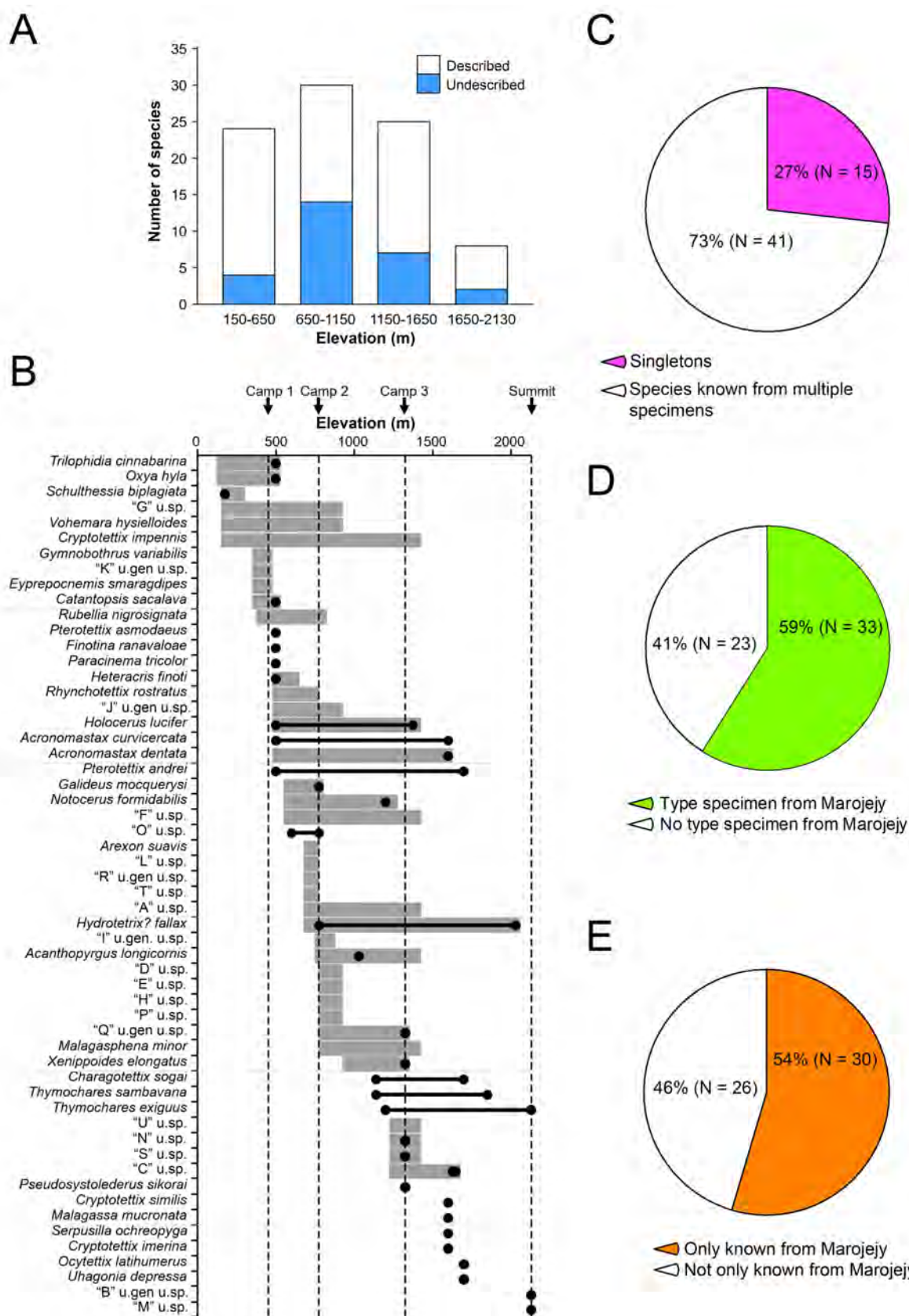
### Species only known from Marojejy

The level of species endemism of Malagasy Caelifera is currently 94%, and most of these species are very narrowly distributed (Hugel, 2022). Therefore, there is a relatively low species overlap across sampling sites (Krištín *et al.*, 2019; Hugel, 2022). Consistent with this observation, 54% of Caelifera species recorded in the Parc National de Marojejy area have not been recorded elsewhere (Figure 2E). Accordingly, specimens from Marojejy are among the



**Figure 1.** Example of Caelifera recorded in the Parc National de Marojejy. **A)** *Heteracris finoti* specimen 2018MadaSH126. **B)** *Galideus mocquersyi* specimen 2018MadaSH127. **C)** *Vohemara hysielloides* specimens 2018MadaSH432 and 2018MadaSH433. **D)** *Acanthopyrgus longicornis* specimen 2018MadaSH503. **E)** *Rhynchotettix rostratus* specimen 2018MadaSH091. **F)** Proportions of Caelifera superfamilies recorded in Marojejy. **G)** *Notocerus formidabilis* specimen 2018MadaSH543. **H)** *Acronomastax curvicercata* specimens 2018MadaSH084 and 2018MadaSH085. **I)** *Arexion suavis* specimen 2018MadaSH176. **J)** Undescribed species “G” u.sp. belonging to *Malagamastax*, specimen 2018MadaSH152.





**Figure 2.** Caelifera species recorded in the Parc National de Marojejy. **A)** Number of species recorded per 500 m elevational class. Species that remain to be described are represented in blue within the bar of species count for each elevational band. **B)** Altitudinal distribution of Caelifera species recorded in the Parc National de Marojejy. When samples have been collected at a precise elevation, data are given in black, with maximal and minimal altitude represented with a dot. Data corresponding to elevation range rather than precise elevation are given as a gray bar. Species are sorted after their minimal elevation. **C)** Proportion of species only known by a single specimen (singletons) across Madagascar. **D)** Proportion of species including at least one specimen from the Parc National de Marojejy as a type specimen (holotype, allotype, paratype). **E)** Proportion of species only known from the Parc National de Marojejy with respect to species also recorded on other localities (more detailed information is given Table 1).



**Table 1.** List of species and specimens of Caelifera recorded from the Parc National de Marojejy.

## TETRIGOIDEA

## TETRIGIDAE

*Pseudosystolederus sikorai* Günther, 1939\*

Camp 3, 1325 m, 13.II.2018, 2018MadaSH436, S. Hugel.

## TETRIGIDAE, CLADONOTINAE

*Thymochares exiguus* Günther, 1974

Réserve naturelle XII, Beondroka, 1200 m, VI.1960, P. Soga, [in Günther, 1974], male holotype; Sommet, 2130 m, 11.II.2018, 2018MadaSH366, S. Hugel. Idem, 2018MadaSH367, S. Hugel.

*Thymochares sambavana* (Günther, 1974)

RN XII, Marojejy-Ouest, 1140 m, XI.1959, P. Soga [in Günther 1974], 1 male; RN XII, Marojejy-Ouest, 1850 m, II. 1960, P. Soga [in Günther 1974], 1 male; RN XII, Marojejy-Ouest, Col central, 1700 m, I. 1960, P. Soga [in Günther 1974], 4 males, 1 female (types).

## TETRIGIDAE, METRODORINAE

*Rhynchotettix rostratus* Hancock, 1907\*

Camp 1 vers Cascade Humbert, 500-580 m, 5.II.2018, 2018MadaSH091, S. Hugel (Figure 1E). Idem, 2018MadaSH092, S. Hugel. Idem, 2018MadaSH093, S. Hugel. Idem, 2018MadaSH094, S. Hugel.

This species exists elsewhere on Madagascar (Antongil Bay in Günther, 1974).

*Arexion suavis* Rehn, 1929\*

Bas Camp 2, 700-750 m, 8.II.2018, 2018MadaSH176, S. Hugel (Figure 1I).

This species exists elsewhere in Madagascar (northeast, center, east, in Günther, 1974).

*Charagotettix sogai* Günther, 1974

RN XII, Marojejy-Ouest, 1140 m, XI. 1959, P. Soga [in Günther, 1974], 1 male; RN XII, Marojejy-Ouest, 1600 m, XI. 1959, P. Soga [in Günther 1974], male female holotype and allotype, 3 paratypes. RN XII, Marojejy-Ouest, Col central, 1700 m, XI. 1959, P. Soga [in Günther, 1974], 2 males.

This species is only known from Marojejy.

*Cryptotettix imerina* Rehn, 1929

Marojejy Ouest, 1600 m, XI. 1959 [in Günther, 1974], 1 female.

This species exists in other regions of Madagascar (recorded in Maroantsetra, Périnet, Brickaville, Ste Marie, in Günther, 1974).

*Cryptotettix impennis* Günther, 1939\*

Bas Camp 2, 700-750 m, 8.II.2018, 2018MadaSH200, S. Hugel. Camp 1 vers cascade Humbert, 500-580 m, 5.II.2018, 2018MadaSH095, S. Hugel. Idem, 2018MadaSH096, S. Hugel. Idem, 2018MadaSH097, S. Hugel. Camp 3 +/- 300 m, 1250-1400 m, 10-11.II.2018, 2018MadaSH375, S. Hugel. Idem, 2018MadaSH376, S. Hugel. Idem, 2018MadaSH379, S. Hugel. Entre Camp 2 et 3, 950-1150 m, 12.II.2018, 2018MadaSH386, S. Hugel. Entrée parc vers Camp 1, 175-275 m, 7.II.2018, 2018MadaSH146, S. Hugel. Haut Camp 2, 800-900 m, 9.II.2018, 2018MadaSH248, S. Hugel.

This species exists elsewhere on Madagascar (was previously only known from Antongil Bay in Günther, 1974).

*Cryptotettix similis* Günther, 1974

Marojejy Ouest, 1600 m, XI.1959, [in Günther, 1974], 1 male.

This species is only known from Marojejy area, the holotype is from Anjanaharibe [Sud] (Günther, 1974).

*Holocerus lucifer* (Serville, 1838)

Ambatosoratra, 1000 m, VIII.1960, P. Soga [in Günther, 1974], 1 juv.; Ambinanitelo, 500 m XII.1958, E. Raharizonina [in Günther, 1974]. 14.437S, 49.742E, Rowe Becky, [ID Devriese in Skejo *et al.*, 2020]. Camp 1 vers Camp 2 mi-chemin, 575-625 m, 6.II.2018, 2018MadaSH133, S. Hugel, 1 male; Camp 3 +/- 300 m, 1250-1400 m, 10-11.II.2018, 2018MadaSH371, S. Hugel, 1 male; Idem, 2018MadaSH372, S. Hugel, 1 juv.; Camp 3, 1325 m, 26.X.2021, N. Cliquennois, 1 juv.; Idem, N. Cliquennois, 1 juv.

This species exists elsewhere in the east of Madagascar (Günther, 1974; Skejo *et al.*, 2020).

*Notocerus formidabilis* Günther, 1974

Réserve Naturelle XII, Beondroka, 1200 m VI.1960, P. Soga [in Günther, 1974], 1 male; bas Camp 2, 700-750 m, 12.II.2018, 2018MadaSH430, S. Hugel. Camp 1 vers Camp 2 mi-chemin, 575-625 m, 6.II.2018, 2018MadaSH147, S. Hugel, 1 female; Camp 2 ouest, 775-850 m, 15.II.2018, 2018MadaSH543, S. Hugel, 1 male (Figure 1G); Camp 2 vers 3, crête, 1150-1250 m, 15.II.2018, 2018MadaSH537, S. Hugel, 1 female.

This species exists elsewhere in northwestern Madagascar (Mathieu *et al.*, 2021).

*Ocytettix latihumerus* Hancock, 1907

RN XII, Marojejy-Ouest, Col central, 1700 m, I.1960, P. Soga [in Günther, 1974], 5 males, 5 females.

This species exists elsewhere in Madagascar: it was described from Antongil Bay (Günther, 1974).

“A” u.sp. \* genus *Oxytettix*

Bas Camp 2, 700-750 m, 8.II.2018, 2018MadaSH175, S. Hugel. Bas Camp 2, 700-750 m, 13.II.2018, 2018MadaSH448, S. Hugel. Camp 3 +/- 300 m, 1250-1400 m, 10-11.II.2018, 2018MadaSH373, S. Hugel. Idem, 2018MadaSH374, S. Hugel. Entre Camp 2 et 3, 950-1150 m, 12.II.2018, 2018MadaSH385, S. Hugel. Haut Camp 2, 800-900 m, 9.II.2018, 2018MadaSH249, S. Hugel. Idem, 13.II.2018, 2018MadaSH444, S. Hugel.

*Pterotettix andrei* Bolívar, 1887

**Table 1.** (continued)

Ambatosoratra, 1700 m, XI.1960, P. Soga [in Günther, 1974], 2 male; Ambinanitelo, 500 m, XII.1958, E. Raharizonina [in Günther, 1974], 1 male; Andapa, Camp 1, 740 m, Capuron [in Günther, 1974], 1 female; au-dessus du Camp 2, 775-850 m, 19.X.2021, N. Cliquennois. Bas Camp 2, 700-750 m, 13.II.2018, 2018MadaSH449, S. Hugel. Camp 1 vers cascade, 500-580 m, 5.II.2018, 2018MadaSH098, S. Hugel. Idem, 2018MadaSH099, S. Hugel. Idem, 2018MadaSH100, S. Hugel. Idem, 2018MadaSH101, S. Hugel. Idem, 2018MadaSH102, S. Hugel. Idem, 2018MadaSH103, S. Hugel.

This species exists in other regions of Madagascar (Nosy Be, Nosy Komba, Ananalava District, Günther, 1974).

***Pterotettix asmodaeus*** (Serville, 1838)

Ambinanitelo, 500 m, XII.1958, E. Raharizonina [in Günther, 1974], 1 male.

This species exists in other regions of Madagascar (Toamasina and Ananalava District in Günther, 1974).

#### TETRIGIDAE, TETRIGINAE

*Hydrotetrix? fallax* Günther, 1974

RN XII, Marojejy-Ouest, Col central, 1700 m, I. 1960, P. Soga [in Günther, 1974], Holotype allotype; Matsabory du sommet, 2030 m, XII.58, P. Griveaud [in Günther, 1974], 2 femelles; Au-dessus du Camp 2, 775-850 m, 19.X.2021, N. Cliquennois. Bas Camp 2, 700-750 m, 13.II.2018, 2018MadaSH450, S. Hugel. Camp 2, 775 m, 10.II.2018, 2018MadaSH276, S. Hugel. Camp 2 vers 3, crête, 1150-1250 m, 15.II.2018, 2018MadaSH532, S. Hugel. Camp 3 +/- 300 m, 1250-1400 m, 10-11.II.2018, 2018MadaSH377, S. Hugel. Idem, 2018MadaSH378, S. Hugel. Idem, 2018MadaSH380, S. Hugel. Camp 3 vers sommet, 1400-1500 m, 11.II.2018, 2018MadaSH382, S. Hugel. Idem, 2018MadaSH383, S. Hugel. Idem, 2018MadaSH384, S. Hugel.

This species exists in other regions of Madagascar (Montagne d'Ambre and Périnet in Günther, 1974).

#### PYRGOMORPHOIDEA

##### PYRGOMORPHIDAE, ORTHACRIDINAE

***Uhagonia depressa*** Dirsh, 1963

Sambava, Massif du Marojejy, Réserve Naturelle Intégrale XII, Ambatosoratra, 1700 m, XI. 1960, [in Dirsh & Descamps, 1968].

***Malagasphena minor*** Kevan, Akbar & Singh 1964\*

Camp 3 +/- 300 m, 1250-1400 m, 10-11.II.2018, 2018MadaSH345, S. Hugel, 1 female; haut Camp 2, 800-900 m, 13.II.2018, 2018MadaSH443, S. Hugel, 1 male.

This species exists elsewhere in Madagascar and was described from Toamasina (Dirsh & Descamps, 1968).

***Acanthopyrgus longicornis*** Descamps & Wintrebert 1966

Massif du Marojejy, Betsakotsako, Anjanaharibe [Sud], sous-préfecture d'Andapa, 1030 m, XII. 1961, [in Dirsh & Descamps, 1968]. Camp 2 ouest, 775-850 m, 14.II.2018, 2018MadaSH503, S. Hugel, 1 female (Figure 1D); Camp 3 +/- 300 m, 1250-1400 m, 10-11.II.2018, 2018MadaSH346, S. Hugel, 1 male.

This species is only known from Marojejy area, the holotype is from Anjanaharibe [Sud] (Descamps & Wintrebert, 1966b; Dirsh & Descamps, 1968).

“B” u.gen u.sp. \* family ***Pyrgomorphidae***

Sommet, 2130 m, 11.II.2018, 2018MadaSH358, S. Hugel.

##### PYRGOMORPHIDAE, PYRGOMORPHINAE

***Schulthessia biplagiata*** Bolívar, 1905\*

Camp entrée Parc, 175 m, 16.II.2018, 2018MadaSH581, S. Hugel, 1 female; Idem, 2018MadaSH582, S. Hugel, 1 female; Entrée parc vers Camp 1, 175-275 m, 7.II.2018, 2018MadaSH153, S. Hugel, 1 female.

This species is widely distributed in other regions of Madagascar (Dirsh & Descamps, 1968).

***Rubellia nigrosignata*** Stål, 1875

Massif du Marojejy, Réserve Naturelle Intégrale XII, Andrakata, II.1952, P. Soga [in Dirsh & Descamps, 1968].

This species occurs in most regions of Madagascar (Dirsh & Descamps, 1968; Braud *et al.*, 2014).

#### EUMASTACOIDEA

##### EPISACTIDAE, MIRACULINAE

***Acronomastax curvicerca*** Descamps, 1965

Ambinanitelo, 500 m, XII.1958, E. Raharizonina [in Dirsh & Descamps, 1968]. Réserve Naturelle XII, Beondroka, 1200 m, VI. 1960, P. Soga [in Dirsh & Descamps, 1968]. Andapa, Anjanaharibe [Sud], 1600 m, IV.1960, P. Soga [in Dirsh & Descamps, 1968]. Camp 1 vers cascade, 500-580 m, 5.II.2018, 2018MadaSH076, S. Hugel, 1 male; Idem, 2018MadaSH077, S. Hugel, 1 male; Idem, 2018MadaSH078, S. Hugel, 1 male; Idem, 2018MadaSH079, S. Hugel, 1 female; Idem, 2018MadaSH080, S. Hugel, 1 female; Idem, 2018MadaSH082, S. Hugel. Idem, 2018MadaSH083, S. Hugel, 1 female; Idem, 2018MadaSH084, S. Hugel, 1 male (Figure 1H); Idem, 2018MadaSH085, S. Hugel, 1 female (Figure 1H).

This species is only known from the Parc National de Marojejy and Anjanaharibe-Sud localized nearby

***Acronomastax dentata*** Descamps, 1965

Réserve naturelle XII, Marojejy ouest, 1600 m, XI. 1959, P. Soga [in Dirsh & Descamps 1968]; Camp 1 vers Cascade Humbert, 500-580 m, 5.II.2018, 2018MadaSH081, S. Hugel, 1 female.

This species is only known from the Parc National de Marojejy.

***Malagassa mucronata*** Descamps, 1965

Réserve Naturelle XII, Marojejy ouest, 1600 m, XI. 1959, P. Soga [in Dirsh & Descamps 1968].

This species is only known from the Parc National de Marojejy.

Table 1. (continued)

**“C” u.sp. \* genus *Malagassa***

Autour du Camp 4, 1625 m, 29.X.2021, N. Cliquennois, 1 male; autour du Camp 4 1650 m, 29.X.2021, N. Cliquennois, 1 juv.; Camp 3 +/- 300 m, 1250-1400 m, 10-11.II.2018, 2018MadaSH351, S. Hugel, 1 female; Idem, 2018MadaSH355, S. Hugel. Idem, 2018MadaSH356, S. Hugel. Camp 3 ou 4, X.2021, ?, 1 female; Camp 3 ou 4, X.2021, ?, 1 juv.

## EUSCHMIDTIIDAE, PSEUDOSCHMIDTIINAE

**“D” u.sp. \* genus *Acanthomastax***

Haut Camp 2, 800-900 m, 9.II.2018, 2018MadaSH247, S. Hugel, 1 female.

**“E” u.sp. \* genus *Sauromastax***

Haut Camp 2, 800-900 m, 9.II.2018, 2018MadaSH245, S. Hugel, 1 male.

**“F” u.sp. \* genus *Microlobia***

Camp 1 vers Camp 2 mi-chemin, 575-625 m, 6.II.2018, 2018MadaSH130, S. Hugel, 1 female; Camp 3 +/- 300 m, 1250-1400 m, 10-11.II.2018, 2018MadaSH354, S. Hugel, 1 male; haut Camp 2, 800-900 m, 13.II.2018, 2018MadaSH441, S. Hugel, 1 male.

**“G” u.sp. \* genus *Malagamastax***

Bas Camp 2, 700-750 m, 8.II.2018, 2018MadaSH198, S. Hugel, 1 male; Camp 1 bas chemin, 375-450 m, 5.II.2018, 2018MadaSH075, S. Hugel, 1 male; Camp 1 vers Camp 2 mi-chemin, 575-625 m, 6.II.2018, 2018MadaSH129, S. Hugel, 1 male; entrée parc vers Camp 1, 175-275 m, 7.II.2018, 2018MadaSH152, S. Hugel, 1 female (Figure 1J); haut Camp 2, 800-900 m, 9.II.2018, 2018MadaSH246, S. Hugel, 1 female.

**“H” u.sp. \* genus *Pseudoschmidtia*<sup>1</sup>**

Haut Camp 2, 800-900 m, 9.II.2018, 2018MadaSH442, S. Hugel, 1 male.

**“I” u.gen. u.sp. \* subfamily *Pseudoschmidtinae***

Camp 2 ouest, 775-850 m, 14.II.2018, 2018MadaSH514, S. Hugel, 1 male.

## ACRIDOIDEA

## ACRIDIDAE, ACRIDINAE

*Gymnobothrus variabilis* Bruner, 1910 \*

Camp 1 bas, 375-450 m, 5.II.2018, 2018MadaSH061, S. Hugel, 1 female; Idem, 2018MadaSH065, S. Hugel, 1 female; Idem, 2018MadaSH066, S. Hugel, 1 male.

This species occurs in most regions of Madagascar and on islands of the Malagasy Region (Dirsh & Descamps, 1968; Parnaudeau *et al.*, 2013; Braud *et al.*, 2014).

## ACRIDIDAE, CATANTOPINAE

*Catantopsis sacalava* (Brancsik, 1893)

Sambava, Massif du Marojejy, Ambinanitelo, 500 m, XII.1958 [in Dirsh & Descamps 1968]. Camp 1 bas, 375-450 m, 5.II.2018, 2018MadaSH062, S. Hugel, 1 male; Idem, 2018MadaSH063, S. Hugel, 1 male; Idem, 2018MadaSH064, S. Hugel, 1 male.

This species occurs in most regions of Madagascar and on islands of the Malagasy Region (Dirsh & Descamps, 1968; Parnaudeau *et al.*, 2013; Braud *et al.*, 2014).

*Serpusilla ochreopyga ochreopyga* Dirsh, 1962

Massif du Marojejy, Betsakotsako, Anjanaharibe [Sud], 1600 m, IV 1960, P. Soga [in Dirsh & Descamps 1968].

This species is only known by the holotype from the Marojejy region.

**“J” u.gen u.sp.1 \* subfamily *Catantopinae***

Bas Camp 2, 700-750 m, 8.II.2018, 2018MadaSH199, S. Hugel, 1 juv.; Camp 1 vers Cascade Humbert, 500-580 m, 5.II.2018, 2018MadaSH067, S. Hugel, 1 male; Idem, 2018MadaSH068, S. Hugel, 1 male; Idem, 2018MadaSH069, S. Hugel, 1 male; Idem, 2018MadaSH070, S. Hugel, 1 male; Idem, 2018MadaSH071, S. Hugel, 1 female; Idem, 2018MadaSH072, S. Hugel, 1 female; Idem, 2018MadaSH073, S. Hugel, 1 female; Camp 2 ouest, 775-850 m, 14.II.2018, 2018MadaSH513, S. Hugel, 1 juv.; haut Camp 2, 800-900 m, 9.II.2018, 2018MadaSH243, S. Hugel, 1 male; Idem, 2018MadaSH244, S. Hugel, 1 female.

**“K” u.gen u.sp.2.\* subfamily *Catantopinae***

Camp 1 bas, 375-450 m, 4.II.2018, 2018MadaSH059, S. Hugel, 1 male; Idem, 2018MadaSH060, S. Hugel, 1 male.

**“L” u.sp. \* genus *Perineta***

Bas Camp 2, 700-750 m, 12.II.2018, 2018MadaSH427, S. Hugel, 1 male.

**“M” u.sp. \* genus *Serpusiocris***

Sommet, 2130 m, 11.II.2018, 2018MadaSH359, S. Hugel, 1 male; Idem, 2018MadaSH360, S. Hugel, 1 male; Idem, 2018MadaSH361, S. Hugel, 1 male; Idem, 2018MadaSH362, S. Hugel, 1 female; Idem, 2018MadaSH363, S. Hugel, 1 female; Idem, 2018MadaSH364, S. Hugel, 1 female; Idem, 2018MadaSH365, S. Hugel, juvenile.

***Vohemara hysiloides* Dirsh, 1966 \***

Bas Camp 2, 700-750 m, 12.II.2018, 2018MadaSH432, S. Hugel, 1 female (Figure 1C); Idem, 2018MadaSH433 (Figure 1C), S. Hugel, 1 male; Camp 1 vers Camp 2 mi-chemin, 575-625 m, 6.II.2018, 2018MadaSH131, S. Hugel, 1 male; Idem, 2018MadaSH132, S. Hugel, 1 juv.; Idem, 2018MadaSH086, S. Hugel, 1 juv.; entrée parc vers Camp 1, 175-275 m, 7.II.2018, 2018MadaSH154, S. Hugel, 1 male; Idem, 2018MadaSH155, S. Hugel, 1 male; Idem, 2018MadaSH161, S. Hugel, 1 female; haut Camp 2, 800-900 m, 9.II.2018, 2018MadaSH242, S. Hugel, 1 female.

This species was previously only known from the holotype collected at Vohémar (Dirsh, 1966; Dirsh & Descamps, 1968).

***Finotina ranavaloeae* (Finot, 1907)**



**Table 1.** (continued)

Sambava, Massif du Marojejy, Ambinanitelo, 500 m, XII.1958, E. Raharizonina [in Dirsh & Descamps, 1968].  
This species is known from other localities in the east of Madagascar (Dirsh & Descamps, 1968).

## ACRIDIDAE, EYPREPOCNEMIDINAE

*Eyprepocnemis smaragdipes* Bruner, 1910 \*

Camp 1 bas chemin, 375-450 m, 5.II.2018, 2018MadaSH074, S. Hugel, 1 male.

This species occurs in most regions of Madagascar, and in islands of the Malagasy Region (Dirsh & Descamps, 1968; Hugel, 2014).

*Heteracris finoti* (Bolívar, 1914)

Sambava, Massif du Marojejy, Ambinanitelo, 500 m, XII.1958, E. Raharizonina [in Dirsh & Descamps, 1968]. Camp 1 vers Camp 2 mi-chemin, 575-625 m, 6.II.2018, 2018MadaSH126, S. Hugel, 1 female (Figure 1A).

This species is known from other localities in the east of Madagascar (Dirsh & Descamps, 1968).

## ACRIDIDAE, HEMIACRIDINAE

“N” u.sp.1 \* genus *Gergis*

Camp 3, 1325 m, 15.II.2018, 2018MadaSH552, S. Hugel, 1 male; Camp 3 +/- 300 m, 1250-1400 m, 10-11.II.2018, 2018MadaSH347, S. Hugel, 1 male.

“O” u.sp.2 \* genus *Gergis*

Camp 2, 775 m, 19.X.2021, N. Cliquennois, 1 male; entre Camp 1 et 2, 600 m, 18.X.2021, N. Cliquennois, 1 female.

“P” u.sp.3 \* genus *Gergis*

Haut Camp 2, 800-900 m, 13.II.2018, 2018MadaSH440, S. Hugel, 1 male.

“Q” u.gen u.sp. \* genus close to *Xenippacris*

Camp 3, 1325 m, 15.II.2018, 2018MadaSH553, S. Hugel, 1 male; haut Camp 2, 800-900 m, 13.II.2018, 2018MadaSH438, S. Hugel, 1 female; Idem, 2018MadaSH439, S. Hugel, 1 female.

*Galideus mocquersyi* Finot, 1908

Massif du Marojejy, Réserve Naturelle Intégrale XII, Androkata, II.1952, P. Soga [in Dirsh & Descamps, 1968]. Camp 1 vers Camp 2 mi-chemin, 575-625 m, 6.II.2018, 2018MadaSH127, S. Hugel, 1 female (Figure 1 B); Idem, 2018MadaSH128, S. Hugel, 1 female; Camp 2, 775 m, 15.II.2018, 2018MadaSH545, S. Hugel, 1 female.

This species is known from other localities in the east of Madagascar (Dirsh & Descamps, 1968).

“R” u.gen u.sp. \* subfamily *Hemiacridinae*

Bas Camp 2, 700-750 m, 8.II.2018, 2018MadaSH178, S. Hugel, 1 male.

“S” u.sp. \* genus *Hysiella*

Camp 3, 1325 m, 15.II.2018, 2018MadaSH551, S. Hugel, 1 female; Camp 3 +/- 300 m, 1250-1400 m, 10-11.II.2018, 2018MadaSH348, S. Hugel, 1 male; Idem, 2018MadaSH349, S. Hugel, 1 female.

“T” u.sp.2 \* genus *Pseudoserpusia*

Bas Camp 2, 700-750 m, 8.II.2018, 2018MadaSH177, S. Hugel, 1 male; Idem, 2018MadaSH426, S. Hugel, 1 male.

*Xenippoides elongatus* Chopard, 1952 \*

Camp 3, 1325 m, 15.II.2018, 2018MadaSH554, S. Hugel, 1 female; entre Camp 2 et 3, 950-1150 m, 12.II.2018, 2018MadaSH389, S. Hugel, 1 female.

This species was previously only known from Tsaratanàna mountain (Chopard, 1951; Dirsh & Descamps, 1968).

“U” u.sp. \* genus *Xenippoides*

Camp 3 +/- 300 m, 1250-1400 m, 10-11.II.2018, 2018MadaSH357, S. Hugel.

## ACRIDIDAE, OEDIPODINAE

*Paracinema tricolor* (Thunberg, 1815)

Massif du Marojejy, Ambinanitelo, 500 m, XII.1958, E. Raharizonina [in Dirsh & Descamps, 1968].

This species has a wide distribution in Madagascar, Africa, and elsewhere (Dirsh & Descamps, 1968).

*Trilophidia cinnabarina* Brancsik, 1893

Massif du Marojejy, Ambinanitelo, 500 m, XII.1958, E. Raharizonina [in Dirsh & Descamps, 1968]. Hors Parc, Mandena, cultures, 150-175 m, 16.II.2018, 2018MadaSH585, S. Hugel.

This species occurs in all regions of Madagascar (Dirsh & Descamps, 1968; Braud *et al.*, 2014).

*Oxya hyla* Serville, 1831

Massif du Marojejy, Ambinanitelo, 500 m, XII.1958, E. Raharizonina [in Dirsh & Descamps, 1968]. Hors Parc, Mandena, cultures, 150-175 m, 16.II.2018, 2018MadaSH584, S. Hugel.

This species has a wide distribution in Madagascar, Africa, and elsewhere (Cigliano *et al.*, 2020).

\* : new record for Parc National de Marojejy.

Taxa endemic to Madagascar are in **boldface** type; taxa endemic to the Malagasy Region are underlined.

<sup>1</sup> *Pseudoschmidtia tridens* Rehn & Rehn, 1945, is to our knowledge not known from Marojejy and the photo of it in Hugel (2022) was wrongly labelled as being from Marojejy, and was from the Réserve Naturelle Intégrale de Betampona.

type specimens of 59% of Caelifera species recorded from the protected area when both described and to-be-described species are considered (Figure 2D).

Among species only known from Marojejy, 21 do not correspond to any currently described species and these will be named in subsequent publications. This number of new species is quite large considering that on Madagascar, Caelifera is by far the best-known of the two Orthoptera suborders (Hugel, 2022). This elevated number of undescribed species may also be due to our collecting methods, targeting particularly night active species. It is important to note that this number of new species is not associated with a bias towards particular altitudes in sampling efforts: the proportion of Marojejy species occurring at each range of elevations being the same for described and undescribed species (Figure 2A).

Species only represented in the collections from Marojejy by a single specimen are termed “singletons”. The percentage of Caelifera singletons from Marojejy amounts to 27% of the recorded species on the massif (Figure 2C, Table 1). Insect collections from other tropical forests contain a similar proportion of singletons, ranging between 25 and 32% (Bickel, 1999; Novotný & Basset, 2000; Coddington *et al.*, 2009). Several ideas have been proposed to explain this considerable number, under sampling being probably the principal reason (Coddington *et al.*, 2009).

### Distribution of species across elevation

The known elevational distribution of half of Caelifera species recorded on the Marojejy Massif is narrow, not exceeding 200 m in altitudinal width (Figure 2B). Since the number of singletons suggests an under sampling of Caelifera at Marojejy, interpretations of the elevational distribution of species should be considered as preliminary, especially for species with apparently narrow ranges. A few species displayed elevational ranges of over 1000 m (Figure 2B). Some of these species are associated with habitats occurring at a wide altitudinal gamut. For example, *Thymochares exiguus* occurs on large rocks at various altitudes and *Vohemara hysielloides* feeds on Nolinoidea plants (*Dracaena* sp. and relatives, Figure 1C) occurring from near the park entrance to the upper limit of the forest.

On the Marojejy Massif, more than half of Caelifera species occur at elevations ranging between 650 and 1150 m, the zone that holds the highest species diversity of this suborder (Figure 2A). About 15% of Marojejy Caelifera species occur

in montane ericoid thickets and montane grasslands (Figure 2A). This distribution in species richness is similar to that reported for this suborder in the Mascarenes (Hugel, 2014, 2015).

### Species associated with specific habitats or food plants

The collection of multiple specimens of a given species allows some insight into their microhabitat usage and preferred food plants. For example, *Rhynchotettix rostratus* (Figure 1E) and *Galideus mocquersyi* (Figure 1B), have only been observed on Bambusoidea plants, the former on small plants near the ground and the latter at 1 to 3 m off the ground.

The undescribed “Q” u.gen u.sp. (close to *Xenippacris*) has only been observed feeding on palm leaves. *Vohemara hysielloides* and species “S” u.sp. (genus *Hysiella*) are only known to feed on Nolinoideae plants at 50 cm to 2 m off the ground (Figure 1C). The species “A” u.sp. (genus *Oxytettix*) appear to be restricted to tree trunks and *Cryptotettix impennis* to leaf litter. The Miraculinae *Acronomastax curvicerca* (Figure 1H) and the undescribed Catantopinae “J” u.gen u.sp. occur in low vegetation below 1 m. The two specimens of the pyrgomorphid *Acanthopyrgus longicornis* were observed on leaves 5 m off the ground (Figure 1D).

### Conclusion

The number of new species of Caelifera discovered on the Marojejy Massif in 2018 and 2021, as well as the high rate of taxa only known from a single specimen, suggest that more work is needed to comprehensively inventory grasshoppers from the park. Notwithstanding these limitations, the Caelifera fauna of the Parc National de Marojejy is particularly rich, representing at least 12% of the number of species belonging to this suborder described from Madagascar as a whole. Moreover, the large number of species only known from Marojejy underlines the particular importance of this protected area in the conservation of Malagasy Caelifera.

### Acknowledgements

I thank Malagasy authorities for having allowed my research, as well as local guides, field assistants, and villagers for their help and advice. I thank Brian L. Fisher of the California Academy of Sciences and Madagascar Biodiversity Center team for having organized the 2018 survey of Marojejy with the support of Insect and People of the South Western

Indian Ocean (IPSIO). This research survey was supported in part by awards from the Critical Ecosystem Partnership Fund (CEPF) to Brian L Fisher.

I thank Nicolas Cliquennois for collecting Orthoptera during the 2021 survey of Marojejy. I am grateful to Steve Goodman for his review of earlier versions of the manuscript and comments that helped to improve the text.

## References

- Bickel, D. J. 1999.** What museum collections reveal about species accumulation, richness, and rarity: An example from the Diptera. In *The other 99%. The conservation and biodiversity of invertebrates*, eds. W. Ponder & D. Lunney. *Transactions of the Royal Zoological Society of New South Wales*: 174-181.
- Bolivar, C. 1932.** Estudio de um nuevo Acrido de Madagascar del grupo Cranaë (Orth. Acrid.). *Eos. Revista Española de Entomología*, 8: 391-396.
- Braud, Y., Franc, A. & Gay P. E. 2014.** *Les acridiens des formations herbeuses de Madagascar*. FAO, Rome.
- Bruner, L. 1910.** Acridoidea from Madagascar, Comoro Isl. and eastern Africa. In *Reise in Ostafrika in den Jahren 1903-1905*, ed. A. Voeltzkow, volume 2, pp. 623-644. E. Schweizerbartsche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart.
- Chopard, L. 1951.** Notes sur les Orthopteroïdes de Madagascar. IV. Faune de la forêt de Mousses du Tsaratanana. *Mémoires de l'Institut Scientifique de Madagascar*, Série E, 1: 463-516.
- Cigliano, M. M., Braun, H., Eades, D. C. & Otte, D. 2020.** Orthoptera species file. Version 5.0/5.0. <http://Orthoptera.SpeciesFile.org> Accessed 28/02/2020.
- Coddington, J. A., Agnarsson, I., Miller, J. A., Kuntner, M. & Hormiga, G. 2009.** Undersampling bias: The null hypothesis for singleton species in tropical arthropod surveys. *Journal of Animal Ecology*, 78 (3): 573-584.
- Descamps, M. 1965.** Contribution à l'étude des Eumastacides Malgaches (Orthoptera-Eumastacidae). I. - Révision des Miraculinae. *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle*, Nouvelle Série, Série A, Zoologie, 34: 1-57.
- Descamps, M. 1969.** Eumastacides de Madagascar: Miraculinae (Acridomorpha Eumastacoidea). *Bulletin de la Société Entomologique de France*, 74: 176-185.
- Descamps, M. 1971.** Troisième contribution à l'étude des Pseudoschmidtinae (Acridomorpha Eumastacidae). *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle*, Nouvelle Série, Série A, Zoologie, 65: 1-252.
- Descamps, M. 1974.** Diagnoses et signalisations d'Eumastacoidea III. Madagascar. *Bulletin de la Société Entomologique de France*, 78: 308-321.
- Descamps, M & Wintrebert, D. 1965.** Contribution à l'étude des Eumastacides Malgaches (Orthoptera-Eumastacidae). II. Pseudoschmidtinae, Notes biologiques et espèces nouvelles. *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle*, Nouvelle Série, Série A, Zoologie, 34: 59-187.
- Descamps, M. & Wintrebert, D. 1966a.** Pyrgomorphidae et Acrididae de Madagascar. Observation biologiques et diagnoses (Orth. Acridoidea). *Eos. Revista Española de Entomología*, 42: 41-263.
- Descamps, M. & Wintrebert, D. 1966b.** Revue et diagnose préliminaire de quelques Pyrgomorphidae et Acrididae de Madagascar (Orth. Acridoidea). *Bulletin de la Société Entomologique de France*, 71: 24-34.
- Descamps, M. & Wintrebert, D. 1967.** Diagnoses de quelques Acrididae nouveaux de Madagascar (Orth. Acridoidea). *Bulletin de la Société Entomologique de France*, 72: 89-104.
- Devriese, H. 1991.** Contribution à l'étude des Tetrigidae de Madagascar (Orthoptera). *Bulletin et Annales de la Société Royale Belge d'Entomologie*, 127: 119-131.
- Devriese, H. 1995.** Deux nouvelles espèces de Tetrigidae de Madagascar (Orthoptera). *Bulletin et Annales de la Société Royale Belge d'Entomologie*, 131: 97-105.
- Dirsh, V. M. 1961.** Notes on Acridoidea of Africa, Madagascar and Asia (Orthoptera). *Eos. Revista Española de Entomología*, 37: 379-398.
- Dirsh, V. M. 1962.** Acridoidea (Orthoptera) collected by Dr. F. Keiser in Madagascar. *Verhandlungen der Naturforschenden Gesellschaft zu Basel*, 73: 270-275.
- Dirsh, V. M. 1963a.** The Acridoidea of Madagascar. II. Acrididae (except Acridinae). *Bulletin of the British Museum (Natural History)*, Entomology Series, 12: 275-350.
- Dirsh, V. M. 1963b.** The Acridoidea of Madagascar. II. Acrididae. Acridinae. *Bulletin of the British Museum (Natural History)*, Entomology Series, 13: 243-286.
- Dirsh, V. M. 1963c.** The Acridoidea of Madagascar. III. Pyrgomorphidae. *Bulletin of the British Museum (Natural History)*, Entomology Series, 14: 51-103.
- Dirsh, V. M. 1966.** New genera and species of Acridoidea from Madagascar (Orthoptera). *Eos. Revista Española de Entomología*, 41: 537-549.
- Dirsh, V. M. & Descamps, M. 1968.** *Insectes Orthoptères Acridoidea Pyrgomorphidae et Acrididae*. CIRAD-IRD-MNHN, Paris.
- Finot, A. 1908.** Acridien nouveau de Madagascar. *Annales de la Société Entomologique de France*, 77: 1-6.
- Fisher, B. L. & Hugel, S. 2022.** Edible terrestrial arthropod traditions and uses on Madagascar. In *The new natural history of Madagascar*, ed. S. M. Goodman, pp. 218-230. Princeton University Press, Princeton.
- Günther, K. 1959.** Die Tetrigidae (Orthopt., Caelifera) von Madagaskar. *Abhandlungen aus dem Staatlichen Museum für Tierkunde in Dresden*, 24: 3-56.
- Günther, K. 1974.** Beitrag zur Kenntnis der Tetrigoidea (Orthoptera, Caelifera) von Madagascar und von Mauritius. *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris*, Troisième Série, Zoologie, 236: 937-1031.



- Hancock, J. L. 1900.** Some new Tettigidae from Madagascar. *Occasional Memoirs of the Chicago Entomological Society*, 1: 1-16.
- Hugel, S. 2014.** Grasshoppers of the Mascarene Islands: New species and new records (Orthoptera, Caelifera). *Zootaxa*, 3900: 399-414.
- Hugel, S. 2015.** Endemic grasshoppers from the Mascarene Islands: A critically endangered island fauna. *Journal of Insect Conservation*, 19: 87-96.
- Hugel, S. 2022.** Orthoptera, Caelifera and Ensifera, grasshoppers, katydids, crickets, *valala, angely*. In *The new natural history of Madagascar*, ed. S. M. Goodman, pp. 996-1014. Princeton University Press, Princeton.
- International Code of Zoological Nomenclature. 2023.** <https://www.iczn.org/> access: 18/03/2023.
- Krištín, A., Heller, K. G., Zemko, M., Rakotondranary, S. & Jarčuška, B. 2019.** Assemblages of orthopteroid insects along environmental gradients in central and southern Madagascar. *Journal of Orthoptera Research*, 28: 155-166.
- Mathieu, E., Pavlović, M. & Skejo, J. 2021.** The true colours of the formidable pygmy grasshopper (*Notocerus formidabilis* Günther, 1974) from the SAVA region (Madagascar). *Zookeys*, 1042: 41-50.
- Novotný, V. & Basset, Y. 2000.** Rare species in communities of tropical insect herbivores: Pondering the mystery of singletons. *Oikos*, 89: 564-572.
- Parnaudeau, R., Rochat, J., Franck, A., Gasnier, S., Cazanove, J. & Hugel S. 2013.** Les Acrididae des îles Eparses (Orthoptera, Caelifera). *Bulletin de la Société Entomologique de France*, 118: 111-117.
- Rehn, J. A. G. 1930.** New and little-known Madagascar grouse-locust (Orthoptera, Acrididae, Acrydiinae). *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 81: 477-519.
- Rehn, J. A. G. 1953.** Records and descriptions of Pyrgomorphinae (Orthoptera: Acrididae), with critical notes on certain genera. *Transactions of the American Entomological Society*, 79: 99-150.
- Rehn, J. A. G. & Rehn, J. W. H. 1945.** A contribution to our knowledge of the Eumastacidae (Orthoptera, Acridoidea) of Africa and Madagascar. Part 1. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 97: 179-248.
- Skejo, J., Medak, K., Pavlović, M., Kitonić, D., Rafanomezanjanahary, J. C. M. & Franjevic, D. 2020.** The story of the Malagasy devils (Orthoptera, Tettigidae): *Holocerus lucifer* in the north and *H. devriesei* sp. nov. in the south? *Zookeys*, 957: 1-15.
- Van Itterbeeck, J., Rakotomalala Andrianavalona, I. N., Rajemison, F. I., Rakotondrasoa, J. F., Ralantoarinaivo, V. R., Hugel, S. & Fisher, B. L. 2019.** Diversity and use of edible grasshoppers, locusts, crickets, and katydids (Orthoptera) in Madagascar. *Foods*, 8 (12), 666: 1-19.
- Wintrebert, D. 1972.** Nouvelles contributions à l'étude des Acridoidea malgaches. *Annales du Musée Royal de l'Afrique Centrale*, 198: 1-129.

# Aperçu global de la tendance de la structure de la communauté herpétofaunique le long du gradient altitudinal du versant Est du Parc National de Marojejy au cours de ces 25 dernières années

Fandresena Rakotoarimalala<sup>1,2</sup> & Achille P. Raselimanana<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup> Mention Zoologie et Biologie Animale, Domaine Sciences et Technologie, BP 906, Université d'Antananarivo, Antananarivo 101, Madagascar

E-mails : fandresenarak@gmail.com, raselimananaachille@gmail.com

<sup>2</sup> Association Vahatra, BP 3972, Antananarivo 101, Madagascar

## Résumé

Des travaux d'inventaires ont été conduits durant 45 jours dans le massif forestier de Marojejy du 2 octobre au 16 novembre 2021. L'étude vise à évaluer la diversité de l'herpétofaune du versant est du massif et à faire une analyse comparative avec celle issue des études menées en 1996 afin d'explorer d'éventuels changements au sein des populations le long du gradient altitudinal au cours de ces 25 ans. Pour ce faire, les mêmes techniques d'inventaire qu'en 1996 ont été adoptées : fouille systématique, piégeage par trous-piège « pit-fall », observation directe et recherches bioacoustiques sont utilisées pour repérer les grenouilles. Au total, 145 espèces herpétofauniques ont été recensées dont 82 amphibiens et 63 reptiles. La richesse spécifique et l'abondance varient le long du transect altitudinal. La diversité la plus élevée se trouve au niveau des bandes altitudinales de 750 m (Camp Marojejya) et 1300 m (Camp Simpona) pour les amphibiens, alors que pour les reptiles c'est à 450 m (Camp Mantella). Trente espèces viennent d'être ajoutées à la liste pour le massif depuis 1996. Une extension de l'aire de distribution géographique a été marquée pour trois espèces dont deux reptiles : *Brygophis coulangesi* et *Palleon lolontany* et un amphibien : *Spinomantis nussbaumi*. Ces différentes découvertes justifient l'importance de Marojejy en matière de la biodiversité et de son rôle en tant que couloir d'échange biologique avec les autres massifs forestiers périphériques.

**Mots clés :** amphibiens, reptiles, transect altitudinale, pentes orientales, Marojejy, 2021, comparaison avec 1996

## Extended abstract

During a 45 day of survey (2 October to 16 November 2021), we conducted an elevational transect of amphibians and reptiles (herpetofauna) on the eastern slopes of the Parc National de Marojejy, northeastern Madagascar, across a broad range of vegetation formations. The aims of this study were (1) to assess the diversity of the herpetofauna of the eastern portion of the massif and (2) using the same field methodologies to a parallel study conducted in 1996 to compare and assess possible changes at the species population level along the transect over a period of 25 years. Five sites at 450, 750, 1300, 1550, and 1875 m were surveyed during this study, ranging from lowland moist evergreen forest (450 m) to montane ericoid thicket and montane grassland (1875 m) below the summit at 2130 m. All elevational transect sites were established in the same zone as the 1996 inventory. We employed standard methodologies at each site, including pitfall trapping, refuge examination, and locating animals based on acoustic calls. Three pitfall lines were installed in each elevational zone and in different habitats (slope, ridge, and valley).

In total, 145 species were recorded on the Marojejy Massif, including 82 amphibians and 63 reptiles. Our results indicate that species richness and species abundance varies along the transect, decreasing with increasing elevation, and with maximum richness of amphibians occurring between 750 and 1300 m and for reptiles at 450 m. In comparing the results from 2021 to those of 1996, 22 amphibian and eight reptile species were added to the Marojejy Massif herpetofauna list. We report here new range extensions of three species: *Brygophis coulangesi*, *Palleon lolontany*, and *Spinomantis nussbaumi*. These new discoveries and the overall high diversity of amphibians and reptiles in the Parc National de Marojejy demonstrate the importance of this massif with respect of its biodiversity and the role of the remaining natural habitats for biological exchange with other neighboring forest parcels that form important forest corridors.

**Keywords:** amphibians, reptiles, elevational transect, eastern slopes, Marojejy, 2021, comparison to 1996

## Introduction

Les forêts humides tropicales sont considérées comme les berceaux de la diversité biologique mondiale. Elles jouent leur rôle de refuges et de centres de radiations rapides et récentes (Wilmé *et al.*, 2006). Madagascar à cause de sa richesse en biodiversité, hautement endémique, mais fortement menacée, figure parmi les pays tropicaux connus comme hot spot et prioritaires en matière de conservation (Myers *et al.*, 2000 ; Antonelli *et al.*, 2022 ; Jones *et al.*, 2022). À part la diversité topographique associée à des reliefs escarpés parfois abrupts et d'un paysage écologique caractérisé par des gradients altitudinaux bien marqués, ainsi que la nature des substrats, les massifs forestiers humides de la région septentrionale présentent une grande variété d'habitats (Raselimanana *et al.*, 2000 ; Wollenberg *et al.*, 2008). Cette diversité des habitats se reflète par la grande hétérogénéité des formations végétales qui couvrent les massifs le long de ce gradient depuis la zone de basse altitude jusqu'au sommet avec des formations plus ouvertes. Ces massifs, à cause de ces particularités écologiques constituent en effet un berceau pour une biodiversité représentative dont nombreuses y sont endémiques (Raxworthy & Nussbaum, 1996 ; Andreone *et al.*, 2000).

Le Parc National de Marojejy fait partie des massifs forestiers dans le Nord-est de Madagascar avec une superficie d'environ 55 885 ha (Goodman *et al.*, 2018). Le massif de Marojejy à cause de son gradient altitudinal remarquable et de ses reliefs abrupts et escarpés, est composé par diverses formations végétales qui varient entre forêts denses humides sempervirentes de basse et de moyenne altitudes, à des forêts de transition et des fourrés dominés par des éricoïdes associées à des formations herbeuses à partir de 1800 m (Gautier *et al.*, 2018). Les affleurements et dômes rocheux sont plus fréquents, fournissant une vue panoramique de l'ensemble du complexe paysage écologique de Marojejy. Au sein de ces différentes formations se trouvent toute une gamme d'habitats qui est directement liée aux divers cours d'eau sillonnant le massif, la topographie et l'orientation du versant. Il en résulte un peuplement animal hautement diversifié, caractérisé par la présence de nombreuses espèces, endémiques du massif, parfois même micro-endémique d'un endroit particulier. Il s'agit entre autres des amphibiens

comme *Gephyromantis ranjomavo* (Glaw & Vences, 2011), *Guibemantis milingilingy* (Bletz *et al.*, 2018), *Cophyla fortuna* (Rakotoarison *et al.*, 2019) et *Mantidactylus petakorona* (Scherz *et al.*, 2019a), des reptiles comme *Calumma peyrierasi* (Brygoo *et al.*, 1974), *Brookesia tedi* (Scherz *et al.*, 2019b), *Uroplatus finaritra* (Ratsoavina *et al.*, 2019) et *Ithyocyphus blanci* (Domergue, 1988). Plusieurs investigations biologiques ont déjà été réalisées dans le massif de Marojejy depuis 1988 (voir Goodman *et al.*, 2023a, ici) et ces inventaires sont à l'origine de la découverte et de la description des nouvelles espèces, entre autres *Calumma jevy* (Raxworthy & Nussbaum, 2006), *Uroplatus fangorn* et *U. fivehy* (Ratsoavina *et al.*, 2020), *Platypelis ranjomena* (Glaw *et al.*, 2020) et *Mantidactylus fergusonii*, *M. manerana* et *M. marintsoai* (Scherz *et al.*, 2022). Par ailleurs, d'autres nouvelles formes sont déjà connues, ce sont des espèces candidates (Vieites *et al.*, 2009 ; Rakotoarison *et al.*, 2017), mais il reste aussi celles à découvrir. En plus, des espèces rares ou à aire de distribution restreinte ont été récemment découvertes dans ce massif de Marojejy. C'est entre autres le cas du serpent le plus coloré de Madagascar *Liophidium pattoni* (Fleute *et al.*, 2023). Ce serpent n'était connu auparavant que dans deux sites seulement (Vieites *et al.*, 2010).

Au cours de ces dernières dix années, grâce à l'application de l'approche intégrative en systématique en particulier la génétique moléculaire, la révision taxinomique s'avère nécessaire et elle a pris de plus en plus de l'ampleur. En effet, grâce à cette nouvelle approche et à l'analyse phylogénétique, des nombreux taxa ont changé de nom ou d'appartenance générique et des espèces cryptiques sont identifiées. La faune herpétologique du massif de Marojejy est aussi touchée par ce changement au niveau de la systématique. Des recherches en détails ont été faites afin de mieux comprendre la richesse du massif en ce groupe taxinomique et pour permettre une analyse objective des données récemment collectées par rapport aux résultats d'inventaire de 1996 (Raselimanana *et al.*, 2000).

Effectivement, afin d'évaluer la tendance de la situation en termes de la communauté herpétofaunique depuis la grande exploration biologique de 1996, une nouvelle mission d'inventaire biologique avec une équipe pluridisciplinaire a été réalisée en 2021. Il est crucial de souligner dès le début les deux points importants suivant : Primo, les sites, les dates et les techniques d'échantillonnages



le long du transect altitudinal de 1996 ont été minutieusement respectés pour faire en sorte que l'analyse comparative prévue soit objective. Secundo, les 158 espèces d'herpétofaune dont 74 amphibiens et 84 reptiles mentionnées dans Goodman *et al.* (2018) sont une compilation de toutes les données d'inventaires biologiques menés dans différents sites du massif de Marojejy. En effet, l'analyse comparative ne concerne que les résultats de l'inventaire mené en 1996.

### Méthodologie

Afin de pouvoir comparer d'une manière objective les données avec celles de 1996, les techniques et les méthodes ainsi que les efforts d'échantillonnage adoptés ont été identiques. Pour plus de détails sur les sites et les zones d'altitude inventoriées, voir Goodman *et al.* (2023b, ici). Trois techniques standards et complémentaires préconisées par Raxworthy et Nussbaum (1994a) ont été utilisées pour inventorier les amphibiens et les reptiles. Il s'agit de l'observation directe le long des itinéraires échantillons, de fouilles systématiques de refuges et de piégeage par trous-pièges. En outre, la bioacoustique a été aussi employée pour repérer les grenouilles mâles qui font souvent des cris d'appel depuis leur perchoir.

### Observation directe

Il s'agit d'une observation et d'un recensement direct effectués 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. L'objectif est d'obtenir des échantillons aussi représentatifs que possibles tant sur le plan écologique que sur l'aspect biologique. Par ailleurs, l'analyse basée sur 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 prise de décision en matière de gestion et de planification. Comme l'herpétofaune est représentée par des êtres poïkilothermes dont la température du corps varie avec celle du milieu extérieur, le moment chaud de la matinée et l'après-midi où la température commence à baisser sont les plus favorables pour l'inventaire des animaux diurnes. Dès la tombée de la nuit jusqu'avant minuit, le recensement des animaux nocturnes est effectué

à l'aide de lampe torche. En effet, la réflexion de la lumière par leurs yeux permet de repérer facilement les espèces nocturnes. En plus, des espèces diurnes qui perchent sur leur dortoir sont également faciles à inventorier la nuit à l'aide d'une lampe. Ces animaux se distinguent nettement de leur perchoir par une coloration bien contrastée ou beige blanchâtre ou par une allure bien désignée (corps allongé ou replié, queue enroulée ou étirée, membres écartés ou ramassés).

Les cris d'appel des grenouilles mâles sont d'importance capitale au cours de la recherche. Ils aident à repérer les individus ou même à les identifier surtout pour les espèces qui fréquentent la canopée ou les endroits inaccessibles.

### Fouille systématique des refuges

Cette technique est habituellement menée en parallèle avec la précédente et elle est uniquement effectuée pendant le jour. La 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, des écorces desséchées qui se détachent du tronc, des interstices et des fissurations des rochers, des trous secs ou des cavités remplies d'eau sur les arbres, des plantes comme bambous, palmiers et baobabs, des plantes à feuilles engainantes comme les *Pandanus* et les *Ravenala*. Les termitières, les tas de litières et des débris organiques ainsi que l'humus entassé au pied des grands arbres. Les points d'eaux et leurs bordures comme les eaux courantes ou stagnantes et les marécages constituent un type de biotope spécial qui fait l'objet d'une fouille minutieuse. Les rochers sur le lit de la rivière notamment avec le cours rapide et le cascade sont des microhabitats soigneusement inspectés. La fouille permet de mieux apprécier la particularité écologique et les exigences des espèces en matière de microhabitats. Par ailleurs, elle permet de recenser les espèces qui mènent une vie cryptique. Cette technique marche aussi bien pour les animaux diurnes qui sont actifs dans leur biotope et ceux qui sont nocturnes en train de se reposer dans leurs abris.

### Trous-pièges

Cette technique de piégeage est constituée par des lignes de trous-pièges ou « pit-falls » qui sont composées chacune de 11 seaux alignés (chaque

seau a une capacité de 12 l, 275 mm de profondeur interne et 220 mm de diamètre inférieur interne). Les seaux sont enterrés dans le sol et sont espacés de 10 m l'un de l'autre sur la ligne. La longueur d'une ligne est en effet de 100 m. Une bande plastique de 0,80 m de largeur est dressée le long de la ligne avec des piquets, elle traverse le diamètre de chaque seau ; la base de la bande plastique, environ 10 cm est plié au sol et est recouverte par de litière forestière pour servir de guide aux animaux vers les trous. Le fond de chaque seau est percé des petits trous pour permettre à l'eau de s'écouler en cas de pluie. Trois lignes de trous-pièges ont été installées dans chaque site, au niveau des différents microhabitats, à savoir : vallée, versant et crête. Un seau en place pendant 24 heures est considéré comme une nuit de trou-piège.

Quelques individus par espèces ont été collectés pour servir de spécimens de référence. Des photos sont prises pour chacune des espèces pour enregistrer la couleur de l'animal dans son milieu naturel. Chaque spécimen dispose d'un numéro individuel et toutes les informations qui le concernent au moment de sa collecte sont enregistrées. Les spécimens sont d'abord anesthésiés par une solution de chlorotone avant d'être fixés à l'aide d'une solution de formol à 12,5 %.

Les spécimens sont déposés à la salle de collection de la Mention Zoologie et Biodiversité Animale, Université d'Antananarivo (UADBA) et conservés dans de l'alcool à 75 % après rinçage à l'eau pour évacuer le liquide de fixation. Chaque spécimen collecté a été catalogué avec le numéro unique de terrain d'Achille P. Raselimanana (APR). L'identification des espèces a été faite en utilisant les clés de détermination disponibles, les articles scientifiques relatifs à la description des espèces nouvelles connues à Marojejy et dans les massifs forestiers de cette région septentrionale de Madagascar, ainsi que le guide des amphibiens et des reptiles (Glaw & Vences, 2007a).

### **Evaluation de l'abondance relative de chaque espèce**

L'abondance relative d'une espèce dans le contexte de cet inventaire représente la fréquence d'observation d'une espèce par rapport aux autres pour un même effort d'échantillonnage. Elle donne une idée générale sur la taille de la population de chaque espèce par rapport aux autres dans les mêmes conditions environnementales. Une espèce est classée par exemple « Peu abondante », lorsque durant le recensement dans le site donné, il n'y a

tout au plus que trois individus observés pour cette espèce. Par contre, à plus de 20 individus rencontrés, l'espèce a été classée « Très abondante ». Les classes intermédiaires « Assez abondante » et « Abondante » correspondent respectivement à 4-10 et 11-20 individus observés.

### **Systématiques**

Afin de mieux apprécier d'une manière objective la tendance des communautés de l'héropétofaune entre la situation en 1996 et celle de 2021, il est primordial de passer en revue le changement sur la systématique concernant la liste de l'héropétofaune en 1996 pour Marojejy et d'apporter certaines clarifications quant à la détermination de l'espèce. Depuis ces dernières années, l'application de l'approche intégrative dans la systématique et la phylogénétique ont permis de détecter non seulement les espèces cryptiques mais aussi l'affiliation des taxa, ce qui implique la reconsidération de l'appartenance générique ou même de l'identité de certaines espèces (Kucharzewski *et al.*, 2014 ; Erens *et al.*, 2017). Lors de l'inventaire biologique mené en 1996, l'identification des espèces était basée sur le « *Field guide des amphibiens et des reptiles* » (2eme édition) de Glaw et Vences (1994) et de quelques articles scientifiques disponibles relatifs à la description des nouvelles espèces récemment découvertes sur le massif et des zones avoisinantes (ex. Raxworthy & Nussbaum, 1994b ; Andreone, 1996).

En outre, au cours de l'exploration de 1996, l'approche intégrative avec l'implication des données moléculaires, bioacoustiques en plus de la morphologie n'était pas encore bien développée. Le risque de confusion et d'erreur d'identification en systématique est en effet non négligeable, notamment pour les espèces cryptiques et polymorphiques. L'évolution de la systématique et la nouvelle technologie comme l'utilisation de « bar-coding » ont beaucoup aidé la distinction des formes nouvelles ou cryptiques et ont accéléré la description des nouvelles espèces (Vieites *et al.*, 2009 ; Perl *et al.*, 2014).

### **Nouvelles espèces découvertes et décrites depuis 1996 pour le massif de Marojejy**

Les études menées sur des spécimens provenant du massif de Marojejy lors des explorations antérieures, pendant et après 1996 ont révélé la présence des formes nouvelles encore inconnues par la science.

Ainsi, de nombreuses espèces décrites après 1996 (voir Annexe I) pour le massif de Marojejy ne sont pas listées dans Raselimanana *et al.* (2000) ou elles étaient confondues avec d'autres espèces ou tout simplement mal identifiées. Il s'agit de 31 espèces d'amphibiens et huit espèces de reptiles. Par ailleurs, il y a d'autres formes nouvelles déjà citées dans Glaw et Vences (2007a), mais pas encore décrites, entre autres *Gephyromantis* sp. aff. *leucomaculatus* « Marojejy » et *Mantidactylus* sp. aff. *grandidieri* « North ».

### Changement de nom d'espèces ou d'appartenance générique

De nombreuses espèces identifiées en 1996 et citées dans Raselimanana *et al.* (2000) ont changé de nom après une révision systématique. En effet, *Pararhadinaea albignaci* est devenu *Elapotinus pectiti* (Kucharzewski *et al.*, 2014), *Sanzinia madagascariensis* a été ressuscitée (Vences *et al.*, 2001) après avoir été changée en *Boa manditra* (Kluge, 1991). Il en est de même pour *Microscalabotes bivittis* qui devient désormais *Lygodactylus bivittis* (Puente *et al.*, 2009). En outre, tout ce qui est appelé *Amphiglossus* dans le manuscrit est devenu soit *Brachyseps* soit *Flexiseps* en adoptant la récente révision d'Erens *et al.* (2017). *Typhlops ocellaris* devient aussi *Madatyphlops ocellaris* (Pyron & Wallach, 2014). Il en est de même pour le genre *Stenophis* qui a été subdivisé en *Lycodryas*, *Parastenophis* et en *Phisalixella* (Nagy *et al.*, 2010). Une espèce d'amphibiens *Plethodontohyla coudreaui* a été transférée dans le genre *Rhombophryne* et est devenue désormais *R. coudreaui*.

### Confusion et identification erronée

De nombreuses formes ont été considérées comme de simple variation morphologique des espèces déjà connues. Mais, les études ultérieures avec la génétique moléculaire en taxinomie ont révélé leur vraie identité. Des espèces ont été ainsi confondues à d'autres, car au final, il s'agit des espèces cryptiques complètement distinctes. C'est le cas de *Gephyromantis lomorina* (Scherz *et al.*, 2018) qui a été mélangé avec *G. klemmeri* par Raselimanana *et al.* (2000). L'espèce des Microhylidae, *Rhombophryne serratopalpebrosa*, représente en fait deux différentes espèces : *R. regalis* et *R. vaventy* (Scherz *et al.*, 2014). C'est aussi le cas de *Mantidactylus lugubris*

qui représente en réalité une nouvelle espèce, *M. petakorona* (Scherz *et al.*, 2019a).

Au cours de l'inventaire en 1996, des Microhylidae appartenant au genre *Plethodontohyla* ont été identifiés comme *P. notosticta* (Raselimanana *et al.*, 2000). Plus tard, Glaw et Vences (2007b) ont décrit une nouvelle espèce, *P. guentheri*. Comme aucune collection de *P. notosticta* n'a été faite depuis, ils ont pensé que *P. notosticta* n'existe pas à Marojejy, mais il s'agit de *P. guentheri*. En outre, *Platypelis occultans* a été signalée présente à Marojejy (Raselimanana *et al.*, 2000 ; Vences *et al.*, 2005). En réalité, il s'agit d'une nouvelle espèce, *Cophyla fortuna* (Rakotoarison *et al.*, 2019).

Un individu de l'espèce correspondant à *Platypelis* sp. « *ranjomena* » dans Glaw et Vences (2007a, Figure 2) a été collecté à 750 m en 1996, il a été considéré comme une simple variation morphologique de *P. barbouri* en cette période. En fait, il représente une forme nouvelle, *P. ranjomena* tout récemment décrite (Glaw *et al.*, 2020). Il en est de même pour *Mantidactylus femoralis* qui est en réalité un complexe composé de *Mantidactylus* Ca 39 et *Mantidactylus* Ca 43 (Vieites *et al.*, 2009). La grenouille *Boophis brachyichir* a été mal identifiée car il s'agit en fait d'une espèce nouvelle *B. entingae* (Glaw *et al.*, 2010). Il en est de même pour *Laurentomantis malagasius* qui est en fait *Gephyromantis striatus* (Vences *et al.*, 2022) et *M. leucomaculatus* pourrait être une nouvelle forme pour la science qui a été appelée *M.* aff. *leucomaculatus* « Marojejy » (Glaw & Vences, 2007a). De même pour le gecko nocturne identifié comme *Uroplatus ebenau*, mais qui représente en réalité deux espèces cryptiques, *U. fangorn* et *U. fivehy* (Ratsoavina *et al.*, 2020), par contre *Uroplatus* sp. cité par Raselimanana *et al.* (2000) représente une autre nouvelle espèce, *U. finaritra* (Ratsoavina *et al.*, 2019). De l'autre côté, le gecko géant nocturne à queue aplatie du massif de Marojejy a été longuement considéré comme *U. fimbriatus* mais une récente étude a révélé qu'il s'agit d'une nouvelle espèce, *U. giganteus* (Gehring *et al.*, 2018). *Calumma nasutum* selon une récente révision taxinomique n'est pas présente à Marojejy, les spécimens à qui le nom a été attribué représentent en fait une forme nouvelle *C. radamanus* (Prötzel *et al.*, 2020). Un autre cas de confusion d'identité est celui de *Brookesia minima* de Marojejy (Raselimanana *et al.*, 2000) qui représente une autre espèce selon les données moléculaires, *B. tedi* (Scherz *et al.*, 2019b). Une autre nouvelle espèce de gecko, *Lygodactylus ulli*, a été récemment décrite de la zone de basse altitude de Marojejy (Vences *et al.*, 2022). Ce gecko



a été aussi collecté à 450 et à 750 m d'altitude en 1996, mais identifié comme *L. miops* (Raselimanana *et al.*, 2000). Au final donc, les deux sont de la même espèce et il s'agit de *L. ulli*.

Ces différents aspects ont évidemment une répercussion non négligeable aussi bien sur la richesse spécifique que sur la composition spécifique de la communauté. Il faut signaler que dans la présente analyse, seules les espèces recensées le long du transect altitudinal en 1996 et en 2021 ont été prise en compte. En effet, la diversité de la faune herpétologique du massif de Marojejy est beaucoup plus élevée par rapport à la liste présentée dans le Tableau 1.

## Résultats

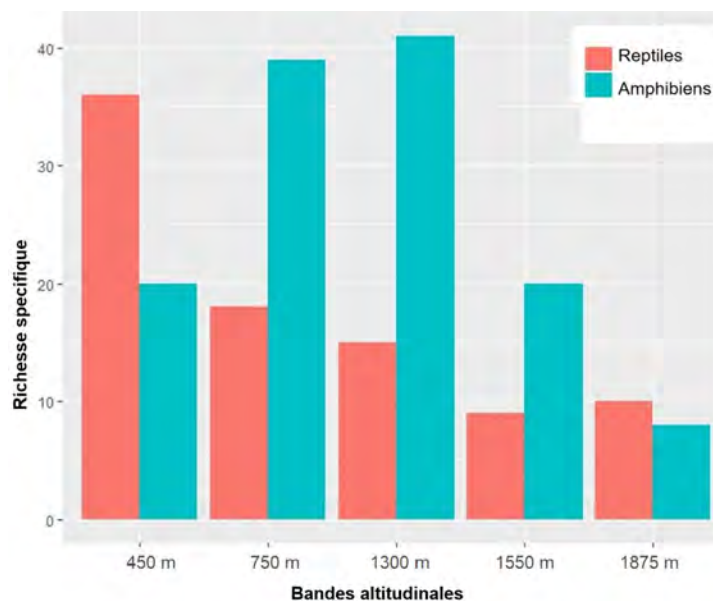
### Richesse spécifique

Au total, 145 espèces herpétofauniques ont été recensées dont 82 amphibiens et 63 reptiles. Le long du transect altitudinal, il a été constaté que la richesse spécifique varie d'un site à un autre, mais la diversité la plus élevée se trouve au niveau des bandes altitudinales de 750 et 1300 m pour les amphibiens, avec respectivement 39 et 41 espèces. Pour les reptiles, la richesse diminue au fur et à mesure qu'on monte en altitude avec 36 espèces à 450 m d'altitude pour descendre à 8 puis à 10 à 1550 m et à 1875 m. La Figure 1 suivante illustre l'histogramme de la richesse spécifique en amphibiens et en reptiles par site (Tableau 1). La distribution de la communauté des amphibiens et des reptiles est en effet influencée par

le gradient altitudinal qui est défini par des facteurs écologiques dépendant de ce changement d'altitude. Les sites caractérisés par les bandes altitudinales de moyenne altitude 750 et 1300 m sont les plus riches, alors que la plus pauvre est la zone de haute altitude.

Parmi les espèces recensées, sept amphibiens sont déjà identifiés comme espèces nouvelles et qui attendent leur description définitive (Perl *et al.*, 2014). Par contre, six autres représentent des formes qui ne sont pas encore connues et pourraient représenter des nouvelles espèces pour la science. Il s'agit des trois formes arboricoles (*Platypelis* cf. *barbouri*, *Spinomantis* sp. 1 et *Spinomantis* sp. 2) et de trois espèces de *Stumpffia* du type fouisseur (*Stumpffia* sp. 1, *Stumpffia* sp. 2 et *Stumpffia* sp. 3). Un scinque du genre *Paracontias* a été collecté, mais la comparaison avec les espèces déjà connues n'a pas permis de déterminer son identité.

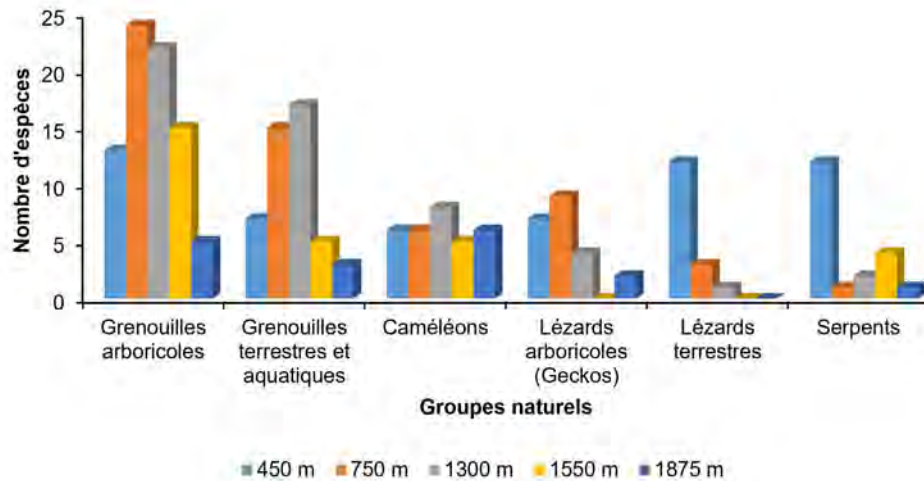
La particularité de la composition de la communauté herpétofaunique du massif de Marojejy est la présence des espèces rarement répertoriées. C'est le cas parmi tant d'autres du serpent arboricole *Ithycyphus blanci* (Figure 2a), qui n'a jamais été recensée depuis sa description, il y a 30 ans. C'est la première fois que la photo de l'espèce en vie dans son milieu naturel a été prise et disponible. Il en est de même pour une autre espèce de serpent, *Brygophis coulangesi* (Figure 2b) qui a été recensée pour la première fois à Marojejy et plusieurs autres espèces de grenouilles. Le plus coloré serpent,



**Figure 1.** Distribution de la richesse spécifique par bande altitudinal le long du versant oriental du Parc National de Marojejy.



**Figure 2.** Illustrations de quelques espèces de serpents trouvés dans le Parc National de Marojejy : **A)** *Ithycyphus blanci* capturée (APR 13762) à 450 m. **B)** *Brygophis coulangesi* (APR 13404) sur un arbre à 2,5 m de hauteur pendant la nuit à 1350 m. **C)** *Liophidium pattoni* capturé (APR 13781) dans un trou-piège à 450 m. (Photos par Achille P. Raselimanana.)



**Figure 3.** Variation de la représentation de chaque groupe naturel le long du gradient altitudinal le long du versant oriental du Parc National de Marojejy.



**Figure 4.** Illustrations de quelques espèces d'herpétofaune observées dans le Parc National de Marojejy : **A)** *Spinomantis nussbaumi* (APR 14283) capturé sur une branche d'arbre mousseux à 1875 m. **B)** *Palleon lolontany* (APR 14281) avec sa couleur naturelle capturé à 1875 m. **C)** *Calumma peyrierasi* mâle (APR 14301) capturé sur une branche à 3 m de hauteur à 1875 m. (Photos par Achille P. Raselimanana.)

*Liophidium pattoni*, très rarement recensé a été aussi observé (Figure 2c). Il faut souligner que la richesse spécifique rapportée ici ne concerne que celle recensée le long du gradient altitudinal entre 450 et 1875 m sur le versant Est du massif.

En classifiant les amphibiens et les reptiles suivant un regroupement biologique naturel selon leur mœurs et leur mode de vie, six groupes naturels sont identifiés. Il s'agit de groupes de grenouilles arboricoles, de grenouilles terrestres et aquatiques, des caméléons, de lézards arboricoles (geckos),

de lézards terrestres et fousseurs et des serpents en général. La Figure 3 montre la variation de la représentation de chaque groupe en fonction du gradient altitudinal.

D'une manière générale, les grenouilles quel que soit leur mode de vie ont tendance à fréquenter surtout les zones de moyenne altitude, leur préférence à cette bande est évidente (Figure 3) sauf pour les espèces qui sont spécialistes des hautes altitudes comme *Spinomantis nussbaumi* (Figure 4a) rencontré à 1875 m. Quant aux caméléons, la

répartition est quasi-similaire quel que soit le niveau d'altitude. Pour les autres groupes de reptiles, la préférence de zone de basse altitude est évidente. Toutefois, il faut souligner que la composition spécifique n'est pas nécessairement identique. Autrement dit, il y a des espèces communes à deux ou plusieurs niveaux d'altitudes, mais il y a aussi des espèces propres à une bande altitudinale donnée. A titre d'illustration, *Palleon lolontany* (Figure 4b) et *Calumma peyrierasi* (Figure 4c) ne se trouvent que dans la zone de haute altitude, alors que *Brookesia vadoni* dans la moyenne altitude et *Parastenophis betsileanus* dans la basse altitude seulement.

### Abondance relative

Comme les efforts d'échantillonnage sont identiques pour les différents sites, l'estimation de l'abondance relative de chaque espèce par site est possible. Elle représente ainsi la fréquence d'observations d'une espèce par rapport au total des fréquences de toutes les espèces recensées pour un site donné. Elle permet ainsi de connaître quelle espèce est la mieux représentée dans chaque communauté. La plupart des espèces sont représentées par un assez grand nombre d'individus (Figure 5). Une nette prédominance des espèces avec assez d'effectifs quel que soit le niveau d'altitude a été notée. Au niveau de basse et de moyenne altitudes, le nombre d'individus des espèces moins représentées (à faible effectif) et celui d'espèces fréquentes (abondantes) sont presque similaires. Les quatre classes d'abondance sont d'ailleurs bien représentées dans ces bandes altitudinales. La variation de la classe d'abondance selon le gradient altitudinal illustre en partie la préférence écologique de la communauté herpétofaunique. Toutefois, il faut souligner que les mœurs et le mode de vie des espèces influencent

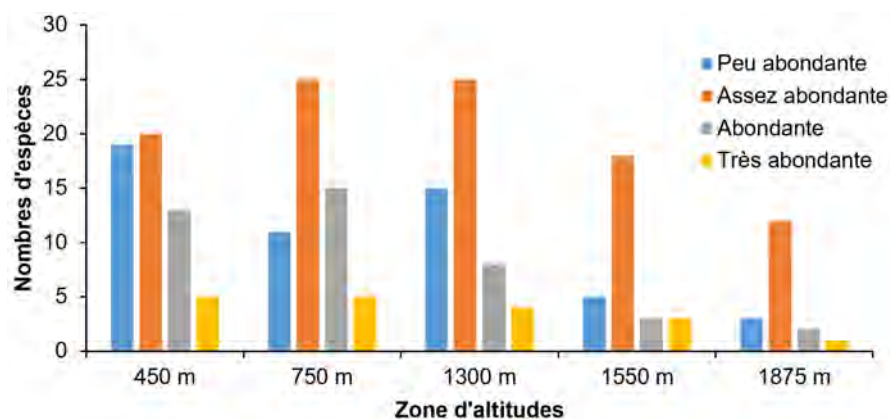
beaucoup sur leur fréquence d'observation. Les espèces fousseuses, cryptiques ou à mode de vie particuliers sont en général difficile à recenser, donc peu représentées en effectif. Il faut signaler que les serpents et les grenouilles microhylidés terrestres et fousseurs sont le moins représentés que les autres quel que soit le site.

### Endémisme

Toutes les espèces recensées sont endémiques de Madagascar. Par ailleurs, un nombre non négligeable d'espèces ne se trouve que dans le massif de Marojejy ou de la région septentrionale de la Grande île (Tableau 1). En effet, 31 espèces dont 21 amphibiens et 10 reptiles ne se trouvent nulle part ailleurs que dans le Parc National de Marojejy. Parmi ces espèces figurent des caméléons, des geckos, des serpents et évidemment des grenouilles. Au total, 37 dont 23 amphibiens et 14 reptiles ont une aire de distribution restreinte dans le Nord et le Nord-est de Madagascar. Il s'agit entre autres de *Boophis anjanaharibeensis*, *B. roseipalmatus*, *Ebenavia safari* et *Liophidium pattoni*.

### Statut de conservation

D'après la liste rouge de l'Union internationale pour la conservation de la nature (UICN, 2023), le massif de Marojejy héberge un nombre important d'espèces menacées dont 17 Vulnérables (neuf amphibiens et huit reptiles) et neuf En danger (sept amphibiens et deux reptiles). En outre, cinq sont classées dans la catégorie Quasi menacée (Tableau 1). Il faut noter aussi que ces espèces sont endémiques du massif de Marojejy ou tout au moins ne se trouvent que dans cette région septentrionale de Madagascar.



**Figure 5.** Répartition des espèces en fonction de leur classe d'abondance relative le long du versant oriental du Parc National de Marojejy.



**Tableau 1.** Liste des espèces recensées en 2021 sur versant oriental du Parc National de Marojejy. Statut de conservation (UICN, 2023) : NE (Non Evaluée), DD (Données Insuffisantes), NT (Quasi menacée), VU (Vulnérable), EN (En danger), CR (En danger critique). Endémisme, biotopes, habitats et abondance relative. Endémisme : EL (endémique locale du massif), ER (endémique de la région septentrionale de Madagascar), EM (endémique à Madagascar).

| Taxa   | Statut UICN | Endémisme | Biotopes / Mœurs       | Habitats                | Abondance relative | Sites (altitude en m) ± 200 m suivant le site |     |      |      |      |
|--|-------------|-----------|------------------------|-------------------------|--------------------|---|-----|------|------|------|
|  |             |           |                        |                         |                    | 450   | 750 | 1300 | 1550 | 1875 |
| <b>AMPHIBIENS</b>                                      |             |           |                        |                         |                    |   |     |      |      |      |
| <b>Mantellidae-Boophinae</b><br>(10 espèces)           |             |           |                        |                         |                    |   |     |      |      |      |
| <i>Boophis albilabris</i>                              | LC          | EM        | Arboricole             | Vallée                  | Peu abondante      |   | +   |      |      |      |
| <i>Boophis anjanaharibeensis</i>                       | EN          | ER        | Arboricole             | Vallée                  | Assez abondante    | +   | +   | +    |      |      |
| <i>Boophis axelmeyeri</i>                              | LC          | ER        | Arboricole             | Vallée                  | Très abondante     | +   | +   | +    | +    |      |
| <i>Boophis englaenderi</i>                             | VU          | ER        | Arboricole             | Vallée                  | Assez abondante    |   | +   |      |      |      |
| <i>Boophis entingae</i>                                | LC          | EM        | Arboricole             | Vallée & versant        | Assez abondante    | +   | +   | +    | +    |      |
| <i>Boophis madagascariensis</i>                        | LC          | EM        | Arboricole             | Vallée & versant        | Abondante          | +   | +   | +    |      |      |
| <i>Boophis marojezensis</i>                            | LC          | EM        | Arboricole             | Vallée                  | Très abondante     | +   | +   | +    | +    |      |
| <i>Boophis roseipalmatus</i>                           | LC          | ER        | Arboricole             | Vallée & versant        | Abondante          | +   | +   |      |      |      |
| <i>Boophis septentrionalis</i>                         | LC          | ER        | Arboricole             | Vallée & versant        | Peu abondante      |   |     | +    | +    |      |
| <i>Boophis</i> sp. aff. <i>mandraka</i><br>(Ca 28)     | NE          | EL        | Arboricole             | Vallée                  | Peu abondante      |   |     |      |      | +    |
| <b>Mantellidae-Mantellinae</b><br>(48 espèces)         |             |           |                        |                         |                    |   |     |      |      |      |
| <i>Blommersia grandisonae</i>                          | LC          | EM        | Arboricole             | Vallée                  | Peu abondante      |   |     |      | +    |      |
| <i>Gephyromantis granulatus</i>                        | LC          | ER        | Arboricole             | Vallée                  | Assez abondante    |   |     | +    | +    |      |
| <i>Gephyromantis klemmeri</i>                          | EN          | EL        | Arboricole             | Vallée & versant        | Assez abondante    |   | +   |      |      |      |
| <i>Gephyromantis</i> cf. <i>leucomaculatus</i> (Ca 17) | NE          | EL        | Arboricole             | Vallée                  | Assez abondante    | +   | +   |      |      |      |
| <i>Gephyromantis lomorina</i>                          | EN          | EL        | Arboricole             | Vallée                  | Assez abondante    |   | +   | +    |      |      |
| <i>Gephyromantis luteus</i>                            | LC          | EM        | Arboricole & terrestre | Vallée, versant & crête | Très abondante     | +   | +   | +    |      |      |
| <i>Gephyromantis moseri</i>                            | LC          | EM        | Arboricole             | Vallée                  | Assez abondante    |   | +   | +    |      |      |
| <i>Gephyromantis pseudoasper</i>                       | LC          | EM        | Arboricole             | Vallée                  | Assez abondante    |   |     | +    |      |      |
| <i>Gephyromantis ranjomavo</i>                         | EN          | EL        | Arboricole             | Vallée & versant        | Peu abondante      |   |     | +    |      |      |
| <i>Gephyromantis redimitus</i>                         | LC          | EM        | Arboricole             | Vallée & versant        | Abondante          | +   | +   |      |      |      |
| <i>Gephyromantis rivicola</i>                          | VU          | ER        | Arboricole             | Vallée                  | Abondante          |   |     | +    |      |      |
| <i>Gephyromantis salegy</i>                            | VU          | ER        | Arboricole             | Vallée & versant        | Assez abondante    |   |     |      |      | +    |
| <i>Gephyromantis schilfi</i>                           | VU          | EL        | Arboricole             | Vallée                  | Assez abondante    |   |     | +    | +    |      |
| <i>Gephyromantis striatus</i>                          | VU          | ER        | Arboricole             | Vallée & versant        | Assez abondante    |   | +   | +    |      |      |
| <i>Gephyromantis tahotra</i>                           | VU          | EL        | Arboricole             | Vallée                  | Assez abondante    |   |     | +    |      |      |
| <i>Gephyromantis tandroka</i>                          | VU          | EL        | Arboricole             | Vallée                  | Assez abondante    |   | +   | +    | +    |      |
| <i>Gephyromantis tohatra</i>                           | NE          | EL        | Arboricole             | Vallée                  | Assez abondante    |   |     |      | +    |      |
| <i>Guibemantis liber</i>                               | LC          | EM        | Arboricole             | Vallée                  | Assez abondante    |   |     | +    | +    |      |
| <i>Guibemantis milingilingy</i>                        | NE          | EL        | Arboricole             | Versant & crête         | Abondante          |   |     |      |      | +    |
| <i>Guibemantis pulcher</i>                             | LC          | EM        | Arboricole             | Vallée                  | Abondante          |   |     | +    |      |      |
| <i>Guibemantis woosteri</i>                            | NE          | EL        | Arboricole             | Vallée                  | Abondante          | +   | +   |      |      |      |
| <i>Mantella laevigata</i>                              | LC          | EM        | Arboricole             | Vallée                  | Abondante          | +   | +   |      |      |      |

Tableau 1. (suite)

| Taxa   | Statut UICN | Endémisme | Biotoques / Mœurs      | Habitats                | Abondance relative | Sites (altitude en m) ± 200 m suivant le site |     |      |      |      |
|--|-------------|-----------|------------------------|-------------------------|--------------------|---|-----|------|------|------|
|  |             |           |                        |                         |                    | 450   | 750 | 1300 | 1550 | 1875 |
| <i>Mantella nigricans</i>                      | LC          | ER        | Terrestre              | Vallée & versant        | Abondante          | +   | +   | +    |      |      |
| <i>Mantidactylus charlotteae</i>               | LC          | EM        | Arboricole & terrestre | Vallée                  | Assez abondante    | +   | +   |      |      |      |
| <i>Mantidactylus femoralis</i>                 | LC          | EM        | Semi-aquatique         | Vallée                  | Abondante          | +   | +   |      |      |      |
| <i>Mantidactylus melanopleura</i>              | LC          | EM        | Arboricole & terrestre | Vallée                  | Abondante          | +   | +   |      |      |      |
| <i>Mantidactylus opiparis</i>                  | LC          | EM        | Arboricole & terrestre | Vallée                  | Abondante          |   | +   | +    |      |      |
| <i>Mantidactylus jonasi</i> (Ca 71)            | NE          | ER        | Semi-aquatique         | Vallée                  | Assez abondante    |   |     | +    | +    |      |
| <i>Mantidactylus matetika</i> (Ca 16)          | NE          | ER        | Semi-aquatique         | Vallée                  | Assez abondante    | +   | +   | +    |      |      |
| <i>Mantidactylus cf. mocquardi</i> (Ca 46)     | NE          | ER        | Aquatique              | Vallée                  | Assez abondante    |   |     |      | +    |      |
| <i>Mantidactylus</i> Ca 39                     | NE          | ER        | Semi-aquatique         | Vallée                  | Assez abondante    | +   | +   | +    |      |      |
| <i>Mantidactylus</i> Ca 43                     | NE          | ER        | Semi-aquatique         | Vallée                  | Assez abondante    |   |     | +    | +    | +    |
| <i>Spinomantis aglavei</i>                     | LC          | EM        | Arboricole             | Vallée                  | Assez abondante    |   | +   | +    |      |      |
| <i>Spinomantis fimbriatus</i>                  | LC          | ER        | Arboricole             | Vallée                  | Assez abondante    |   |     | +    |      |      |
| <i>Spinomantis nussbaumi</i>                   | LC          | ER        | Arboricole             | Vallée & versant        | Assez abondante    |   |     | +    | +    | +    |
| <i>Spinomantis peraccae</i>                    | LC          | EM        | Arboricole             | Vallée                  | Assez abondante    |   |     |      | +    |      |
| <i>Spinomantis</i> sp. 1                       | NE          | EL        | Arboricole             | Vallée & versant        | Assez abondante    |   |     | +    | +    | +    |
| <i>Spinomantis</i> sp. 2                       | NE          | EL        | Arboricole             | Vallée                  | Assez abondante    |   |     |      | +    | +    |
| <b>Microhylidae-Cophylinae</b><br>(24 espèces) |             |           |                        |                         |                    |   |     |      |      |      |
| <i>Cophyla fortuna</i>                         | NE          | EL        | Arboricole             | Vallée                  | Peu abondante      | +   |     |      |      |      |
| <i>Platypelis barbouri</i>                     | LC          | ER        | Arboricole             | Versant                 | Assez abondante    |   | +   |      | +    |      |
| <i>Platypelis grandis</i>                      | LC          | EM        | Arboricole & rupicole  | Vallée & versant        | Abondante          |   | +   | +    | +    |      |
| <i>Platypelis ravus</i>                        | DD          | EL        | Arboricole             | Vallée                  | Assez abondante    |   | +   |      |      |      |
| <i>Platypelis tetra</i>                        | LC          | ER        | Arboricole             | Vallée                  | Assez abondante    | +   | +   |      |      |      |
| <i>Platypelis tuberifera</i>                   | LC          | EM        | Pandanicole            | Vallée & versant        | Abondante          |   | +   |      |      |      |
| <i>Platypelis cf. barbouri</i>                 | NE          | EL        | Arboricole             | Vallée                  | Peu abondante      |   | +   |      |      |      |
| <i>Plethodontohyla guentheri</i>               | DD          | EL        | Terrestre              | Vallée                  | Peu abondante      |   | +   | +    |      |      |
| <i>Plethodontohyla notosticta</i>              | LC          | EM        | Terrestre              | Vallée & versant        | Assez abondante    | +   |     |      |      |      |
| <i>Rhombophryne botabota</i>                   | VU          | ER        | Terrestre              | Vallée & versant        | Assez abondante    |   | +   |      |      |      |
| <i>Rhombophryne laevipes</i>                   | LC          | EM        | Terrestre              | Versant                 | Peu abondante      |   | +   |      |      |      |
| <i>Rhombophryne proportionalis</i>             | EN          | ER        | Terrestre              | Versant                 | Peu abondante      |   |     | +    |      |      |
| <i>Rhombophryne regalis</i>                    | VU          | ER        | Terrestre              | Vallée                  | Peu abondante      |   |     | +    |      |      |
| <i>Rhombophryne minuta</i>                     | EN          | ER        | Terrestre              | Versant                 | Abondante          |   |     | +    |      |      |
| <i>Rhombophryne savaka</i>                     | EN          | EL        | Terrestre              | Vallée & versant        | Peu abondante      |   |     | +    |      |      |
| <i>Rhombophryne vaventy</i>                    | EN          | EL        | Terrestre              | Vallée & versant        | Assez abondante    |   |     | +    |      | +    |
| <i>Stumpffia achillei</i>                      | NE          | EL        | Terrestre              | Vallée, versant & crête | Assez abondante    | +   | +   |      |      |      |
| <i>Stumpffia diutissima</i>                    | NE          | EL        | Terrestre              | Vallée & versant        | Assez abondante    |   | +   |      |      |      |
| <i>Stumpffia grandis</i>                       | LC          | EM        | Terrestre              | Vallée                  | Assez abondante    |   |     | +    | +    |      |

Tableau 1. (suite)

| Taxa                                  | Statut UICN | Endémisme | Biotopes / Mœurs | Habitats                | Abondance relative | Sites (altitude en m) ± 200 m suivant le site |     |      |      |      |
|---------------------------------------|-------------|-----------|------------------|-------------------------|--------------------|---|-----|------|------|------|
|                                       |             |           |                  |                         |                    | 450   | 750 | 1300 | 1550 | 1875 |
| <i>Stumpffia roseifemoralis</i>       | LC          | ER        | Terrestre        | Vallée & versant        | Assez abondante    |   |     | +    |      |      |
| <i>Stumpffia tridactyla</i>           | LC          | EL        | Terrestre        | Versant & crête         | Assez abondante    |   |     | +    | +    | +    |
| <i>Stumpffia</i> sp. 1                | NE          | EL        | Terrestre        | Vallée                  | Peu abondante      |   | +   | +    |      |      |
| <i>Stumpffia</i> sp. 2                | NE          | EL        | Terrestre        | Vallée                  | Peu abondante      |   | +   | +    |      |      |
| <i>Stumpffia</i> sp. 3                | NE          | EL        | Terrestre        | Vallée                  | Peu abondante      |   |     | +    |      |      |
| <b>Total amphibiens : 82 espèces</b>  |             |           |                  |                         |                    | 20  | 39  | 41   | 20   | 8    |
| <b>REPTILES</b>                       |             |           |                  |                         |                    |   |     |      |      |      |
| <b>Chamaeleonidae</b> (15 espèces)    |             |           |                  |                         |                    |   |     |      |      |      |
| <i>Brookesia betschi</i>              | NT          | EL        | Terrestre        | Vallée, versant & crête | Abondante          |   |     | +    | +    | +    |
| <i>Brookesia karchei</i>              | EN          | EL        | Terrestre        | Vallée & versant        | Abondante          | +   | +   |      |      |      |
| <i>Brookesia griveaudi</i>            | NT          | ER        | Terrestre        | Vallée & versant        | Abondante          | +   | +   |      |      |      |
| <i>Brookesia tedi</i>                 | VU          | EL        | Terrestre        | Vallée & versant        | Abondante          | +   | +   |      | +    | +    |
| <i>Brookesia vadoni</i>               | VU          | ER        | Terrestre        | Versant                 | Peu abondante      |   |     | +    |      |      |
| <i>Calumma cucullatum</i>             | VU          | EM        | Arboricole       | Versant                 | Peu abondante      |   |     | +    |      |      |
| <i>Calumma boettgeri</i>              | LC          | ER        | Arboricole       | Vallée & versant        | Peu abondante      |   |     | +    |      |      |
| <i>Calumma guillaumeti</i>            | LC          | ER        | Arboricole       | Vallée, versant & crête | Très abondante     | +   | +   | +    | +    | +    |
| <i>Calumma jeiy</i>                   | VU          | EL        | Arboricole       | Vallée & versant        | Assez abondante    |   |     | +    | +    | +    |
| <i>Calumma marojezense</i>            | LC          | EL        | Arboricole       | Versant                 | Assez abondante    |   | +   | +    |      |      |
| <i>Calumma malthe</i>                 | LC          | EM        | Arboricole       | Vallée & versant        | Assez abondante    |   |     | +    |      |      |
| <i>Calumma nasutum</i>                | LC          | EM        | Arboricole       | Vallée & versant        | Assez abondante    | +   | +   |      |      |      |
| <i>Calumma parsonii</i>               | NT          | EM        | Arboricole       | Versant                 | Peu abondante      |   |     | +    |      |      |
| <i>Calumma peyrierasi</i>             | VU          | EL        | Arboricole       | Versant & crête         | Assez abondante    |   |     |      |      | +    |
| <i>Calumma radamanus</i>              | NE          | ER        | Arboricole       | Vallée & versant        | Assez abondante    | +   |     |      |      |      |
| <i>Palleon lolontany</i>              | NT          | ER        | Terrestre        | Versant                 | Peu abondante      |   |     |      |      | +    |
| <b>Gerrhosauridae</b> (trois espèces) |             |           |                  |                         |                    |   |     |      |      |      |
| <i>Zonosaurus madagascariensis</i>    | LC          | EM        | Terrestre        | Vallée                  | Très abondante     | +   | +   |      |      |      |
| <i>Zonosaurus rufipes</i>             | LC          | ER        | Terrestre        | Vallée & versant        | Assez abondante    | +   | +   |      |      |      |
| <i>Zonosaurus subunicolor</i>         | LC          | ER        | Terrestre        | Versant                 | Peu abondante      | +   |     |      |      |      |
| <b>Gekkonidae</b> (15 espèces)        |             |           |                  |                         |                    |   |     |      |      |      |
| <i>Blaesodactylus antongilensis</i>   | LC          | EM        | Arboricole       | Versant                 | Peu abondante      | +   |     |      |      |      |
| <i>Ebenavia safari</i>                | LC          | ER        | Arboricole       | Vallée                  | Peu abondante      |   | +   |      |      |      |
| <i>Geckolepis maculata</i>            | LC          | EM        | Arboricole       | Vallée                  | Peu abondante      | +   |     |      |      |      |
| <i>Lygodactylus bivittis</i>          | VU          | EM        | Arboricole       | Vallée                  | Peu abondante      |   | +   |      |      |      |
| <i>Lygodactylus ulli</i>              | LC          | EM        | Arboricole       | Versant                 | Peu abondante      |   | +   |      |      |      |
| <i>Paroedura gracilis</i>             | LC          | EM        | Arboricole       | Vallée & versant        | Assez abondante    | +   | +   |      |      |      |
| <i>Phelsuma guttata</i>               | LC          | EM        | Arboricole       | Vallée & versant        | Abondante          | +   | +   |      |      |      |
| <i>Phelsuma lineata</i>               | LC          | EM        | Arboricole       | Versant                 | Peu abondante      | +   |     | +    |      |      |
| <i>Phelsuma quadriocellata</i>        | LC          | EM        | Arboricole       | Versant                 | Assez abondante    |   | +   |      |      |      |
| <i>Uroplatus fangorn</i>              | VU          | EL        | Arboricole       | Versant                 | Peu abondante      |   |     |      |      | +    |
| <i>Uroplatus finaritra</i>            | EN          | EL        | Arboricole       | Versant                 | Peu abondante      |   | +   | +    |      |      |
| <i>Uroplatus fivehy</i>               | VU          | ER        | Arboricole       | Versant                 | Assez abondante    |   |     | +    |      | +    |



Tableau 1. (suite)

| Taxa  | Statut UICN | Endémisme | Biotoques / Mœurs      | Habitats                | Abondance relative | Sites (altitude en m) ± 200 m suivant le site |           |           |           |           |
|---|-------------|-----------|------------------------|-------------------------|--------------------|---|-----------|-----------|-----------|-----------|
|   |             |           |                        |                         |                    | 450   | 750       | 1300      | 1550      | 1875      |
| <i>Uroplatus giganteus</i>                        | LC          | EM        | Arboricole             | Vallée & versant        | Assez abondante    | +   | +         |           |           |           |
| <i>Uroplatus lineatus</i>                         | LC          | EM        | Arboricole             | Vallée & versant        | Assez abondante    | +   | +         |           |           |           |
| <i>Uroplatus sikorae</i>                          | LC          | EM        | Arboricole             | Vallée & versant        | Assez abondante    |   |           | +         |           |           |
| <b>Scincidae (12 espèces)</b>                     |             |           |                        |                         |                    |   |           |           |           |           |
| <i>Brachyseps frontoparietalis</i>                | LC          | EM        | Fouisseuse             | Vallée                  | Assez abondante    | +   |           |           |           |           |
| <i>Brachyseps macrocerus</i>                      | LC          | EM        | Fouisseuse & terrestre | Versant & crête         | Assez abondante    |   |           |           |           | +         |
| <i>Brachyseps punctatus</i>                       | LC          | EM        | Terrestre & Fouisseuse | Versant                 | Peu abondante      | +   |           |           |           |           |
| <i>Flexiseps ornaticeps</i>                       | LC          | EM        | Fouisseuse             | Vallée & versant        | Assez abondante    | +   |           |           |           |           |
| <i>Flexiseps spilostichus</i>                     | DD          | EM        | Fouisseuse             | Versant                 | Peu abondante      |   |           | +         |           |           |
| <i>Madascincus cf. melanopleura</i>               |             | EM        | Terrestre              | Vallée & versant        | Assez abondante    | +   |           |           |           |           |
| <i>Madascincus melanurus</i>                      | LC          | EM        | Fouisseuse             | Vallée & versant        | Peu abondante      | +   |           |           |           |           |
| <i>Madascincus minutus</i>                        | LC          | ER        | Fouisseuse             | Vallée                  | Peu abondante      | +   |           |           |           |           |
| <i>Madascincus nanus</i>                          | LC          | ER        | Fouisseuse             | Vallée                  | Peu abondante      |   | +         |           |           |           |
| <i>Madascincus stumpffi</i>                       | LC          | ER        | Fouisseuse             | Vallée & versant        | Assez abondante    | +   |           |           |           |           |
| <i>Paracontias sp.</i>                            | NE          |           | Fouisseuse             | Vallée                  | Peu abondante      | +   |           |           |           |           |
| <i>Trachylepis gravenhorstii</i>                  | LC          | EM        | Terrestre              | Vallée                  | Peu abondante      | +   |           |           |           |           |
| <b>Boidea (une espèce)</b>                        |             |           |                        |                         |                    |   |           |           |           |           |
| <i>Sanzinia madagascariensis</i>                  | LC          | EM        | Arboricole             | Vallée                  | Peu abondante      | +   |           |           |           |           |
| <b>Lamprophiidae (16 espèces)</b>                 |             |           |                        |                         |                    |   |           |           |           |           |
| <i>Alluaudina bellyi</i>                          | LC          | EM        | Terrestre              | Versant                 | Peu abondante      | +   |           |           |           |           |
| <i>Brygophis coulangesi</i>                       | LC          | ER        | Arboricole             | Crête                   | Peu abondante      |   |           | +         |           |           |
| <i>Compsophis fatsibe</i>                         | NT          | EM        | Arboricole             | Vallée                  | Peu abondante      |   |           |           | +         |           |
| <i>Compsophis laphystius</i>                      | LC          | EM        | Arboricole             | Vallée, versant & crête | Abondante          | +   |           | +         |           |           |
| <i>Ithycyphus blanci</i>                          | DD          | EL        | Arboricole             | Vallée                  | Peu abondante      | +   |           |           |           |           |
| <i>Liophidium pattoni</i>                         | NT          | EM        | Terrestre              | Vallée                  | Peu abondante      | +   |           |           |           |           |
| <i>Liophidium torquatum</i>                       | LC          | EM        | Terrestre              | Vallée                  | Peu abondante      |   |           |           | +         |           |
| <i>Liopholidophis doliocercus</i>                 | LC          | EM        | Terrestre              | Vallée                  | Assez abondante    |   |           |           | +         | +         |
| <i>Lycodyras gaimardi</i>                         | LC          | EM        | Arboricole             | Vallée                  | Assez abondante    | +   | +         |           |           |           |
| <i>Parastenophis betsileanus</i>                  | LC          | EM        | Arboricole             | Vallée                  | Peu abondante      | +   |           |           |           |           |
| <i>Phisalixella arctifasciata</i>                 | LC          | EM        | Arboricole             | Vallée                  | Peu abondante      | +   |           |           |           |           |
| <i>Pseudoxyrhopus heterurus</i>                   | LC          | EM        | Terrestre              | Vallée                  | Peu abondante      |   |           |           | +         |           |
| <i>Pseudoxyrhopus tritaeniatus</i>                | LC          | EM        | Terrestre              | Vallée                  | Peu abondante      | +   |           |           |           |           |
| <i>Thamnosophis epistibes</i>                     | LC          | EM        | Terrestre              | Vallée                  | Peu abondante      | +   |           |           |           |           |
| <i>Thamnosophis infrasignatus</i>                 | LC          | EM        | Terrestre              | Vallée                  | Peu abondante      | +   |           |           |           |           |
| <b>Typhlopidae (Une espèce)</b>                   |             |           |                        |                         |                    |   |           |           |           |           |
| <i>Madatyphlops mucronatus</i>                    | DD          | EM        | Fouisseuse             | Vallée                  | Peu abondante      | +   |           |           |           |           |
| <b>Total reptiles : 63 espèces</b>                |             |           |                        |                         |                    | <b>36</b>                                     | <b>18</b> | <b>15</b> | <b>9</b>  | <b>10</b> |
| <b>Total amphibiens et reptiles : 145 espèces</b> |             |           |                        |                         |                    | <b>56</b>                                     | <b>57</b> | <b>55</b> | <b>29</b> | <b>18</b> |

## Discussion

### Richesse spécifique

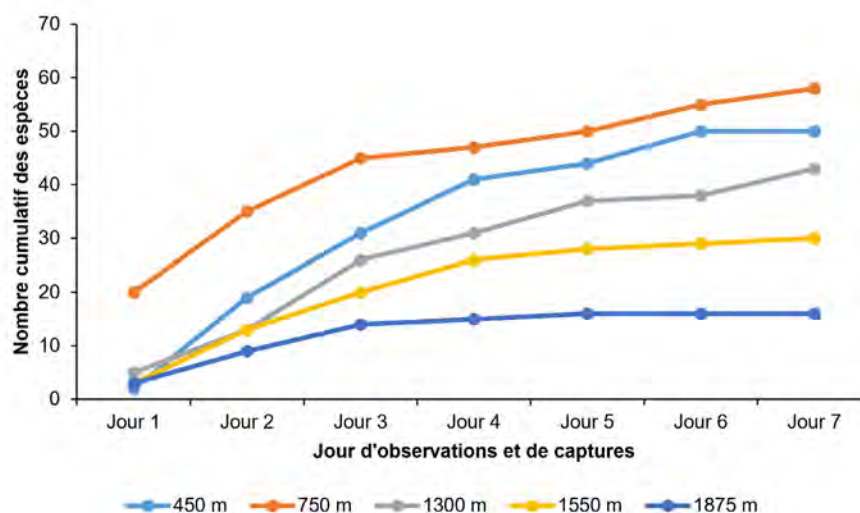
Avec ses 82 espèces d'amphibiens et 63 reptiles recensées durant la mission de 2021 et les 21 espèces herpétofauniques lors de l'inventaire de 1996 mais ratées en 2021 (Raselimanana *et al.*, 2000), le Parc National de Marojejy figure parmi les aires protégées qui hébergent une richesse importante en herpétofaune dans la partie septentrionale de Madagascar (Goodman *et al.*, 2018). Une espèce de grenouille arboricole, *Boophis ulftunni* a été aussi connue du massif de Marojejy (Wollenberg *et al.*, 2008) et de nombreuses nouvelles formes sont déjà identifiées comme des espèces candidates (Rakotoarison *et al.*, 2017). Rappelons que la présente étude ne concerne que les résultats des inventaires menés le long d'un transect altitudinal sur la versant est du massif depuis 450 jusqu'à 1875 m. Selon les données compilées dans Goodman *et al.* (2018), le Parc National de Montagne d'Ambre héberge 33 espèces d'amphibiens et 66 reptiles, la Réserve Spéciale d'Anjanaharibe-Sud abrite 43 espèces d'amphibiens et 43 reptiles et la Réserve Naturelle Intégrale de Tsaratanàna compte 42 amphibiens et 37 reptiles. Comme, les espèces herpétofauniques rapportées ici ne concerne que celles recensées le long du gradient altitudinal du versant Est, alors, plusieurs autres espèces observées dans les autres parties du parc mentionnées dans Goodman *et al.* (2018) ne sont pas intégrées dans cette liste.

Pour les zones d'altitudes de 450, 750 et 1300 m, les allures de la courbe cumulative des espèces d'amphibiens et de reptiles n'atteignent pas le plateau (Figure 6). Il reste probablement d'autres espèces

qui ne sont pas répertoriées jusqu'à la fin de la durée de l'échantillonnage. D'autres espèces pourraient s'ajouter à la liste. Les deux zones de haute altitude, 1550 et 1875 m ont un faible nombre d'espèces.

Le rythme d'activités des êtres poïkilothermes comme les amphibiens et les reptiles est fortement influencé par les conditions météorologiques journalières. Lorsque les conditions ne leur sont pas favorables, trop sèches ou trop froides, très peu d'individus ou d'espèces sont actifs. Les espèces à mode de vie particulier comme la fréquentation du milieu souterrain (espèces fouisseuses), ou l'utilisation des microhabitats spécifiques (espèces à biotopes particuliers) ou encore celles qui sont cryptiques avec certaine capacité de camouflage remarquable sont les plus difficiles à inventorier. Des visites fréquentes à différentes saisons sont généralement la meilleure approche pour mieux connaître et compléter la liste des espèces d'une aire de conservation quelconque. En tenant compte des autres espèces herpétofauniques déjà connues à Marojejy en dehors de celles sur ce transect altitudinal, cette aire protégée constitue un exceptionnel site pour la diversification de l'herpétofaune de Madagascar. La composition spécifique de sa communauté herpétofaunique justifie amplement l'intégration du massif dans le complexe Corridor Marojejy-Anjanaharibe Sud-Tsaratanàna partie Sud et partie Nord (COMATSA-Sud et COMATSA-Nord) et son rôle en tant que couloir des échanges biologiques.

De nombreuses espèces répertoriées en 1996 n'ont pas été retrouvées lors de la présente mission d'inventaire. Le Tableau 2 suivant montre les espèces recensées en 1996, mais ratées en 2021.



**Figure 6.** Courbes cumulatives des espèces herpétofauniques (amphibiens et reptiles) basées sur toutes les différentes techniques de terrain en 2021 sur versant oriental du Parc National de Marojejy.

**Tableau 2.** Liste des espèces recensées dans le Parc National de Marojejy durant l'inventaire biologique en 1996 (Raselimanana *et al.*, 2000), mais non observées en 2021.

|                                    |
|------------------------------------|
| <b>Genre et espèces</b>            |
| <i>Boophis luteus</i>              |
| <i>Mantella manery</i>             |
| <i>Mantidactylus albobrenatus</i>  |
| <i>Mantidactylus grandidieri</i>   |
| <i>Platypelis tsaratananaensis</i> |
| <i>Plethodontohyla bipunctata</i>  |
| <i>Plethodontohyla coudreaui</i>   |
| <i>Plethodontohyla ocellata</i>    |
| <b>Amphibiens (huit espèces)</b>   |
| <i>Phelsuma madagascariensis</i>   |
| <i>Phelsuma pusilla</i>            |
| <i>Furcifer pardalis</i>           |
| <i>Amphiglossus mandokava</i>      |
| <i>Madascincus mouroundavae</i>    |
| <i>Paracontias holomelas</i>       |
| <i>Paracontias milloti</i>         |
| <i>Pseudoacantias angelorum</i>    |
| <i>Madatyphlops</i> sp.            |
| <i>Compsophis</i> sp.              |
| <i>Elapotinus pectiti</i>          |
| <i>Thamnosophis stumpffi</i>       |
| <i>Pseudoxyrhopus microps</i>      |
| <b>Reptiles (13 espèces)</b>       |

Les espèces trouvées en 1996 dont les noms ont été changés suite à une révision taxinomique et qui sont désormais inventoriées sous une autre appellation ne sont plus prise en considération dans cette liste. Il s'agit entre autres le cas de *Platypelis occultans* qui n'est autre que *Cophyla fortuna* (Rakotoarison *et al.*, 2019). *Madascincus melanopleura* (Raselimanana *et al.*, 2000), est ici appelé *M. cf. melanopleura*. Un scinque fousseur, *Paracontias holomelas* a été aussi signalé à Marojejy (Raselimanana *et al.*, 2000). Un scinque du genre *Paracontias* a été aussi collecté, mais l'utilisation des spécimens avec la clé d'identification et les articles disponibles n'a pas permis de le déterminer. Il est dénommé *Paracontias* sp. ici et une éventuelle analyse moléculaire ultérieure permettrait de bien l'identifier. Il faut noter cependant qu'une espèce recensée en 1996 sous un autre nom a été confondue avec une autre décrite récemment. En effet, *Boophis luteus* citée dans Raselimanana *et al.* (2000) pourrait être *B. anjanaharibeensis* (Andreone, 1996), la confusion est probablement due à la coloration des yeux car les deux espèces ont un anneau rouge dans la zone périphérique de l'iris et elles font partie de *Boophis* au fond verdâtre.

Suite à ces observations, huit espèces d'amphibiens et 13 de reptiles recensées en 1996 ne sont pas rencontrées lors de la présente étude. Plusieurs raisons peuvent être avancées

pour expliquer cette situation. Premièrement, l'accessibilité : plusieurs endroits visités en 1996 n'étaient pas accessibles au cours de cette dernière visite en 2021, surtout la nuit à cause de la montée des eaux notamment à 450 et 750 m. Des cris des amphibiens y ont été d'ailleurs entendus, mais ils sont inaccessibles. Deuxièmement, le mode de vie de l'espèce : certaines espèces mènent une vie fousseuse ou terrestre mais à mœurs nocturne, ce qui les rend difficile à inventorier. Troisièmement, les conditions météorologiques : le rythme d'activités biologiques des amphibiens et des reptiles est influencé par les conditions météorologiques journalières. Lorsqu'elles ne leur sont pas favorables, ils ne bougent pas et restent dans leur refuge, les rendant impossible à repérer.

### Distribution altitudinale

Certaines espèces rencontrées seulement dans la bande altitudinale de 450 m en 1996 ont été aussi observées dans de zone d'altitude plus élevée lors de la présente investigation. Il s'agit entre autres de *Lygodactylus bivittis* trouvé à 750 m. Il en est de même pour *Calumma* cf. *brevicorne* qui est en fait une nouvelle espèce *C. jeji* (Raxworthy & Nussbaum, 2006), connu seulement dans la zone de 1875 m en 1996, mais lors de la présente étude, elle est répertoriée depuis la zone de 1300 m d'altitude. La fréquentation des végétations à sous-bois denses et enchevêtrés sur le versant et la crête bien exposés semble être à l'origine de la difficulté de répertorier cette espèce. L'exposition de son habitat au soleil durant le jour lui permettrait probablement d'accumuler assez d'énergie pour affronter le froid de la nuit sur son perchoir.

### Abondance relative

L'abondance relative d'une espèce informe notamment sur la capacité d'adaptation favorable d'une espèce par rapport aux autres dans un type d'habitat donné. Autrement dit, une espèce se trouve en abondance par rapport aux autres dans un milieu écologique donné lorsque celui-ci lui est favorable pour son développement. C'est le cas de *Calumma peyrierasi* au niveau de la bande altitudinale de 1875 m par exemple. Cette espèce fréquente surtout les milieux ouverts avec des arbustes dans la lisière de forêts. Elle perche en outre au sommet de l'arbuste, bien exposé au milieu de touffe de feuilles. Elle semble s'adapter aisément aux conditions froides et au vent violent de cette zone à découvert.



La plupart des individus sont d'ailleurs observés dans le fourré et la lisière forestière au-delà de la limite de la forêt. L'amphibien *Gephyromantis ranjomavo* présente une préférence particulière à un type de microhabitat spécifique. Cette espèce nocturne n'a été recensée que sur de formation herbacée à feuille élargie et lisse à une hauteur de moins de 40 cm, se développant sur des rochers couverts d'épaisse humus et litière sur la base du versant à pente douce. Elle n'est active qu'après une forte pluie tardive vers la fin de l'après-midi selon nos observations sur le terrain. Au total, une quinzaine d'individus ont été observés au cours de nos deux passages nocturnes sur cette zone située à quelques mètres d'un petit cours d'eau sous-terrain qui se déverse dans un cours d'eau se trouvant à une vingtaine de mètres en contre-bas dans une étroite vallée au nord-est du site à 1300 m.

D'une manière générale, l'évaluation est nettement relative car elle est basée sur la fréquence d'observations ou de rencontres, alors que la probabilité de rencontrer un individu dans la nature dépend de plusieurs facteurs. Certaines espèces sont difficilement répertoriées car elles perchent haut sur la canopée dans d'étroite vallée, bordée par des versants à la pente abrupte, le long des cours d'eau. Cependant, les cris d'appels caractéristiques qu'elles ont émis permettent d'avoir une idée sur leur nombre estimatif. C'est le cas des amphibiens arboricoles *Boophis anjanaharibeensis* et *B. septentrionalis*. Par contre, certaines espèces émettent rarement des cris, mais avec leur couleur et leur grande taille, elles sont faciles à observer. Elles perchent cependant en général très haut sur les branches avec des feuilles touffues surplombant le cours d'eau dans la vallée, donc difficile à voir. C'est le cas de *B. albilabris*. Les espèces fouisseuses, surtout celles de Microhylidae et de Scincidae et certains serpents sont également difficiles à inventorier et représentées par un ou deux individus seulement dans les échantillonnages, mais cela n'indique pas qu'elles sont vraiment rares. L'estimation de la taille de chaque population nécessite ainsi l'utilisation d'une approche méthodologique adaptée tenant compte du mode de vie et du comportement de chaque espèce. Evidemment, cela ne peut pas être réalisé au cours d'un inventaire biologique classique.

### Espèces menacées

Le Parc National de Marojejy constitue un refuge potentiel pour des espèces menacées. Parmi les 26 espèces menacées recensées, 17 sont Vulnérables

et neuf En danger. Cette situation concerne uniquement le recensement le long du transect altitudinal. En effet, d'autres espèces menacées peuvent exister aussi dans ce massif, mais sur d'autres versants. Il faut noter aussi que la plupart des espèces nouvellement décrites de ce parc ont été proposées comme des espèces menacées. C'est entre autres les cas de *Rhombophryne savaka*, *R. vaventy* (Scherz *et al.*, 2016), *Uroplatus finaritra* (Ratsoavina *et al.*, 2019), *U. fangorn* et *U. fivehy* (Ratsoavina *et al.*, 2020).

### Redécouverte des espèces

Le serpent arboricole *Ithycyphus blanci* a été connu seulement par un seul spécimen, utilisé lors de sa description originale par Domergue (1988). C'est un individu collecté pendant le jour à 1,5 m du sol dans la forêt de basse altitude (300 m) sur les branches d'arbre. Il a fallu alors plus de 30 ans pour redécouvrir le second représentant de cette espèce. C'est la première fois aussi qu'une photo de l'espèce en vie et dans son milieu naturel a été prise (Figure 2a).

### Extension des aires de distribution

Plusieurs espèces connues dans quelques sites de la région septentrionale de Madagascar ont été recensées pour la première fois dans le massif de Marojejy. Du coup, ces découvertes étendent de quelques kilomètres l'aire de distribution de ces espèces. En plus, elles témoignent la connexion ou la présence d'un couloir forestier du moins pendant certaines périodes entre les différents massifs, justifiant ainsi l'appellation du Corridor, COMATSA.

A titre d'illustration, le serpent récemment décrit, *Liophidium pattoni* a été collecté en 1995 dans la Réserve Spéciale d'Anjanaharibe-Sud, puis en 2009 dans le Parc National de Makira où le spécimen utilisé lors de la description originale a été collecté (Vieites *et al.*, 2009). La découverte de cette espèce multicolore dans le massif de Marojejy (Figure 2c) explique une continuité de son aire de distribution dans la forêt humide de basse altitude depuis Makira (Vieites *et al.*, 2010) jusqu'à Anjanaharibe-Sud (Miinala, 2011) en passant par Marojejy (Fleute *et al.*, 2023 ; cette étude) et à Masoala (Fleute *et al.*, 2023). Il semble que l'espèce est relativement commune dans la forêt de basse altitude du Parc National de Marojejy, car les guides en sont familiers et sa présence dans ce massif a été déjà signalé en 2012 (Fleute *et al.*, 2023), une décennie avant l'inventaire de 2021.

C'est aussi le cas de *Palleon lolontany*. Cette espèce a été décrite en 1995 à partir des deux spécimens collectés à 1600 m et à 2050 m d'altitude sur le massif de Tsaratanàna (Raxworthy & Nussbaum, 1995). Puis, après une révision systématique, elle a été transférée dans un nouveau genre, *Palleon* par Glaw *et al.* (2013). C'est la première fois qu'elle a été recensée à Marojejy et ceci entre 1830 et 1890 m d'altitude qui est presque dans la zone de la limite de la forêt où les fourrés éricoïdes et les bambous nains sont relativement abondants.

Le grand caméléon *Calumma parsonii*, a été signalé présente à Anjanaharibe-Sud (Glaw & Vences, 2007a), sa découverte étend ainsi son aire de distribution plus au nord et confirme sa présence dans cette partie septentrionale de la Grande île. C'est aussi le cas de *Spinomantis nussbaumi* (Figure 4a), une espèce d'amphibiens décrite en 2008 à partir de cinq spécimens collectés dans le massif forestier de Tsaratanàna entre 1580 et 1650 m d'altitude (Cramer *et al.*, 2008). Sa découverte à Marojejy étend son aire de distribution plus au sud dans les niveaux altitudinaux entre 1550 et 1875 m.

### **Analyse de la tendance par rapport à la situation en 1996**

La tendance générale de la faune herpétologique du Parc National de Marojejy par rapport à la situation en 1996, peut être abordée sur quatre aspects : la richesse spécifique, l'abondance relative, la distribution spatiale et l'extension de l'aire de répartition. Les informations concernant ces aspects augmentent la valeur de l'aire protégée en tant que refuge de la biodiversité.

#### **Richesse spécifique**

La redécouverte des espèces recensées auparavant dans le massif et la rencontre des nouvelles formes ainsi que des nouveaux enregistrements indiquent que la diversité de l'herpétofaune du Parc National de Marojejy a énormément augmenté. Autrement dit, l'intégrité écologique permettant à la survie et au maintien de ces espèces dans cette aire protégée est encore intacte. Effectivement, dans la liste des espèces recensées à Marojejy en 1996, 10 espèces dont trois amphibiens et sept reptiles ont été collectés en dehors du parc (Raselimanana *et al.*, 2000). En effet, le long de ce transect altitudinal entre 450 et 1875 m, le nombre d'espèces recensées dans le parc était de 48 amphibiens et 55 reptiles.

Durant la présente investigation, 145 espèces dont 82 amphibiens et 63 reptiles ont été recensées. Autrement dit, la richesse spécifique du parc a augmenté de 33 pour les amphibiens et huit pour les reptiles.

#### **Abondance relative**

Lors du recensement des espèces sur le terrain, bon nombre d'espèces ne sont répertoriées que par quelques individus. L'observation en grand nombre de certaines espèces considérées comme rares en 1996 suggère que chaque espèce a de préférence écologique particulière. C'est le cas entre autres de *Calumma peyrierasi*. Elle est abondante là où les conditions écologiques lui sont vraisemblablement favorables. Un certain nombre d'espèces ont été trouvées dans d'autres bandes altitudinales outre que celles qui étaient recensées auparavant. Cette observation montre l'importance des visites répétitives pour mieux documenter la faune d'un site donné. Elle illustre également la capacité d'adaptation d'une espèce vis-à-vis de gradient écologique en termes d'altitude.

#### **Distribution spatiale et l'extension de l'aire de répartition**

La tendance générale de la distribution des espèces d'amphibiens et de reptiles du Parc National de Marojejy suit le modèle de distribution selon Brown *et al.* (2016) avec une préférence de moyenne altitude pour les amphibiens et de basse altitude pour les reptiles. Cette distribution est généralement aussi liée aux exigences écologiques et physiologiques de chaque groupe.

Un certain nombre d'espèces ayant des aires de répartition très restreintes auparavant ont été recensés à Marojejy. Leur aire de distribution géographique vient ainsi d'étendre à des dizaines de kilomètre. Il s'agit entre autres le cas de *Palleon lolontany*, *Brygophis coulangesi* et de *Spinomantis nussbaumi*. La découverte de *B. coulangesi* dans le Parc National de Marojejy au cours de l'exploration de 2021 pourrait s'expliquer par l'échange entre les massifs forestiers du côté Anjanaharibe-Sud. Sachant que l'espèce a été décrite pour la première fois à Fiherenana puis à Anjanaharibe-Sud (Andreone & Raxworthy, 1998). Ces différentes découvertes démontrent non seulement l'importance de Marojejy comme refuge pour la biodiversité représentative de cette région septentrionale, mais elles soulignent

aussi le rôle crucial qu'il joue en tant que couloir d'échange biologique.

## Conclusion et recommandations

La présente étude a mis en évidence le rôle joué par le Parc National de Marojejy dans le maintien de la faune herpétologique de la région septentrionale de Madagascar. Le parc constitue un couloir d'échange biologique pouvant contribuer d'une manière significative dans l'évolution de la faune en générale, notamment l'aspect touchant la spéciation. Les échanges entre les populations des différents blocs dans cette région et avec ceux de la partie au sud comme Makira et Masoala pourraient contribuer au brassage et à l'hétérogénéité génétique. Mais, dans le cas où ces échanges sont rompus, une évolution vers la divergence génétique serait aussi envisageable. En tout cas, dans l'une ou dans l'autre option, il y a ce sens d'évolution tant que l'intégrité écologique permet le maintien de la biodiversité que la forêt abrite.

Le Parc National de Marojejy héberge un grand nombre d'espèces menacées d'extinction et des espèces à aires de distribution restreinte. Son rôle dans le maintien de la biodiversité mondiale est en effet non négligeable. Il représente un patrimoine naturel irremplaçable tant sur le plan écologique que sur le plan biologique.

L'analyse de la structure de la communauté herpétofaunique notamment la richesse et l'abondance relative met en évidence l'influence du gradient altitudinal sur la distribution spatiale des amphibiens et des reptiles. Les espèces ont chacune leur exigence en termes de niche écologique, mais il y a aussi des spécialistes ou des généralistes en ce qui concerne l'habitat. Ces différences au niveau de la capacité d'adaptation et de préférence façonnent probablement la distribution et la structure de la communauté herpétofaunique le long de ce gradient altitudinal. La tendance selon une analyse comparative basée sur la richesse spécifique, l'abondance relative et la distribution spatiale, montre un aspect positif et encourageant quant à l'intégrité éco-biologique du parc. Néanmoins, la grande prolifération des espèces des plantes comme les bambous et *Aframomum* dans les zones de basses altitudes peut entraîner d'importante perturbation au niveau de la communauté herpétofaunique, notamment au niveau de la distribution spatiale. Même si ces espèces sont des formations naturelles (bambous) et autochtones, elles ne favorisent pas la survie de certaines espèces animales. Il faut signaler

cependant que certaines espèces profitent beaucoup de la présence de ce bambou. Tels sont les cas des grenouilles comme *Mantella laevis* et *Cophyla fortuna* qui nidifient dans la tige sèche de bambou remplie d'eau ; des geckos comme *Phelsuma* spp. qui utilisent aussi ce bambou comme milieu de vie et de chasse au cours de la journée.

Le Parc National de Marojejy joue un rôle important dans la conservation de la biodiversité et il présente une potentialité exceptionnelle dans le développement des industries écotouristiques. L'hétérogénéité des paysages écologiques et la vue panoramique le long du transect altitudinal de la base vers le sommet du massif, offrent non seulement une merveilleuse sensation pour les touristes, mais surtout une grande variété d'habitats et de niches écologiques pour la faune. Le maintien à long terme de ces valeurs universelles nécessite une meilleure connaissance de la faune et de la flore ainsi que le fonctionnement des écosystèmes où elles se trouvent. La planification et l'aménagement à faire au sein du parc doivent tenir compte des données et informations scientifiques fiables et à jour. Des activités de suivi et d'investigation biologique fréquente pourraient aider les gestionnaires à disposer les informations dont ils ont besoin pour bien asseoir la prise de décision. La création des nouveaux circuits touristiques pour apprécier le paysage et la biodiversité peut s'appuyer par exemple sur la distribution spatiale et la structure de la communauté biologique fournies par les données des inventaires biologiques. La bonne gestion et la meilleure protection de chaque type d'habitats dans les différentes bandes altitudinales sont cruciales pour assurer la préservation de la faune représentative et du maintien du bon fonctionnement des écosystèmes et des processus écologiques.

## Remerciements

La présente étude a été supportée financièrement par l'UNESCO à travers une bourse de « Korea International Cooperation Agency » (KOICA), à qui nous adressons nos sincères remerciements. Le service de la gestion de la biodiversité, notamment la Direction Générale de la Gouvernance Environnementale et Madagascar National Parks, a eu la gentillesse de nous avoir délivré le permis de recherche et de collecte. L'équipe de Madagascar National Parks (MNP) sur place nous a chaleureusement accueilli. La communauté locale, les guides et les porteurs nous ont facilité l'organisation de la mission, rendant ainsi notre



visite de 45 jours dans la forêt, agréable, malgré les conditions difficiles du terrain. Nous réitéreront nos vifs remerciements à toute l'équipe de l'Association Vahatra pour leur collaboration fructueuse au cours des travaux de terrain, également à Hachim Ali, Andry Rakotomanga et Rachel (« Ledada ») Razafindravao pour leur énorme aide dans les travaux logistiques. Nous remercions Andolalao Rakotoarison, Miguel Vences et Steve Goodman pour leurs commentaires détaillés sur la version antérieure de ce manuscrit.

## Références bibliographiques

- Andreone, F. 1996.** Another new green treefrog, *Boophis anjanaharibeensis* n. sp. (Ranidae: Rhacophorinae), from northeastern Madagascar. *Aqua (Journal of Ichthyology and Aquatic Biology)*, 2: 25-32.
- Andreone, F. & Raxworthy, C. 1998.** The colubrid snake *Brygophis coulangesi* (Domergue 1988) rediscovered in north-eastern Madagascar. *Tropical Zoology*, 11: 249-257.
- Andreone, F., Randrianirina, J., Jenkins, P. & Aprea, G. 2000.** Species diversity of Amphibia, Reptilia and Lipotyphla (Mammalia) at Ambolokopatrika, a rainforest between the Anjanaharibe-Sud and Marojejy massifs, NE Madagascar. *Biodiversity and Conservation*, 9: 1587-1622.
- Antonelli, A., Smith, R. J., Perrigo, A. L., Crottini, A., Hackel, J. et al. 2022.** Madagascar's extraordinary biodiversity: Evolution, distribution, and use. *Science*, 378 (6623): 1-9.
- Bletz, M. C., Scherz, M. D., Rakotoarison, A., Lehtinen, R. M., Glaw, F. & Vences, M. 2018.** Stumbling upon a new frog species of *Guibemantis* (Anura: Mantellidae) on top of the Marojejy Massif in northern Madagascar. *Copeia*, 106 (2): 255-263.
- Brown, J. L., Sillero, N., Glaw, F., Bora, P., Vieites, D. R. & Vences, M. 2016.** Spatial biodiversity patterns of Madagascar's amphibians and reptiles. *PLoS ONE*, 11 (1): e0144076.
- Brygoo, E. R., Blanc, P. & Domergue, C. A. 1974.** Notes sur les caméléons de Madagascar XII. Caméléons du Marojejy. *Calumma peyrierasi* n. sp. et *C. gastrotaenia guillaumeti* n. sub sp. *Bulletin de l'Académie Malgache*, 5 (1): 151-166.
- Cramer, A. F., Rabibisoa, N. H. C. & Raxworthy, C. J. 2008.** Descriptions of two new *Spinomantis* frogs from Madagascar (Amphibia: Mantellidae), and new morphological data for *S. brunae* and *S. massorum*. *American Museum Novitates*, 3618: 1-22.
- Domergue, C. A. 1988.** Notes sur les serpents de la région malgache. VIII. Colubridae nouveaux. *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris*, 4 (10): 135-146.
- Erens, J., Miralles, A., Glaw, F., Chatrou, L. W. & Vences, M. 2017.** Extended molecular phylogenetics and revised systematics of Malagasy scincine lizards. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 107: 466-472.
- Fleute, M., Glaw, F. & Gehring, P.-S. 2023.** A rarely found beauty: A new record of *Liophidium pattoni*, the most colourful snake in Madagascar, from Marojejy National Park. *Herpetology Notes*, 16: 111-113.
- 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. Raheirilalao & S. Wohlhauser, pp. 207-242. Association Vahatra, Antananarivo.
- Gehring, P. S., Siarabi, S., Scherz, M. D., Ratsoavina, F. M., Rakotoarison, A., Glaw, F. & Vences, M. 2018.** Genetic differentiation and species status of the large-bodied leaf-tailed geckos *Uroplatus fimbriatus* and *U. giganteus*. *Salamandra*, 54 (2): 132-146.
- Glaw, F. & Vences, M. 1994.** *A field guide to the amphibians and reptiles of Madagascar*, 2nd edition. Vences & Glaw Verlag, Cologne.
- Glaw, F. & Vences, M. 2000.** A new species of *Mantidactylus* from northeastern Madagascar with resurrection of *Mantidactylus blanci* (Guibé, 1974) (Amphibia, Anura, Ranidae). *Spixiana*, 23 (1): 71-83.
- Glaw, F. & Vences, M. 2001.** Two new sibling species of *Mantidactylus cornutus* from Madagascar (Amphibia, Anura, Ranidae). *Spixiana*, 24 (2): 177-190.
- Glaw, F. & Vences, M. 2002.** A new species of *Mantidactylus* (Anura: Mantellidae) from Andasibe in Eastern Madagascar. *Journal of Herpetology*, 36 (3): 372-378.
- Glaw, F. & Vences, M. 2007a.** *A field guide to the amphibians and reptiles of Madagascar*, 3rd edition. Vences & Glaw Verlag, Cologne.
- Glaw, F. & Vences, M. 2007b.** *Plethodontohyla guentheri*, a new montane microhylid frog species from northeastern Madagascar. *Mitteilungen aus dem Museum für Naturkunde in Berlin Zoologische Reihe*, 83: 33-39.
- Glaw, F. & Vences, M. 2011.** Description of a new frog species of *Gephyromantis* (subgenus *Laurentomantis*) with tibial glands from Madagascar (Amphibia, Mantellidae). *Spixiana*, 34 (1): 121-127.
- Glaw, F., Vences, M., Andreone, F. & Vallan, D. 2001.** Revision of the *Boophis majori* group (Amphibia: Mantellidae) from Madagascar, with descriptions of five new species. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 133: 495-529.
- Glaw, F., Kosuch, J., Henkel, F.-W., Sound, P. & Böhme, W. 2006.** Genetic and morphological variation of the leaf-tailed gecko *Uroplatus fimbriatus* from Madagascar, with description of a new giant species. *Salamandra*, 42 (2/3): 129-144.
- Glaw, F., Köhler, J., De la Riva, I., Vieites, D. R. & Vences, M. 2010.** Integrative taxonomy of Malagasy treefrogs:

- Combination of molecular genetics, bioacoustics and comparative morphology reveals twelve additional species of *Boophis*. *Zootaxa*, 2383: 1-82.
- Glaw, F., Köhler, J. & Vences, M. 2011.** New species of *Gephyromantis* from Marojejy National Park, northeast Madagascar. *Journal of Herpetology*, 45 (2): 155-160.
- Glaw, F., Köhler, J. & Vences, M. 2012.** A tiny new species of *Platypelis* from the Marojejy National Park in northeastern Madagascar (Amphibia: Microhylidae). *European Journal of Taxonomy*, 9: 1-9.
- Glaw, F., Hawlitschek, O. & Ruthensteiner, B. 2013.** A new genus name for an ancient Malagasy chameleon clade and a PDF-embedded 3D model of its skeleton. *Salamandra*, 49: 237-238.
- Glaw, F., Kucharczyk, C., Nagy, Z. T., Hawlitschek, O. & Vences, M. 2014.** New insights into the systematics and molecular phylogeny of the Malagasy snake genus *Liopholidophis* suggest at least one rapid reversal of extreme sexual dimorphism in tail length. *Organisms Diversity and Evolution*, 14: 121-132.
- Glaw, F., Scherz, M. D., Rakotoarison, A., Crottini, A., Raselimanana, A. P., Andreone, F., Köhler, J. & Vences, M. 2020.** Genetic variability and partial integrative revision of *Platypelis* frogs (Microhylidae) with red flash marks from eastern Madagascar. *Vertebrate Zoology*, 70 (2): 141-156.
- Goodman, S. M., Raheirilalao, 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., Fisher, B. L., Glaw, F. & Phillipson, P. B. 2023a.** Species new to science described from Marojejy since 1988: An extraordinary area of discovery at one of Madagascar's most biodiversity rich protected areas. In A floral and faunal inventory of the Parc National de Marojejy: Altitudinal gradient and temporal variation, eds. S. M. Goodman & M. J. Raheirilalao. *Malagasy Nature*, 17: 41-72.
- Goodman, S. M., Raselimanana, A. P. & Tahinarivony, J. A. 2023b.** 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. Raheirilalao. *Malagasy Nature*, 17: 5-31.
- IUCN. 2023.** The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2022-2. <https://www.iucnredlist.org>.
- Jones, J. P. G., Rakotonarivo, O. S. & Razafimanahaka, J. H. 2022.** Forest conservation on Madagascar: Past, present, and future. In *The new natural history of Madagascar*, ed. S. M. Goodman, pp. 2130-2140. Princeton University Press, Princeton.
- Kluge, A. G. 1991.** Boine snake phylogeny and research cycles. *Miscellaneous Publications Museum of Zoology, University of Michigan*, 178: 1-58.
- Kucharczyk, C., Raselimanana, A. P., Wang, C. & Glaw, F. 2014.** A taxonomic mystery for more than 150 years: Identity, systematic position and Malagasy origin of the snake *Elapotinus picteti* Jan, 1862, and synonymy of *Exallodontophis* Cadle, 1999 (Serpentes: Lamprophiidae). *Zootaxa*, 3852 (2): 179-202.
- Lehtinen, R. M., Glaw, F., Vences, M., Rakotoarison, A. & Scherz, M. D. 2018.** Two new *Pandanus* frogs (*Guibemantis*: Mantellidae: Anura) from northern Madagascar. *European Journal of Taxonomy*, 451: 1-20.
- Miinala, M. 2011.** New location record for the recently described *Liophidium pattoni* Vieites, Ratsoavina, Randrianiaina, Nagy, Glaw and Vences 2010. *Herpetology Notes*, 4: 181.
- 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.
- Nagy, Z., Glaw, F. & Vences, M. 2010.** Systematics of the snake genera *Stenophis* and *Lycodyras* from Madagascar and the Comoros. *Zoologica Scripta*, 39: 426-435.
- Perl, R. G. B., Nagy, Z. T., Sonet, G., Glaw, F., Wollenberg, K. C. & Vences, M. 2014.** DNA barcoding Madagascar's amphibian fauna. *Amphibia-Reptilia*, 35: 197-206.
- Prötzel, D., Scherz, M. D., Ratsoavina, F., Vences, M. & Glaw, F. 2020.** Untangling the trees: Revision of the *Calumma nasutum* complex (Squamata: Chamaeleonidae). *Vertebrate Zoology*, 70 (1): 23-59.
- Puente, M., Glaw, F., Vieites, D. R. & Vences, M. 2009.** Review of the systematics, morphology and distribution of Malagasy dwarf geckos, genera *Lygodactylus* and *Microscalabotes* (Squamata: Gekkonidae). *Zootaxa*, 2103: 1-76.
- Pyron, R. A. & Wallach, V. 2014.** Systematics of the blindsnakes (Serpentes: Scolecophidia: Typhlopoidea) based on molecular and morphological evidence. *Zootaxa*, 3829 (1): 001-081.
- Rakotoarison, A., Scherz, M. D., Glaw, F., Köhler, J., Andreone, A., Franzen, M., Glos, J., Hawlitschek, O., Jono, T., Mori, A., Ndriantsoa, S. H., Raminosoa, R. N., Riemann, J. C., Rödel, M.-O., Rosa, G. M., Vieites, D. R., Crottini, A. & Vences, M. 2017.** Describing the smaller majority: Integrative taxonomy reveals twenty-six new species of tiny microhylid frogs (genus *Stumpffia*) from Madagascar. *Vertebrate Zoology*, 67 (3): 271-398.
- Rakotoarison, A., Scherz, M. D., Bletz, M. C., Razafindraibe, J. H., Glaw, F. & Vences, M. 2019.** Description of the lucky *Cophyla* (Microhylidae, Cophylinae), a new arboreal frog from Marojejy National

- Park in north-eastern Madagascar. *Zootaxa*, 4651: 271-288.
- Raselimanana, A. P., Raxworthy, C. J. & Nussbaum, R. A. 2000.** Herpetofaunal species diversity and elevational distribution within the Parc National de Marojejy, Madagascar, ed. S. M. Goodman. *Fieldiana: Zoology*, new series, 97: 157-174.
- Ratsoavina, F., Raselimanana, A. P., Scherz, M. D., Razafindraibe, J., Glaw, F. & Vences, M. 2019.** Finaritra! A splendid new leaf-tailed gecko (*Uroplatus*) species from Marojejy National Park in north-eastern Madagascar. *Zootaxa*, 4545 (4): 563-577.
- Ratsoavina, F. M., Glaw, F., Raselimanana, A. P., Rakotoarison, A., Vieites, D. R., Hawlitschek, O., Vences, M. & Scherz, M. D. 2020.** Towards completion of the species inventory of small-sized leaf-tailed geckos: Two new species of *Uroplatus* from northern Madagascar. *Zootaxa*, 4895 (2): 251-271.
- Raxworthy, C. J. & Nussbaum, R. A. 1994a.** A rainforest survey of amphibian, reptiles and small mammals at Montagne d'Ambre, Madagascar. *Biological Conservation*, 69: 65-74.
- Raxworthy, C. J. & Nussbaum, R. A. 1994b.** Review of the Madagascan snake genera *Pseudoxyrhopus*, *Pararhadinaea*, 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*, 235: 525-558.
- Raxworthy, C. J. & Nussbaum, R. A. 1996.** Montane amphibian and reptile communities in Madagascar. *Conservation Biology*, 10 (3): 750-756.
- Raxworthy, C. J. & Nussbaum, R. A. 2006.** Six new species of occipital-lobed *Calumma* chameleons (Squamata: Chamaeleonidae) from montane regions of Madagascar, with a new description and revision of *Calumma brevicorne*. *Copeia*, (4): 711-734.
- Scherz, M. D., Ruthensteiner, B., Vences, M. & Glaw, F. 2014.** A new microhylid frog, genus *Rhombophryne*, from northeastern Madagascar, and a redescription of *R. serratopalpebrosa* using micro-computed tomography. *Zootaxa*, 3860 (6): 547-560.
- Scherz, M. D., Glaw, F., Vences, M., Andreone, F. & Crottini, A. 2016.** Two new species of terrestrial microhylid frogs (Microhylidae: Cophylinae: *Rhombophryne*) from northeastern Madagascar. *Salamandra*, 52 (2): 91-106.
- Scherz, M. D., Razafindraibe, J. H., Rakotoarison, A., Dixit, N. M., Bletz, M. C., Glaw, F. & Vences, M. 2017a.** Yet another small brown frog from high altitude on the Marojejy Massif, northeastern Madagascar (Anura: Mantellidae). *Zootaxa*, 4347 (3): 572-582.
- Scherz, M. D., Hawlitschek, O., Andreone, F., Rakotoarison, A., Vences, M. & Glaw, F. 2017b.** A review of the taxonomy and osteology of the *Rhombophryne serratopalpebrosa* species group (Anura: Microhylidae) from Madagascar, with comments on the value of volume rendering of micro-CT data to taxonomists. *Zootaxa*, 4273 (3): 301-340.
- Scherz, M. D., Hawlitschek, O., Razafindraibe, J., Megson, S., Ratsoavina, F., Rakotoarison, A., Bletz, M., Glaw, F. & Vences, M. 2018.** A distinctive new frog species (Anura, Mantellidae) supports the biogeographic linkage of two montane rainforest massifs in northern Madagascar. *Zoosystematics and Evolution*, 94 (2): 247-261.
- Scherz, M. D., Glaw, F., Hutter, C. R., Bletz, M. C., Rakotoarison, A., Köhler, J. & Vences, M. 2019a.** Species complexes and the importance of Data Deficient classification in Red List assessments: The case of *Hylobatrachus* frogs. *PLoS ONE*, 14 (8): e0219437.
- Scherz, M. D., Köhler, J., Rakotoarison, A., Glaw, F. & Vences, M. 2019b.** A new dwarf chameleon, genus *Brookesia*, from the Marojejy massif in northern Madagascar. *Zoosystematics and Evolution*, 95 (1): 95-106.
- Scherz, M. D., Crottini, A., Hutter, C. R., Hildenbrand, A., Andreone, F., Fulgence, T. R., Köhler, G., Ndriantsoa, S. H., Ohler, A., Preick, M., Rakotoarison, A., Rancilhac, L., Raselimanana, A. P., Riemann, J. C., Rödel, M.-O., Rosa, G. M., Streicher, J. W., Vieites, D. R., Köhler, J., Hofreiter, M., Glaw, F. & Vences, M. 2022.** An inordinate fondness for inconspicuous brown frogs: Integration of phylogenomics, archival DNA analysis, morphology, and bioacoustics yields 24 new taxa in the subgenus *Brygoomantis* (genus *Mantidactylus*) from Madagascar. *Megataxa*, 7 (2): 113-311.
- Vences, M. & Glaw, F. 2004.** Revision of the subgenus *Chonomantis* (Anura: Mantellidae: *Mantidactylus*) from Madagascar, with description of two new species. *Journal of Natural History*, 38 (1): 77-118.
- Vences, M., Glaw, F. & Böhme, W. 1999.** A review of the genus *Mantella* (Anura, Ranidae, Mantellinae): Taxonomy, distribution and conservation of Malagasy poison frogs. *Alytes*, 17: 3-72.
- Vences, M., Glaw, F., Kosuch, J., Böhme, W. & Veith, M. 2001.** Phylogeny of South American and Malagasy boine snakes: Molecular evidence for the validity of *Sanzinia* and *Acrantophis* and biogeographic implications. *Copeia*, 2001: 1151-1154.
- Vences, M., Glaw, F., Andreone, F., Jesu, R. & Schimmenti, G. 2002.** Systematic revision of the enigmatic Malagasy broad-headed frogs (*Laurentomantis* Dubois, 1980), and their phylogenetic position within the endemic mantellid radiation of Madagascar. *Contributions to Zoology*, 70 (4): 191-212.



- Vences, M., Andreone, F. & Vieites, D. R. 2005.** New treefrog of the genus *Boophis* Tschudi 1838 from the northwestern rainforests of Madagascar. *Tropical Zoology*, 18: 237-249.
- Vences, M., Köhler, J., Crottini, A., Hofreiter, M., Hutter, C. R., du Preez, L., Preick, M. Rakotoarison, A., Rancilhac, L., Raselimanana, A. P., Rosa, G. M., Scherz, M. D. & Glaw, F. 2022.** An integrative taxonomic revision and redefinition of *Gephyromantis* (*Laurentomantis*) *malagasius* based on archival DNA analysis reveals four new mantellid frog species from Madagascar. *Vertebrate Zoology*, 72: 271-309.
- Vieites, D. R., Wollenberg, K. C., Andreone, F., Köhler, J., Glaw, F. & Vences, M. 2009.** Vast underestimation of Madagascar's biodiversity evidenced by an integrative amphibian inventory. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106: 8261-8272.
- Vieites, D. R., Ratsoavina, F. M., Randrianiaina, R.-D., Nagy, Z. T., Glaw, F. & Vences, M. 2010.** A rhapsody of colours from Madagascar: Discovery of a remarkable new snake of the genus *Liophidium* and its phylogenetic relationships. *Salamandra*, 46: 1-10.
- Wilmé, L., Goodman, S. M. & Ganzhorn, J. U. 2006.** Biogeographic evolution of Madagascar's microendemic biota. *Science*, 312: 1063-1065.
- Wollenberg, K. C., Andreone, F., Glaw, F. & Vences, M. 2008.** Pretty in pink: A new treefrog species of the genus *Boophis* from north-eastern Madagascar. *Zootaxa*, 1684: 58-68.

**Annexe I.** Liste des espèces des amphibiens et reptiles décrites ou identifiées dans le Parc National de Marojejy depuis 1996.

| <b>Espèces</b>   | <b>Sources</b>  |
|--|---|
| <b>Amphibiens</b>  |   |
| <i>Boophis axelmeyeri</i>  | Vences <i>et al.</i> (2005)                             |
| <i>Boophis marojezensis</i>  | Glaw et Vences (1994)                                   |
| <i>Boophis vittatus</i>  | Glaw <i>et al.</i> (2001)                               |
| <i>Boophis ulftunni</i>  | Wollenberg <i>et al.</i> (2008)                         |
| <i>Boophis</i> Ca 28   | Vieites <i>et al.</i> (2009)                            |
| <i>Gephyromantis lomorina</i>                                      | Scherz <i>et al.</i> (2018)                             |
| <i>Gephyromantis moseri</i>  | Glaw et Vences (2002)                                   |
| <i>Gephyromantis ranjomavo</i>                                     | Glaw et Vences (2011)                                   |
| <i>Gephyromantis schilffi</i>                                      | Glaw et Vences (2000)                                   |
| <i>Gephyromantis striatus</i>                                      | Vences <i>et al.</i> (2002)                             |
| <i>Gephyromantis tahotra</i>                                       | Glaw <i>et al.</i> (2011)                               |
| <i>Gephyromantis tandroka</i>                                      | Glaw et Vences (2001)                                   |
| <i>Gephyromantis tohatra</i>                                       | Scherz <i>et al.</i> (2017a)                            |
| <i>Guibemantis milingilingy</i>                                    | Bletz <i>et al.</i> (2018)                              |
| <i>Guibemantis woosteri</i>  | Lehtinen <i>et al.</i> (2018)                           |
| <i>Mantella manery</i>   | Vences <i>et al.</i> (1999)                             |
| <i>Mantidactylus charlotteae</i>                                   | Vences et Glaw (2004)                                   |
| <i>Mantidactylus petakorona</i>                                    | Scherz <i>et al.</i> (2019a)                            |
| <i>Mantidactylus</i> ca 39, <i>M.</i> , ca 43                      | Vieites <i>et al.</i> (2009)                            |
| <i>Spinomantis tavaratra</i>                                       | Cramer <i>et al.</i> (2008)                             |
| <i>Cophyla fortuna</i>   | Rakotoarison <i>et al.</i> (2019)                       |
| <i>Platypelis ranjomena</i>  | Glaw <i>et al.</i> (2020)                               |
| <i>Platypelis ravus</i>  | Glaw <i>et al.</i> (2012)                               |
| <i>Plethodontohyla guentheri</i>                                   | Glaw et Vences (2007b)                                  |
| <i>Rhombophryne botabota</i> , <i>R. savaka</i>                    | Scherz <i>et al.</i> (2016)                             |
| <i>Rhombophryne vaventy</i>  | Scherz <i>et al.</i> (2014)                             |
| <i>Stumpffia achillei</i> , <i>S. diutissima</i> , <i>S.</i> Ca. 7 | Rakotoarison <i>et al.</i> (2017, 2019)                 |
| <b>Total amphibiens : 31 espèces</b>                               |   |
| <b>Reptiles</b>  |   |
| <i>Brookesia tedi</i>  | Scherz <i>et al.</i> (2019a)                            |
| <i>Calumma jeju</i>  | Raxworthy et Nussbaum (2006)                            |
| <i>Calumma radamanus</i>   | Prötzel <i>et al.</i> (2020)                            |
| <i>Uroplatus fangorn</i>   | Ratsoavina <i>et al.</i> (2020)                         |
| <i>Uroplatus finaritra</i>   | Ratsoavina <i>et al.</i> (2019)                         |
| <i>Uroplatus fivehy</i>  | Ratsoavina <i>et al.</i> (2020)                         |
| <i>Uroplatus giganteus</i>   | Glaw <i>et al.</i> (2006), Gehring <i>et al.</i> (2018) |
| <i>Liopholidophis oligolepis</i>                                   | Glaw <i>et al.</i> (2014)                               |
| <b>Total reptiles : 8 espèces</b>                                  |   |

# Bird communities of the Parc National de Marojejy, Madagascar: With reference to species diversity and elevational distribution changes between 1996 and 2021

Marie Jeanne Raherilalao<sup>1,2</sup>, Tahiry Langrand<sup>3</sup> & Steven M. Goodman<sup>1,4</sup>

<sup>1</sup> Association Vahatra, BP 3972, Antananarivo 101, Madagascar

E-mail: jraherilalao@gmail.com

<sup>2</sup> Mention Zoologie et Biodiversité Animale, Domaine Sciences et Technologie, BP 906, Université d'Antananarivo, Antananarivo 101, Madagascar

<sup>3</sup> 11816 Riders Lane, Reston, Virginia 20191, USA

E-mail: langrandt@gmail.com

<sup>4</sup> Negaunee Integrative Research Center, Field Museum of Natural History, 1400 South DuSable Shore Drive, Chicago, Illinois 60605, USA

E-mail: sgoodman@fieldmuseum.org

## Abstract

Considering ongoing worldwide environmental change associated with a range of different factors, the related dynamics of bird community shifts in tropical forest environments remains poorly understood. Investigations along ecological gradients, such as elevational transects of mountains, where variables to potentially explain the distribution of different biotic elements, including shifts in temperature, humidity, and rainfall, change in a continuous manner. These are excellent natural settings to measure possible change. Herein we present details on such a study of birds and compare their distribution and density on the slopes of the Parc National de Marojejy in northeastern Madagascar and compare data from 1996 and 2021 collected in a comparable manner.

Three complementary standardized methods were used to collect data at five sites between 450 and 1875 m and near the Mandena-summit trail: general observations, mist-netting of understory birds, and point counts. The protocols for these methods followed in close detail those used in 1996 for a parallel ornithological elevational inventory of the same areas of the Marojejy Massif. During the 2021 survey, a total of 80 bird species were recorded at the five sites, a large proportion of these taxa being forest dependent. When the 2021 bird list is combined with those from 1996, 91 species were recorded in the survey zone.

Comparing data from the two inventories, four species were not recorded during the 2021 inventory in the upper elevational zone at 1875 m from montane ericoid thicket, but were present in 1996: *Margaroperdix madagarensis*, *Coturnix coturnix*, *Caprimulgus madagascariensis*, and *Eremopterix hova*. An overview of the point count data indicated that the local bird populations, despite variation in their observed densities between the two surveys, were largely unchanged except for three species of the endemic Malagasy subfamily Vanginae: *Tylas eduardi*, *Euryceros prevostii*, and *Artamella viridis*. The lack of measured changes in the density of the balance of bird taxa might reflect a certain level of resilience with respect to environmental dynamics. Moreover, given that most are forest-dependent and subject to changes in ecological conditions associated with 1) the effects of local anthropogenic pressures, for which we have little evidence in the transect area over the course of the past 25 years, 2) climate, for which there is evidence of change over the past few decades, and 3) natural events, principally the impacts of cyclones, these aspects, at least based on the measured time scale, seem not to have impacted aspects of their distribution and density within the forest transect zone.

## Résumé détaillé

L'avifaune du Parc National de Marojejy est bien connue mais la dynamique de la communauté d'oiseaux des milieux forestiers face à celle de l'environnement reste mal connue. Aussi, une étude le long du gradient altitudinal sur la tendance des populations a été menée pour comprendre la résilience des espèces à la variation des conditions écologiques de l'environnement. Cinq sites entre 450 et 1875 m d'altitude en suivant la piste touristique principale Mandena-Sommet ont été inventoriés. Ils ont été installés de manière à couvrir les différents types d'habitats représentatifs du transect allant de la forêt humide sempervirente de basse altitude jusqu'aux fourrés éricoïdes et aux prairies de hautes montagnes. Trois méthodes complémentaires ont été utilisées pour collecter les données ; elles comprennent les observations générales, y compris les observations au-dessus de la canopée, la capture



aux filets des oiseaux de sous-bois et les points d'écoute. Le protocole de ces méthodes suit autant que possible celui de 1996 puisque la réplification de l'étude et la standardisation des approches adoptées constituent des moyens appropriés pour une analyse comparative des données obtenues entre les différentes années pour mieux comprendre la tendance de la communauté d'oiseaux du parc. Un total de 80 espèces, dont une grande partie est forestière dépendante, a été enregistré dans les cinq sites au cours de l'inventaire dont le Site 3 est le plus diversifié avec 60 espèces et le Site 5 contient la plus faible richesse spécifique avec 30 espèces. Six nouveaux enregistrements de 2021 des espèces qui n'ont pas été inventoriées le long du transect altitudinal en 1996 sont *Accipiter madagascariensis*, *Dryolimnas cuvieri*, *Tyto soumagnei*, *Gactornis enarratus*, *Hartertula flavoviridis* et *Schetba rufa*. Avec ces espèces additives, la richesse spécifique de ce transect atteint 91 espèces. Comme dans la plupart des massifs forestiers malgaches, la distribution d'espèces observées sur le Massif de Marojejy est une distribution assez classique. Elle atteint le nombre maximal d'espèces dans la limite supérieure de la forêt de basse altitude, ensuite ce nombre diminue au fur et à mesure que l'on monte dans la forêt de hautes montagnes.

En se basant sur les données de l'inventaire de 1996 qui constituent des données référentielles, les résultats ont montré l'absence de quatre espèces des habitats ouverts au cours de l'inventaire de 2021, notamment *Margaroperdix madagarensis*, *Coturnix coturnix*, *Caprimulgus madagascariensis* et *Eremopterix hova*, répertoriées dans les prairies altimontaines de Marojejy en 1996. De plus, une vue d'ensemble de la tendance des populations a indiqué que la communauté et la plupart des populations d'oiseaux, qui la composent, malgré la variation de leurs densités observée seraient stables, à l'exception de quelques-unes qui apparaissent être vulnérables. Ces dernières qui sont *Tylas eduardi*, *Euryceros prevostii* et *Artamella viridis* appartenant à la famille des Vangidae, endémique de la région Malagasy, présentent une diminution significative de leurs densités relatives entre 1996 et 2021. Ces informations pourraient refléter le niveau de la résilience des espèces par rapport à la dynamique de l'environnement, mais comme la plupart des espèces sont forestières dépendantes, un changement important des conditions écologiques, dû entre autres aux effets conjugués des pressions anthropiques, du changement climatique et des cataclysmes naturels

pourrait avoir des effets néfastes sur la structure de la communauté. La conservation des écosystèmes naturels du parc s'avère ainsi cruciale pour la survie à long terme de la communauté d'oiseaux de cette aire protégée.

## Introduction

Climate change has become a major concern on a global scale due to its impacts on different aspects, including those associated with socio-economic, medical, and environmental domains (Bourque, 2000; Sultan *et al.*, 2015). On Madagascar, the Direction Météorologique in Antananarivo noted that the climate has warmed up over the past 30 years with an increase in temperature of 0.9°C on average, except in the north and southwest with a more abrupt augmentations ranging from 1.5 to 4°C (Rakotondrafara *et al.*, 2018). Jury (2022) predicts that the air temperature on the island will increase from 24 to 28°C by 2100. However, based on this same author, rainfall will decline from 4.3 mm/day in 1950 to 3.6 mm/day in 2100.

The consequences of such environmental vicissitudes in the recent geological past of Madagascar, based in many areas largely on natural climate change, led to the disappearance of ecosystems and a large number of animal species (Goodman & Jungers, 2014). The study of Wilmé *et al.* (2006) also posits the impacts of Quaternary climate change, leading to the recent patterns of microendemism on the island and its biogeographic complexity. However, few scientific studies have been carried out to address recent evolution of the extant ecosystems and biodiversity of the island, including for forest-dwelling birds. One of the impediments in properly measuring shifts at a local level in different animal groups is the lack of initial reference data, leading to often speculative conclusions, as well as the presence of other factors with major impacts on the environment, such as anthropogenic pressures. Among the rare information available are those from the work of Andriamasimanana and Cameron (2013). These authors projected that many species of forest-dependent birds are vulnerable in the near future to climate change due to a reduction of suitable habitats. Thus, in-depth and comparative studies at the same sites over time are essential to collect needed information to address critical issues of the impact of change through time and its relationship to conservation biology.

The past 35 years or so has seen major strides in knowledge on the birds of Madagascar. This work

has taken multiple forms and include the publication of several guides to the birds of Madagascar and neighboring islands that have facilitated field identification (Langrand, 1990; Hawkins *et al.*, 2015; Morris & Hawkins, 1998; Sinclair & Langrand, 1998; Sinclair *et al.*, 2006), detailed site inventories of previously unknown or poorly known forested areas, including along elevational transects and aquatic zones (Hawkins & Goodman, 1999; Goodman *et al.*, 2000; Rabarisoa *et al.*, 2006, 2020), new insights into bird biogeography (Hawkins, 1999; Raherilalao & Wilmé, 2008; Goodman & Raherilalao, 2013), and large-scale efforts through molecular biology studies to put the living bird fauna into an evolutionary history context and provide new insights on the systematic relationships of a significant portion of the endemic higher taxonomic groups and species (Johansson *et al.*, 2008; Jønsson *et al.*, 2012; Reddy *et al.*, 2012; Fuchs *et al.*, 2016; Younger *et al.*, 2018, 2019a, 2019b, and for a review see Safford *et al.*, 2022). Further, during this period a few endemic bird species have been described as new to science (Goodman *et al.*, 1996, 1997, 2011; Younger *et al.*, 2018), as well as the publication of field studies that provide insight into the breeding biology of endemics (Urano *et al.*, 1994; Nakamura *et al.*, 2001a, 2001b, 2009a, 2009b), and the impacts of deforestation, habitat fragmentation, and climate change on the modern avifauna (Langrand & Wilmé, 1997; Andriamasimanana & Cameron, 2013; Gardner, 2022). A major synthesis has been published in book form on the birds of the Malagasy Region, defined as including Madagascar and the neighboring archipelagos of the Comoros, Mascarenes, and Seychelles (Safford & Hawkins, 2013), as well as a recent synthesis of the Malagasy avifauna (Safford *et al.*, 2022). Given the number of detailed quantitative field inventories over the last decades and the time interval since some of the earlier modern surveys, it is appropriate to revisit sites to examine possible vicissitudes in the local avifauna through time, and, if found, try to understand the factors behind these changes. Goodman *et al.* (2018a) noted that the maximum temperature in the park increased by 1.1°C between 1984 and 2014. These values were calculated from a single site within the park and do not take into account presumed variation in climatic shifts along the elevational gradient of the eastern slopes of the massif from lowland moist evergreen forest to the montane grassland above forest line. Further, this shift in temperature also needs to be superimposed on a 1.7% loss in forest cover in the

protected area between 1996 and 2016, with some watersheds experience greater human pressures than others (Tahinarivony, 2023a, 2023b, herein).

In this context, we surveyed during October and November 2021 the birds occurring on the eastern slopes of the Marojejy Massif at five different sites along an elevational transect from 450 to 1875 m and each site in a different vegetational formation. The bird survey sites, dates, and field techniques followed in fine detail an earlier inventory along the same transect conducted in October and November 1996 (Goodman *et al.*, 2000). Herein we present the details of the 2021 fieldwork and make comparisons to the results of 1996, which provide a context to decipher possible changes in the local bird fauna along the elevational transect over a 25-year period.

## Review of ornithological exploration of Marojejy and neighboring areas

The Marojejy Massif, which was incorporated in 1958 into one of the earliest protected areas on Madagascar under the status of a Réserve Naturelle Intégrale and was changed in 1998 to the statute of a Parc National (Humbert, 1955; Goodman *et al.*, 2018a), is from an ornithological perspective one of the best-known mountains on the island (Goodman *et al.*, 2018b). Current details on the birds of the massif are based on numerous field visits by bird biologists over nearly a century and here we provide a review of the ornithological work conducted in the Marojejy region.

To our knowledge, the first ornithological research in the Marojejy area was by members of the Franco-Anglo-Américaine expedition, who surveyed numerous localities across the island between 1929 and 1931. Between 19 August and 7 September 1930, they worked a site “one day west” of Andapa and collected numerous specimens (Rand, 1932, 1936). Their base camp was close to the modern Réserve Spéciale d'Anjanaharibe-Sud, to the west of the Andapa basin.

In 1958, Paul Griveaud visited Marojejy for entomological studies, but also made some observations on the avifauna, as well collecting some bird specimens (Griveaud, 1960; see Goodman *et al.*, 2023, herein, for further details on the sites he worked). To our knowledge, the next ornithological team to visit the massif was in September 1972, and they worked the eastern portion of the reserve and added numerous species to the local list (Benson *et al.*, 1976, 1977). Based on a visit to Marojejy in 1987 and a review of previous information from the site,

Nicoll and Langrand (1989) reported a total of 103 bird species for the protected area.

Between August and late October 1988, a group of students associated with the University of Cambridge, many of which later in their careers would become prominent members of the ornithological and conservation communities, and in collaboration with Malagasy counterparts, conducted a biological inventory of several sites within the reserve (Safford & Duckworth, 1990). A subsequent publication associated with this fieldwork focused on the birds (Evans *et al.*, 1992) and in total 104 bird species were documented at that point in time within and around the reserve. One of the many noteworthy findings of this group was the rediscovery of the endemic Madagascar Serpent Eagle, *Eutriorchis astur*, which had not been properly documented anywhere on the island since the 1930s (Sheldon & Duckworth, 1990), but today is known from a range of sites (Rene de Roland & Thorstrom, 2022).

Between mid-October and early December 1994, a multidisciplinary group of biologists conducted an inventory of the Réserve Spéciale d'Anjanaharibe-Sud, about 40 km to the west of Marojejy. This group visited four sites on the eastern slopes of the Anjanaharibe-Sud Massif, between 875 m and the summital zone at 1950 m (Goodman, 1998). The ornithological results of this survey were published and include detailed information on natural history and density estimates based on systematic point counts and mist-netting (Hawkins *et al.*, 1998), and specific information on the local community of raptors (Thiollay, 1998), including additional regional observations of *E. astur*. Two years thereafter, an elevational transect of the eastern sector of the Parc National de Marojejy was conducted between 4 October and 20 November 1996 at five sites ranging between 450 and 1875 m (Figure 1, labeled as Camp 1 to Camp 5 and these designations used herein for these specific sites). The general results are presented in Goodman (2000) and the ornithological results in Goodman *et al.* (2000).

In subsequent years, other regional forests were surveyed for birds (Raherilalao & Goodman, 2003) and included: 1) between 7 and 22 October 1999, two sites at 820 and 1200 m in the forested corridor between Marojejy and Anjanaharibe-Sud, which then was referred to as the Betaolana Forest and has subsequently been declared as a protected area known as Paysage Harmonieux Protégé du Corridor Marojejy-Anjanaharibe Sud-Tsaratanàna partie Sud or COMATSA Sud (Goodman *et al.*, 2018a); 2)

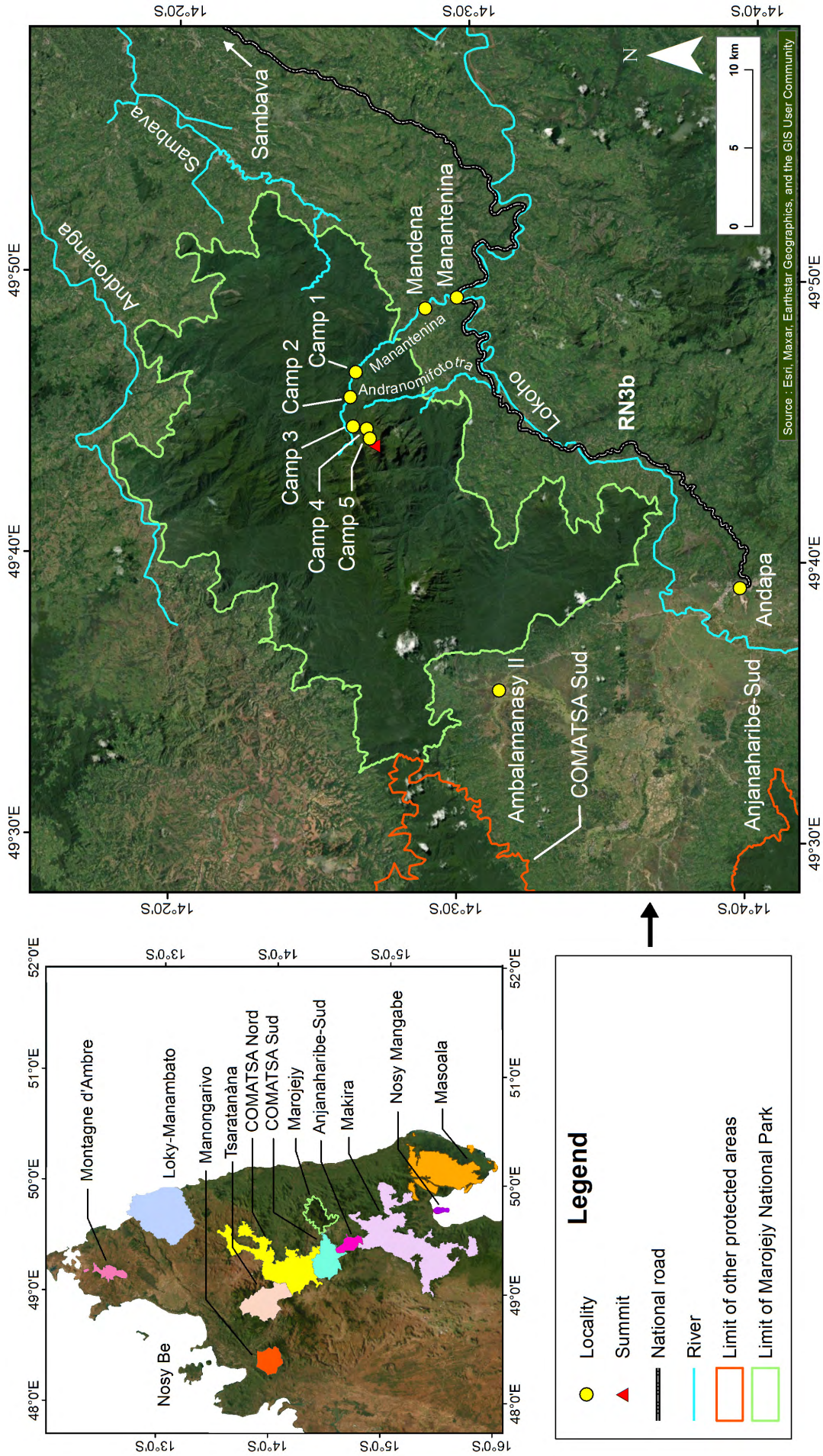
between 25 October and 10 November 1999, two sites at 1200 and 1600 m along the western slopes of the Anjanaharibe-Sud Massif, which a few years later this portion of forest was added to the Anjanaharibe-Sud protected area (Goodman *et al.*, 2018a); and 3) between 13 and 30 October 2001, along the northwestern slopes of Marojejy, which formed a portion of the originally gazetted reserve (Figure 1, labeled as Site 1 and Site 2).

In the context of a World Heritage Site/UNESCO and Madagascar Biodiversity Fund project, between 6 May and 2 June 2016, ecological studies were conducted at three sites on different portions of the Marojejy Massif (Figure 1): Betsiasisa in the southwest (near Antanimbaribe), and Antsahabe and Beamalona in the northeast and close to Mandena (Raherilalao *et al.*, 2016). The focus of these studies was the effect on the local vertebrate fauna from illegal extraction of rosewood (*Dalbergia*). The analysis showed that the distribution of *Dalbergia* species did not extend to these portions of the protected area. Some people took advantage of the 2009 socio-political crisis and entered the park for the exploitation of other hardwood species (e.g. *Diospyros*), seriously degrading certain forest habitats. From the perspective of understanding the impact of illegal exploitation of these natural resources on the biota of the park, given the lack of earlier inventory baseline data, it was not possible to measure local changes in the forest bird communities. Using comparisons based on the avifaunal characteristics of forested zones in northern Madagascar, it was concluded in a preliminary manner that the integrity of the Marojejy bird communities appeared to be maintained (Raherilalao *et al.*, 2016).

Between mid-November and December 2020, a multidisciplinary biological inventory was carried out at two sites (Camp 3 at 1300 m and Camp 4 at 1625 m), comprising different portions of the medium altitude moist evergreen forest along the main touristic trail of the Parc National de Marojejy. Detailed information on species richness, abundance, levels of endemism, and habitat specifications (forest, aquatic and open areas) were obtained (Raherilalao *et al.*, unpublished data).

A synthesis of information on terrestrial protected areas on Madagascar was published in late 2018 (Goodman *et al.*, 2018a), and the cumulative list based on ornithological exploration and bird specimens in natural history museums around the world obtained from Marojejy brought the local bird list to 119 species. An analysis of the "state of





**Figure 1.** Map showing the position of the Parc National de Marojejy with reference to a network of neighboring protected areas (upper left), excluding a few sites to the west of Tsaratanàna, and a detailed map of Marojejy and the different sites on and around the massif that have been investigated for birds since 1996. The legend concerns the detailed map of Marojejy to the right.

knowledge” concluded that the birds of Marojejy National Park were “reasonably well known” with a score of 4 on a scale of 0 (unknown) to 5 (completely known) (Goodman *et al.*, 2018b).

## Goals of the current study

Recent studies indicate that climatic change is impacting Madagascar, and these vicissitudes including increasing temperatures, more variable precipitation, more intense cyclones, rising sea levels, and predicted shifts in the distribution of the principal native forest types (Tadross *et al.*, 2008; Hending *et al.*, 2021; Weiskopf *et al.*, 2021). Taking into consideration the levels of deforestation in the moist evergreen forests of Madagascar (Vieilledent *et al.*, 2018), superimposed on documented and inferred climatic change across the world and with special reference to the island, it is important to understand the impacts of these variables on the distribution of Malagasy birds, particularly endemic forest-dwelling species. The primary goals of this current study are to document the bird fauna found in late 2021 along an elevational transect between 450 and 1875 m on the eastern slopes of Marojejy using several different techniques: general observations, point counts, and standardized bird netting. We then compared these results to a parallel transect censused in 1996 at the same five sites along the gradient, following in close detail calendar dates and field techniques to understand if measurable changes have taken place and, if so, the possible driving factors. Other ornithological surveys at Marojejy listed above used less formalized census techniques, and so quantitative comparisons made here are limited to those between the 1996 and 2021 surveys

## Study site and methods

### Study site

Our field study of the Parc National de Marojejy was conducted from 2 October to 15 November 2021 and as part of a multidisciplinary inventory of the local flora and fauna of the massif and presented in this monograph. The survey was associated with the BIOCUM project financed by the Korea International Cooperation Agency (KOICA) and in collaboration with UNESCO Madagascar and Madagascar National Parks. (For an overview of the project and more details on the different sites see Goodman *et al.*, 2023, herein). Ornithological data were collected within an altitudinal interval of about 75 m elevation above and below each camp site at 450 m (Site 1),

775 m (Site 2), 1300 m (Site 3), 1625 m (Site 4), and 1875 m (Site 5) that were surveyed in increasing elevational order. The five sites, which are labeled as Camp 1 to Camp 5 on Figure 1, were the same as those surveyed in 1996, and in subsequent years some touristic infrastructure, including cooking shelters, eating areas, and bungalows, were installed at sites 1, 2, and 3. We use the vegetation classification of Gautier *et al.* (2018) to refer to different habitat types and also see Tahinarivony (2023a, herein) for further details on the flora and vegetation at each site along the transect.

Most of the camp sites were situated near running water in closed-canopy forest. The lowest site (450 m, now referred to as Camp Mantella) was next to Manantenina River and several tributaries feeding into the river. The vegetation type at this site was largely dominated by native lowland moist evergreen forest, although extensive areas of secondary forest were present, including several invasive plant species. At the 775 m site, now called Camp Marojejya and associated with a large rock outcrop known as Andampimbazaha, was along the Ambavaombo River, which feeds into the Manantenina River. The forest at this site showed few signs of human disturbance and contained some floristic elements of more upland forest. A marked change in the vegetational structure occurred between the 775 and 1300 m zones -- the tourist site in the latter zone is known as Camp Simpona. Clear montane elements were present in this zone and the vegetation was medium altitude moist evergreen forest, with a lower canopy height than at the two lower camps, and distinctly more epiphytes, ground bryophytes, and lichens. By 1625 m, the forest was dominated by montane floristic elements, including some sclerophyllous plants, and the tree stature was reduced. In this zone, tree roots often formed hollow cavities under a superficial cover of mosses and lichens, especially along ridges and slopes. The 1875 m site was at the ecotone between the upper limit of medium altitude moist evergreen forest with a good proportion of the trees having sclerophyllous aspects and a relatively narrow band of montane ericoid thicket. Slightly higher up and within the transect was montane grassland. The 1875 m camp site was on a ridge and above tree line and adjacent to a small water source. In the largely open area above the camp, exposed rock outcrops often partially covered by geophytes dominated the landscape.



## Methods

To inventory the avifauna of each site, three complementary methods were employed, namely: general observations, mist net captures, and point counts. These techniques have been used for the inventory of birds in the forest environments of Madagascar for more than 25 years (Hawkins & Goodman, 1999; Goodman *et al.*, 2000; Raherilalao *et al.*, 2002). The protocols of these methods follow those used in 1996 for the ornithological inventory along the altitudinal gradient of the Marojejy Massif (Goodman *et al.*, 1996), and the data provide the means for a spatio-temporal comparative analysis of the bird community of this protected area over the course of 25 years. With a few modifications, the classification of the forest habitat types used by a given species of bird follows Wilmé (1996).

### Survey methods

#### **General observations**

General observations were conducted by MJR, TL, and SMG and consisted of walking along preexisting trails in the forest, on non-standard routes, or stationary observations - for example from camps, allowing both visual and acoustic determinations of locally occurring birds. Since most diurnal birds are active in the morning, searches are generally conducted daily between 5:30 a.m. (during the survey period, this time corresponds to sunrise) and 10:30 a.m., but information from any time of the day or night were also employed. Discussions with regional guides were also used to gather information on the local avifauna and human pressures. More than 10 hours per site were spent conducting observations of the forest canopy. This qualitative method provided additional information to supplement data coming from mist-netting and point counts.

#### **Mist-netting**

TL and a local assistant employed mist nets to capture understory birds and to determine the species present in each elevational zone and relative density measures; these data were used to supplement information coming from point counts. Mist-netting was especially relevant for species occurring in the lower portion of the forest strata, which include those often difficult to observe.

The first full day at a site was spent identifying and opening narrow lanes in the forest for the installation of nets. Ten nets (36 mm mesh size, 2.6 m high, and 12 m long) were installed at each

of the five elevational zones – in most cases evenly distributed between positions on ridges, valleys, and slopes. These devices were run continuously for five days. The bottom pocket of each net was positioned about 20 cm above the forest floor. They were checked about every hour from sunrise to sunset, and once after sunset. Nets were checked more frequently during inclement weather such as heavy rain. Nets were left open during the night, generally to capture nocturnal birds and bats, and rarely mouse lemurs (*Microcebus*). The mist net capture results are expressed by the number of individuals per net and per day, under the term individuals/net-day. The capture rate also provides a relative abundance index that can be used for spatio-temporal comparisons of understory populations.

Most captured birds were released, and these were checked for the presence of a brood patch and cloacal protuberance, and some were weighed. Before releasing a given individual near the site of capture, they were marked with an indelible marker on a primary feather. Within each elevational zone, the first primary feather was marked for birds captured on the first day of netting, the second primary feather on the second day, and so on, until the fifth and final day of netting. This marking technique provided a means to recognize recaptured individuals and indicated the chronology of the recaptures.

#### **Point counts**

Point count sites were installed in different microhabitats (valley, slope, and ridge) within each elevational zone to estimate the relative density of birds (Bibby *et al.*, 2000). Fifteen points, each separated by 150 m and along previously established trails, were used at Sites 1 to 4, with only 11 points used at Site 5 because of its very rugged topography. All birds seen or heard by MJR within 25 m of the point count site and during a 10-minute period were noted, as well as the approximate distance to the observer. During a session, upon arrival at a new point count site, a pause of two to three minutes was allowed to lapse before commencing the survey. As most birds are active in the first portion of the morning, counts are made between 5:30 a.m. (early dawn and still largely dark) and 9:00 a.m. Each point was visited at least twice during the sampling period of each transect site. This method provides both qualitative and quantitative data on measures of bird density.



### Comparative analysis of population abundance between 1996 and 2021

As net capture was limited to understory birds and sampling was only conducted at sites within a few hundred meters of each camp site, we use herein data from the point counts to examine bird population trends on the eastern side of the Parc National de Marojejy.

In order to assess possible differences between the point count surveys conducted in 1996 and 2021, the density representing the ratio of the total number of individuals of each species and the area of all point counts sampled at each site, expressed in number of individuals per hectare, was calculated according to the following formula:

$$\text{Relative density} = \frac{\text{Number of individuals per species}}{\text{Surface of a PC} \times n_i \text{PC}}$$

with  $n_i$  = total number of point counts, and PC = number of point counts.

The number of point counts sampled at each site in 1996 was greater than in 2021, but this does not impact the method of calculating the density (number of individuals) of a given per unit area. The calculated densities were compared by species and elevational zone using the Student's t-test. The analyses were performed using R Studio software (version 3.5.1). The value  $\alpha = 0.05$  was taken as a threshold for significant statistical differences between the densities of 1996 and 2021. The comparative analyses were conducted in two stages. The first examined the entire bird community of the eastern slopes and the second by species with all sites combined.

### Systematic order and nomenclature

The higher-level systematic arrangement and species taxonomy used herein follow Safford *et al.* (2022). Several changes have taken place in the systematics of Malagasy birds since Langrand (1995), which was mainly used in the results from the 1996 bird study of Marojejy (Goodman *et al.*, 2000). The genus *Mentocrex* is now recognized (for the Malagasy species *M. kiolooides*) as distinct from *Canirallus* (García-R *et al.*, 2014); Malagasy former members of the genus *Phyllastrephus* are now placed within two different endemic genera (*Bernieria* and *Xanthomixis*) and these species, as well as others, belong a previously unrecognized endemic radiation, the family Bernieridae (Cibois *et al.*, 2001; Younger *et al.*, 2019b). There are numerous changes in the family designation of different Passeriformes,

comprising, for example, the species composition of the Vangidae, including the genus *Newtonia* (formerly a Sylviidae), *Mystacornis crossleyi* (formerly a Timaliidae), and *Pseudobias wardi* (formerly a Monarchidae) and *Ispidina madagascariensis* is now placed in the Malagasy endemic genus *Corythornis* (Marks & Willard, 2005). Other generic changes include *Ninox superciliaris* being transferred to *Athene* (Wink, 2008), *Brachypteracias squamiger* being placed in the monospecific genus *Geobiastes* (Kirchman *et al.*, 2001), *Mirafra hova* in *Eremopterix* (Alström *et al.*, 2013), *Dromaeocercus brunneus* in *Bradypterus* (Alström *et al.*, 2011), the two Malagasy *Ploceus* species in *Nelicurvius* (De Silva *et al.*, 2017), and the Malagasy *Lonchura* in *Lepidopygia* (Payne & Sorenson, 2003).

## Results

### Specific richness and composition

A total of 80 bird species were inventoried in 2021 at the five sites between 450 and 1875 m in the Parc National de Marojejy. The bird local community is largely composed of forest-dependent species (88.8%), followed by species adapted to open areas (10.0%). Aquatic forms are represented only by a single species (1.2%).

The highest species richness was found at Site 2, being in the upper limit of lowland moist evergreen forest, with 60 species, and the lowest at Site 5, being in the upper reaches of the massif with only 30 species. In general, the local avifauna is more diversified at lower elevations and specific richness decreases with increasing elevation. Tables 1 and 2 present the distribution of the species inventoried at the five different sites.

Comparing the avifauna of the vegetation formations along the elevational gradient (Table 1), the following observations can be presented: 12 species were found only in lowland moist evergreen forest (occurring at Site 1 and Site 2), and distributed as follows: three in Site 1 (*Geobiastes squamiger*, *Athene superciliaris*, and *Hartlaubius auratus*); four in Site 2 (*Aviceda madagascariensis*, *Mentocrex kiolooides*, *Tyto soumagnei*, and *Schetba rufa*); and five shared between the two sites (*Accipiter francesiae*, *Treron australis*, *Coua serriana*, *Asio madagascariensis*, and *Zonavena grandidieri*). Five species characterize the upper medium altitude moist evergreen forest zone (at Site 3 and Site 4), three of which were only found during the 2021 survey at Site 3 (*Mesitornis unicolor*, *Gactornis enarratus*, and *Hartertula flavoviridis*); one at Site 4 (*Neodrepanis*

**Table 1.** Distribution of birds recorded along the elevational transect of the eastern slopes of the Parc National de Marojejy during the 1996 and 2021 surveys, with information on their regional endemism, distributional status, and habitat use.

Key to presence/absence status: + = species recorded in zone in 1996 (Goodman *et al.*, 2000), \* = species recorded in zone in 2021 (herein), and - = species not recorded in zone in either 1996 or 2021.

Key to endemism: taxonomic endemism is indicated at family, genus, species, and subspecies level, or not endemic. Most species endemic at the subspecies level are Malagasy Region endemics.

Habitat: largely based on Wilmé (1996) with some modifications.

| Species                             | Name used in Goodman <i>et al.</i> (2000) | Endemism to Madagascar | Habitat           | Site 1 | Site 2 | Site 3 | Site 4 | Site 5 |
|-------------------------------------|---|------------------------|-------------------|--------|--------|--------|--------|--------|
| <i>Margaroperdix madagarensis</i>   | <i>Margaroperdix madagascariensis</i>     | Genus                  | Open areas        | -      | -      | -      | -      | +      |
| <i>Coturnix coturnix</i>            |   | Not endemic            | Open areas        | -      | -      | -      | -      | +      |
| <i>Nesoenas picturatus</i>          | <i>Streptopelia picturata</i>             | Subspecies             | Forest/open areas | +*     | +*     | *      | -      | -      |
| <i>Treron australis</i>             |   | Subspecies             | Forest            | +*     | *      | -      | -      | -      |
| <i>Alectroenas madagascariensis</i> |   | Species                | Forest            | +*     | +*     | +*     | *      | -      |
| <i>Mesitornis unicolor</i>          |   | Family                 | Forest            | -      | +      | *      | -      | -      |
| <i>Coua caerulea</i>                |   | Subfamily              | Forest            | +*     | +*     | +*     | +*     | +*     |
| <i>Coua reynaudii</i>               |   | Subfamily              | Forest            | +*     | +*     | +*     | *      | +*     |
| <i>Coua serriana</i>                |   | Subfamily              | Forest            | +*     | +*     | +      | -      | -      |
| <i>Centropus toulou</i>             |   | Subspecies             | Forest/open areas | +*     | +*     | +      | -      | *      |
| <i>Cuculus rochii</i>               |   | Species                | Forest            | +*     | +*     | +*     | +*     | +*     |
| <i>Gactornis enarratus</i>          |   | Genus                  | Forest            | -      | -      | *      | -      | -      |
| <i>Caprimulgus madagascariensis</i> |   | Subspecies             | Open areas        | -      | -      | -      | -      | +      |
| <i>Zoonavena grandidieri</i>        |   | Subspecies             | Forest            | +*     | +*     | +      | -      | +      |
| <i>Apus balstoni</i>                | <i>Apus barbatus</i>                      | Subspecies             | Open areas        | +*     | *      | +*     | +*     | +*     |
| <i>Apus melba</i>                   |   | Subspecies             | Open areas        | +*     | +      | +      | +      | +*     |
| <i>Cypsiurus gracilis</i>           | <i>Cypsiurus parvus</i>                   | Subspecies             | Open areas        | -      | -      | -      | -      | +      |
| <i>Mentocrex kiolooides</i>         | <i>Canirallus kiolooides</i>              | Genus                  | Forest            | +      | +*     | +      | +      | -      |
| <i>Sarothrura insularis</i>         |   | Species                | Open areas        | -      | *      | -      | -      | +*     |
| <i>Dryolimnas cuvieri</i>           |   | Subspecies             | Aquatic           | *      | *      | -      | -      | *      |
| <i>Lophotibis cristata</i>          |   | Genus                  | Forest            | +*     | +*     | *      | -      | -      |
| <i>Polyboroides radiatus</i>        |   | Species                | Forest/open areas | +*     | -      | -      | *      | -      |
| <i>Aviceda madagascariensis</i>     |   | Species                | Forest            | -      | *      | +      | +      | +      |
| <i>Accipiter francesiae</i>         | <i>Accipiter francesii</i>                | Subspecies             | Forest/open areas | +*     | *      | -      | -      | -      |
| <i>Accipiter henstii</i>            |   | Species                | Forest            | +      | -      | -      | +      | -      |
| <i>Accipiter madagascariensis</i>   |   | Species                | Forest            | *      | -      | *      | -      | -      |
| <i>Buteo brachypterus</i>           |   | Species                | Forest/open areas | +*     | +*     | +*     | +*     | +*     |
| <i>Tyto soumagnei</i>               |   | Species                | Forest            | -      | *      | -      | -      | -      |
| <i>Otus rutilus</i>                 |   | Subspecies             | Forest            | +*     | +*     | +*     | +*     | -      |
| <i>Athene supercilialis</i>         | <i>Ninox supercilialis</i>                | Species                | Forest/open areas | +*     | -      | +      | -      | -      |
| <i>Asio madagascariensis</i>        |   | Species                | Forest            | +*     | *      | +      | -      | -      |
| <i>Leptosomus discolor</i>          |   | Species                | Forest/open areas | +*     | +*     | +*     | -      | -      |
| <i>Corythornis madagascariensis</i> | <i>Ispidina madagascariensis</i>          | Species                | Forest            | +*     | +*     | *      | *      | -      |
| <i>Corythornis vintsioides</i>      | <i>Alcedo vintsioides</i>                 | Subspecies             | Aquatic           | +      | -      | -      | -      | -      |
| <i>Eurystomus glaucurus</i>         |   | Subspecies             | Forest/open areas | -      | -      | +      | -      | -      |
| <i>Brachypteracias leptosomus</i>   |   | Family                 | Forest            | +*     | +*     | +*     | +      | -      |
| <i>Geobiastes squamiger</i>         | <i>Brachypteracias squamiger</i>          | Family                 | Forest            | +*     | +      | -      | -      | -      |
| <i>Atelornis crossleyi</i>          |   | Family                 | Forest            | -      | -      | +*     | +*     | +      |
| <i>Atelornis pittoides</i>          |   | Family                 | Forest            | -      | *      | +*     | +      | -      |
| <i>Falco eleonora</i>               |   | Not endemic            | Open areas        | -      | -      | -      | -      | +*     |
| <i>Falco peregrinus</i>             |   | Subspecies             | Open areas        | +      | *      | -      | -      | *      |

| Species                               | Name used in Goodman <i>et al.</i> (2000) | Endemism to Madagascar | Habitat           | Site 1 | Site 2 | Site 3 | Site 4 | Site 5 |
|---------------------------------------|---|------------------------|-------------------|--------|--------|--------|--------|--------|
| <i>Coracopsis nigra</i>               |   | Subspecies             | Forest            | +      | *      | *      | *      | +      |
| <i>Coracopsis vasa</i>                |   | Subspecies             | Forest            | -      | +      | +      | +      | -      |
| <i>Philepitta castanea</i>            |   | Subfamily              | Forest            | +      | +      | +      | +      | -      |
| <i>Neodrepanis coruscans</i>          |   | Subfamily              | Forest            | +      | +      | +      | *      | -      |
| <i>Neodrepanis hypoxantha</i>         |   | Subfamily              | Forest            | -      | -      | +      | +      | -      |
| <i>Coracina cinerea</i>               |   | Subspecies             | Forest            | +      | +      | +      | +      | -      |
| <i>Newtonia amphichroa</i>            |   | Genus                  | Forest            | +      | +      | +      | +      | +      |
| <i>Newtonia brunneicauda</i>          |   | Genus                  | Forest            | +      | +      | +      | +      | +      |
| <i>Tylas eduardi</i>                  |   | Genus                  | Forest            | +      | +      | +      | +      | +      |
| <i>Calicalicus madagascariensis</i>   |   | Genus                  | Forest            | +      | +      | +      | +      | +      |
| <i>Leptopterus chabert</i>            |   | Genus                  | Forest            | +      | +      | *      | *      | +      |
| <i>Mystacornis crossleyi</i>          |   | Genus                  | Forest            | +      | +      | +      | +      | -      |
| <i>Cyanolanius madagascarinus</i>     |   | Subspecies             | Forest            | +      | *      | +      | *      | -      |
| <i>Vanga curvirostris</i>             |   | Genus                  | Forest            | +      | +      | +      | *      | *      |
| <i>Pseudobias wardi</i>               |   | Genus                  | Forest            | +      | +      | *      | +      | *      |
| <i>Schetba rufa</i>                   |   | Genus                  | Forest            | -      | *      | -      | -      | -      |
| <i>Euryceros prevostii</i>            |   | Genus                  | Forest            | +      | +      | +      | +      | -      |
| <i>Oriolia bernieri</i>               |   | Genus                  | Forest            | +      | *      | *      | -      | -      |
| <i>Artamella viridis</i>              | <i>Leptopterus viridis</i>                | Genus                  | Forest            | +      | +      | +      | +      | -      |
| <i>Dicrurus forficatus</i>            |   | Subspecies             | Forest/open areas | +      | +      | +      | *      | -      |
| <i>Terpsiphone mutata</i>             |   | Subspecies             | Forest            | +      | +      | +      | +      | -      |
| <i>Eremopterix hova</i>               | <i>Mirafra hova</i>                       | Species                | Open areas        | -      | -      | -      | -      | +      |
| <i>Neomixis striatigula</i>           |   | Genus                  | Forest            | +      | +      | +      | +      | -      |
| <i>Neomixis tenella</i>               |   | Genus                  | Forest/open areas | +      | +      | +      | -      | -      |
| <i>Neomixis viridis</i>               |   | Genus                  | Forest            | +      | +      | +      | +      | -      |
| <i>Nesillas typica</i>                |   | Subspecies             | Forest/open areas | +      | +      | +      | +      | +      |
| <i>Bradypterus brunneus</i>           | <i>Dromaeocercus brunneus</i>             | Genus                  | Forest            | -      | -      | +      | +      | +      |
| <i>Oxylabes madagascariensis</i>      |   | Family                 | Forest            | +      | +      | +      | +      | -      |
| <i>Bernieria madagascariensis</i>     |   | Family                 | Forest            | +      | +      | +      | *      | -      |
| <i>Cryptosylvicola randrianasoloi</i> |   | Family                 | Forest            | -      | -      | +      | +      | +      |
| <i>Hartertula flavoviridis</i>        |   | Family                 | Forest            | -      | -      | *      | -      | -      |
| <i>Xanthomixis cinereiceps</i>        | <i>Bernieria cinereiceps</i>              | Family                 | Forest            | -      | -      | +      | +      | *      |
| <i>Xanthomixis zosterops</i>          | <i>Bernieria zosterops</i>                | Family                 | Forest            | +      | +      | +      | *      | -      |
| <i>Crossleyia tenebrosa</i>           | <i>Bernieria tenebrosa</i>                | Family                 | Forest            | -      | +      | -      | -      | -      |
| <i>Crossleyia xanthophrys</i>         | <i>Bernieria xanthophrys</i>              | Family                 | Forest            | -      | -      | +      | +      | *      |
| <i>Randia pseudozosterops</i>         |   | Family                 | Forest            | +      | +      | +      | +      | -      |
| <i>Phedina borbonica</i>              |   | Subspecies             | Open areas        | +      | +      | *      | *      | +      |
| <i>Hypsipetes madagascariensis</i>    |   | Subspecies             | Forest/open areas | +      | +      | +      | +      | +      |
| <i>Zosterops maderaspatanus</i>       |   | Subspecies             | Forest/open areas | +      | +      | +      | +      | +      |
| <i>Hartlaubius auratus</i>            |   | Species                | Forest/open areas | +      | -      | -      | -      | -      |
| <i>Copsychus albospectularis</i>      |   | Species                | Forest/open areas | +      | +      | +      | *      | -      |
| <i>Monticola sharpei</i>              |   | Species                | Forest            | -      | *      | +      | +      | +      |
| <i>Saxicola torquatus</i>             | <i>Saxicola torquata</i>                  | Subspecies             | Open areas        | -      | -      | -      | +      | +      |
| <i>Cinnyris notatus</i>               | <i>Nectarinia notata</i>                  | Subspecies             | Forest            | +      | +      | +      | *      | *      |
| <i>Cinnyris sovimanga</i>             | <i>Nectarinia souimanga</i>               | Subspecies             | Forest/open areas | +      | +      | +      | +      | +      |
| <i>Nelicurvius nelicourvi</i>         | <i>Ploceus nelicourvi</i>                 | Species                | Forest            | +      | +      | +      | -      | -      |
| <i>Foudia madagascariensis</i>        |   | Species                | Open areas        | +      | +      | +      | -      | +      |
| <i>Foudia omissa</i>                  |   | Species                | Forest            | +      | +      | +      | *      | *      |
| <i>Lepidopygia nana</i>               | <i>Lonchura nana</i>                      | Genus                  | Open areas        | +      | -      | -      | -      | -      |
| <i>Motacilla flaviventris</i>         |   | Species                | Open areas        | +      | +      | -      | +      | -      |



**Table 2.** Details of ornithological surveys in each elevational zone within the Parc National de Marojejy during the inventories of 1996 and 2021.

| Elevational zone | Duration of visit (days) | Point counts | Species recorded | Forest species recorded (percentage) | Species restricted to the zone |
|------------------|--------------------------|--------------|------------------|--------------------------------------|--------------------------------|
| Site 1   1996    | 10                       | 19           | 64               | 59 (92.2)                            | 7                              |
| Site 1   2021    | 5                        | 15           | 57               | 53 (93.0)                            | 3                              |
| Site 2   1996    | 10                       | 22           | 53               | 51 (96.2)                            | 2                              |
| Site 2   2021    | 5                        | 15           | 60               | 55 (91.7)                            | 4                              |
| Site 3   1996    | 10                       | 22           | 57               | 55 (96.5)                            | 1                              |
| Site 3   2021    | 5                        | 15           | 55               | 53 (96.4)                            | 3                              |
| Site 4   1996    | 9                        | 16           | 40               | 37 (92.5)                            | 0                              |
| Site 4   2021    | 5                        | 15           | 47               | 43 (91.5)                            | 1                              |
| Site 5   1996    | 7                        | 11           | 32               | 22 (68.8)                            | 6                              |
| Site 5   2021    | 5                        | 15           | 29               | 22 (73.3)                            | 1                              |

*hypoxantha*), and the remaining species at both sites (*Atelornis crossleyi*). At Site 5, *Falco eleonora*, a migratory species that forages in open air space, was the only taxon during the 2021 inventory restricted to the upper portion of the massif.

#### Number of contacts and calculation of relative densities

Out of the 80 species found on massif during the 2021 inventory, 56 (70% of the total number of species) were identified during point counts, which encompassed 833 different bird contacts across the elevational transect. (The more detailed data for each site are presented in Appendix 1.) The four most abundant species were *Cinnyris sovimanga*, *Hypsipetes madagascariensis*, *Nesillas typica*, and *Zosterops maderaspatanus*. Across all sites, the number of contacts for these species varied from 46 to 221. For *C. sovimanga* more than 20 contacts were accrued at each site, whereas *H. madagascariensis*, the second most abundant species, had up to 20 and 22 contacts, at 450 m and 775 m, respectively. For *N. typica* and *Z. maderaspatanus*, the highest values were noted at Site 5 and Site 3, respectively. In contrast, more than 48% of recorded species were noted at most five times across the five sites, including eight species (14.3%) with a single contact (*Accipiter madagascariensis*, *A. francesiae*, *Buteo brachypterus*, *Neodrepanis hypoxantha*, *Leptopterus chabert*, *Cyanolanius madagascarinus*, *Euryceros prevostii*, and *Hartlaubius auratus*).

Table 3 shows density calculations based on the point count data. The average densities of bird species in the different elevational zones suggest that certain populations were not stable between the 1996 and 2021 point counts. The analyses indicate decreased densities for a considerable

number of local populations, such as *Cryptosylvicola randrianasoloi* and *Monticola sharpei*, while others increased densities, including *Coua caerulea* and *Cinnyris sovimanga* (Table 3). However, the overall statistical analyses indicate that the community as a whole ( $t = 0.40848$ ,  $df = 110.83$ ,  $P = 0.6837$ ), and most species appear to be stable between these two inventory periods. The estimated population size of three species, *Tylas eduardi* ( $t = 3.0149$ ,  $df = 6.29$ ,  $P = 0.0222$ ), *Euryceros prevostii* ( $t = 2.4697$ ,  $df = 5.71$ ,  $P = 0.050$ ), and *Artamella viridis* ( $t = 4.3638$ ,  $df = 7.53$ ,  $P = 0.003$ ) were significantly reduced.

#### Mist-netting captures of understory birds

Mist-netting during the 2021 transect resulted in the capture of 205 individuals belonging to 32 species: fewer individuals but four additional species than in 1996 (Table 4). Ten species captured in 2021 were not captured in 1996. Of those 10 species, only *Hartertula flavoviridis* was not recorded by any census method during the 1996 transect, and the species was only identified in 2021 based on mist-netting. This technique also allowed the detection of *Crossleyia xanthophrys* at Site 3 and *Xanthomixis cinereiceps* at Site 5, both species not detected by other census methods at these sites in 2021.

Among the 32 species netted in 2021, seven were notably abundant with 13 to 32 individuals captured per species. The four most frequent species include *Nesillas typica* with 32 individuals, *Cinnyris sovimanga* with 25 individuals, and *Philepitta castanea* and *Xanthomixis cinereiceps* with 16 individuals each. However, 10 species were only captured in 2021 on a single occasion at a given elevational zone (*Nesoenas picturatus*, *Centropus toulou*, *Athene superciliaris*, *Neodrepanis hypoxantha*, *Mystacornis crossleyi*, *Oriolia bernieri*,

**Table 3.** Density per hectare of bird species detected on point counts in the five inventoried sites in the Parc National de Marojejy between 1996 and 2021. *P* is the value of probability from t-test analysis, and this value when written in **bold** designates a statistically significant difference.

| Species                               | Density (ha) |        |        |        |        |        |        |        |        |        | <i>P</i>      |
|---------------------------------------|--------------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|---------------|
|                                       | 1996         |        |        |        |        | 2021   |        |        |        |        |               |
|                                       | Site 1       | Site 2 | Site 3 | Site 4 | Site 5 | Site 1 | Site 2 | Site 3 | Site 4 | Site 5 |               |
| <i>Nesoenas picturatus</i>            | 0.27         |        |        |        |        | 0.34   | 0.69   |        |        |        | 0.3497        |
| <i>Alectroenas madagascariensis</i>   |              | 0.23   |        |        |        | 0.69   |        |        |        |        | 0.5555        |
| <i>Coua caerulea</i>                  | 2.43         | 1.16   | 1.40   | 1.61   | 0.45   | 1.72   | 1.38   | 2.07   | 3.45   | 2.73   | 0.1181        |
| <i>Coua reynaudii</i>                 | 0.54         | 1.63   | 0.70   | 1.29   | 1.82   |        | 1.03   | 0.34   | 1.03   | 0.91   | 0.1422        |
| <i>Coua serriana</i>                  | 2.16         | 1.16   | 1.63   |        |        |        | 0.69   |        |        |        | 0.1227        |
| <i>Centropus toulou</i>               | 3.24         | 0.70   | 0.23   |        |        | 0.69   | 0.34   |        |        | 1.36   | 0.6143        |
| <i>Cuculus rochii</i>                 | 1.89         | 4.42   | 4.42   | 0.97   | 0.45   | 0.69   | 0.69   | 0.34   | 0.69   |        | 0.0818        |
| <i>Mentocrex kiolooides</i>           | 0.54         | 0.23   |        |        |        |        | 0.69   |        |        |        | 0.9292        |
| <i>Sarothrura insularis</i>           |              |        |        |        | 3.18   |        | 0.34   |        |        | 0.91   | 0.5862        |
| <i>Lophotibis cristata</i>            |              |        |        |        |        | 0.34   | 0.34   |        |        |        | 0.1778        |
| <i>Accipiter francesiae</i>           |              |        |        |        |        |        | 0.34   |        |        |        | 0.3739        |
| <i>Accipiter henstii</i>              |              |        |        | 0.32   |        |        |        |        |        |        | 0.3739        |
| <i>Accipiter madagascariensis</i>     |              |        |        |        |        |        |        | 0.34   |        |        | 0.3739        |
| <i>Buteo brachypterus</i>             |              |        |        |        |        |        |        | 0.34   |        |        | 0.3739        |
| <i>Otus rutilus</i>                   |              | 0.47   |        |        |        |        |        |        |        |        | 0.3739        |
| <i>Leptosomus discolor</i>            |              | 0.47   |        |        |        | 0.69   |        |        |        |        | 0.7997        |
| <i>Corythornis madagascariensis</i>   |              |        |        |        |        | 1.38   | 0.34   |        | 0.34   |        | 0.1797        |
| <i>Eurystomus glaucurus</i>           |              |        |        | 0.32   |        |        |        |        |        |        | 0.3739        |
| <i>Brachypteracias leptosomus</i>     | 0.81         | 0.47   | 0.23   | 0.32   |        |        | 0.34   | 0.34   |        |        | 0.1916        |
| <i>Atelornis crossleyi</i>            |              |        | 0.47   | 0.65   | 0.45   |        |        |        |        |        | 0.0773        |
| <i>Atelornis pittoides</i>            |              |        | 0.23   | 0.32   |        |        | 0.34   | 0.34   |        |        | 0.8161        |
| <i>Coracopsis nigra</i>               | 0.27         | 2.09   | 3.02   |        |        | 1.38   | 1.03   | 1.72   | 0.34   |        | 0.8038        |
| <i>Philepitta castanea</i>            | 0.27         | 0.70   | 1.63   |        |        | 0.69   | 0.69   | 0.69   |        |        | 0.7714        |
| <i>Neodrepanis coruscans</i>          | 1.35         | 1.63   | 1.40   |        |        |        |        | 0.69   |        |        | 0.1126        |
| <i>Neodrepanis hypoxantha</i>         |              |        | 4.88   | 0.97   |        |        |        |        | 0.34   |        | 0.3094        |
| <i>Coracina cinerea</i>               | 1.89         | 0.23   | 0.47   |        |        | 0.34   | 1.38   |        |        |        | 0.7058        |
| <i>Newtonia amphichroa</i>            | 0.54         | 0.47   | 2.79   | 3.23   | 3.64   | 0.69   | 2.41   | 2.41   | 4.48   | 0.91   | 0.9630        |
| <i>Newtonia brunneicauda</i>          | 0.27         | 3.72   | 3.26   | 5.48   | 0.91   | 1.72   | 2.41   | 1.72   | 1.38   |        | 0.2664        |
| <i>Tylas eduardi</i>                  | 0.81         | 2.09   | 3.95   | 2.26   | 2.27   | 0.34   |        | 1.03   | 1.38   |        | <b>0.0222</b> |
| <i>Calicalicus madagascariensis</i>   | 5.95         | 3.02   | 3.26   | 1.29   | 0.45   | 1.72   | 1.72   | 2.07   |        |        | 0.1609        |
| <i>Leptopterus chabert</i>            | 0.27         |        |        |        |        |        |        |        | 0.34   |        | 0.8761        |
| <i>Mystacornis crossleyi</i>          |              | 0.70   | 2.09   | 0.97   |        | 0.34   | 0.34   |        |        |        | 0.1873        |
| <i>Cyanolanius madagascarinus</i>     |              | 0.47   | 1.40   | 0.65   |        |        | 0.34   |        |        |        | 0.1691        |
| <i>Vanga curvirostris</i>             |              | 0.70   | 0.23   | 1.61   | 0.91   | 0.34   | 0.69   | 1.38   | 1.38   |        | 0.8674        |
| <i>Pseudobias wardi</i>               |              |        |        |        |        | 0.34   |        |        |        | 0.45   | 0.1833        |
| <i>Euryceros prevostii</i>            | 0.81         | 0.47   | 0.70   | 0.32   |        |        |        | 0.34   |        |        | <b>0.0505</b> |
| <i>Artamella viridis</i>              | 1.35         | 1.40   | 1.63   | 0.65   | 0.91   | 0.34   | 0.69   |        |        |        | <b>0.0028</b> |
| <i>Dicurus forficatus</i>             | 2.16         | 0.47   | 0.23   | 0.00   |        | 2.07   | 0.69   | 0.34   | 0.34   |        | 0.8367        |
| <i>Terpsiphone mutata</i>             | 4.05         | 1.86   | 1.86   | 0.32   |        | 0.69   | 1.72   | 1.72   |        |        | 0.3685        |
| <i>Neomixis striatigula</i>           | 3.51         | 2.56   | 0.70   | 4.52   |        | 3.10   | 2.76   | 2.76   | 2.07   |        | 0.9092        |
| <i>Neomixis tenella</i>               | 4.59         | 2.33   | 2.09   | 0.00   |        | 0.69   |        |        |        |        | 0.1236        |
| <i>Neomixis viridis</i>               | 3.51         | 1.86   | 1.40   | 0.65   |        | 1.72   | 0.34   |        |        |        | 0.1664        |
| <i>Nesillas typica</i>                |              |        | 7.67   | 5.81   | 13.64  | 0.69   |        | 2.76   | 4.48   | 17.27  | 0.9272        |
| <i>Bradypterus brunneus</i>           |              |        |        | 0.00   | 0.45   |        |        |        | 1.38   | 1.36   | 0.2496        |
| <i>Oxylabes madagascariensis</i>      | 0.27         | 1.40   | 0.70   | 1.29   |        | 2.76   | 2.76   | 0.34   |        |        | 0.5590        |
| <i>Bernieria madagascariensis</i>     | 1.89         | 1.40   | 1.40   |        |        | 1.03   | 4.48   | 2.07   |        |        | 0.5552        |
| <i>Cryptosylvicola randrianasoloi</i> |              |        | 2.79   | 5.81   | 6.36   |        |        | 0.34   | 0.34   | 3.64   | 0.2147        |
| <i>Xanthomixis cinereiceps</i>        |              |        |        |        |        |        |        |        | 1.03   |        | 0.3739        |
| <i>Xanthomixis zosterops</i>          | 1.89         | 1.16   |        | 1.94   |        | 3.45   | 4.14   | 0.69   |        |        | 0.5309        |
| <i>Crossleyia xanthophrys</i>         |              |        | 0.47   |        |        |        |        |        |        |        | 0.3739        |
| <i>Randia pseudozosterops</i>         | 2.16         | 1.40   | 0.47   | 2.26   |        | 1.72   | 1.72   | 1.38   | 2.41   |        | 0.7624        |
| <i>Hypsipetes madagascariensis</i>    | 5.14         | 3.26   | 5.35   | 6.77   | 2.73   | 6.90   | 7.59   | 4.14   | 4.83   | 7.27   | 0.1780        |
| <i>Zosterops maderaspatanus</i>       | 0.54         | 4.19   | 2.79   | 3.87   | 1.36   | 2.76   | 8.62   | 2.76   | 1.38   | 0.45   | 0.6999        |
| <i>Hartlaubius auratus</i>            |              |        |        |        |        | 0.34   |        |        |        |        | 0.3739        |
| <i>Copsychus albospecularis</i>       | 2.97         | 1.40   | 0.23   |        |        | 2.07   | 3.10   | 1.03   |        |        | 0.7108        |

**Table 3.** (suite)

| Species                        | Density (ha) |        |        |        |        |        |        |        |        |        | P |        |
|--------------------------------|--------------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|---|--------|
|                                | 1996         |        |        |        |        | 2021   |        |        |        |        |   |        |
|                                | Site 1       | Site 2 | Site 3 | Site 4 | Site 5 | Site 1 | Site 2 | Site 3 | Site 4 | Site 5 |   |        |
| <i>Monticola sharpei</i>       |              |        | 0.93   | 3.87   | 2.27   |        |        | 0.34   | 0.34   |        |   | 0.1602 |
| <i>Saxicola torquatus</i>      |              |        |        |        | 4.09   |        |        |        |        | 1.36   |   | 0.5550 |
| <i>Cinnyris notatus</i>        | 2.43         | 1.16   | 0.70   |        |        | 1.38   | 3.10   | 0.34   | 1.03   |        |   | 0.8148 |
| <i>Cinnyris sovimanga</i>      | 1.08         | 7.67   | 13.95  | 12.26  | 13.18  | 22.76  | 15.17  | 13.10  | 13.45  | 15.45  |   | 0.0680 |
| <i>Nelicurvius nelicourvi</i>  | 0.27         | 1.16   | 0.70   |        |        | 1.03   | 1.03   | 0.34   |        |        |   | 0.8714 |
| <i>Foudia madagascariensis</i> |              |        | 0.23   | 0.97   |        |        |        |        |        |        |   | 0.2705 |
| <i>Foudia omissa</i>           | 0.54         | 0.93   |        |        | 0.45   |        |        | 0.34   |        | 0.45   |   | 0.3040 |
| <i>Lepidopygia nana</i>        | 0.27         |        |        |        |        |        |        |        |        |        |   | 0.3739 |

**Table 4.** Results of understory bird netting in 1996 and 2021 by site along an elevational transect of the Parc National de Marojejy and based on 50 cumulative net-days at each site. Figures do not incorporate recaptures but includes an *Atelornis crossleyi* captured in a bat net.

| Species                                | Site 1     |            | Site 2     |            | Site 3     |            | Site 4     |            | Site 5     |            | Total      |            |
|--|------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|
|  | 1996       | 2021       | 1996       | 2021       | 1996       | 2021       | 1996       | 2021       | 1996       | 2021       | 1996       | 2021       |
| <i>Nesoenas picturatus</i>             |            |            |            | 1          |            |            |            |            |            |            |            | 1          |
| <i>Centropus toulou</i>                |            |            |            |            |            |            |            |            |            | 1          |            | 1          |
| <i>Accipiter francesiae</i>            | 1          |            |            |            |            |            |            |            |            |            |            | 1          |
| <i>Otus rutilus</i>                    |            |            | 2          | 2          | 1          | 1          |            |            |            |            |            | 3          |
| <i>Athene supercilii</i>               |            | 1          |            |            |            |            |            |            |            |            |            | 1          |
| <i>Corythornis madagascariensis</i>    | 2          | 1          | 4          | 1          |            |            |            | 1          |            |            |            | 6          |
| <i>Corythornis vintsioides</i>         | 1          |            |            |            |            |            |            |            |            |            |            | 1          |
| <i>Brachypteracias leptosomus</i>      |            |            |            |            | 1          |            |            |            |            |            |            | 1          |
| <i>Atelornis crossleyi</i>             |            |            |            |            |            |            |            | 1          |            |            |            |            |
| <i>Philepitta castanea</i>             | 3          | 1          | 16         | 3          | 11         | 7          | 2          | 5          |            |            |            | 32         |
| <i>Neodrepanis coruscans</i>           | 4          |            | 9          | 1          |            | 6          |            |            |            |            |            | 13         |
| <i>Neodrepanis hypoxantha</i>          |            |            |            |            | 1          |            | 1          | 1          |            |            |            | 11         |
| <i>Newtonia amphichroa</i>             |            |            | 2          |            | 7          | 8          | 5          | 4          |            | 1          |            | 14         |
| <i>Newtonia brunneicauda</i>           |            |            | 2          |            |            |            |            |            |            |            |            | 2          |
| <i>Tylas eduardi</i>                   |            |            |            | 1          |            |            |            | 1          |            |            |            | 2          |
| <i>Mystacornis crossleyi</i>           |            |            |            |            |            | 1          |            |            |            |            |            | 1          |
| <i>Vanga curvirostris</i>              |            |            | 3          |            |            |            |            |            |            |            |            | 3          |
| <i>Euryceros prevostii</i>             | 1          | 2          |            | 2          |            |            |            |            |            |            |            | 1          |
| <i>Oriolia bernieri</i>                |            |            |            | 1          |            |            |            |            |            |            |            | 1          |
| <i>Artamella viridis</i>               |            |            |            |            |            | 1          |            |            |            |            |            | 1          |
| <i>Terpsiphone mutata</i>              | 3          |            | 4          | 2          | 5          | 6          |            |            |            |            |            | 12         |
| <i>Nesillas typica</i>                 |            |            |            | 1          | 9          | 4          | 4          | 8          | 8          | 19         |            | 21         |
| <i>Oxylabes madagascariensis</i>       |            | 1          |            |            | 7          | 2          |            |            |            |            |            | 7          |
| <i>Bernieria madagascariensis</i>      |            |            | 4          | 8          |            | 1          |            |            |            |            |            | 4          |
| <i>Cryptosylvicola randrianasoloi</i>  |            |            |            |            |            |            |            |            | 2          | 1          |            | 2          |
| <i>Hartertula flavoviridis</i>         |            |            |            |            |            | 1          |            |            |            |            |            | 1          |
| <i>Xanthomixis cinereiceps</i>         |            |            |            |            | 7          | 5          | 7          | 1          |            | 1          |            | 14         |
| <i>Xanthomixis zosterops</i>           | 2          | 1          | 2          | 3          |            | 4          |            |            |            |            |            | 4          |
| <i>Crossleyia xanthophrys</i>          |            |            |            |            | 2          | 2          | 1          | 1          |            |            |            | 3          |
| <i>Hypsipetes madagascariensis</i>     |            |            | 2          |            | 1          | 6          |            |            |            | 8          |            | 3          |
| <i>Zosterops maderaspatanus</i>        | 6          |            | 2          |            | 2          |            | 1          |            | 2          |            |            | 13         |
| <i>Copsychus albospecularis</i>        | 1          | 4          | 1          | 5          |            | 4          |            | 1          |            |            |            | 11         |
| <i>Monticola sharpei</i>               |            |            |            |            | 3          |            | 2          | 2          |            |            |            | 5          |
| <i>Saxicola torquatus</i>              |            |            |            |            |            |            |            |            | 5          | 4          |            | 5          |
| <i>Cinnyris notatus</i>                |            |            |            |            |            |            |            | 1          |            |            |            | 1          |
| <i>Cinnyris sovimanga</i>              | 5          | 3          | 5          | 7          | 4          | 7          | 3          | 4          | 5          | 4          |            | 22         |
| <i>Nelicurvius nelicourvi</i>          | 1          | 1          | 1          | 1          | 1          |            |            |            |            |            |            | 3          |
| <i>Foudia madagascariensis</i>         |            |            |            |            |            |            |            |            | 7          |            |            | 7          |
| <i>Foudia omissa</i>                   | 4          |            | 3          |            | 1          | 1          |            | 2          |            | 4          |            | 8          |
| <b>Total number of individuals</b>     | <b>34</b>  | <b>15</b>  | <b>71</b>  | <b>38</b>  | <b>72</b>  | <b>68</b>  | <b>26</b>  | <b>41</b>  | <b>26</b>  | <b>43</b>  | <b>232</b> | <b>205</b> |
| <b>Total number of species</b>         | <b>13</b>  | <b>9</b>   | <b>16</b>  | <b>15</b>  | <b>16</b>  | <b>18</b>  | <b>9</b>   | <b>14*</b> | <b>6</b>   | <b>9</b>   | <b>28</b>  | <b>32</b>  |
| <b>Average number of birds/net-day</b> | <b>0.7</b> | <b>0.3</b> | <b>1.4</b> | <b>0.8</b> | <b>1.4</b> | <b>1.4</b> | <b>0.5</b> | <b>0.8</b> | <b>0.6</b> | <b>0.9</b> | <b>0.9</b> | <b>0.8</b> |



**Table 5.** Distribution by site of species recorded in 2021 in the Parc National de Marojejy and considered by the IUCN as Near Threatened or threatened (comprising Critically Endangered, Endangered, and Vulnerable).

Key to IUCN categories: NT = Near Threatened, V = Vulnerable, and EN = Endangered. Other definitions: \* = present at a given site; End Mad = endemic to Madagascar.

| Species                           | IUCN Status | Endemism | Habitat | Site 1   | Site 2   | Site 3   | Site 4   | Site 5   |
|-----------------------------------|-------------|----------|---------|----------|----------|----------|----------|----------|
| <i>Lophotibis cristata</i>        | NT          | End Mad  | Forest  | *        | *        | *        |          |          |
| <i>Accipiter madagascariensis</i> | NT          | End Mad  | Forest  | *        |          | *        |          |          |
| <i>Mesitornis unicolor</i>        | VU          | End Mad  | Forest  |          |          | *        |          |          |
| <i>Tyto soumagnei</i>             | VU          | End Mad  | Forest  |          | *        |          |          |          |
| <i>Brachypteracias leptosomus</i> | VU          | End Mad  | Forest  | *        | *        | *        |          |          |
| <i>Geobiastes squamiger</i>       | VU          | End Mad  | Forest  | *        |          |          |          |          |
| <i>Atelornis crossleyi</i>        | NT          | End Mad  | Forest  |          |          | *        | *        |          |
| <i>Neodrepanis hypoxantha</i>     | VU          | End Mad  | Forest  |          |          |          | *        |          |
| <i>Xanthomixis cinereiceps</i>    | NT          | End Mad  | Forest  |          |          | *        | *        | *        |
| <i>Hartertula flavoviridis</i>    | NT          | End Mad  | Forest  |          |          | *        |          |          |
| <i>Oriolia bernieri</i>           | EN          | End Mad  | Forest  |          | *        | *        |          |          |
| <i>Euryceros prevostii</i>        | EN          | End Mad  | Forest  | *        | *        | *        |          |          |
| <b>Number of species</b>          |             |          |         | <b>5</b> | <b>5</b> | <b>9</b> | <b>3</b> | <b>1</b> |

*Artamella viridis*, *Cryptosylvicola randrianasoloi*, *Hartertula flavoviridis*, and *Cinnyris notatus*).

The highest catch rate averaged over five consecutive days of mist-netting was at Site 3 with 1.4 individuals/net-day and the lowest being in Site 1 with 0.3 individuals/net-day; the rates at the other sites ranged between 0.8 and 0.9 individuals/net-day. Table 4 shows the capture results at the different sites in 1996 and 2021.

The results from comparative mist netting from 1996 and 2021 showed reduced capture rates in 2021 of eight species out of the 40 captured, including *Philepitta castanea*, *Neodrepanis coruscans*, *N. hypoxantha*, *Terpsiphone mutata*, *Oxylabes madagascariensis*, *Zosterops maderaspatanus*, *Monticola sharpei*, and *Foudia madagascariensis*. However, five species showed slight increases in 2021: *Euryceros prevostii*, *Nesillas typica*, *Bernieria madagascariensis*, *Xanthomixis zosterops*, *Hypsipetes madagascariensis*, and *Cinnyris sovimanga*. Based on these results, it appears that outside of the randomness of captures, the population size of a large portion of bird communities was fairly stable between the two inventories.

### Endemism

Of the 80 inventoried species in 2021 in the Parc National de Marojejy, 57 or 71.3% are endemic to Madagascar and another 18 or 22.5% are found only in the Malagasy Region. Of the 71 forest-dependent species encountered during the survey, 76.1% are endemic to the island. All five endemic families are present on the Marojejy Massif: Mesitornithidae, Brachypteraciidae, Leptosomidae, Philepittidae and

Bernieridae, as well as the two endemic subfamilies, Couinae and Vanginae.

### Species conservation status

In total, 85% of the species recorded in 2021, are classified as Least Concern (LC) based on a recent IUCN Red List (IUCN, 2023). The remaining 15% include five species listed as Near Threatened, five as Vulnerable (VU), and two as Endangered (EN); all of these species are forest dependent and endemic to Madagascar, and of the two EN species, it is concerning that one, *Euryceros prevostii*, showed significantly reduced population density. The distribution of these 12 threatened species by site are summarized in Table 5.

## Discussion

### Methodological considerations

On the basis of the three survey methods (general observation, capture of understory bird species with mist nets, and point counts) used during the 2021 inventory, the cumulative number of species recorded in each of the five elevational zones continued to increase slightly until the end of the sampling period (Figure 2); the exception being Site 4, where the sampling curve reached a plateau after the fourth day. Inference based on these results indicated that at Sites 1, 2, 3, and 5, a few species may have been missed. However, except at Site 5 in 1996, where the maximum species richness was attained after the third day, the cumulative number of registered species per site based on the three survey techniques

are similar to those presented by Goodman *et al.* (2000) for the 1996 survey.

### Composition and species diversity

By comparing the list of bird species recorded during the 1996 elevational survey of Marojejy (Goodman *et al.*, 2000) to that from 2021, six previously unrecorded species were added to those not known from the five surveyed sites (*Accipiter madagascariensis*, *Dryolimnas cuvieri*, *Tyto soumagnei*, *Gactornis enarratus*, *Hartertula flavoviridis*, and *Schetba rufa*). With these taxa, the species richness found in these two surveys along the eastern altitudinal gradient of the Marojejy Massif reaches 91 species.

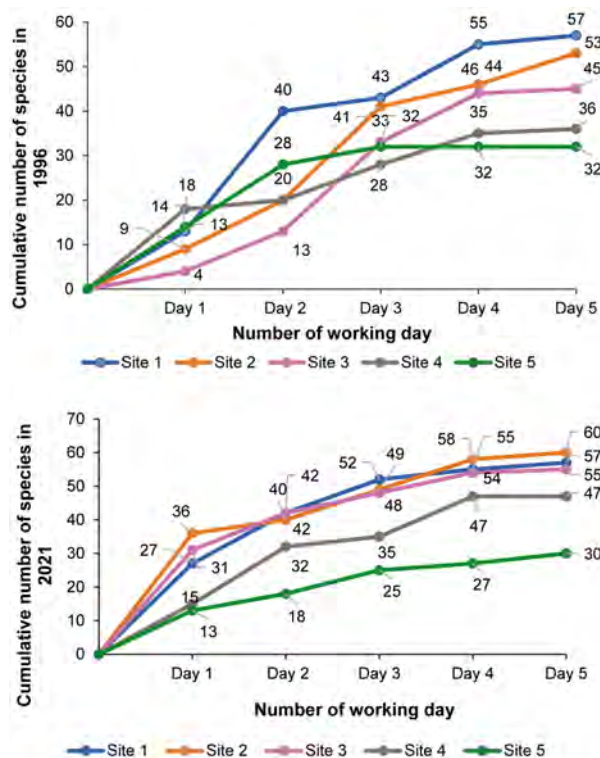
Conversely, 12 species were previously observed on the Marojejy Massif in 1996 (Goodman *et al.*, 2000), but were not found in 2021 (Table 1). These include three forest species (*Accipiter henstii*, *Coracopsis vasa*, and *Crossleyia tenebrosa*), one of aquatic (*Corythornis vintsioides*) and eight of open habitats (*Margaroperdix madagarensis*, *Coturnix coturnix*, *Caprimulgus madagascariensis*, *Cypsiurus gracilis*, *Eurystomus glaucurus*, *Eremopterix hova*, *Neomixis tenella* [as well as forest], and *Lepidopygia*

*nana*). Several different explanations can be suggested to explain their absence during the 2021 inventory. First, the population size of some species would be small, making the chance of their detection reduced. Secondly, the daily weather conditions, which greatly influence the rate of activity of the birds, may have been different between the survey periods. Thirdly, the gradual regeneration of degraded forest habitats, specifically at Site 1, over the intervening 25 years may have resulted in less favorable habitat for open area species as compared to the situation in 1996. Fourthly, the differences could be associated with general patterns of climate change that have resulted in changes in local meteorological conditions that presumably vary across the altitudinal gradient of the eastern slopes of the massif, including shifts in rainfall patterns and the length of the dry season that would presumably impact major food resources, leading to their absence in the inventoried areas.

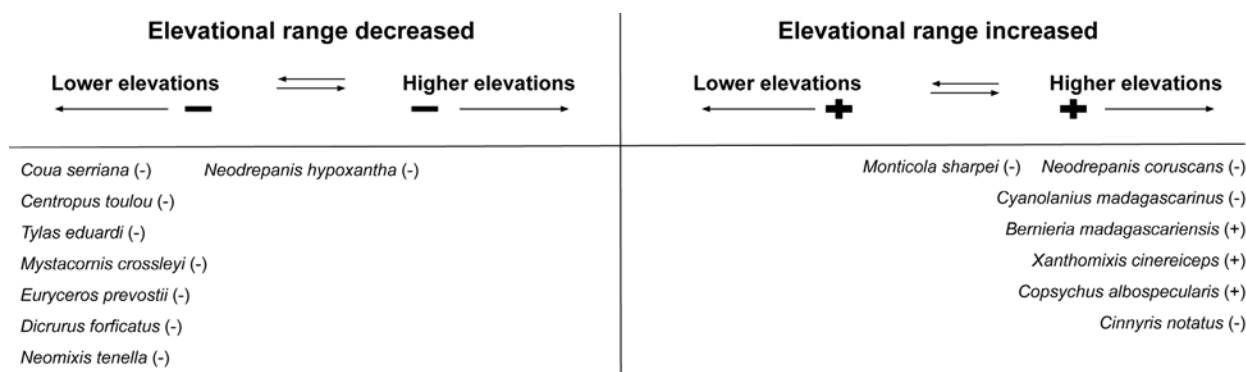
A review of birds known from Marojejy, other than those mentioned in Goodman *et al.* (2000), indicates that 13 additional species have been recorded from the protected area. However, due to the lack of precision as to the localities that many of these different species were observed, several may have been recorded in areas of the park outside the Mandena-summit trail or occurred in particular habitats that are now rare or not present along this trail; these species are not included in the list of birds along the elevational transect based on the 1996 and 2021 field surveys.

The bird community occurring on the Marojejy Massif is largely made up of forest-dependent species. This is to be expected, as the Malagasy terrestrial avifauna is characterized by a large proportion of forest species (Wilmé, 1996; Safford & Hawkins, 2013) and the 1996 and 2021 ornithological inventories took place mainly within the forest. The presence of a certain open area species in the forest environment would normally be an indicator of the state of degradation of a forest environment (Safford & Hawkins, 2013). However, in certain cases the occurrence of such species at Marojejy has to do with particular microhabitats, such as *Motacilla flaviventris* along river margins and other taxa occurring in naturally open habitats such as in the summital area in montane grasslands (see below).

The avifauna of the Marojejy Massif is also characterized by the presence of specialist species outside their typical altitudinal limits. These are the cases of *Neodrepanis coruscans*, normally restricted to the middle and upper portions of medium altitude



**Figure 2.** Cumulative curves of bird species recorded within each elevational zone in the Parc National de Marojejy during the 1996 and 2021 surveys as a function of number working days and the combined data from the three survey techniques. Data from 1996 extracted from Goodman *et al.* (2000).



**Figure 3.** Based on point count and mist-netting data (minimum N > 10 per species), several bird species showed shifts between 1996 and 2021 in their elevational distributions in the Parc National de Marojejy and these are presented in the figure. Elevational range increase refers to the widening of the interval between the minimal and maximal altitudinal distribution of a given species, while decrease refers to the reduction of the interval of a given species. This widening or shrinking is further categorized based on whether the shift occurred in an uphill or downhill direction and tendencies in these different parameters.

moist evergreen forest (Site 4) and *Bradypterus brunneus* in a variety of vegetation types. The highly rugged terrain, with very steep slopes and a significant altitudinal difference with a very short geographical distance, probably allows the movement of species between the different types of forests.

### Dynamics of the Parc National de Marojejy bird community: comparisons between 1996 and 2021

#### Change of species composition

Several factors conspire to make comparisons of the bird community between the 1996 and 2021 studies difficult. These include the complex structure of the moist evergreen forests of Marojejy, varying meteorological patterns, and chance contact with species during a rapid inventory, particularly those that are not locally common, and the presence or absence of a given taxon, some of which were only inventoried in 1996 and others only in 2021. However, the absence of species in 2021 that were only recorded in 1996 above forest line at Site 5, including *Margaroperdix madagarensis*, *Coturnix coturnix*, *Caprimulgus madagascariensis*, and *Eremopterix hova*, are difficult to explain, but might be aligned with changes in climatic conditions and associated habitat modification, resulting in the reduction of local populations of these species and not being observed or their local extirpation.

#### Change in abundance

Comparison of densities based on point count surveys conducted in parallel manners and during the same calendar period in 1996 and 2015 on the eastern slopes of the Parc National de Marojejy,

indicate that in general, the population levels making up the local bird community appear to be stable over the past 25 years. Species-level analyses noted variation in bird species densities in each elevational zone, but no statistically significant change occurred except for the few cases discussed below. As most of the species concerned are forest dependent (Safford & Hawkins, 2013; Safford *et al.*, 2022) and the surveys were conducted along the main tourist trail, local human pressures are low in the Manantenina River watershed (Tahinarivony, 2023b, herein). Bird community stability was generally maintained in the surveyed area. This stability may possibly be explained by the resilience of most species in the face of changing ecological conditions associated with the effects of natural cataclysms, climate change, and broader human pressures within the park. Cyclones of varying intensity have passed through the northern region of Madagascar (the most violent being cyclone Hudah in 2000 and cyclone Gafilo in 2004), which presumably impacted the local ecosystem. Also, between 1984 and 2014 the maximum temperature in the park increased by 1.1°C and there has been some forest loss in the park (Goodman *et al.*, 2018a). Although based on the analysis there is apparent stability, the decrease in the density of many species over the course of 25 years, even relatively small, in a portion of the park with low human pressures, might signal a decline in populations for certain species (e.g. *Neodrepanis hypoxantha*, *Mystacornis crossleyi*, *Cryptosylvicola randrianasoloi*, and *Monticola sharpei*). Strengthening conservation actions, especially in areas subject to anthropogenic pressures, is therefore crucial for maintaining the ecological integrity of the protected area.



Species that showed changes in their density between 1996 and 2021 include *Tylas eduardi*, *Euryceros prevostii*, and *Artamella viridis* (Table 3) and these taxa, all belonging to the endemic Malagasy subfamily Vanginae, showed a significant decrease. As these taxa are easily detectable, either by observations or vocalizations, the differences between the estimated densities between the 1996 and the 2021 surveys, both conducted during the same portion of the calendar year, would not be due to sampling errors. We assume that during the interim 25 years between the inventories some environmental change took place at the study sites and resulted in the reduced densities of these three Vangidae. For the cases of *T. eduardi* and *A. viridis*, the situation may not be too serious as these two species are well represented in the moist evergreen and dry forests, as well as spiny tickets of the island (Goodman & Raherilalao, 2013). In contrast, the conservation status of *Euryceros prevostii* is considered Vulnerable (IUCN, 2023), and according to Andrimasimanana and Cameron (2023), it is considered to be among the most vulnerable species to climate change superimposed on other threats that negatively influences some forest-dependent species, including *E. prevostii*, drastically in the future. Among the future impacts of these threats is the progressive reduction of the distributional range of this species, largely restricted in the northern part of the island due to the loss of ecologically favorable forest habitat.

### Change in elevational distribution

Several species that in 2021 showed a reduced elevational distribution than in 1996, also shifted to lower portions of the massif. In contrast, species that had a broader elevational range in 2021, as compared to 1996, mostly shifted towards higher elevations (Table 1 and Figure 3). This phenomenon may be affected by changes in climate, especially for insectivores with specialized feeding or species with low tolerance to abrupt environmental changes such as for Vangidae species.

Among the species which had a decrease in elevational range, all were detected via point counts, general observation, and mist-netting captures on fewer occasions in 2021 than in 1996 (*Coua serriana*, *Neodrepanis hypoxantha*, *Tylas eduardi*, *Mystacornis crossleyi*, *Euryceros prevostii*, *Dicrurus forficatus*, and *Neomixis tenella*). All species that were detected via the same techniques more often in 2021 than in 1996 also shifted in elevational range to higher portions

of the massif (*Cyanolanius madagascarinus*, *Oriolia bernieri*, *Bernieria madagascariensis*, *Xanthomixis cinereiceps*, and *Copsychus albospectularis*) (Table 1).

In summary, based on the results presented herein, changes due to several factors, such as climate change and anthropogenic pressures, have been observed for a considerable number of bird species; in some cases, the differences are minor and for some others more significant. However, it is difficult to precisely measure the level of importance of these changes over the course of 25 years, in part associated with differences in parameters such as observer abilities, number of point counts, and perhaps some stochastic aspects. As this study is among the first on Madagascar to examine population tendencies of a large and notably mobile bird community in a complex forest ecosystem, other exercises on the massif, as well as other sites, are needed.

### Species accounts

#### **Birds of prey (*Accipiter madagascariensis*, *A. henstii*, *Athene supercilialis*, and *Asio madagascariensis*)**

*Accipiter madagascariensis* was not detected on the 1996 transect but was recorded twice in 2021 (Sites 1 and 3). *Accipiter henstii* was recorded in 1996 at Site 1 and Site 4 but was not detected during the 2021 transect. *Athene supercilialis* was found at Sites 1 and 3 in 1996 and only detected at Site 1 in 2021. *Asio madagascariensis* was detected at Sites 1 and 3 in 1996 and at Sites 1 and 2 in 2021. However, these apparent changes in elevational distribution ranges between the two transects, and reduced number of records in 2021 may be biologically insignificant due to the small population size of each species.

#### **Brachypteraciidae (*Brachypteracias leptosomus*, *Geobiates squamiger*, *Atelornis pittoides*, and *A. crossleyi*)**

All four Brachypteraciidae species showed similar patterns in elevational range distribution changes. *Brachypteracias leptosomus*, *Geobiates squamiger*, and *Atelornis crossleyi* demonstrated a decrease in elevational range between 1996 and 2021 towards lower elevations. *Atelornis pittoides* shifted towards lower elevations as it was detected at Sites 2 and 3 in 2021 as opposed to Sites 3 and 4 in 1996.

### ***Coracopsis vasa* and *C. nigra***

*Coracopsis vasa* was detected at sites 2, 3, and 4 during the 1996 transect but was undetected during the 2021 transect. Goodman *et al.* (2000) combined *C. vasa* and *C. nigra* to *Coracopsis* spp. because of “difficulties in distinguishing [them] in the field” and states that “[t]he vast majority of our records concern *C. nigra*” and records *Coracopsis* spp. at all sites. Due to the close resemblance of these two species, combined with their detection possible only via sight and sound and mostly in the forest canopy, there is the possibility of identification errors during the 2021 transect of resulting in the lack of detection of *C. vasa*; but the two species exist on the massif and dominated by *C. nigra*.

### ***Crossleyia xanthophrys* and *Xanthomixis cinereiceps***

*Crossleyia xanthophrys* and *Xanthomixis cinereiceps* showed a similar pattern of increasing their elevational range distribution between 1996 and 2021. Insectivorous species densities at lower elevations may be broadly impacted by climatic factors. However, as *C. xanthophrys* and *X. cinereiceps* are high mountain specialists (Safford & Hawkins, 2013) it is normal that the contact frequency with these species was higher in the mountain mossy forest than at lower altitude forest, where these birds were rare or absent.

## **Conclusion**

Our study in the latter portion of 2021 of the bird community at five sites along an elevational gradient (450 to 1875 m) of the Parc National de Marojejy identified a total of 80 species, 71.3% endemic to Madagascar including most of the globally threatened species that could be expected in this part of Madagascar, further confirming the importance of this protected area for bird conservation. The 2021 inventory followed in considerable detail the field techniques and dates of an earlier transect conducted in 1996. The combined data obtained during the 1996 and 2021 transects indicate that at least 91 species of birds occur on the eastern slopes of the Marojejy Massif; 11 species were recorded in 1996 and not in 2021. The various explorations at the site help to refine details on the park’s bird community, most of which is forest dependent and includes taxa restricted to the northern part of the island and several globally threatened species.

The analysis of bird population trends along the eastern slopes of the Parc National de Marojejy between 1996 and 2021 indicate that four species (*Margaroperdix madagarensis*, *Coturnix coturnix*, *Caprimulgus madagascariensis*, and *Eremopterix hova*) found during the first survey in the montane ericoid thickets and montane grassland of the summit zone were not found during the 2021 exploration. The latter two species are conspicuous and presumably they no longer occur or in very low densities in the upper reaches of the massif. As a working hypothesis and awaiting the needed data for proper testing, the ecological conditions in the habitat above the forest line, particularly with the almost permanent presence of fog, which increases humidity and the lower temperature, differ from the habitats generally frequented by these species and whatever the driving factors are, they seem to have become rare or disappeared from this zone.

For dependent forest species, the majority showed no statistically significant changes in population density over the 25 year interim period but there was a general trend of reduced density. However, three taxa (*Tylas eduardi*, *Euryceros prevostii*, and *Artamella viridis*) showed decreasing population trends. These species appear more sensitive to changes in environmental conditions, most likely associated with changing ecological conditions perhaps associated with climate change, which has been documented to occur on the massif (Goodman *et al.*, 2018a). It is particularly concerning that one of these species, *E. prevostii*, is considered globally Endangered based on ongoing and rapid forest habitat clearance in its limited range, with climate change also projected to severely affect it. We suggest that anthropogenic habitat degradation cannot explain these changes as the transect zones are along the main tourist trail and not subject to different forms of exploitation. To our knowledge, this is the first published study of long-term population trends of birds occurring in moist evergreen forests of Madagascar. Given the number of quantitative surveys conducted on the island some decades ago, this is a research theme that should to be carried out at other sites to better understand the results of this current study and which would have important implications in terms of conservation of the Malagasy avifauna.

## **Acknowledgements**

This project was generously funded by Korea International Cooperation Agency (KOICA) through

UNESCO to whom we are sincerely grateful. We warmly thank Madagascar National Parks and the Ministère de l'Environnement et du Développement Durable who kindly issued the research permit (N°. 357/21/MEDD/SG/DGGE/DAPRNE/SCBE.Re of 31 August 2021) to enable us to carry out the biological evaluation of the Parc National de Marojejy. We are grateful to Jacques Tahinarivony for his help with the statistical analyses. Our heartfelt thanks go to all the porters, guides, and local assistants who were kind enough to share their know-how with us and who actively participated in the realization of this work. We thank Frank Hawkins and Roger Safford for their helpful comments on a previous version of this manuscript.

## References

- Alström, P., Fregin, S., Norman, J. A., Ericson, P. G. P., Christidis, L. & Olsson, U. 2011.** Multilocus analysis of a taxonomically densely sampled dataset reveal extensive non-monophyly in the avian family Locustellidae. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 58: 513-526.
- Alström, P., Barnes, K. N., Olsson, U., Barker, F. K., Bloomer, P., Khan, A. A., Qureshi, M. A., Guillaumet, A., Crochet, P.-A. & Ryan, P. G. 2013.** Multilocus phylogeny of the avian family Alaudidae (larks) reveals complex morphological evolution, non-monophyletic genera and hidden species diversity. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 69: 1043-1056.
- Andriamasimanana, R. H. & Cameron, A. 2013.** Predicting the impacts of climate change on the distribution of threatened forest-restricted birds in Madagascar. *Ecology and Evolution*, 3 (4): 763-769.
- Benson, C. W., Colebrook-Robjent, J. F. R. & Williams, A. 1976.** Contribution à l'ornithologie de Madagascar. *L'Oiseau et la Revue Française d'Ornithologie*, 46: 103-134, 209-242, 367-386.
- Benson, C. W., Colebrook-Robjent, J. F. R. & Williams, A. 1977.** Contribution à l'ornithologie de Madagascar. *L'Oiseau et la Revue Française d'Ornithologie*, 47: 41-64, 168-191.
- Bibby, C. J., Burgess, N. D., Hill, D. A. & Mustoe, S. H. 2000.** *Bird census techniques*, 2nd edition. Academic Press, London.
- Bourque, A. 2000.** Les changements climatiques et leurs impacts. *Vertigo*, 1 (2): 4042.
- Cibois, A., Silka, B., Schulenberg, T. S. & Pasquet, E. 2001.** An endemic radiation of Malagasy songbirds revealed by mitochondrial DNA sequence data. *Evolution*, 55: 1198-1206.
- De Silva, T. N., Peterson, A. T., Bates, J. M., Fernando, S. W. & Girard, M. G. 2017.** Phylogenetic relationships of weaverbirds (Aves: Ploceidae): A first robust phylogeny based on mitochondrial and nuclear markers. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 109: 21-32.
- Evans, M. I., Duckworth, J. W., Hawkins, A. F. A., Safford, R. J., Sheldon, B. C. & Wilkinson, R. J. 1992.** Key bird species of Marojejy Strict Nature Reserve, Madagascar. *Bird Conservation International*, 2: 201-220.
- Fuchs, J., Lemoine, D., Parra, J. L., Pons, J.-M., Raherilalao, M. J., Prys-Jones, R., Thébaud, C., Warren, B. H. & Goodman, S. M. 2016.** Long-distance dispersal and inter-island colonization across the western Malagasy Region explain diversification in brush-warblers (Passeriformes: *Nesillas*). *Biological Journal of the Linnean Society*, 119: 873-889.
- García-R, J. C., Gibb, G. C. & Trewick, S. A. 2014.** Deep global evolutionary radiation in birds: Diversification and trait evolution in the cosmopolitan bird family Rallidae. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 81: 96-108.
- Gardner, C. 2022.** The impact of habitat change on Madagascar's birds. In *The new natural history of Madagascar*, ed. S. M. Goodman, pp. 1603-1608. Princeton University Press, Princeton.
- 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.). 1998.** A floral and faunal inventory of the Réserve Spéciale d'Anjanaharibe-Sud, Madagascar: With reference to elevational variation. *Fieldiana: Zoology*, new series, 90: 1-246.
- 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. & Jungers, W. L. 2014.** *Extinct Madagascar: Picturing the island's past*. The University Press of Chicago, Chicago.
- Goodman, S. M. & Raherilalao, M. J. 2013.** Oiseaux ou Classe des Aves. Dans *Atlas d'une sélection de vertébrés terrestres de Madagascar / Atlas of selected land vertebrates of Madagascar*, eds. S. M. Goodman & M. J. Raherilalao, pp. 63-168. Association Vahatra, Antananarivo.
- Goodman, S. M., Langrand, O. & Whitney, B. M. 1996.** A new genus and species of passerine from the eastern rainforest of Madagascar. *Ibis*, 136: 153-159.
- Goodman, S. M., Hawkins, A. F. A. & Domergue, C. A. 1997.** A new species of vanga (Vangidae: *Calicalicus*) from southwestern Madagascar. *Bulletin of the British Ornithologists' Club*, 117: 4-10.
- Goodman, S. M., Hawkins, A. F. A. & Razafimahaimodison, J.-C. 2000.** Birds of the Parc National de Marojejy, Madagascar: With reference to elevational variation. In *A floral and faunal inventory of the Parc National de Marojejy, Madagascar: With reference to elevation variation*, ed. S. M. Goodman. *Fieldiana: Zoology*, new series, 97: 175-200.



- Goodman, S. M., Raherilalao, M. J. & Block, N. 2011.** Patterns of morphological and genetic variation in the *Mentocrex kiolooides* complex (Aves: Gruiformes: Rallidae) from Madagascar, with the description of a new species. *Zootaxa*, 2776: 49-60.
- Goodman, S. M., Raherilalao, M. J. & Wohlhauser, S. (eds.). 2018a.** *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., Raherilalao, M. J., Raselimanana, A. P. & Soarimalala, V. 2018b.** Progrès réalisés au cours des 30 dernières années sur les vertébrés terrestres présents dans les aires protégées. / Advances over the past 30 years on the land vertebrates occurring in the terrestrial protected areas of Madagascar. Dans *Les aires protégées terrestres de Madagascar : Leur histoire, description et biote / The terrestrial protected areas of Madagascar: Their history, description and biota*, pp. 1679-1692. 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.
- Griveaud, P. 1960.** Une mission entomologique au Marojejy. *Naturaliste Malgache*, 12: 43-55.
- Hawkins, A. F. A. & Goodman, S. M. 1999.** Bird community variation with elevation and habitat in Parcels 1 and 2 of the Réserve Naturelle Intégrale d'Andohahela, Madagascar. In A floral and faunal inventory of the Réserve Naturelle Intégrale d'Andohahela, Madagascar: With reference to elevational variation, ed. S. M. Goodman. *Fieldiana, Zoology*, new series, 94: 175-186.
- Hawkins, A. F. A., Thiollay, J.-M. & Goodman, S. M. 1998.** The birds 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 elevation variation, ed. S. M. Goodman. *Fieldiana: Zoology*, new series, 90: 93-127.
- Hawkins, A. F. A., Safford, R. J. & Skerrett, A. 2015.** *Birds of Madagascar and the Indian Ocean islands*. Christopher Helm, London.
- Hending, D., Holderied, M., McCabe, G. & Cotton, S. 2021.** Effects of future climate change on the forests of Madagascar. *Ecosphere*, 13 (4): e4017.
- Humbert, H. 1955.** Une merveille de la nature à Madagascar. Première exploration botanique du Massif du Marojejy et de ses satellites. *Mémoires de l'Institut Scientifique de Madagascar*, Série B, Biologie Végétale, 6: 1-272.
- IUCN. 2023.** The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2022-2. <https://www.iucnredlist.org>.
- Johansson, U. S., Bowie, R. C. K., Hackett, S. J. & Schulenberg, T. S. 2008.** The phylogenetic affinities of Crossley's babbler (*Mystacornis crossleyi*): Adding a new niche to the vanga radiation of Madagascar. *Biology Letters*, 4: 677-680.
- Jönsson, K. A., Fabre, P.-H., Fritz, S. A., Etienne, R. S., Ricklefs, R. E., Jørgensen, T. B., Fjeldså, J., Rahbek, C., Ericson, P. G. P., Woog, F., Pasquet, E. & Irestedt, M. 2012.** Ecological and evolutionary determinants for the adaptive radiation of the Madagascar vangas. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 109: 6620-6625.
- Jury, M. R. 2022.** The climate of Madagascar. In *The new natural history of Madagascar*, ed. S. M. Goodman, pp. 91-99. Princeton University Press, Princeton.
- Kirchman, J. J., Hackett, S. J., Goodman, S. M. & Bates, J. M. 2001.** Phylogeny and systematics of the ground rollers (Brachypteraciidae) of Madagascar. *Auk*, 118: 849-863.
- Langrand, O. 1990.** *Guide to the birds of Madagascar*. Yale University Press, New Haven.
- Langrand, O. 1995.** *Guide des oiseaux de Madagascar*. Delachaux et Niestlé, Lausanne.
- Langrand, O. & Wilmé, L. 1997.** Effects of forest fragmentation on extinction patterns of the endemic avifauna on the Central High Plateau of Madagascar. In *Natural change and human impact in Madagascar*, eds. S. M. Goodman & B. D. Patterson, pp. 280-305. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C.
- Marks, B. D. & Willard, D. E. 2005.** Phylogenetic relationship of the Malagasy Pigmy Kingfisher (*Ispidina madagascariensis*). *Auk*, 122: 1271-1280.
- Morris, P. & Hawkins, F. 1998.** *Birds of Madagascar: A photographic guide*. Yale University Press, New Haven.
- Nakamura, M., Yamagishi, S. & Olamiya, T. 2001a.** Breeding biology of the Sickie-billed Vanga *Falcula palliata*, which is endemic to Madagascar. In *Ecological radiation of Madagascar endemic vertebrates with special reference to coevolution between birds and reptiles*, eds. S. Yamagishi & A. Mori, pp. 48-52. Kyoto University, Kyoto.
- Nakamura, M., Yamagishi, S. & Nishiumi, I. 2001b.** Cooperative breeding of the White-headed Vanga *Leptopterus viridis*, an endemic species in Madagascar. *Journal of the Yamashina Institute for Ornithology*, 33: 1-14.
- Nakamura, M., Okamiya, T., Hasegawa, M. & Hasegawa, M. 2009a.** Cooperative breeding in the endemic Madagascar Chabert's Vanga *Leptopterus chaberti*. *Ornithological Science*, 8: 23-27.
- Nakamura, M., Tateno, M. & Rakotomanana, H. 2009b.** Breeding ecology of the Tylas Vanga *Tylas eduardi* in southeastern Madagascar. *Ornithological Science*, 8: 15-22.
- Nicoll, M. E. & Langrand, O. 1989.** *Madagascar: Revue de la conservation et des aires protégées*. World Wide Fund for Nature, Gland.

- Payne, R. B. & Sorenson, M. D. 2003. Museum collections as sources of genetic data. *Bonner zoologische Beiträge*, 51: 97-104.
- Rabarisoa, R., Rakotonomenjanahary, O. & Ramanampamonjy, J. 2006. Waterbirds of Baie de Baly, Madagascar. In *Waterbirds around the world*, eds. G. C. Boere, C. A. Galbraith & D. A. Stroud, pp. 374-375. The Stationery Office, Edinburgh.
- Rabarisoa, R., Ramanampamonjy, J., Razafindrajao, F., Rene de Roland, L.-A., Jeanne, F., Bacar, O., Laubin, A. & Bignon, F. 2020. Status assessment and population trends of the Madagascar Pond-Heron (*Ardeola idae*) from 1993-2016. *Waterbirds*, 43: 45-54.
- Raherilalao, M. J. & Goodman, S. M. 2003. Diversité de la faune avienne des massifs d'Anjanaharibe-Sud, du Marojejy et de la Forêt de Betaolana, et importance du couloir forestier dans la conservation des oiseaux forestiers. 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: 203-230.
- Raherilalao, M. J. & Wilmé, L. 2008. L'avifaune des forêts sèches malgaches. Dans Les forêts sèches de Madagascar, eds. S. M. Goodman & L. Wilmé. *Malagasy Nature*, 1: 76-105.
- Raherilalao, M. J., Gautier, F. & Goodman, S. M. 2002. Les oiseaux de la Réserve Spéciale de Manongarivo, Madagascar. Dans Inventaire floristique et faunistique de la Réserve Spéciale de Manongarivo, Madagascar, eds. L. Gautier & S. M. Goodman. *Boissiera*, 59: 359-381.
- Raherilalao, M. J., Raselimanana, A. P., Soarimalala, V. & Goodman, S. M. 2016. Evaluation biologique et écologique de la flore et de la faune du Parc National de Marojejy, Madagascar. Rapport non publié. Association Vahatra, Antananarivo.
- Rakotondrafara, M. L., Randriamarolaza, L. Y. A., Rasolonjatovo, H., Rakotomalala, C. L. & Razanakiniana, F. S. 2018. Evolution des paramètres climatiques à Madagascar. Dans *Les aires protégées terrestres de Madagascar : Leur histoire, description et biote / The terrestrial protected areas of Madagascar: Their history, description and biota*, pp. 199-206. Association Vahatra, Antananarivo.
- Rand, A. L. 1932. Mission Franco-Anglo-Américaine à Madagascar : Notes de voyage. *L'Oiseau et la Revue Française d'Ornithologie*, nouvelle série, 2: 227-282.
- Rand, A. L. 1936. The distribution and habits of Madagascar birds: Summary of the field notes of the Mission Zoologique Franco-Anglo-Américaine à Madagascar. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 72: 153-499.
- Reddy, S., Driskell, A. C., Rabosky, D. L., Hackett, S. J. & Schulenberg, T. S. 2012. Diversification and the adaptive radiation of the vangas of Madagascar. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279: 2062-2071.
- Rene de Roland, L. & Thorstrom, R. 2022. Accipitriformes and Falconiformes: Hawks, eagles, kites, and falcons. In *The new natural history of Madagascar*, ed. S. M. Goodman, pp. 1668-1679. Princeton University Press, Princeton.
- Safford, R. J. & Duckworth, J. W. (eds.) 1990. *A wildlife survey of Marojejy Reserve, Madagascar*. ICBP Study Report No. 40. International Council for Bird Preservation, Cambridge, United Kingdom.
- Safford, R. J. & Hawkins, A. F. A. (eds.) 2013. *The birds of Africa, volume 8: The Malagasy Region*. Christopher Helm, London.
- Safford, R. J., Goodman, S. M., Raherilalao, M. J. & Hawkins, A. F. A. 2022. Introduction to the birds. In *The new natural history of Madagascar*, ed. S. M. Goodman, pp. 1553-1602. Princeton University Press, Princeton.
- Sheldon, B. C. & Duckworth, J. W. 1990. Rediscovery of the Madagascar Serpent-eagle *Eutriorchis astur*. *Bulletin of the British Ornithologists' Club*, 110: 126-130.
- Sinclair, I. & Langrand, O. 1998. *Birds of the Indian Ocean islands*. Struik Publishers, Cape Town.
- Sinclair, I., Langrand, O. & Andriamialisoa, F. 2006. *A photographic guide to the birds of the Indian Ocean islands: Madagascar, Mauritius, Seychelles, Reunion and Comores*. Struik Publishers, Cape Town.
- Sultan, B., Lalou, R., Sanni, A. S., Oumarou, A. & Samouré, M. A. 2015. *Les sociétés rurales face aux changements climatiques et environnementaux en Afrique de l'Ouest*. IRD Edition, Marseille.
- Tadross, M., Randriamarolaza, L., Rabefitia, Z. & Zheng, K. Y. 2008. *Climate change in Madagascar: Recent past and future*. World Bank, Washington, DC.
- Tahinarivony, J. A. 2023a. 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.
- Tahinarivony, J. A. 2023b. 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.
- Thiollay, J.-M. 1998. The diurnal raptors (Falconiformes) of the Réserve Spéciale d'Anjanaharibe-Sud: Abundance, distribution, and conservation. 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: 1-246.
- Urano, E., Yamagishi, S., Andrianarimisa, A. & Andriatsarafara, S. 1994. Different habitat use among three sympatric species of couas *Coua cristata*, *C. coquerelli* and *C. ruficeps* in western Madagascar. *Ibis*, 136: 485-487.
- Vieilledent, 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 in Madagascar. *Biological Conservation*, 222: 189-197.
- Weiskopf, S. R., Cushing, J. A., Morelli, T. & Myers, B. J. E. 2021.** Climate change risks and adaptation options for Madagascar. *Ecology and Society*, 26 (4): 36.
- Wilmé, L. 1996.** Composition and characteristics of bird communities in Madagascar. In *Biogéographie de Madagascar*, ed. W. R. Lourenço, pp. 349-362. ORSTOM Editions, Paris.
- Wilmé, L. Goodman, S. M & Ganzhorn, J. 2006.** Biogeographic evolution of Madagascar's microendemic biota. *Science*, 312 (5776): 1063-1065.
- Wink, M. 2008.** Taxonomy and genetics: Phylogenetic and phylogeographic relationships. In *The Little Owl: Conservation, ecology and behaviour of Athene noctua*, eds. D. van Nieuwenhuyse, J.-C. Génot & D. H. Johnson, pp. 38-44. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom.
- Younger, J. L., Strozier, L., Maddox, J. D., Nyári, Á. S., Bonfitto, M. T., Raherilalao, M. J., Goodman, S. M. & Reddy, S. 2018.** Hidden diversity of forest birds in Madagascar revealed using integrative taxonomy. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 124: 16-26.
- Younger, J. L., Dempster, P., Nyári, A. S., Helms, T. O., Raherilalao, M. J., Goodman, S. M. & Reddy, S. 2019a.** Phylogeography of the Rufous Vanga and the role of bioclimatic transition zones in promoting speciation within Madagascar. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 139: 1-11.
- Younger, J. L., Block, N. L., Raherilalao, M. J., Maddox, J. D., Wacker, K. S. Kyriazis, C. C., Goodman, S. M. & Reddy, S. 2019b.** Diversification of a cryptic radiation, a closer look at Madagascar's recently recognized bird family. *Biorxiv*. doi: <https://doi.org/10.1101/825687>.



Appendix 1. Number of contacts for bird species in 1996 and 2021 at the five surveyed sites along an elevational gradient in the Parc National de Marojejy.

| Species                             | 1996   |  |  |  |  | 2021   |  |  |  |  |
|-------------------------------------|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|
|                                     | Site 1<br>(19 points)<br>Number of<br>contacts | Site 2<br>(22 points)<br>Number of<br>contacts | Site 3<br>(22 points)<br>Number of<br>contacts | Site 4<br>(16 points)<br>Number of<br>contacts | Site 5<br>(11 points)<br>Number of<br>contacts | Site 1<br>(15 points)<br>Number of<br>contacts | Site 2<br>(15 points)<br>Number of<br>contacts | Site 3<br>(15 points)<br>Number of<br>contacts | Site 4<br>(15 points)<br>Number of<br>contacts | Site 5<br>(11 points)<br>Number of<br>contacts |
| <i>Nesoenas picturatus</i>          | 1  |  |  |  |  | 1  | 2  |  |  |  |
| <i>Electroenas madagascariensis</i> |  | 1  |  |  |  | 2  |  |  |  |  |
| <i>Coua caerulea</i>                | 9  | 5  | 6  | 5  | 1  | 5  | 4  | 6  | 10   | 6  |
| <i>Coua reynaudii</i>               | 2  | 7  | 3  | 4  | 4  |  | 3  | 1  | 3  | 2  |
| <i>Coua serriana</i>                | 8  | 5  | 7  |  |  |  | 2  |  |  |  |
| <i>Centropus toulou</i>             | 12   | 3  | 1  |  |  | 2  | 1  |  |  | 3  |
| <i>Cuculus rochii</i>               | 7  | 19   | 19   | 3  | 1  | 2  | 2  | 1  | 2  |  |
| <i>Mentocrex kiolooides</i>         | 2  | 1  |  |  |  |  | 2  |  |  |  |
| <i>Sarothrura insularis</i>         |  |  |  |  | 7  | 1  | 1  |  |  | 2  |
| <i>Lophotibis cristata</i>          |  |  |  |  |  | 1  | 1  |  |  |  |
| <i>Accipiter francesiae</i>         |  |  |  |  |  |  | 1  |  |  |  |
| <i>Accipiter henstii</i>            |  |  |  | 1  |  |  |  |  |  |  |
| <i>Accipiter madagascariensis</i>   |  |  |  |  |  |  |  | 1  |  |  |
| <i>Buteo brachypterus</i>           |  |  |  |  |  |  |  | 1  |  |  |
| <i>Otus rutilus</i>                 |  | 2  |  |  |  |  |  |  |  |  |
| <i>Leptosomus discolor</i>          |  | 2  |  |  |  | 2  |  |  |  |  |
| <i>Corythornis madagascariensis</i> |  |  |  |  |  | 4  | 1  |  | 1  |  |
| <i>Eurystomus glaucurus</i>         |  |  |  |  | 1  |  |  |  |  |  |
| <i>Brachypteracias leptosomus</i>   | 3  | 2  | 1  | 1  |  |  | 1  | 1  |  |  |
| <i>Atelornis crossleyi</i>          |  |  | 2  | 2  | 1  |  |  |  |  |  |
| <i>Atelornis pittoides</i>          |  |  | 1  | 1  |  |  | 1  | 1  |  |  |
| <i>Coracopsis nigra</i>             | 10   | 9  | 13   |  |  | 4  | 3  | 5  | 1  |  |
| <i>Philepitta castanea</i>          | 1  | 3  | 7  |  |  | 2  | 2  | 2  |  |  |
| <i>Neodrepanis coruscans</i>        | 5  | 7  | 6  |  |  |  |  | 2  |  |  |
| <i>Neodrepanis hypoxantha</i>       |  |  | 21   | 3  |  |  |  |  | 1  |  |
| <i>Coracina cinerea</i>             | 7  | 1  | 2  |  |  | 1  | 4  |  |  |  |
| <i>Newtonia amphichroa</i>          | 2  | 2  | 12   | 10   | 8  | 2  | 7  | 7  | 13   | 2  |
| <i>Newtonia brunneicauda</i>        | 10   | 16   | 14   | 17   | 2  | 5  | 7  | 5  | 4  |  |
| <i>Tylaris eduardi</i>              | 3  | 9  | 17   | 7  | 5  | 1  | 1  | 3  | 4  |  |
| <i>Callicolus madagascariensis</i>  | 22   | 13   | 14   | 4  | 1  | 5  | 5  | 6  | 1  |  |
| <i>Leptopterus chabert</i>          | 1  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
| <i>Mystacornis crossleyi</i>        |  | 3  | 9  | 3  |  | 1  | 1  |  |  |  |
| <i>Cyanolanius madagascariensis</i> |  | 2  | 6  | 2  |  |  | 1  |  |  |  |
| <i>Vanga curvirostris</i>           |  | 3  | 1  | 5  | 2  | 1  | 2  | 4  | 4  |  |
| <i>Pseudobias wardi</i>             |  |  |  |  |  | 1  |  |  |  | 1  |

Appendix 1. (followed)

| Species                               | 1996   |  |  |  |  | 2021   |  |  |  |  |
|---------------------------------------|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|
|                                       | Site 1<br>(19 points)<br>Number of<br>contacts | Site 2<br>(22 points)<br>Number of<br>contacts | Site 3<br>(22 points)<br>Number of<br>contacts | Site 4<br>(16 points)<br>Number of<br>contacts | Site 5<br>(11 points)<br>Number of<br>contacts | Site 1<br>(15 points)<br>Number of<br>contacts | Site 2<br>(15 points)<br>Number of<br>contacts | Site 3<br>(15 points)<br>Number of<br>contacts | Site 4<br>(15 points)<br>Number of<br>contacts | Site 5<br>(11 points)<br>Number of<br>contacts |
| <i>Euryceros prevostii</i>            | 3  | 2  | 3  | 1  |  |  |  | 1  |  |  |
| <i>Artamella viridis</i>              | 5  | 6  | 7  | 2  | 2  | 1  | 2  |  |  |  |
| <i>Dicrurus forficatus</i>            | 8  | 2  | 1  |  |  | 6  | 2  | 1  | 1  |  |
| <i>Terpsiphone mutata</i>             | 15   | 8  | 8  | 1  |  | 2  | 5  | 5  |  |  |
| <i>Neomixis striatigula</i>           | 13   | 11   | 3  | 14   |  | 9  | 8  | 8  | 6  |  |
| <i>Neomixis tenella</i>               | 17   | 10   | 9  |  |  | 2  |  |  |  |  |
| <i>Neomixis viridis</i>               | 13   | 8  | 6  | 2  |  | 5  | 1  |  |  |  |
| <i>Nesillas typica</i>                |  |  | 33   | 18   | 30   | 2  |  | 8  | 13   | 38   |
| <i>Bradypterus brunneus</i>           |  |  |  | 1  |  |  |  |  | 4  | 3  |
| <i>Oxylabes madagascariensis</i>      | 1  | 6  | 3  | 4  |  | 8  | 8  | 1  |  |  |
| <i>Bernieria madagascariensis</i>     | 7  | 6  | 6  |  |  | 3  | 13   | 6  |  |  |
| <i>Cryptosylvicola randrianasoloi</i> |  |  | 12   | 18   | 14   |  |  | 1  | 1  | 8  |
| <i>Xanthomixis cinereiceps</i>        |  |  |  |  |  |  |  |  | 3  |  |
| <i>Xanthomixis zosterops</i>          | 7  | 5  |  | 6  |  | 10   | 12   | 2  |  |  |
| <i>Crossleyia xanthophrys</i>         |  |  | 2  |  |  |  |  |  |  |  |
| <i>Randia pseudozosterops</i>         | 8  | 6  | 2  | 7  |  | 5  | 5  | 4  | 7  |  |
| <i>Hypsipetes madagascariensis</i>    | 19   | 14   | 23   | 21   | 6  | 20   | 22   | 12   | 14   | 16   |
| <i>Zosterops maderaspatanus</i>       | 20   | 18   | 12   | 12   | 3  | 8  | 25   | 8  | 4  | 1  |
| <i>Hartlaubius auratus</i>            |  |  |  |  |  | 1  |  |  |  |  |
| <i>Copsychus albospecularis</i>       | 11   | 6  | 1  |  |  | 6  | 9  | 3  |  |  |
| <i>Monticola sharpei</i>              |  |  | 4  | 12   | 5  |  |  | 1  | 1  |  |
| <i>Saxicola torquatus</i>             |  |  |  |  | 9  |  |  |  |  | 3  |
| <i>Cinnyris notatus</i>               | 9  | 5  | 6  |  |  | 4  | 9  | 1  | 3  |  |
| <i>Cinnyris sovimanga</i>             | 40   | 33   | 60   | 38   | 29   | 66   | 44   | 38   | 39   | 34   |
| <i>Nelicourvus nelicourvi</i>         | 1  | 5  | 3  |  |  | 3  | 3  | 1  |  |  |
| <i>Foudia madagascariensis</i>        |  |  | 1  | 3  |  |  |  |  |  |  |
| <i>Foudia omissa</i>                  | 2  | 4  |  |  | 1  |  |  | 1  |  | 1  |
| <i>Lepidopygia nana</i>               | 1  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
| <b>Total number of species</b>        | <b>36</b>                                      | <b>39</b>                                      | <b>41</b>                                      | <b>31</b>                                      | <b>20</b>                                      | <b>35</b>                                      | <b>37</b>                                      | <b>33</b>                                      | <b>23</b>                                      | <b>14</b>                                      |

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

Voahangy Soarimalala<sup>1,2</sup>, Fifaliantsoa Rasolobera<sup>2,3</sup> & Steven M. Goodman<sup>2,4</sup>

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

<sup>2</sup> Association Vahatra, BP 3972, Antananarivo 101, Madagascar

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

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

<sup>4</sup> 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<br>49.7757 E       |
| Site 2 (Camp Marojejya) | 12-19 octobre 2021         | 750          | -14.4341 S<br>49.7600 E       |
| Site 3 (Camp Simpona)   | 21-28 octobre 2021         | 1300         | -14.4367 S<br>49.7430 E       |
| Site 4                  | 30 octobre-6 novembre 2021 | 1550         | -14.4447 S<br>49.7426 E       |
| Site 5                  | 8-15 novembre 2021         | 1880         | -14.4467 S<br>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 cumulé 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 connaitre 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> |                               | +          | -                        | -         | -        | +        |
| <b>Nombre total d'espèces de Tenrecidae capturées par site</b> |                        |                               | <b>2</b>   | <b>3</b>                 | <b>9</b>  | <b>6</b> | <b>6</b> |
| <b>Nombre total d'espèces de Nesomyinae capturées par site</b> |                        |                               | <b>3</b>   | <b>2</b>                 | <b>3</b>  | <b>3</b> | <b>1</b> |
| <b>Nombre total d'espèces de Muridae capturées par site</b>    |                        |                               | <b>1</b>   | <b>0</b>                 | <b>0</b>  | <b>0</b> | <b>1</b> |
| <b>Total des petits mammifères endémiques dans chaque site</b> |                        |                               | <b>5</b>   | <b>5</b>                 | <b>12</b> | <b>8</b> | <b>7</b> |

**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  |
| <b>Nombre de nuits-pièges</b>                      | 77    | 77  | 77  | 77    | 77  | 77  | 77     | 77   | 77   | 77     | 77  | 77   | 77     | 77  | 77   |
| <b>Tenrecidae</b>                                  |       |     |     |       |     |     |        |      |      |        |     |      |        |     |      |
| <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   | -   | -      | -    | -    | -      | -   | -    | -      | -   | -    |
| <b>Nesomyinae</b>                                  |       |     |     |       |     |     |        |      |      |        |     |      |        |     |      |
| <i>Voalavo gymnocaudus</i>                         | -     | -   | -   | -     | -   | -   | -      | -    | -    | -      | -   | 1    | -      | -   | -    |
| <b>Nombre d'individus de Tenrecidae</b>            | 6     | 5   | 6   | 4     | 5   | 5   | 18     | 10   | 10   | 10     | 7   | 9    | 12     | -   | 9    |
| <b>Taux de capture des Tenrecidae (%)</b>          | 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 |
| <b>Nombre d'individus de Tenrecidae par site</b>   | 17    |     |     | 14    |     |     | 38     |      |      | 26     |     |      | 21     |     |      |
| <b>Taux de capture des Tenrecidae par site (%)</b> | 7,4   |     |     | 6,1   |     |     | 16,5   |      |      | 11,3   |     |      | 9,5    |     |      |
| <b>Nombre d'individus de Nesomyinae par site</b>   | -     | -   | -   | -     | -   | -   | -      | -    | -    | -      | -   | 1    | -      | -   | -    |
| <b>Taux de capture des Nesomyinae (%)</b>          | -     | -   | -   | -     | -   | -   | -      | -    | -    | -      | -   | 1,3  | -      | -   | -    |
| <b>Taux de capture des Nesomyinae par site (%)</b> | 0,0   |     |     | 0,0   |     |     | 0,0    |      |      | 0,9    |     |      | 0,0    |     |      |

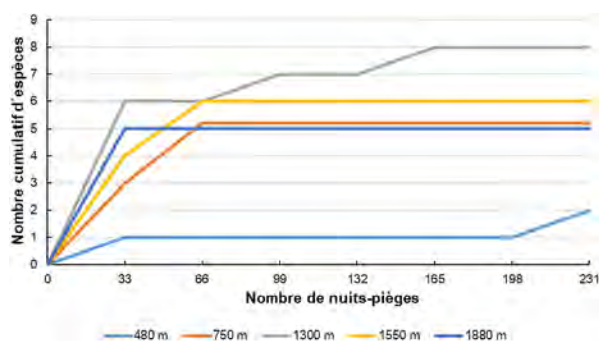
**Tableau 4.** Résultats de capture de petits mammifères dans les pièges standard « Sherman » et « National » suivant les différentes lignes (L) dans le Parc National de Marojejy. \* = espèce introduite à Madagascar.

| 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 |
| <b>Tenrecidae</b>  |       |     |       |     |        |     |        |     |        |     |
| <i>Microgale breviaudata</i>                                 | 2     | -   | -     | -   | -      | -   | -      | -   | -      | -   |
| <i>Microgale cowani</i>                                      | -     | -   | -     | -   | -      | -   | 1      | 1   | -      | -   |
| <i>Microgale taiva</i>                                       | -     | -   | -     | -   | -      | -   | -      | -   | -      | 1   |
| <i>Nesogale talazaci</i>                                     | -     | -   | 1     | -   | -      | -   | -      | -   | -      | -   |
| <b>Nombre d'individus de Tenrecidae</b>                      | 2     | -   | 1     | -   | -      | -   | 1      | 1   | -      | 1   |
| <b>Taux de capture des Tenrecidae par site (%)</b>           | 0,3   |     | 0,1   |     | 0      |     | 0,3    |     | 0,1    |     |
| <b>Nesomyinae</b>  |       |     |       |     |        |     |        |     |        |     |
| <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      | -   | -      | -   |
| <b>Muridae</b>   | 1     | -   | -     | -   | -      | -   | -      | -   | -      | 1   |
| * <i>Rattus rattus</i>                                       |       |     |       |     |        |     |        |     |        |     |
| <b>Nombre d'individus de Nesomyinae (espèces endémiques)</b> | 4     | 1   | 1     | 2   | 26     | 24  | 14     | 5   | 6      | -   |
| <b>Taux de capture des Nesomyinae (%)</b>                    | 0,7   |     | 0,4   |     | 7,1    |     | 2,6    |     | 0,9    |     |
| <b>Nombre d'individus de Muridae (espèce introduite)</b>     | 1     | -   | -     | -   | -      | -   | -      | -   | -      | 1   |
| <b>Taux de capture des Muridae (%)</b>                       | 0,1   |     | 0,0   |     | 0,0    |     | 0,0    |     | 0,1    |     |

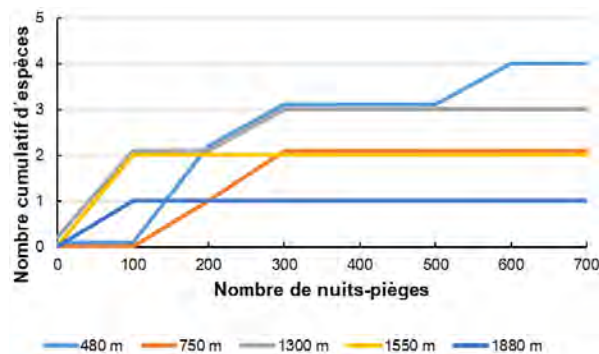
d'altitude. Chez les Nesomyinae, *Eliurus ellermani* a été attrapé depuis 480 jusqu'à 1300 m et *E. minor* de 480 à 1550 m : elles sont les plus fréquemment capturées. *Eliurus grandidieri* a été trouvé depuis 1300 jusqu'à 1880 m. Les espèces les plus rarement répertoriées et qui ont une distribution 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 |
| <b>Trous-pièges</b>           |       |       |        |        |        |
| <b>Tenrecidae</b>             |       |       |        |        |        |
| 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   | -      | -      | -      |
| <b>Pièges standard</b>        |       |       |        |        |        |
| <b>Nesomyinae</b>             |       |       |        |        |        |
| 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    | -      |
| <b>Muridae</b>                |       |       |        |        |        |
| * <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.

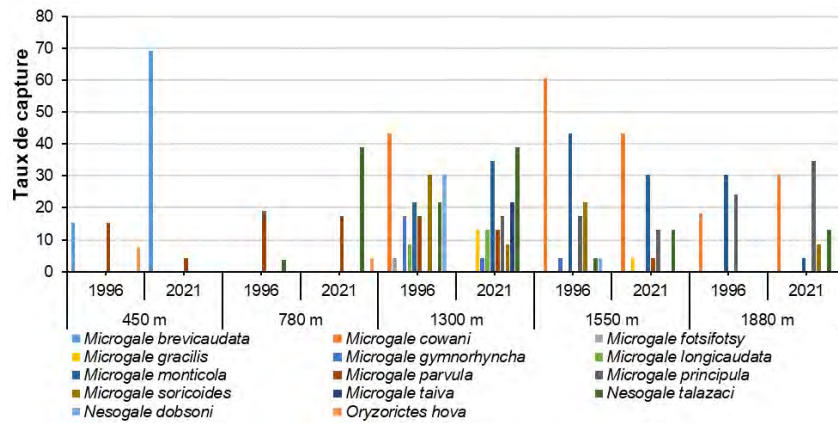
**Tableau 6.** Indices de diversité (ID) spécifique de Shannon ( $H'$ ) et indices d'équitabilité ( $E$ ) dans les cinq sites d'échantillonnage chez les Tenrecidae et les Nesomyinae dans le Parc National de Marojejy.

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

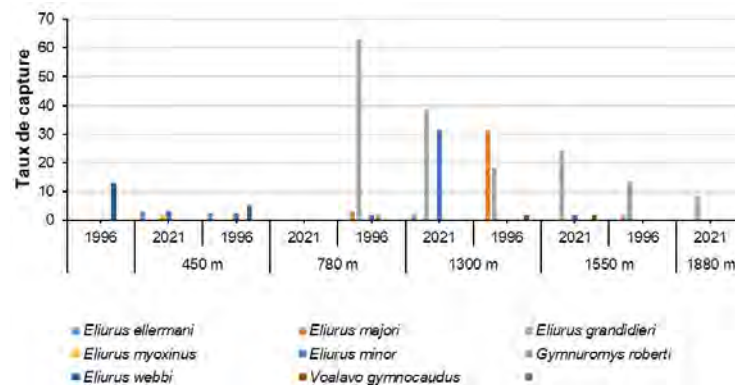
### Comparaison des résultats d'échantillonnage des petits mammifères dans le Parc National de Marojejy en 1996 et 2021

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'élevation 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<br>octobre<br>1    | 15 – 23<br>octobre<br>2 | 26 octobre –<br>1 novembre<br>3 | 6 – 12 novembre<br>4     | 13 – 19<br>novembre<br>5 | 3 – 10<br>octobre<br>1  | 12 – 20<br>octobre<br>2 | 21 – 27<br>octobre<br>3 | 30 octobre –<br>5 novembre<br>4 | 8 – 14<br>novembre<br>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<br>(1-21)      | 5,8 ± 3,20<br>(2-16)    | 5,9 ± 4,26<br>(1-26)            | 3,9 ± 2,34 (1-9)         | 5,6 ± 3,50<br>(1-20)     | 7,7 ± 4,62<br>(1-22)    | 6,9 ± 4,72<br>(1-24)    | 5,2 ± 3,21<br>(1-18)    | 4,2 ± 2,63<br>(1-17)            | 3,3 ± 2,26<br>(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<br>(0,2-2,5)   | 1,6 ± 0,28<br>(0,2-2,5) | 1,7 ± 0,71<br>(0,5-3,0)         | 1,7 ± 0,65 (0,2-<br>3,0) | 1,3 ± 0,62<br>(0,2-2,0)  | 1,8 ± 0,60<br>(0,7-3,0) | 1,5 ± 0,49<br>(0,5-2,0) | 1,6 ± 0,64<br>(0,4-3,0) | 1,4 ± 0,63<br>(0,2-2,0)         | 1,4 ± 0,68<br>(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 présent 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) |
| Nombre de nuit-pièges                                      | 500   | 500   | 500   | 500  |
| <b>Nombre d'individus de <i>Rattus rattus</i> capturés</b> | <b>4</b>  | <b>1</b>  | <b>1</b>  | <b>7</b>   |
| <b>Site et année d'étude</b>                               | <b>Betaolana (1999, Soarimalala &amp; Goodman, 2003)</b>  |   |   |  |
| 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   |   |   |  |
| <b>Nombre d'individus de <i>Rattus rattus</i></b>          | <b>20</b>   |   |   |  |
| <b>Site et année d'étude</b>                               | <b>Anjanaharibe-Sud (1994 et 1999)</b>  |   |   |  |
| 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  |
| <b>Nombre d'individus de <i>Rattus rattus</i> capturés</b> | <b>3</b>  | <b>6</b>  | <b>45</b>                                       | <b>1</b>   |
|  |   |   | <b>45</b>                                       | <b>1</b>   |

## 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.

# The bats of the Parc National de Marojejy and surrounding areas

Steven M. Goodman<sup>1,2</sup>, Daniel Falimiarintsoa<sup>3</sup>,  
Christian Manana<sup>3</sup>, Johanna M.  
Rafanomezanjanahary<sup>2</sup>, Mercia Rasoanoro<sup>4</sup> &  
Lomeris J. Todilahy<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Negaunee Integrative Research Center, Field Museum of Natural History, 1400 South DuSable Lake Shore Drive, Chicago, Illinois 60605, USA  
E-mail: sgoodman@fieldmuseum.org

<sup>2</sup> Association Vahatra, BP 3972, Antananarivo 101, Madagascar  
E-mail: todilahylomeris@gmail.com

<sup>3</sup> Gestion de la Biodiversité et Protection des Ecosystèmes, Faculté des Sciences, Université d'Antsiranana, BP 0, Antsiranana 201, Madagascar  
E-mail: falimiarintsoadaniel@gmail.com, christianmanana7@gmail.com

<sup>4</sup> Mention Zoologie et Biodiversité Animale, Domaine Sciences et Technologie, BP 906, Université d'Antananarivo, Antananarivo 101, Madagascar  
E-mail: rasoumerciam@gmail.com

## Abstract

Herein we summarize information about the known bat fauna of northeastern Madagascar, specifically the Parc National de Marojejy, and immediate surrounding foothills. We present herein an annotated checklist and detailed species accounts for all of the species recorded on and around the Marojejy Massif. This zone has been the subject of several bat inventories over the course of more than three decades and since late 2019 intensive field studies on these animals have been conducted using mist nets and harp traps, as well as cave surveys. The recent studies included an elevational transect in late 2021 at five sites between 450 and 1880 m along the trail within the Parc National de Marojejy, starting in the Manantenina River valley and leading to the summit, which was a repeat of a parallel survey in 1996. Further, a large-scale project in the foothills of the massif and in forest just within the park was conducted to examine the role of human land use and habitat modification on the transmission of zoonotic diseases in wild and domestic mammals, including bats. In the context of this latter project, bat surveys were done at three different lowland areas surrounding the mountain (Antsahabe, Andatsakala, and Sarahandrano). The habitats sampled at

these three sites included natural lowland forests (degraded in some cases), secondary forest, vanilla and fruit tree plantations (often referred to herein as agroforestry zones), rice and open agricultural areas, and village settings. Caves and rock shelters were present at Antsahabe and Andatsakala and bats were surveyed at these sites; no cave was located in the vicinity of Sarahandrano.

Cumulative trapping effort since late 2019 has been considerable and with more than 11,000 meter/hours of mist netting and over 1100 hours of harp trap capture. With these two devices, 470 individual bats were captured. Further, an additional 57 bats were trapped in nearby caves and rock shelters. Using bat trapping effort in the different sampled habitats, specifically the measure of total number of captures/the total number of accrued mist net meter/hours, with the greatest capture rates (in decreasing order) are: rice and open agriculture (0.06), agroforestry (0.04), secondary forest (0.04), intact forest (0.02), *savoka* (0.01), and villages (0.0).

On the basis of different bat inventories in and around the Marojejy National Park and using recent advances in taxonomy, 18 species have been documented over the more than three decades of field studies, 16 species (nearly 90%) of which are endemic to Madagascar. This is the highest level of bat species diversity known from any protected area in the moist evergreen forest region of the island. Two of these species are classified by IUCN as Vulnerable (*Pteropus rufus* and *Rousettus madagascariensis*), and the balance have non-threatened conservation statuses. Little serious human pressure is known on the local bat fauna, although some exploitation occurs for small insectivorous bats as dietary supplements; we have no evidence of fruit bats being locally exploited, as is the case in many areas of Madagascar. Further bat inventories of the massif are needed, including locating and surveying caves, to further complete what is known about these animals.

**Keywords:** bats, Marojejy, northeastern Madagascar, species diversity, ecology

## Résumé détaillé

La connaissance sur la diversité de la faune chiroptérologique malgache s'améliore grâce aux



inventaires menés dans différents types d'endroits. Les informations sur la faune connue des chauves-souris dans le Nord-est, plus précisément dans le Parc National de Marojejy et les formations montagneuses environnantes sont compilées dans ce manuscrit. Cette zone a fait l'objet de plusieurs inventaires de chauves-souris au cours de plus de trois décennies et depuis la fin de l'année 2019, des études de terrain intensives de la faune chiroptérologique ont été menées en utilisant des filets japonais et des pièges harpes, installés à travers les territoires de chasse des chauves-souris. Pendant le jour, des prospections de gîtes diurnes, de grottes et d'abris sous-roches ont été faites. Vers la fin de l'année 2021, une étude récente dans cinq sites répartis entre 450 et 1880 m d'altitude a été menée. Elle a couvert un transect altitudinal à partir du village de Mandena jusqu'à la zone sommitale. De plus, un projet à grande échelle dans les versants avoisinants et à l'intérieur de la forêt a été entrepris pour examiner le rôle de l'exploitation des terres et la modification de l'habitat sur la transmission des maladies zoonotiques chez les mammifères sauvages et domestiques, y compris les chauves-souris. Dans le contexte de ce projet, un suivi de chauves-souris a été mené dans trois différentes plaines autour des montagnes (Antsahabe, Sarahandrano et Andatsakala). Les habitats échantillonnés dans ces trois sites comprennent la forêt naturelle de basse altitude (dégradées dans certains cas), les forêts secondaires, les plantations de vanille et d'arbres fruitiers (souvent appelées ici zones agroforesteries), les rizières et les zones agricoles ouvertes et près des habitations. Des grottes et des abris sous roche sont présents à Antsahabe et Andatsakala étant donné que les chauves-souris ont été recensées sur ces sites ; aucune grotte n'a été localisée aux environs de Sarahandrano.

L'effort de capture cumulé depuis fin 2019 a été considérable et avec plus de 11 000 mètres/heures de filet japonais et plus de 1100 heures de capture au piège harpe. Au total, 470 individus ont été capturés. De plus, 57 chauves-souris ont été aussi capturées dans des grottes et des abris sous-roches à proximité. En utilisant la méthode de calcul de l'effort de capture des chauves-souris dans les habitats échantillonnés qui s'exprime par le nombre total de captures sur le nombre total de mètres de filet japonais cumulés par heure, les résultats montrent que les plus grands taux de capture (par ordre décroissant) sont dans les habitats suivants : rizière et agriculture ouverte

(0,06), agroforesterie (0,04), forêt secondaire (0,04), forêt intacte (0,02), savoka (0,01) et villages (0,0).

Sur la base des différents inventaires de chauves-souris au sein du Parc National de Marojejy et ses environs et en utilisant les avancées récentes dans la taxonomie des chauves-souris malgaches, 18 espèces ont été documentées au cours de plus de trois décennies d'études sur le terrain, dont 16 espèces (près de 90 %) sont endémiques à Madagascar. Ce résultat montre une diversité des chauves-souris élevée parmi les forêts humides sempervirentes dans les aires protégées de la partie orientale de Madagascar. Parmi ces 18 espèces, seulement deux sont classées par l'UICN comme Vulnérables (*Pteropus rufus* et *Rousettus madagascariensis*) et les autres n'ont pas de statuts menacés. La faune locale de chauves-souris subit peu de pressions, mais bien qu'il y ait une certaine exploitation comme gibiers, aucune preuve d'exploitation locale des chauves-souris frugivores n'a été trouvée, comme c'est le cas dans de nombreuses régions de Madagascar. D'autres inventaires de chauves-souris à Marojejy seront encore nécessaires pour connaître leur distribution et l'étude de ses habitats, pour compléter les informations sur ces animaux dans les zones sur et autour du massif.

**Mots-clés** : chauves-souris, Marojejy, Nord-est de Madagascar, diversité spécifique, écologie

## Introduction

Well over 1400 species of bats are currently recognized, representing about 20% of the world's mammal fauna. Over the past decades different research projects have highlighted the importance of bats for ecosystem functioning, including pollination of forest trees and commercially grown fruit trees, dissemination of seeds, and a major motor in portions of the tropics for tree regeneration, as well as the control of insects, including those responsible for the transmission of different zoonotic diseases (Ramírez-Francel *et al.*, 2022). These studies underline the importance of bats for the different services they provide and further knowledge on the distribution and ecology of these animals offers additional support on the important roles they play.

Over the past few decades, numerous field inventories have been conducted on Malagasy bats, which have provided the means for considerable advances in the understanding of the ecology and distribution of these animals on the island. Further,

on the basis of specimens and tissue samples collected during these surveys, new insights based on morphology and molecular genetic studies have progressed taxonomical work on Madagascar's bat fauna, including clearer definitions of species limits and measures of diversity (Goodman *et al.*, 2022). To highlight this progress, 20 endemic species have been named as new to science since 2003. As of late 2022, the documented bat fauna of the island comprises 46 species, of which 36 species (78%) are endemic to the island.

To a large extent in the northern portion of Madagascar most of the fieldwork on bats has been conducted in areas with exposed limestone that include extensive cave systems and with dry deciduous forests, such as Ankarana and Montagne des Français (Goodman *et al.*, 2005; Raheerilalao *et al.*, 2022), and areas of moist evergreen forest in the eastern portion of this region have not been intensively and systematically studied. One exception to this generalization is the Marojejy Massif, which has been the subject of different visits by bat researchers over the past 35 years and herein we summarize published and unpublished information on the bat fauna of the park and surrounding lowland areas. This protected area was formerly classified as a Réserve Naturelle Intégrale and the status was changed to a Parc National in May 1998 (Goodman *et al.*, 2018).

## History of bat research in and around the Marojejy Massif

Over the course of more than three decades, bat surveys have been conducted in the Parc National de Marojejy and surrounding foothills. This work commenced with an inventory between 18 August and 23 October 1988 that involved a multidisciplinary field survey, focusing principally on the birds and land mammals of the massif (Safford & Duckworth, 1990). While the principal focus of the mammal work was on terrestrial species, some mist netting was conducted, and bats were captured.

The first in depth study of Marojejy's bat fauna was the following year (Pont & Armstrong, 1990). A group surveyed bats between 13 October and 22 November 1989 at a range of sites within and outside the protected area using mist nets and observations at roost sites. In total, close to 220 bats of about 11 species were captured in nets placed in relatively intact forest, secondary forest, and areas under different human land use. All of the sites they worked were below 800 m elevation. No specimens were

collected and a few of the field identifications remain uncertain (Table 1 and species accounts below).

In 1996, as part of a transect of five separate elevational zones of the eastern slopes of Marojejy along the trail leading from Mandena to the summit, a range of different organisms were surveyed (Goodman, 2000). While bats were not regularly captured during the inventory, mist nets were erected at the different sites, at least in part to capture birds. Subsequently, the northwestern portion of the protected area was the subject of a multidisciplinary inventory at two sites, one at 810 m and the other at 1175 m, from 13 to 30 October 2002 (Goodman & Wilmé, 2003) and bats were the subject of capture with mist nets, but not in a systematic manner. During both the 1996 and 2002 surveys some of the captured bats were saved as voucher specimens with associated tissue samples. This material has been subsequently employed in different taxonomic and molecular studies and these different aspects are explained in the species accounts below.

The next phase of research on the bats of Marojejy was from 11 to 29 May 2016, when Mercia Rasoanoro captured bats in the zone to the east of the protected area between the village of Mandena and the principal tourist entry of the park, including around Antsahabe (Figure 1). Techniques employed included mist nets set in flight pathways and a hand net used in caves and rock shelters to capture roosting bats. Material from these collections was employed to study bat blood parasites (Rasoanoro, 2021).

In the context of a large-scale project in the foothills of the Marojejy Massif examining the role of human land use and habitat modification on the transmission of zoonotic diseases in wild and domestic animals, and humans (see Herrera *et al.*, 2020, for some details), mammal surveys were conducted at three different lowland areas surrounding the mountain; these three sites, which we referred to herein as Antsahabe, Andatsakala, and Sarahandrano (Figure 1). Bats were among the different focal groups in this study and field techniques included mist nets and harp traps placed along flight pathways and some collections made in caves. The habitats sampled at these three sites included natural lowland forests, although in some cases notably disturbed, as well as secondary forest, vanilla and fruit tree plantations (often referred to herein as agroforestry zones), rice paddy, and riverine settings outside natural vegetation formations, and sites close to villages. Bat work near Antsahabe, along the path leading

**Table 1.** The documented bat fauna of the Marojejy Massif and surrounding areas. The IUCN Red List status is given after the scientific name. Those species endemic to Madagascar are preceded by an asterisk (\*) and those given in **bold font** are known to, at least in part, use caves as day roost and/or breeding sites.

|  | Pont & Armstrong<br>(1990) | Goodman <i>et al.</i><br>(2018) | Recent field studies <sup>2</sup> | Known bat fauna |
|--|----------------------------|---------------------------------|-----------------------------------|-----------------|
| * <i>Pteropus rufus</i><br>(Vulnerable)                                    | X                          | X                               | –                                 | X               |
| * <b><i>Rousettus madagascariensis</i></b><br>(Vulnerable)                 | X                          | X                               | X                                 | X               |
| * <b><i>Macronycteris commersoni</i></b> <sup>3</sup><br>(Near Threatened) | X                          | X                               | X                                 | X               |
| * <b><i>Triaenops menamena</i></b><br>(Least Concern)                      | X                          | X                               | –                                 | X               |
| * <b><i>Paremballonura atrata</i></b><br>(Least Concern)                   | X                          | X                               | X                                 | X               |
| * <b><i>Coleura kibomalandy</i></b><br>(Data Deficient)                    | –                          | X                               | X                                 | X               |
| <i>Taphozous mauritianus</i><br>(Least Concern)                            | –                          | X                               | –                                 | X               |
| * <i>Myzopoda aurita</i><br>(Least Concern)                                | X                          | X                               | X                                 | X               |
| * <i>Chaerephon atsinanana</i><br>(Least Concern)                          | X                          | X                               | X                                 | X               |
| <i>Mops leucostigma</i><br>(Least Concern)                                 | –                          | –                               | X                                 | X               |
| * <b><i>Myotis goudoti</i></b><br>(Least Concern)                          | X                          | X                               | X                                 | X               |
| * <i>Laephotis matroka</i><br>(Least Concern)                              | –                          | –                               | X                                 | X               |
| * <i>Scotophilus robustus</i><br>(Least Concern)                           | X                          | X                               | –                                 | X               |
| * <b><i>Miniopterus aelleni</i></b><br>(Least Concern)                     | –                          | –                               | X                                 | X               |
| * <b><i>Miniopterus ambohitrensis</i></b><br>(Least Concern)               | ? <sup>4</sup>             | X                               | X                                 | X               |
| * <b><i>Miniopterus brachytragos</i></b><br>(Least Concern)                | –                          | X                               | X                                 | X               |
| * <b><i>Miniopterus gleni</i></b><br>(Least Concern)                       | X <sup>5</sup>             | X                               | –                                 | X               |
| * <b><i>Miniopterus griveaudi</i></b><br>(Data Deficient)                  | X <sup>6</sup>             | –                               | X                                 | X               |
| <b>Total number of species</b>   | <b>11</b>                  | <b>14</b>                       | <b>13</b>                         | <b>18</b>       |

<sup>1</sup> The information on the bats of Marojejy presented by Goodman *et al.* (2018) was based on a synthesis of previously unpublished records and museum specimens up to early 2018. See species accounts in main text for some further details.

<sup>2</sup> The information in this column is based on the recent field studies of Rafanomezanjanahary (2021), Rasoanoro (2021), Manana (2022), Falimiarintsoa (2022), and Todilahy and Goodman (unpublished data). See species accounts in main text for some further details.

<sup>3</sup> In the dry deciduous forests of the west this species often can be found in caves, although roosting sites have been found under vegetation. In contrast, in areas of moist evergreen forests of the east, it is known to roost in vegetation. See species account for further details.

<sup>4</sup> Pont and Armstrong (1990) reported a medium-size *Miniopterus* from the Marojejy Massif with a forearm of 44 to 45 mm that they identified as *M. inflatus*. The taxon in question might be *M. ambohitrensis*, but the published forearm length of this species is from 37 to 42 mm. Alternatively, *M. majori* has a forearm between 43 and 47 mm, but this species is not known from the northern portion of Madagascar.

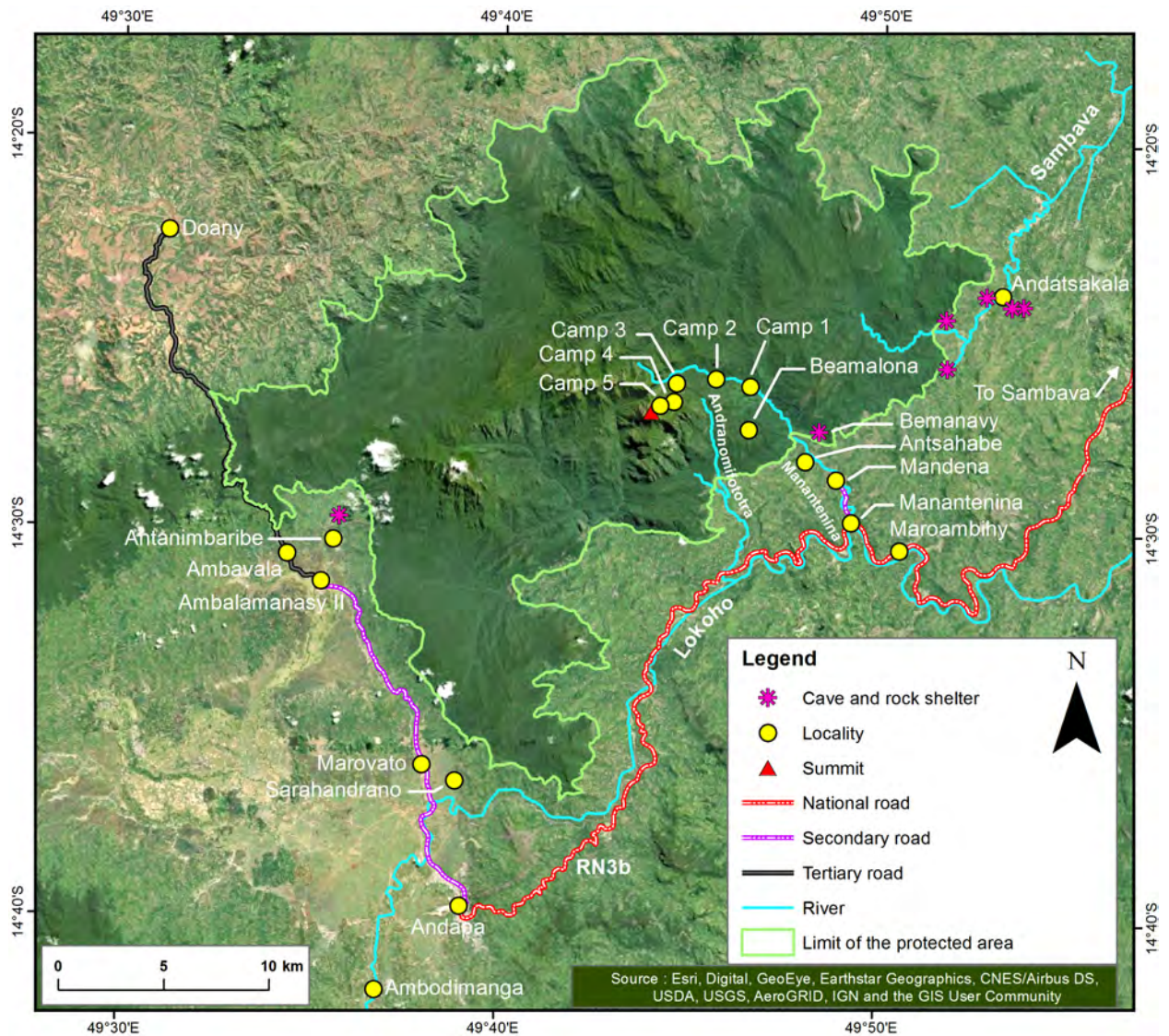
<sup>5</sup> Pont and Armstrong (1990) reported a small *Miniopterus* from the Marojejy Massif with a forearm less than 40 mm that they identified as *M. minor*, a species group that was subsequently allocated to the *M. manavi* complex. In subsequent years, the small members of this genus in the Malagasy Region have been the subject of taxonomic studies and three different members of the *M. manavi* group are known from Marojejy (*M. aelleni*, *M. brachytragos*, and *M. griveaudi*). It is not possible to discern which of these species was captured by Pont and Armstrong (1990) and these records are most likely *M. griveaudi*, which based on capture records appears to be the most common species of the *manavi* group at Marojejy.

<sup>6</sup> Pont and Armstrong (1990) reported a large *Miniopterus* from the Marojejy Massif with a forearm ranging from 48 to 49 mm that they identified as *M. schreibersi*. The species in question is with little doubt *M. gleni*.

from Mandena to the park entry, was conducted by Johanna Rafanomezanjanahary from 28 September to 3 December 2019 (Rafanomezanjanahary, 2021); she worked in the above-named habitats and visited two caves just outside the park's limits (Bemanavy and Beamalona, also known as Antsahanisoavina).

Along the southwestern slopes of the massif, near Marovato and more specifically the village of Sarahandrano and habitats above to the forest limit, bats were captured by Daniel Falimiarintsoa from 23 March to 13 May 2021 (Falimiarintsoa, 2022). He worked similar habitats to those mentioned above for





**Figure 1.** Map of the Parc National de Marojejy and surrounding areas where work has been conducted on the local bat fauna, including three separate study areas at the limit of the protected area: Antsahabe, Sarahandrano, and Andatsakala. Localities mentioned in the text and include towns and villages, as well as bat capture sites, are shown on the map. Irregular white patches on the map are patches of cloud cover.

Antsahabe, but no cave was located in this zone. The third site was on the northeastern side of the massif near the village of Andatsakala and was surveyed principally by Lomeris J. Todilahy between 5 March and 29 April 2022 (Todilahy & Goodman, unpublished data). The lower lying portions of this study area contained a considerable number of river drainages with shallow rock shelters.

From 2 October to 15 November 2021, an elevational transect was conducted within natural forest habitat in the eastern portion of the national park, along the trail from Mandena to the summital zone, and at five different sites. Installations included mist nets and a harp trap that were installed by Christian Manana and Steven M. Goodman at all five sites. The intent of this survey was to repeat a parallel transect conducted in 1996 and mentioned

above (Goodman, 2000) of the biota occurring on the eastern slopes of the massif. The results from this transect are reported herein and also contained in Manana (2022).

In their monograph on the bats of Madagascar, Peterson *et al.* (1995), which was largely based on fieldwork in the late 1960s and subsequent review of material in different natural history museums around the world, made no reference to specimens from Marojejy; this underscores how poorly known the massif's chiropteran fauna was before the wave of studies starting in the late 1980s. One of the more recent tabulations of the bat fauna of Marojejy was published by Goodman *et al.* (2018) and included 14 species; however, since then, based on extensive fieldwork in and around the massif, an additional four

bat species have been added to the local list, which are presented herein.

## Materials and methods

The Marojejy Massif has been the subject of numerous detailed plant and animal surveys over recent decades. For details on the ecological setting, including changing vegetation and flora, superimposed on an elevational range spanning from about 450 to the summit at 2132 m, see Goodman (2000), Goodman and Wilmé (2003), and other contributions in this monograph.

Over the course of the past nearly 35 years, since the first studies on the bat fauna of Marojejy by Safford and Duckworth (1990) and then by different research groups, a range of different techniques have been employed to capture bats. In all cases, mist nets of different styles were used and placed along bat flight pathways within or outside of natural forest settings, including a range of human-modified habitats. Further, as mentioned in the previous section, starting in late 2019 with a large-scale study of mammal zoonotic disease present on the massif and surrounding human-modified zones, work on bats commencing at the Andasibe site (Rafanomezanjanahary, 2019) and then several other sites, mist nets (style ATX, 36 mm mesh, 2.6 m high, 12 m long, four shelves and style GTX, 24 mm mesh, 2.4 m high, 6 m long, four shelves, Association of Field Ornithologists, Manomet, Massachusetts) and harp traps (Austbat, 2.6 x 1.0 m, Bat Conservation and Management, Carlisle, Pennsylvania) were employed, mostly along bat flight pathways. Finally, when appropriate, butterfly nets, often with extended telescoping handles, were used within caves and rock shelters to capture roosting bats. These same field techniques and equipment were used in the 2021 elevational transect of the massif.

For data presented herein on bat diet, feces from captured animals, starting with the late 2019 fieldwork, and preserved in 70% ethanol were used in analyses based on five (Falimiarintsoa, 2022) or six (Rafanomezanjanahary, 2021) pellets per individual, using measures of percent volume, and following the techniques of Shiel *et al.*, 1997); these results are summarized within the species accounts below.

We also present data on the reproductive state of captured bats, often during different seasons, and based on information of the external anatomy of sexual organs, as well as internal anatomy of

collected individuals. For females, these different parameters include the development of mammae (small, large and often without surrounding fur, and lactating, vagina (perforated or non-perforated), and presence of embryos detectable by external palpitation or measured during dissection. For males the principal characters were the position of the testes (abdominal or scrotal) and the condition of the epididymides (non-convoluted or convoluted).

During bat surveys conducted on the Marojejy Massif since 1996, specimens have been preserved and these collections are housed in the Département de Biologie Animale, Université d'Antananarivo (UADBA), Antananarivo, which is now named Mention Zoologie et Biologie Animale, and the Field Museum of Natural History (FMNH), Chicago. This material was employed in different taxonomic studies based on morphological variation in Malagasy bats (Goodman *et al.*, 2015), as well as the phylogenetic and phylogeographic relations of a range of taxa based on molecular studies, and this work has been important in the understanding of species limits of the national bat fauna (Christidis *et al.*, 2014; Goodman *et al.*, 2015, 2022; Demos *et al.*, 2020).

## Taxonomy and other format aspects

Herein we follow the systematic order, taxonomy, and species' delineations given by Goodman *et al.* (2022), which includes the generic revision of pipistrelle-like bats by Monadjem *et al.* (2021). To reduce possible confusion, we refer to the survey sites of 1996 and 2021 along the elevational transect of the eastern slopes of Marojejy as "Camps", and all other sites as "camps". All of the "caves" visited in and around the park are technically best referred to as rock shelters, as they were not formed by the erosion of solid rock, but composed of zones of large boulders within which are relatively large dark spaces. For the terminology of natural vegetation types on Madagascar we use Gautier *et al.* (2018). All references in the text to elevation are meters above sea-level. Herein, the Malagasy Region refers to Madagascar and the surrounding archipelagos of the Comoros, Mascarenes, and Seychelles. In the species accounts presented below and for those taxa that have not been documented at Marojejy, the text is placed in brackets and these species are not included in the total number recorded at the site.



## Results

### Bats of the Marojejy Massif

#### Pteropodidae

##### *Eidolon dupreanum* (Pollen, 1866)

*Eidolon dupreanum*, which is endemic to Madagascar, has not been documented on or around Marojejy, although with the different prominent rock crevasses that occur on the massif, many being largely inaccessible to humans, and its known distribution in northern Madagascar (Goodman & Ramasindrazana, 2013), it is possible that *Eidolon* has local day roost sites. During the 2021 elevational transect, the cliffs of Mount Ambatotsondrona were scanned with binoculars at dusk from a prominent look-out next to Camp 2 (Marojejya), particularly the different rock deep rock fissures, and this species was not observed.]

##### *Pteropus rufus* E. Geoffroy, 1803

*Pteropus rufus* is endemic to Madagascar. Safford and Duckworth (1990) reported this species feeding in a *Ficus* tree at Ambodimanga (450 m) in the northwestern portion of the massif. Pont and Armstrong (1990) found two *P. rufus* roost sites close to their camp 2, one being on an island in the Lokoho River and the second a short distance away and close to the Sambava-Andapa road; the latter colony was composed about 100 individuals. Subsequently, there are a few observations of this species in and around the protected area. For example, a group of four to seven individuals were observed near Antsahabe in late September 2019 feeding in a fruiting *Ficus* tree in an area of degraded natural forest (Goodman, unpublished data) and individuals were observed near Andatsakala in mid-March feeding on ripe mangos in a tree (Todilahy, unpublished data). We are not aware of any local hunting of this species for the bush meat trade in the Marojejy area, as known from many portions of Madagascar (Andrianaivoarivelo *et al.*, 2022), but it is likely that such activities occur around the massif.

##### *Rousettus madagascariensis* G. Grandidier, 1928

This Malagasy endemic, which is known to make its day roosts in caves or rock shelters (Goodman, 2011), is one of the most commonly captured bats in mist nets within and just outside the protected area. We did not locate a cave roost of this species on the Marojejy Massif. During our field research, it was trapped in habitats ranging from intact

forest to different human land use types, including within and near villages. During the inventories at the Sarahandrano site, 75% of the 70 individuals captured were near the village and netted near a fruiting litchi (*Litchi chinensis*) tree and the balance in a range of habitats, including largely intact and secondary forest, to different types of agricultural uses (Falimiarintsoa, 2022). Depending on the season, it was commonly captured near trees with ripe fruits, including native and introduced agricultural trees. We have no data on the diet of this species from around the Marojejy Massif, but information is available from the northern dry deciduous forests (Vololona *et al.*, 2020a, 2020b) and moist evergreen forests in the central east (Andrianaivoarivelo *et al.*, 2011, 2012, 2022).

Data on the age and reproductive state of captured and in some cases collected individuals provides insights into the annual cycle of *R. madagascariensis* around the Marojejy Massif. Of the 59 *Rousettus* captured at Antsahabe in November 2019, 26 were adult females with embryos (crown-rump lengths ranging from 3 to 45 mm), 1 with placental scars in the uterine wall, two subadults (presumably born late during the last reproductive cycle of this species), and no neonates. This period coincided with when female *R. madagascariensis* were close to the end of pregnancy and about to give birth. Of the males captured at the site, 18 had scrotal testes and 12 non-scrotal testes. Of the 51 individuals of this species netted at Andatsakala in March and April 2022, 16 were adult females with large mammae, four adult females with embryos (crown-rump lengths ranging from 20 to 35 mm), eight lactating, and 10 subadults. Hence, this was a period falling between the first wave of females giving birth and having weaned their young and a second period of reproduction. Of the males captured at the site, 11 had scrotal testes, five non-scrotal testes, and two subadults. In total, 56 individuals were captured at Sarahandrano in April 2021, 21 were adult females with large mammae or placental scars, no individual was pregnant, one was lactating, and 17 were subadults. This was a period at the end of a reproductive cycle. Of the males captured at the site, four had scrotal testes and nine were subadults.

In general, the seasonality of reproduction at the sites around the Marojejy Massif follows a similar cycle to that found during a long-term study at Ankarana, a zone with dry deciduous forest (Ramanantsalama *et al.*, 2023), with birthing taking place towards the end of the calendar year or early



in the new year, some subsequent reproduction a bit latter perhaps associated with females that lost their embryos/neonates or abundant food resources, and by April about half of the captured animals being subadults and recruited into the population during the last reproductive period.

### **Hipposideridae**

#### ***Macronycteris commersoni* (E. Geoffroy, 1803)**

This species is endemic to Madagascar. With some regularity, *Macronycteris commersoni*, formerly referred to as *Hipposideros commersoni* (Foley *et al.*, 2017), was captured in mist nets and harp traps placed within natural forest settings, different types of human-modified land use types, as well as in close proximity to villages. It was not found roosting in any cave or rock shelter explored around the Marojejy Massif, settings it can be frequently be found elsewhere on the island (Goodman *et al.*, 2022), and no day roost sites were located in the area. Presumably, these occur in vegetation, specifically from thin branches, under the cover of leaves, and in areas with closed canopy forest, as known from other sites with moist evergreen forest in eastern Madagascar (Goodman *et al.*, 2014; Razafimanahaka *et al.*, 2016).

On the basis of fecal pellet analysis conducted by Rafanomezanjanahary (2021) for individuals of *M. commersoni* captured at the Antsahabe study site ( $n = 4$ ), this species' diet was composed predominantly of Coleoptera (57%), followed by Diptera (29%), and Lepidoptera (14%). The contents of fecal pellets of an additional two individuals captured along the elevational transect, was also dominated by Coleoptera, and to a lesser extent by Hemiptera, Lepidoptera, and Ephemeroptera (Manana, 2022). The preponderance of beetles in the prey consumed by this species has been found in other dietary studies, both in dry deciduous forest and dry spiny thicket formations (Razakarivony *et al.*, 2005; Rakotoarivelo *et al.*, 2007, 2009; Ramasindrazana *et al.*, 2012) and moist evergreen forest formations (Rasoanoro *et al.*, 2015).

On the basis of captured individuals, some inferences can be made on the reproductive period for this species around the Marojejy Massif. Of five individuals captured at Antsahabe in early October to late November 2019, all females, three had embryos ranging in crown-rump length from 16 to 35 mm, and two were non-reproductive animals, presumably born during the last reproductive period. Of the three animals captured at Andatsakala in March 2022,

two were non-breeding males and one a subadult female. This species was not captured in the April 2021 session at Sarahandrano. Hence, it would appear that females give birth towards the end of the calendar year, a period coinciding with the start of the rainy season and the presumed period of greatest beetle density.

### **Rhinonycteridae**

#### ***Triaenops menamena* Goodman and Ranivo, 2009**

Pont and Armstrong (1990) found one individual of this species, which they listed as *T. rufus*, in a cave near their camp 6 in the western portion of the protected area and directly north of Antanimbaribe. We are unaware of any subsequent records from the Marojejy Massif. Goodman and Ranivo (2009) found that the holotype of *T. rufus* reputed to be from Madagascar was morphologically similar to east African populations of this species and notably different from Malagasy populations, which was subsequently renamed *T. menamena*.

This widely distributed endemic species to Madagascar (Goodman & Ramasindrazana, 2013) shows little genetic variation, at least using mitochondrial markers (Russell *et al.*, 2007), and based on associated inference it probably disperses widely across the island. There are a few sites where this species is rarely recorded and presumably associated with dispersal (Ramasindrazana & Goodman, 2014); perhaps its single recorded occurrence at Marojejy can be explained by such an event.

### **Emballonuridae**

#### ***Paremballonura atrata* (Peters, 1874)**

This endemic Malagasy species is not uncommon in the lowland portions of the Marojejy protected area and surrounding zones, within and outside of native forest formations. It occupies day roost sites in rock shelters and caves. Pont and Armstrong (1990), using the former name *Emballonura atrata*, found this species in drainage tunnels under the Sambava-Andapa road. At the Sarahandrano study site, this species was not captured in forest formations, but in *savoka* (regenerating secondary grassland) and vanilla plantations (Falimiarintsoa, 2022) and at the Antsahabe study site only in rock shelters (Rafanomezanjanahary, 2021). It was notably common in rock shelters at the Andatsakala study site (Todilahy & Goodman, unpublished data). Pont

and Armstrong (1990) also noted the presence of this species in rock shelters.

On the basis of fecal samples collected from 10 individuals of *P. atrata* netted at the Sarahandrano site, the following orders were consumed (Falimiarintsoa, 2022): Hymenoptera (36.4%), Diptera (21.0%), Lepidoptera (18.2%), Coleoptera (16.3%), and Hemiptera (8.1%). A few mites (Acaria) were also identified in the samples, and these were presumably secondarily consumed when an individual bat was grooming its fur. The work of Rasoanoro *et al.* (2015) on the diet of this species near Kianjavato, in the moist evergreen forest region of the southeast of the island, found similar results, but the order and representation of preferred prey was slightly different: Diptera (40.9%), Hymenoptera (31.3%), Coleoptera (26.7%), and Hemiptera (12.0%).

On the basis of individuals of this species captured at the principal study sites, some inferences can be made on its reproductive cycle. Of the three individuals captured at Antsahabe in mid to late October 2019, two were females, one with an embryo (measuring 12 mm in crown-rump length), and the other showing no signs of breeding, and the single male was non-reproductive. Fifty-one individuals were trapped at Andatsakala from early March to late April 2022, including 13 females, of which five were lactating and eight showed no signs of breeding, and 38 males, of which six had slightly enlarged testicles and convoluted epididymes and 32 were not in reproductive condition. At Sarahandrano in late March to early April 2021, 13 individuals were obtained, of which six were females, two with small embryos and four showing no signs of reproduction, and seven males, not one of which was in reproductive condition. Hence, it would appear that females give birth towards the end or early portion of the calendar year, a period coinciding with the start of the rainy season and presumably with high insect densities.

***Coleura kibomalandy* Goodman, Puechmaille, Weyeneth, Gerlach, Ruedi, Schoeman, Stanley, and Teeling, 2012**

This genus was first recorded in Madagascar by Goodman *et al.* (2008) and tentatively identified as *C. afra*, a species known from sub-Saharan Africa and the Arabian Peninsula (Monadjem *et al.*, 2020). Subsequent work based on morphology and molecular characters found that the Malagasy population was specifically distinct from that on Africa, as well as *C. seychellensis* in the Seychelles, and was described as a species endemic to Madagascar,

*C. kibomalandy* (Goodman *et al.*, 2012). In the north of Madagascar, this species was previously only known from the Ankarana protected area until its discovery in Bemanavy Cave to the west of Mandena and outside the Parc National de Marojejy. All records of this species from near the protected area are from this rock shelter and it has not been captured during other sessions in mist nets or harp traps, presumably an attestation to its high foraging height. Sébastien Puechmaille, now at the University of Montpellier, sequenced tissues from several individuals captured at Marojejy, and found that they fell within the genetic variation of *C. kibomalandy* from elsewhere on the island (Puechmaille, unpublished data).

In total, 11 individuals of this species were captured in the Bemanavy Cave. Ten of these animals were captured on 21 May 2016 and one on 3 Nov. 2019 and comprised six females and five males and not one showed signs of breeding activity.

***Taphozous mauritanus* (E. Geoffroy, 1818)**

Safford and Duckworth (1990) observed one individual of this species at Ambalamanasy II (300 m) in the southwestern foothills of the Marojejy Massif, which, after emerging from the day roost site, flew towards the rice fields in the Andapa basin. This is the only record we are aware of for this broadly distributed African and Malagasy Region species in or around Parc National de Marojejy.

**Myzopodidae**

***Myzopoda aurita* Milne-Edwards & A. Grandidier, 1878**

There are several records of this species, a member of an endemic family, in the Marojejy protected area and surroundings. Safford and Duckworth (1988) captured an individual in 1988 in the southwestern portion of Marojejy in a mist net placed over a small stream. Further, two individuals were captured in close proximity to the protected area boundary by Pont and Armstrong (1990): 1) at their camp 1 (about 500 m) on 14 October 1989 in a mist net placed in an open vanilla plantation that was a “parous” female, and 2) at their camp 4 (elevation not given) on 5 November 1989 and close to a stream in a sparsely forested area that was an immature male. The descriptions and images available of these three individuals fit with *M. aurita*, the member of this genus known from the eastern moist evergreen forest (Goodman *et al.*, 2007; Russell *et al.*, 2008). *Myzopoda aurita* tends to be relatively common in

eastern lowland areas with dense stands of *Ravenala madagascariensis* (Ralisata *et al.*, 2022), which were not present near our different study sites on the massif and surrounding areas, perhaps explaining its lack of subsequent documentation on the massif and is known to local people residing in Mandena based on interviews conducted by S. M. Goodman (October, 2021).

### Molossidae

#### ***Chaerephon atsinanana* Goodman, Buccas, Naidoo, Ratrimomanarivo, Taylor & Lamb, 2010**

*Chaerephon atsinanana* is largely known from synanthropic day roost sites and is often found as a human commensal. Until recently, the Madagascar population of this species was considered part of a widespread African species, *C. pumilus*. Based on morphological and molecular characters the Malagasy animals were named as an endemic species, *C. atsinanana* (Goodman *et al.*, 2010a). Pont and Armstrong (1990) reported capturing this species from a roosting colony in the attic of a building at Ambavala. Further, in 2021 a colony was located in a school at Sarahandrano (Falimiarintsoa, 2022).

On the basis of an analysis of fecal pellets from 21 individuals captured at Sarahandrano, the following invertebrate groups were identified (Falimiarintsoa, 2022): Odonata (24.6%), Hemiptera (19.0%), Coleoptera (18.4%), Lepidoptera (15.3%), Diptera (10.7%), Hymenoptera (9.3%), and Ephemeroptera (2.7%). Some remains of Acaria and Siphonaptera were identified in the fecal remains and these were presumably ingested by the individual bats during grooming. The occurrence of such a considerable number of Odonata in the diet of this species is exceptional, and not known from any African member of this genus (Monadjem *et al.*, 2020), but is presumably associated with local differences in seasonal prey availability and individual preferences, as found for Central American and Asian members of the family (e.g. Fenton *et al.*, 1998; Leelapaibul *et al.*, 2005). Among the Hymenoptera in the Sarahandrano fecal samples, seven individuals of the ant genus *Pheidole* were identified, not one of the ant specimens showed signs of having wings, and were presumably gleaned off vegetation by this bat. The work of Rasoanoro *et al.* (2015) on the diet of *C. atsinanana* near Kianjavato, in the moist evergreen forest region of eastern Madagascar, found notably different results with respect to dietary composition:

Coleoptera (44.0%), Lepidoptera (25.4%), Homoptera (19.0%), and Diptera (8.3%).

On the basis of the 25 individuals of this species trapped at Sarahandrano between 30 April and 2 May 2021, some inferences can be made concerning their reproduction. In total, 14 females were captured, of which 11 did not show signs of recent or active breeding and three had large mammae, and of the 11 males, nine had abdominal testes with non-convoluted epididymides and two had slightly descended testes and partially convoluted epididymides.

#### **[*Chaerephon leucogaster* A. Grandidier, 1870**

This non-endemic species is widely distributed in portions of Madagascar, including the north (Ratrimomanarivo *et al.*, 2009a; Goodman & Ramasindrazana, 2013), often associated with anthropogenic settings. Presumably it occurs in buildings and other structures in villages around the Marojejy Massif.]

#### ***Mops leucostigma* G. M. Allen, 1918**

This endemic species to the Malagasy Region is widely distributed in portions of Madagascar, including the north (Ratrimomanarivo *et al.*, 2008; Goodman & Ramasindrazana, 2013), often associated with anthropogenic settings. At the Sarahandrano study site, this species was not captured in the different surveyed natural and human-generated habitats, and only found at a roost site in the village (Falimiarintsoa, 2022).

On the basis of fecal pellets of a single individual captured near the village of Sarahandrano and calculated as percent volume, the principal invertebrate group consumed include Coleoptera (close to 85%), followed by Diptera (slightly more than 10%) (Falimiarintsoa, 2022). On the basis of a few *M. leucostigma* fecal samples from the central east lowlands near Betampona, Rabarison (2016) found that it feeds predominantly on Coleoptera (67.0%), and then in descending order of importance Hemiptera, Hymenoptera, Lepidoptera, Diptera, Ephemeroptera, and Trichoptera. At another site in the central eastern, on the basis of fecal analysis, and a large number of individuals (n = 129), Todilahy *et al.* (2022) established that the diet of this species includes (in order of importance) Coleoptera (Scarabeidae, Carabidae, Staphilinidae, Nitulididae, and Chrysomelidae), Hymenoptera (Formicidae), Lepidoptera, Hemiptera, and Diptera;



notable differences were found in the diet of the different age and sex classes. Near Moramanga, in the inland central east and in close proximity to moist evergreen forest, Raharinjatovo Ny (2012) found that Coleoptera of the families Scarabaeidae, Coccinellidae, Dermestidae, Hydrophilidae, and Chrysomelidae were dominant prey, followed by Hemiptera and Diptera (Culicidae, Tipulidae).

On the basis of the six individuals captured at Sarahandrano on 6 May 2021, some details can be presented on their reproductive state. Of the five females, three had large mammae, one was lactating (also possessing a single placental scar), and the last individual had small mammae. The single male captured had enlarged testicles and with convoluted epididymes.

#### **[*Mops midas* (Sundevall, 1843)]**

This non-endemic species is widely distributed in portions of Madagascar (Goodman & Ramasindrazana, 2013), often associated with disturbed habitats, and can be found roosting in different types of building. It presumably occurs in village settings close to the Marojejy Massif.].

#### **[*Mormopterus jugularis* (Peters, 1865)]**

This endemic species, which is often found in synanthropic settings, including roost and breeding sites, has not been recorded in the immediate vicinity of Marojejy. It has been documented near Andapa, in relatively close proximity (Ratrimomanarivo *et al.*, 2009b) and presumably occurs in villages around the massif.]

### **Vespertilionidae**

#### ***Laephotis matroka* (Thomas & Schwann, 1905)**

This widespread endemic Malagasy species, particularly the east (Goodman & Ramasindrazana, 2013), is known from a single record from the Marojejy Massif. This species was previously referred to as *Eptesicus matroka* or *Neoromicia matroka*. An individual was captured in a vanilla plantation above the village of Sarahandrano (Falimiarintsoa, 2022). This animal was a female and showed no sign of recent or ongoing breeding activity.

On the basis of fecal pellets of the single captured individual, the principal insect group consumed are Coleoptera (close to 75%), followed by Diptera and Lepidoptera (each slightly more than 10%). This general dietary regime is similar to that found for this species based on a larger sample size in the moist

evergreen forest area of Anjozorobe-Angavo, in the Central Highlands (Rakotondramanana *et al.*, 2015).

#### ***Myotis goudoti* (A. Smith, 1834)**

This endemic species is widely distributed across Madagascar (Goodman & Ramasindrazana, 2013) and shows little genetic variation across the island based on mitochondrial markers (Weyeneth *et al.*, 2011); this is presumably associated with patterns of widespread dispersal. It was notably common at the principal study sites on and around the Marojejy Massif and was found in a variety of habitats (Table 3). For example, at the Antsahabe study site, 108 individuals were captured, with 53% in *savoka* (regenerating secondary grassland), 23% in relatively intact forest, 18% in secondary forest, and the balance in a variety of agroforestry habitats and rice fields (Rafanomezanjanahary, 2021). Elsewhere on the island, this species tends to make its day roost sites in caves or rock shelters (Goodman *et al.*, 2022). During the course of exploration of caves and rock shelters in and around Marojejy, it was not found roosting at any site. Presumably, this species' day roost sites are in small caves and crevices, or perhaps hollow trees, and upon exiting after dusk they have a relatively large home range that encompasses a variety of habitats.

On the basis of an analysis of fecal pellets from 28 individuals captured at the Sarahandrano study site, the following groups of invertebrates were identified (Falimiarintsoa, 2022): Coleoptera (55.6%), Diptera (20.4%), Lepidoptera (17.7%), and less than 3% of Hemiptera and Hymenoptera. The diet of this species at the Antsahabe study site and based on the analysis of 54 individuals was much more varied than at Sarahandrano and consisted of Coleoptera (44%), Lepidoptera (22%), Diptera (14%), Orthoptera (5%), and Araneae, Blattoptera, Ephemeroptera, Hemiptera, and Hymenoptera (each less than 4%) (Rafanomezanjanahary, 2021). The fecal pellets of 45 individuals captured along the elevational transect of the eastern slopes of the massif were analyzed and 13 different groups of invertebrates were identified, with the principal ones in decreasing order of representation being Coleoptera, Lepidoptera, Homoptera, and Hymenoptera (Manana, 2022). The work of Rasoanoro *et al.* (2015) on the diet of this species near Kianjavato, a zone of moist evergreen forest in the southeast of the island, found notably different results based on a sample size of two individuals: Coleoptera (43.7%), Araneae (40.7%), and Hymenoptera (8.4%). Hence, the diet of this

species around Marojejy, as well as sites in similar habitats, appears to be notably variable.

Using information from captured individuals of *M. goudoti*, some inference can be made on its breeding ecology. Of 109 individuals captured at Antsahabe in late September to late November 2019, 55 were females, all adults and three had no fur around the mammae (an indication that they had nursed young in the previous breeding period), but no individual had discernable embryos, and of the 52 males, 34 had testes descended into the uropatagium and 18 had abdominal testes. Of the 36 individuals captured at Sarahandrano between late March and late April 2021, 21 were females, including 11 adults, not one with discernable embryos, and 10 subadults. Of the 15 males from the site, all excluding one had descended testes in the uropatagium. At Andatsakala three individuals of this species were trapped, including one adult and one subadult females and a male with non-descended testes. Remarkably little has been published on the breeding ecology of this species and the data from Marojejy does not help to provide more precise information.

#### ***Scotophilus robustus* Milne-Edwards, 1881**

Pont and Armstrong (1990) reported capturing this endemic species outside natural forest vegetation and near a river. This is the only record we are aware of for the Marojejy area, although it is known from different sites in the eastern portion of the island (Goodman & Ramasindrazana, 2013). No subsequent records from the massif and surrounding lowland areas.

#### **Miniopteridae**

Since 2007, members of the genus *Miniopterus* on Madagascar and the Comoro islands have been the subject of different taxonomic and molecular studies, which resulted in the description of eight new species to science (Goodman *et al.*, 2022). The associated phylogenetic work has brought new insights into the evolutionary and colonization history of the genus in the Malagasy Region (Christidis *et al.*, 2014; Demos *et al.*, 2020). At least five named species occur within and around the Marojejy protected area, as well as one belonging to an apparently unnamed clade (P3, after Christidis *et al.*, 2014). In the expedition report of Pont and Armstrong (1990), the following species are tentatively listed for Marojejy: *M. minor*, *M. inflatus*, and *M. schreibersii*, following the taxonomy of Hill (1993). These three species based on more modern

systematics do not occur on Madagascar and the inferred identity of these forms are discuss below in the different species accounts.

#### ***Miniopterus aelleni* Goodman, Maminirina, Weyeneth, Bradman, Christidis, Ruedi & Appleton, 2009**

This species, only known from Madagascar and the Comoros, occurs at scattered localities in central western and northern Madagascar (Goodman & Ramasindrazana, 2013; Goodman *et al.*, 2015). During the elevational transect of Marojejy in 2021, a single individual was capture at Camp 1 (480 m) in a mist net traversing the Manantenina River. The other record from the area is an individual at the Andatsakala study site found in degraded forest near the Sambava River at 290 m. Neither of these animals showed indications of recent or on-going breeding activity.

#### ***Miniopterus ambohitrensis* Goodman, Ramasindrazana, Naughton & Appleton, 2015**

This endemic species was described as new to science within the past decade and the holotype comes from the extreme north of the island (Montagne d'Ambre), as well as part of the type series from the northwestern portion of Marojejy (Goodman *et al.*, 2015). On the basis of information provided in the species description, it tends to occur at higher elevations.

Pont and Armstrong (1990) reported a medium-size *Miniopterus* from Marojejy with a forearm of 44 to 45 mm, which they identified as *M. inflatus*, a species that based on more recent taxonomic work is restricted to sub-Saharan Africa and does not occur on Madagascar (Monadjem *et al.*, 2020). The individuals captured by Pont and Armstrong (1990) might be best referred to *M. ambohitrensis*, but the published forearm length of which ranges from 37 to 42 mm. Another possibility is that the animals are best referred to *M. majori*, which has a forearm length between 43 and 47 mm (Goodman, 2011), but this species is not known from the northern portion of Madagascar (Goodman & Ramasindrazana, 2013).

Since the description of *M. ambohitrensis*, it has been found at different sites on the Marojejy Massif, where it has a broad elevational distribution from 230 to 1880 m. A series was obtained in Bemanavy Cave in May 2016 and a single individual in a rock shelter near Antanimbaribe on 29 May 2016. The animal captured at 1880 m was in a mist net set for birds and

in a zone of montane ericoid thicket above forest line composed.

Details are available on the diet of this species based on the fecal pellets of two individuals captured along the elevational transect (Manana, 2022). The principal insect groups consumed are Coleoptera (45.7%), Hymenoptera (24.8%), and Lepidoptera (24.4%). These data are to our knowledge the first information on the diet of this species.

***Miniopterus brachytragos* Goodman, Maminirina, Bradman, Christidis & Appleton, 2009**

This Malagasy endemic is known from several different localities across the island, but the number of records are limited (Goodman & Ramasindrazana, 2013). At Marojejy, specifically near the Antsahabe study site, two individuals were found roosting in Bemanavy Cave and a single animal captured in a rice field near Mandena (Rafanomezanjanahary, 2021). At Andatsakala, a single individual was captured in an agroforestry area at 330 m (Todilahy & Goodman, unpublished data). The different animals handled showed no clear sign of past or on-going breeding activity.

***Miniopterus gleni* Peterson, Eger & Mitchell, 1995**

This species is broadly distributed across much of Madagascar (Goodman & Ramasindrazana, 2013) and at least based on mitochondrial markers shows little genetic variation across its range (Goodman *et al.*, 2010b). *Miniopterus gleni* tends to be more common in areas with limestone exposed geological formations and uses caves for breeding and day roost sites.

Pont and Armstrong (1990) reported a large *Miniopterus* from the Marojejy Massif with a forearm of 48 to 49 mm that they identified as *M. schreibersii*, a species based on more recent taxonomy does not occur on Madagascar (Goodman *et al.*, 2022) or sub-Saharan Africa (Monadjem *et al.*, 2020). The species they handled is with little doubt *M. gleni*.

*Miniopterus gleni* has been found at several different places on the Marojejy Massif. At the Sarahandrano site a single non-reproductive male was captured in a vanilla plantation (Falimiarintsoa, 2022). In the vicinity of Andasibe, specifically in the Bemanavy Cave, a day roost was found on 21 May 2016, and also in a rock shelter near Antanimbaribe on 29 May 2016. A visit to the Bemanavy Cave on 3

and 25 October 2019 did not result in the capture of this species. Whether it has natural local movements and occupies different roost sites, accounting for its presence in the cave during certain periods, or abandoned the site associated with human pressures, for example, is unclear. However, during the October 2019 visit to the site, it was mentioned by a local person from Mandena that children capture bats in the cave as dietary supplements, particularly during periods of food shortages (Rafanomezanjanahary, 2021).

On the basis of fecal pellets from a single individual of this species captured in a vanilla plantation above Sarahandrano, the diet is composed principally of Diptera and to a much less extent Coleoptera (Falimiarintsoa, 2022).

***Miniopterus griveaudi* Harrison, 1959**

This species is known from central western and northern Madagascar (Goodman & Ramasindrazana, 2013). It appears to be broadly distributed on the Marojejy Massif and surrounding areas and known to occur from 100 to 750 m elevation. In the southwestern sector of the area, at the Sarahandrano site, it was trapped in relatively intact forest, presumably exiting a cave or rock shelter roost site(s) to forage in more open and lower areas; it was not found in any of the agroforestry and agricultural areas or in the vicinity of the village (Falimiarintsoa, 2022). In contrast, at the Antsahabe study site, it was captured in a variety of habitats, ranging from secondary forests, *savoka* (regenerating secondary grassland), agroforestry areas, rice fields, and near the village of Mandena; it was also found roosting in the Bemanavy Cave (Rafanomezanjanahary, 2021). At the Andatsakala site, single individuals were captured, one in the Andaimpotsy rock shelter, one over a rice field, and one in degraded forest (Todilahy & Goodman, unpublished data). During the 2021 elevational transect of the eastern slopes of the massif, it was found at Camp 1 (450 m) and Camp 2 (780 m) (Manana, 2022).

On the basis of an analysis of fecal pellets from four individuals captured at the Sarahandrano study site, the following groups of invertebrates were identified (Falimiarintsoa, 2022): Coleoptera (54.0%), Diptera (35.0%), and Lepidoptera (9.5%). At the Antsahabe study site and based on fecal pellets of 10 individuals, the diet was similar to that near Sarahandrano (Rafanomezanjanahary, 2021): Coleoptera (50%), Lepidoptera (33%), and Diptera (11%). On the basis of fecal pellets of five



individuals collected along the elevational transect of the eastern slopes of the park, the diet is dominated by Coleoptera (42.4%), Lepidoptera (37.2%), and Hymenoptera (25.4%) (Manana, 2022). Thus, based on these data, there seems to be some variation in the dietary preferences of this species.

On the basis of individuals of *M. griveaudi* handled at the principal study sites in and around the Marojejy Massif, some insights can be inferred on their breeding ecology, specifically seasonality. At Antsahabe between 29 September and 19 November 2019, 20 individuals were captured, including eight females of which three had small mammae, four with single embryos (ranging from 4 to 18 mm crown-rump length), and one with large mammae, and 12 males of which seven had abdominal testes with not convoluted epididymides and five abdominal testes with partially convoluted epididymides. Further three individuals of this species captured at Sarahandrano on 25 and 26 April, including one male and three females, showed no sign of breeding activity. An additional three individuals were trapped at Andratsakala between 6 March and 25 April 2022, which included two subadult females and one male with convoluted epididymides. Hence, it would appear that females give birth towards the end of the calendar year, a period coinciding with the start of the rainy season and the presumed period of greatest insect densities.

#### [*Miniopterus manavi* Thomas, 1906

Pont and Armstrong (1990) captured members of the genus *Miniopterus* on Marojejy with a forearm length less than 40 mm and referred them to *M. minor*. On the basis of different lines of inference and more recent taxonomic research, these animals are presumably referable to members of the *M. manavi* group (*sensu lato*). These include a range of taxa that have been subsequently found on and around Marojejy: *M. aelleni*, *M. brachytragos*, and *M. griveaudi* (see species accounts above). In their molecular phylogeny of Malagasy *Miniopterus*, Christidis *et al.* (2014) found a clade (P3 clade) that could not be assigned to a named species and was part of the *manavi* species group (*sensu lato*), which included a bat obtain in the northwestern sector of Marojejy.]

## Discussion

On the basis of the information presented herein, synthesizing a range of different published and

unpublished data on the bats occurring in and around the Parc National de Marojejy, a total of 18 bat species has been documented. An additional four species, including one Pteropodidae (*Eidolon dupreanum*) and three Molossidae (*Chaerephon leucogaster*, *Mops midas*, and *Mormopterus jugularis*), are anticipated to occur in the immediate area, but require further documentation. There are numerous areas of the massif that have yet to be the subject of relatively intensive bat surveys and it is almost certain that such work will document additional species in and around the park.

Cumulative trapping effort since late 2019 has been considerable and at the sites of Sarahandrano and Andratsakala with about 10,900 meter/hours of mist netting and over 1076 hours of harp trap capture. (Such data are not available for Antsahabe.) With these two devices, 470 individual bats were captured at all three sites. Further, an additional 57 bats were trapped in nearby caves and rock shelters.

#### Use of caves and rock shelters

The geological formation of Marojejy is primarily granitic (Goodman *et al.*, 2018) and lacks areas of sedimentary rock typical of western Madagascar, particularly limestone with karst habitat and extensive erosion and underground cave systems. During the bat surveys in and around the Marojejy Massif, a total of six species were found roosting in caves or rock shelters (Table 2). In certain cases, the difference between these two types of underground structures is ambiguous. In general, the sites were shallow, a maximum of 5 m high and 10 m deep, and largely dark spaces under large, eroded boulders, sometimes partially covered by soil, and with entrances sufficiently large for small insectivorous bats to exploit. In fact, based on the definitions presented in the methods section all of the “caves” visited during our work are best referred to as rock shelters. In certain cases, the sites were along river and stream banks, and after heavy rains would at least be partially flooded. Hence, in general, one limiting factor that can be suggested for the bats of the Marojejy Massif is the lack of cave systems and several species known from the area and generally cave-dwelling were not found in these underground formations.

The dominant bat occurring in these caves and rock shelters was *Paremballonura atrata*, and in many cases the only species found in a given structure. In the watershed below the Andratsakala study site, there are numerous drainages leading to

**Table 2.** The bats known from caves and rock shelters in and around the Parc National de Marojejy. The different sites in their respective sector maps are indicated on Figure 1. All of these sites are best considered as rock shelters based on the definition given herein.

#### Antsahabe area

1. Antanimbaribe rock shelter, 14.49519°S, 49.59583°E (based on fieldwork of Rasoanoro in May 2016)

*Miniopterus ambohitrensis*

*M. gleni*

2. Beamalona or Antsahanisoavina rock shelter, 14.45670°S, 49.80622°E (based on fieldwork of Rafanomezanjanahary in October 2019)

*Paremballonura atrata*

3. Bemanavy, 14.45946°S, 49.80271°E (based on fieldwork of Rasoanoro in May 2016, and Rafanomezanjanahary in October 2019)

*Paremballonura atrata*

*Coleura kibomalandy*

*Miniopterus ambohitrensis*

*M. brachytragos*

*M. gleni*

*M. griveaudi*

#### Andatsakala area

1. Ambodivohitra rock shelter, 14.43893°S, 49.86213°E (based on fieldwork of Todilahy in March and April 2022)

*Paremballonura atrata*

2. Andaimpotsy rock shelter, 14.40235°S, 49.89531°E (based on fieldwork of Todilahy in March and April 2022)

*Paremballonura atrata*

3. Antsahafoaka rock shelter, 14.39810°S, 49.87908°E (based on fieldwork of Todilahy in March and April 2022)

*Paremballonura atrata*

4. Antsahambary 1 rock shelter, 14.40262°S, 49.89025°E (based on fieldwork of Todilahy in March and April 2022)

*Paremballonura atrata*

5. Antsahambary 2, rock shelter 14.41276°S; 49.89163°E (based on fieldwork of Todilahy in March and April 2022)

*Paremballonura atrata*

5. Bemanasy rock shelter, 14.40806°S, 49.86142°E (based on fieldwork of Todilahy in March and April 2022)

*Paremballonura atrata*

the Sambava River, often with rock shelters under large partially exposed boulders, and at such sites small populations of *P. atrata* occurred. The one such site, Bemanavy near Antsahabe, with a relatively tall ceiling rising to 5 m, had the greatest diversity of bat species.

Eleven of the 18 bat species documented from the Marojejy area are known elsewhere on the island to occupy caves for day roost and breeding sites (Table 1). *Triaenops menamena* is only known from the Marojejy area based on an individual found in a cave by Pont and Armstrong (1990). Of these 11 taxa, six were found in the Marojejy area in caves and rock shelters during our intensive surveys starting in late 2019 (Tables 2 & 3). Excluding the case of *T. menamena*, those not found in caves during our work in and around the massif include *Rousettus madagascariensis*, *Macronycteris commersoni*, *Myotis goudoti*, and *Miniopterus aelleni*. Two of the most commonly captured bats during the recent surveys and absent from cave roosts were *R. madagascariensis* and *Myotis goudoti*; Pont and Armstrong (1990) did find a few *M. goudoti* occupying caves. The fact that these two species have notably large populations at our three principal study sites

and were not found occupying caves, indicates that other unexplored cave systems or rock shelters occur on the massif. It is our impression that cave roosting sites might be a limiting factor for the local bat populations and for certain species they roost higher up on the massif and descend each dusk to forage.

#### Bat species habitat use and capture rates

A number of intensive bat surveys have been conducted since late 2019 at three different sites around the park (Figure 1), which included work within relatively intact forest, secondary forest, *savoka* (regenerating secondary grasslands), a range of different agroforestry areas (most with some closure to the over story), rice fields, and village settings. A synthesis of where the different bat species were captured across this habitat matrix provides some insights into their utilization or passage in these different zones (Table 3). The abundance of bats in these different habitats showed a statistically significant trend ( $\chi^2 = 1996$ ; degree of freedom = 3942;  $P = < 0.0001$ ). Different bat species do not consistently occur in the habitats between the forest to village settings and show ecological preferences.

**Table 3.** Habitat utilization of the documented bat fauna of Marojejy based on captured individuals during inventory studies starting in late 2019 at the sites of Antsahabe, Andatsakala, and Sarahandrano. This data set includes 13 of the 18 species documented from the massif and the balance are only known from pre-2019 records. Species endemic to Madagascar are preceded by an asterisk.

|                                     | Relatively intact forest <sup>1</sup> | Secondary forest | Savoka <sup>2</sup> | Agroforestry habitat <sup>3</sup> | Rice fields | Village settings | Caves and rock shelters |
|-------------------------------------|---------------------------------------|------------------|---------------------|-----------------------------------|-------------|------------------|-------------------------|
| * <i>Rousettus madagascariensis</i> | X                                     | X                | X                   | X                                 | X           | X                | –                       |
| * <i>Macronycteris commersoni</i>   | X                                     | X                | –                   | X                                 | –           | X                | –                       |
| * <i>Paremballonura atrata</i>      | X                                     | X                | –                   | –                                 | –           | –                | X                       |
| * <i>Coleura kibomalandy</i>        | –                                     | –                | –                   | –                                 | –           | –                | X                       |
| * <i>Chaerephon atsinanana</i>      | –                                     | –                | –                   | –                                 | –           | X                | –                       |
| <i>Mops leucostigma</i>             | –                                     | –                | –                   | –                                 | –           | X                | –                       |
| * <i>Myotis goudoti</i>             | X                                     | X                | X                   | X                                 | X           | X                | –                       |
| * <i>Laephotis matroka</i>          | –                                     | –                | –                   | X                                 | –           | –                | –                       |
| <i>Miniopterus aelleni</i>          | X                                     | X                | –                   | –                                 | –           | –                | –                       |
| * <i>Miniopterus ambohitrensis</i>  | X                                     | X                | –                   | X                                 | –           | –                | –                       |
| * <i>Miniopterus brachytragos</i>   | –                                     | –                | –                   | –                                 | –           | –                | X                       |
| * <i>Miniopterus gleni</i>          | –                                     | –                | –                   | X                                 | –           | –                | X                       |
| * <i>Miniopterus griveaudi</i>      | X                                     | –                | X                   | X                                 | X           | X                | X                       |

<sup>1</sup> Includes riverine forest within the protected area.

<sup>2</sup> Regenerating secondary grasslands.

<sup>3</sup> Different sorts of plantations generally, but not exclusively, under some canopy cover and including vanilla, coffee, litchis, pineapples, and banana.

**Table 4.** Trapping effort and number of captures at the sites of Andatsakala (Todilahy & Goodman, unpublished data) and Sarahandrano (Falimiarintsoa, 2022), as well as the elevational transect (Manana, 2022), across different sampled habitats, excluding caves and rock shelters<sup>1</sup>.

|  | Relatively intact forest | Secondary forest | Savoka <sup>2</sup> | Agroforestry habitat <sup>3</sup> | Rice and open agriculture | Village settings |
|--|--------------------------|------------------|---------------------|-----------------------------------|---------------------------|------------------|
| Cumulative number of harp trap hours <sup>3</sup>      | 440                      | 144              | 132                 | 132                               | 144                       | 84               |
| Cumulative number of mist net meter/hours <sup>4</sup> | 5663                     | 654              | 1047                | 1284                              | 1107                      | 1154             |
| Combined harp trap and mist netting effort             | 6103                     | 798              | 1179                | 1316                              | 1251                      | 1238             |
| <b>Captures by species</b>                             |                          |                  |                     |                                   |                           |                  |
| <i>Rousettus madagascariensis</i>                      | 1                        | 23               | 4                   | 41                                | 41                        | 0                |
| <i>Macronycteris commersoni</i>                        | 5                        | 2                | 0                   | 1                                 | 0                         | 0                |
| <i>Paremballonura atrata</i>                           | 3                        | 0                | 4                   | 9                                 | 0                         | 0                |
| <i>Chaerephon atsinanana</i>                           | 0                        | 0                | 0                   | 0                                 | 25                        | 0                |
| <i>Mops leucostigma</i>                                | 0                        | 0                | 0                   | 0                                 | 6                         | 0                |
| <i>Myotis goudoti</i>                                  | 73                       | 5                | 1                   | 2                                 | 4                         | 0                |
| <i>Laephotis matroka</i>                               | 0                        | 0                | 0                   | 1                                 | 0                         | 0                |
| <i>Miniopterus aelleni</i>                             | 3                        | 0                | 0                   | 0                                 | 0                         | 0                |
| <i>Miniopterus ambohitrensis</i>                       | 2                        | 0                | 0                   | 0                                 | 0                         | 0                |
| <i>Miniopterus brachytragos</i>                        | 0                        | 0                | 0                   | 1                                 | 0                         | 0                |
| <i>Miniopterus gleni</i>                               | 0                        | 0                | 0                   | 1                                 | 0                         | 0                |
| <i>Miniopterus griveaudi</i>                           | 10                       | 0                | 0                   | 1                                 | 1                         | 0                |
| <b>Total number of captures</b>                        | <b>97</b>                | <b>30</b>        | <b>9</b>            | <b>57</b>                         | <b>77</b>                 | <b>0</b>         |
| <b>Ratio of effort/captures</b>                        | <b>0.02</b>              | <b>0.04</b>      | <b>0.01</b>         | <b>0.04</b>                       | <b>0.06</b>               | <b>0.0</b>       |

<sup>1</sup> Data from the site of Antsahabe are not included herein and hence measures of efforts were greater than presented in this table.

<sup>2</sup> Regenerating secondary grasslands.

<sup>3</sup> At all of the sites in and around Marojejy inventoried since the latter portion of 2019, the same style harp trap has been employed (see Methods). The figures reported here are the cumulative number of hours the trap was functioning in each habitat.

<sup>4</sup> Calculated as the cumulative number of meter/hours mist nets were employed in a given habitat. For example, two nets of 12 m in place for three hours tabulates to 72 meter/hours.

Although trapping effort with mist nets and harp traps was not equal in the different habitats (Table 4) capture rates were highest and in decreasing order: rice and open agriculture, agroforestry, secondary forest, intact forest, *savoka*, and villages. The number of captures in natural lowland forest,

albeit in some cases degraded, was about half of the agroforestry and secondary forest habitats. No species was captured exclusively in relatively intact forest formations. These results emphasize that the bat fauna of the Marojejy area is not forest-dependent *per se*. However, presumably areas with natural



forest hold include day roost sites either in hollows of large trees or caves and rock shelters.

### Conservation and future work

The Parc National de Marojejy, which in 1996 had an estimated forest cover of 50,412 ha, has been the subject of deforestation over the past decades, with slightly more than a 600 ha reduction in forest cover between 1996 and 2006 and 240 ha between 2006 and 2016 (Goodman *et al.*, 2018). It is important to mention that these figures are derived from LANDSAT 5, 7, and 8 images and at a relatively coarse scale at the level of a single pixel (30 x 30 m). Hence, finer level disturbances, such as selective logging of hardwoods or other forms of exploitation, would not be picked up by these analyses. For example, the lowland forests, particularly in the eastern and northeastern portions of the protected area, have been the subject of illegal exploitation of rosewood of the genus *Dalbergia* (Patel, 2007). Maintaining forest integrity of the Parc National de Marojejy is critical for the continued existence of its unique biota, which includes a considerable number of local microendemics and forms one of the pearls of Madagascar's terrestrial protected area system.

With regards to bats, Marojejy has a local fauna of 18 documented species, which is the highest for any eastern moist evergreen forest known to date (Goodman *et al.*, 2018). This is certainly related to the proportionately intensive effort that has been devoted to studying Marojejy's vertebrate fauna, including bats, superimposed on the ecological and elevational variation of the site. It is easy to imagine that other large protected areas, such as Masoala and Makira with additional survey efforts and associated systematic research, would also yield important levels of diversity. The bat fauna of Marojejy does not contain any Critically Endangered or Endangered species, and two species, *Pteropus rufus* and *Rousettus madagascariensis*, are classified as Vulnerable; the balance of species fall within non-threatened categories (Table 1). Further, no bat species in this protected area can be considered strictly forest dependent.

Some pressures do exist at a local scale. Bat species making their day roosts in caves or rock shelters in the surrounding foothills of the massif are subject to at least occasional exploitation for bush meat. In late 2019, a local guide mentioned that the Bemanavy Cave close to Antsahabe, was visited by young people from neighboring villages to capture insectivorous bats for dietary protein supplement.

Further, a similar form of exploitation occurs in the rock shelters near Andatsakala, where small insectivorous species are exploited during periods of food shortage (Todilahy, unpublished data). This is presumably a problem in and around other portions of the massif where bat roosts are accessible. We have no direct information on the exploitation of fruit bats of the family Pteropodidae in and around Marojejy, a group that is widely hunted across portions of the island for food (Andrianaivoarivelo *et al.*, 2022). Another pressure near Andatsakala mentioned by local people associated with insectivorous bats in areas with vanilla plantations is that certain people are afraid of the bats roosting in such sites and send others into day roost sites to kill the animals (Todilahy, unpublished data).

While the Marojejy Massif has a notably rich bat fauna, it is almost certain with further efforts to explore poorly known areas of the park and surrounding areas, measures of species diversity will increase. Further, particular emphasis should be given to finding and inventorying caves, crevices, and rock shelters for bats, which will certainly result in an augmentation of what is known about the protected area's chiropteran fauna.

### Acknowledgements

We are grateful to the Malagasy Government and Madagascar National Parks for permission to conduct research in the Parc National de Marojejy and surrounding areas (N°280/19/MEDD/SG/DGEF/DGRNE, N°57/20/MEDD/SG/DGEF/DGRNE, N°191/20/MEDD/SG/DGGE/DAPRNE/SCBE. Re, N°048/22/MEDD/SG/DGGE/DAPRNE/SCBE. Re). A number of local people helped with the bat surveys and we are grateful for their assistance, including Philibert Belazaina of Sarahandrano, Edouard Mahazandry of Manantenina, and Frédéric Rahamavita of Andatsakala. The work at Antsahabe, Sarahandrano, and Andatsakala was financed by a NIH-NSF NIFA Ecology and Evolution of Infectious Disease Award grant (1R01-TW011493-01) awarded to Charles Nunn from Duke University as principal investigator. Field research associated with the elevational transect of Marojejy was financed by a grant from Korea International Cooperation Agency (KOICA) to UNESCO Madagascar, Madagascar National Parks, and Association Vahatra. We are grateful to Sébastien Puechmaille for sequencing tissue samples of the Marojejy population of *Coleura kibomalandy*. For comments on an earlier version

of the manuscript, which notably improved its presentation, we are grateful to Ara Monadjem.

## References

- Andrianaivoarivelo, R. A., Ramilijaona, O., Racey, P. A., Razafindrakoto, N. & Jenkins, R. K. B. 2011.** Feeding ecology, habitat use and reproduction of *Rousettus madagascariensis* Grandidier, 1928 (Chiroptera: Pteropodidae) in eastern Madagascar. *Mammalia*, 75 (1): 69-78.
- Andrianaivoarivelo, R. A., Petit, E. J., Razafindrakoto, N. & Racey, P. A. 2012.** Alimentation et dispersion de graines chez *Rousettus madagascariensis* G. Grandidier 1928, dans le Nord-ouest de Madagascar. *Revue d'Ecologie (La Terre et la Vie)*, 67: 179-191.
- Andrianaivoarivelo, R. A., Andriafidison, D., Razafimanahaka, J. H., Razafindrakoto, N., Oleksy, R. Z. & Racey, P. A. 2022.** Pteropodidae, fruit bats, *fanihy, angavo*. In *The new natural history of Madagascar*, ed. S. M. Goodman, pp. 1911-1916. Princeton University Press, Princeton.
- Christidis, L., Goodman, S. M., Naughton, K. & Appleton, B. 2014.** Insights into the evolution of a cryptic radiation of bats: Dispersal and ecological radiation of Malagasy *Miniopterus* (Chiroptera: Miniopteridae). *PLoS ONE*, 9(3): e92440.
- Demos, T. C., Webala, P. W., Lutz, H. L., Kerbis Peterhans, J. C., Goodman, S. M., Cortes-Delgado, N., Bartonjo, M. & Patterson, B. P. 2020.** Multilocus phylogeny of a cryptic radiation of Afrotropical long-fingered bats (Chiroptera, Miniopteridae). *Zoologica Scripta*, 49 (1): 1-13.
- Falimiarintsoa, D. 2022.** Distribution écologique des chauves-souris dans la partie sud-ouest du Parc National de Marojejy. Mémoire de Master, Faculté des Sciences, Université d'Antsiranana, Antananarivo.
- Fenton, M. B., Rautenbach, I. L., Rydell, J., Arita, H. T., Ortega, J., Bouchard, S., Hovorka, M. D., Lim, B., Odgren, E., Portfors, C. V., Scully, W. W., Syme, D. M. & Vonhof, M. J. 1998.** Emergence, echolocation, diet and foraging behavior of *Molossus ater* (Chiroptera: Molossidae). *Biotropica*, 30 (2): 314-320.
- Foley, N. M., Goodman, S. M., Whelan, C. V., Puechmaille, S. J. & Teeling, E. 2017.** Towards navigating the Minotaur's labyrinth: Cryptic diversity and taxonomic revision within the speciose genus *Hipposideros* (Hipposideridae). *Acta Chiropterologica*, 19 (1): 1-18.
- 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. Raheirilalao & 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. 2011.** *Les chauves-souris de Madagascar*. Association Vahatra, Antananarivo.
- Goodman, S. M. & Ramasindrazana, B. 2013.** Chauves-souris ou ordre des Chiroptera / Bats or the Order Chiroptera. Dans *Atlas d'une sélection de vertébrés terrestres de Madagascar / Atlas of selected land vertebrates of Madagascar*, eds. S. M. Goodman & M. J. Raheirilalao, pp. 169-209. Association Vahatra, Antananarivo.
- Goodman, S. M. & Ranivo, J. 2009.** The geographical origin of the type specimens of *Triaenops humbloti* and *T. rufus* (Chiroptera: Hipposideridae) reputed to be from Madagascar and the description of a replacement species name. *Mammalia*, 73: 47-55.
- Goodman, S. M. & Wilmé, L. (eds.) 2003.** Nouveaux résultats d'inventaires biologiques faisant référence à l'altitude dans la région des massifs montagneux de Marojejy et d'Anjanaharibe-Sud. *Recherches pour le Développement, Série Sciences Biologiques*, 19: 1-302.
- Goodman, S. M., Andriafidison, D., Andrianaivoarivelo, R., Cardiff, S. G., Ifticene, E., Jenkins, R. K. B., Kofoky, A., Mbohoahy, T., Rakotondravony, D., Ranivo, J., Ratrimomanarivo, F., Razafimanahaka, J. & Racey, P. A. 2005.** The distribution and conservation of bats in the dry regions of Madagascar. *Animal Conservation*, 8: 153-165.
- Goodman, S. M., Rakotondraparany, F. & Kofoky, A. 2007.** The description of a new species of *Myzopoda* (Myzopodidae: Chiroptera) from western Madagascar. *Mammalian Biology*, 72: 65-81.
- Goodman, S. M., Cardiff, S. G. & Ratrimomanarivo, F. 2008.** First record of *Coleura* (Chiroptera: Emballonuridae) on Madagascar and identification and diagnosis of members of the genus. *Systematics and Biodiversity*, 6: 283-292.
- Goodman, S. M., Buccas, W., Naidoo, T., Taylor, P. J. & Lamb, J. 2010a.** Patterns of morphological and genetic variation in the western Indian Ocean members of the *Chaerephon 'pumilus'* complex (Chiroptera: Molossidae) with the description of a new species from Madagascar. *Zootaxa*, 2551: 1-36.
- Goodman, S. M., Maminirina, C. P., Bradman, H. M., Christidis, L. & Appleton, B. 2010b.** Patterns of morphological and genetic variation in the endemic Malagasy bat *Miniopterus gleni* (Chiroptera: Miniopteridae), with the description of a new species, *M. griffithsi*. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 48: 75-86.
- Goodman, S. M., Puechmaille, S. J., Weyeneth, N. F., Gerlach, J., Ruedi, M., Schoeman, M. C., Stanley, W. T. & Teeling, E. C. 2012.** Phylogeny of the Emballonurini (Emballonuridae) with descriptions of a new genus and species from Madagascar. *Journal of Mammalogy*, 93: 1440-1455.
- Goodman, S. M., Rasoanoro, M., Ralisata, M. & Ramasindrazana, B. 2014.** The bats of the Kianjavato-

- Vatovavy region, lowland eastern central Madagascar. *Malagasy Nature*, 8: 89-102.
- Goodman, S. M., Ramasindrazana, B., Naughton, K. M. & Appeleton, B. 2015.** Description of a new species of the *Miniopterus aelleni* group (Chiroptera: Miniopteridae) from upland areas of central and northern Madagascar. *Zootaxa*, 3936 (4): 538-558.
- Goodman, S. M., Raherilalao, M. J. & Wohlhauser, S. 2018.** *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. Association Vahatra, Antananarivo.
- Goodman, S. M., Ramasindrazana, B. & Schoeman, M. C. 2022.** Introduction to the bats of Madagascar. In *The new natural history of Madagascar*, ed. S. M. Goodman, pp. 1894-1911. Princeton University Press, Princeton.
- 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.
- Hill, J. E. 1993.** Long-fingered bats of the genus *Miniopterus* (Chiroptera: Vespertilionidae) from Madagascar. *Mammalia*, 57 (3): 401-405.
- Leelapaibul, W., Bumrungsri, S. & Pattanawiboon, A. 2005.** Diet of wrinkle-lipped free-tailed bat (*Tadarida plicata* Buchanan, 1800) in central Thailand: Insectivorous bats potentially act as biological pest control agents. *Acta Chiropterologica*, 7(1): 111-119.
- Manana, C. 2022.** Variation altitudinale de Chiroptera insectivore avec leur régime alimentaire cas de Parc National Marojejy, Région SAVA, Madagascar. Mémoire de Master, Faculté des Sciences, Université d'Antsiranana, Antsiranana.
- Monadjem, A., Taylor, P. J., Cotterill, F. P. D. & Schoeman, M. C. 2020.** *Bats of central and southern Africa: A biogeographic and taxonomic synthesis*, 2nd edition. Wits University Press, Johannesburg.
- Monadjem, A., Demos, T. C., Dalton, D. L., Webala, P. W., Musila, S., Kerbis Peterhans, J. C. & Patterson, B. D. 2021.** A revision of pipistrelle-like bats (Mammalia: Chiroptera: Vespertilionidae) in East Africa with the description of new genera and species. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 191 (4): 1114-1146.
- Patel, E. 2007.** Logging of rare rosewood and palisandre (*Dalbergia* spp.) within Marojejy National Park, Madagascar. *Madagascar Conservation and Development*, 2 (1): 11-16.
- Peterson, R. L., Eger, J. L. & Mitchell, L. 1995.** Chiroptères. *Faune de Madagascar*, 84: 1-204.
- Pont, S. M. & Armstrong, J. D. 1990.** A study of the bat fauna of the Reserve Naturelle Intégrale [sic] de Marojejy in north east Madagascar. University of Aberdeen, Aberdeen.
- Rabarison, H. 2016.** Aperçu de la bioécologie et régime alimentaire des chauves-souris dans la Réserve Naturelle Intégrale de Betampona, Région Atsinanana. Diplôme de Master, Mention Zoologie et Biodiversité Animale, Université d'Antananarivo, Antananarivo.
- Rafanomezanjanahary, J. M. 2021.** Distribution écologique des chauves-souris aux environs du bas versant du Parc National de Marojejy. Mémoire de Master, Mention Zoologie et Biodiversité Animale, Université d'Antananarivo, Antananarivo.
- Raharinjatovo Ny, O. 2012.** Rôle des chauves-souris insectivores dans le contrôle des insectes vecteurs de maladies transmissibles à l'homme : Cas des Molossidae. Mémoire de DEA, Département de Biologie Animale, Université d'Antananarivo, Antananarivo.
- Raherilalao, M. J., Soarimalala, V., Raselimanana, A. P., Radasimalala, V. Goodman, S. M. & Tahinarivony, J. A. 2022.** Evaluation éco-biologique de la faune et de la flore de l'Aire Protégée d'Ambohitr'Antsingy (Montagne des Français), au Nord de Madagascar. *Malagasy Nature*, 16: 1-78.
- Rakotoarivelo, A. R. & Randrianandrianina, F. H. 2007.** A chiropteran survey of the Lac Kinkony-Mahavavy area in western Madagascar. *African Bat Conservation News*, 12: 2-5.
- Rakotoarivelo, A. R., Ralisata, M., Ramilijaona, O. R., Rakotomalala, M. R., Racey, P. A. & Jenkins, R. K. B. 2009.** The food habits of a Malagasy giant: *Hipposideros commersoni* (E. Geoffroy, 1813). *African Journal of Ecology*, 47: 283-288.
- Rakotondramanana, C. F., Rajemison, B. & Goodman, S. M. 2015.** Comportement alimentaire des communautés de chauves-souris animalivores de Kirindy (CNFEREF) et d'Antsahabe, Madagascar : Répartition, partage et disponibilité de niche alimentaire. *Malagasy Nature*, 9: 68-87.
- Ralisata, M., Goodman, S. M., Kofoky, A. F., Racey, P. A. & Schliemann, H. 2022.** *Myzopoda*, Old World Sucker-Footed Bats, *kapity lavasofina, kipotipototy lavasofina*. In *The new natural history of Madagascar*, ed. S. M. Goodman, pp. 1917-1922. Princeton University Press, Princeton.
- Ramanantsalama, R. V., Noroalintseho Lalarivoniaina, O. S., Raselimanana, A. P. & Goodman, S. M. 2023.** Influence of environmental parameters on the breeding of an endemic Malagasy fruit bat, *Rousettus madagascariensis* (Pteropodidae). *Acta Chiropterologica*, 24 (2): 327-342.
- Ramírez-Francel, L. A., García-Herrera, L. V., Losada-Prado, S., Reinoso-Flórez, G., Sánchez-Hernández, A., Estrada-Villegas, S., Lim, B. K. & Guevara, G. 2022.** Bats and their vital ecosystem services: A global review. *Integrative Zoology*, 17: 2-23.
- Ramasindrazana, B. & Goodman, S. M. 2014.** Documented record of *Triaenops menamena* (family Hipposideridae) in the Central Highlands of Madagascar. *African Bat Conservation News*, 35: 6-7.
- Ramasindrazana, B., Rajemison, B. & Goodman, S. M. 2012.** Bio-écologie des chauves-souris du Parc National



- de Tsimanampetsotsa. 2. Variation interspécifique et saisonnière du régime alimentaire. *Malagasy Nature*, 6: 117-124.
- Rasoanoro, M. 2021.** Etude des parasites sanguins des petits mammifères et chauves-souris de Madagascar. PhD, Ecole Doctorale en Science de la Vie et de l'Environnement, Université d'Antananarivo, Antananarivo.
- Rasoanoro, M., Ramasindrazana, B., Rajemison, B., Razafimahatratra, E. & Goodman, S. M. 2015.** Préférence alimentaire des chauves-souris de Kianjavato, région de Vatovavy-Fitovinany, Madagascar. *Malagasy Nature*, 9: 58-67.
- Ratrimomanarivo, F. H., Goodman, S. M., Hoosen, N., Taylor, P. J. & Lamb, J. 2008.** Morphological and molecular variation in *Mops leucostigma* (Chiroptera: Molossidae) of Madagascar and the Comoros: Phylogeny, phylogeography, and geographic variation. *Mitteilungen aus dem Hamburgischen Zoologischen Museum*, 105: 57-101.
- Ratrimomanarivo, F. H., Goodman, S. M., Stanley, W. T., Naidoo, T., Taylor, P. J. & Lamb, J. 2009a.** Geographic and phylogeographic variation in *Chaerephon leucogaster* (Chiroptera: Molossidae) of Madagascar and the western Indian Ocean islands of Mayotte and Pemba. *Acta Chiropterologica*, 11 (1): 25-52.
- Ratrimomanarivo, F. H., Goodman, S. M., Taylor, P. J., Melson, B. & Lamb, J. 2009b.** Morphological and genetic variation in *Mormopterus jugularis* (Chiroptera: Molossidae) in different bioclimatic regions of Madagascar with natural history notes. *Mammalia*, 73: 110-129.
- Razafimanahaka, J. H., Ralisata, M., Randrianandrianina, F., Jenkins, R. K. B., Ratsirarson, J. & Racey, P. A. 2016.** Habitat use by the endemic Malagasy bat *Hipposideros commersoni* in a littoral forest. *Acta Chiropterologica*, 18 (2): 423-431.
- Razakarivony, V., Rajemison, B. & Goodman, S. M. 2005.** The diet of Malagasy Microchiroptera based on stomach contents. *Mammalian Biology*, 70 (5): 312-316.
- Russell, A. L., Ranivo, J., Palkovacs, E. P., Goodman, S. M. & Yoder, A. D. 2007.** Working at the interface of phylogenetics and population genetics: A biogeographic analysis of *Triaenops* spp. (Chiroptera: Hipposideridae). *Molecular Ecology*, 16: 839-851.
- Russell, A. L., Goodman, S. M., Fiorentino, I. & Yoder, A. D. 2008.** Population genetic analysis of *Myzopoda* (Chiroptera: Myzopodidae) in Madagascar. *Journal of Mammalogy*, 89 (1): 209-221.
- Safford, R. J. & Duckworth, J. W. (eds.) 1990.** *A wildlife survey of Marojejy Reserve, Madagascar*. ICBP Study Report No. 40. International Council for Bird Preservation, Cambridge, United Kingdom.
- Shiel, C., McAney, C., Sullivan, C. & Fairley, J. 1997.** Identification of arthropod fragments in bat droppings. *Mammal Society Occasional Publications*, 17: 1-56.
- Todilahy, L. J., Rajemison, B. & Goodman, S. M. 2022.** Régime alimentaire de *Mops leucostigma* (Chiroptera : Molossidae) dans la Station Forestière d'Ivoina, Centre-est de Madagascar. *Malagasy Nature*, 16: 127-133.
- Vololona, J., Ramavovololona, P., Noroalintseheno Lalarivoniaina, O. S. & Goodman, S. M. 2020a.** Fleurs visitées par *Rousettus madagascariensis* G. Grandidier, 1928 (Chiroptera : Pteropodidae) dans la Réserve Spéciale d'Ankarana, Madagascar. *Bulletin de la Société Zoologique de France*, 145 (1): 49-67.
- Vololona, J., Ramavovololona, P. & Goodman, S. M. 2020b.** Régime alimentaire de *Rousettus madagascariensis* (Chiroptera : Pteropodidae) dans la Réserve Spéciale d'Ankarana, Madagascar. *Bulletin de la Société Zoologique de France*, 145 (4): 365-381.
- Weyeneth, N., Goodman, S. M. & Ruedi, M. 2011.** Do diversification models of Madagascar's biota explain the population structure of the endemic bat *Myotis goudoti* (Chiroptera: Vespertilionidae)? *Journal of Biogeography*, 38 (1): 44-54.

# Diversity and altitudinal distribution of lemurs on the eastern slopes of the Marojejy Massif

Rindrahatsarana Ramanankirahina<sup>1</sup> & José Myriel Ralison<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Mention Zoologie et Biodiversité Animale, Domaine Sciences et Technologie, BP 906, Faculté des Sciences, Université d'Antananarivo, Antananarivo 101, Madagascar

E-mail: hatsarana@yahoo.fr

<sup>2</sup> Biotope Madagascar, VT 74 G Andohanimandroseza, Antananarivo 101, Madagascar

E-mail: jmrailison@biotope.fr

## Abstract

We conducted a census of lemurs in the Parc National de Marojejy between 2 October and 15 November 2021 at five sites along an elevational transect from 480 to 1880 m and across a range of vegetation formations. This transect was in parallel to a similar one conducted in 1996 and following the same dates and field techniques, which included standard line transects varying in length from 150 to 1000 m during the day and night and noting all lemur observed. Nine species of lemurs were identified, including one diurnal species (*Propithecus candidus*), three cathemeral species (*Hapalemur occidentalis*, *Eulemur albifrons*, and *E. rubriventer*), and five nocturnal species (*Avahi laniger*, *Cheirogaleus crossleyi*, *Microcebus lehilahytsara*, *Lepilemur seali*, and *Allocebus trichotis*). The local presence of *Daubentonia madagascariensis* was reported by the local guides, but this species nor signs of its presence were not observed during the 2021 survey. Species richness by elevational zone were quite similar based on the results from 1996 and 2021, with the highest species richness in the elevational range from 750 to 1300 m and lowest at 1880 m, which can be explained by elevational differences in meteorological gradients and available food resources. However, the main differences between both studies is the presence of *Daubentonia madagascariensis* and *Phaner furcifer* in 1996 and not in 2021 and observations of *Allocebus trichotis* in 2021 and not in 1996. Lemur abundance was notably higher in 1996 than in 2021; an explanation for this general pattern is difficult to discern but is presumably related to changes in vegetation structure associated with the passage of local cyclones or more general patterns of climatic

change. The occurrence in the Marojejy forests of some lemur species of high conservation importance makes the park a critical locality for the conservation of these animals; hence, the need to maintain its world heritage site status.

**Key words:** lemurs, census, Marojejy, 1996 and 2021, community trends, conservation

## Résumé détaillé

Le Parc National de Marojejy attire bon nombre de visiteurs grâce à l'aspect verdoyant et la topographique de la forêt et surtout la présence de la faune endémique de la région. Ce parc constitue un des refuges des espèces de lémuriens du Nord-est de Madagascar, avec la présence des cinq familles endémiques de Madagascar.

Afin d'évaluer le changement éventuel de la communauté de lémuriens du parc au cours des 25 dernières années, un inventaire biologique tenant compte des sites d'étude en 1996 a été réalisé entre le 2 octobre et le 15 novembre 2021. Les inventaires ont été menés dans cinq sites de différentes altitudes au sein du parc, le long d'un gradient altitudinal de 480 à 1880 m. Pour pouvoir faire la comparaison, les approches utilisées en 1996 ont été gardées autant que possible (sites d'inventaire, méthodes, dates). En effet, la méthode de transect a été utilisée tout en essayant de noter les espèces de lémuriens diurnes et nocturnes rencontrées ou entendues le long de ce transect pour connaître la richesse spécifique et estimer la densité de la population. En termes de traitement de données, la courbe cumulative des espèces permet d'exprimer la valeur de l'effort de l'échantillonnage pour chaque site ; l'indice kilométrique d'abondance permet de mesurer l'abondance relative des espèces le long d'un trajet et d'estimer la densité.

Un total de neuf espèces de lémuriens a été recensé dans le parc en 2021 dont une espèce diurne (*Propithecus candidus*), trois espèces cathémérales (*Eulemur rubriventer*, *Eulemur albifrons* et *Hapalemur occidentalis*) et cinq espèces nocturnes (*Microcebus lehilahytsara*, *Allocebus trichotis*, *Cheirogaleus crossleyi*, *Lepilemur seali* et *Avahi laniger*). La présence de *Daubentonia madagascariensis* dans le parc a été signalée par les guides locaux. Le nombre

maximum d'espèces par zone d'élévation est de neuf à 1300 m.

Les deux études (1996 et 2021) ont presque donné les mêmes résultats en termes de richesse spécifique par zone d'altitude, avec plus de concentration de lémuriens à 750 et 1300 m, alors que la richesse est faible à 1880 m. De plus, la distribution de ces espèces varie le long du gradient altitudinal. Ce phénomène pourrait être expliqué par la variation des aspects météorologiques et celle des formations végétales suivant l'altitude. Dans l'intervalle entre les deux études, certains changements ont eu lieu dans la taxonomie des espèces de lémuriens présents à Marojejy.

La principale différence de ces deux études est la présence/absence de *Daubentonia madagascariensis*, de *Phaner furcifer* et de *Allocebus trichotis* : les deux premières espèces ont été trouvées en 1996 et la dernière étant en 2021. De plus, la communauté lémurienne du parc était plus abondante en 1996 qu'en 2021 ; une explication de ce schéma général est difficile à trouver mais elle est probablement liée à des changements dans la structure de la végétation associés au passage des cyclones dans la région ou à des schémas plus généraux de changement climatique. La présence de certaines espèces de lémuriens à haute importance de conservation sur le massif de Marojejy fait du parc un habitat critique à fort intérêt pour la conservation de ces espèces, d'où la nécessité de le garder dans le réseau de sites patrimoniaux mondiaux.

**Mots clés :** lémuriens, recensement, Marojejy, 1996 et 2021, dynamique de la communauté, conservation

## Introduction

About half of Madagascar's forest cover was lost in the 20th century and the remaining forest habitat covers about 15% of the island (McConnell & Kull, 2014; Waeber *et al.*, 2020). One important protected area with reference to its exceptional biodiversity is the Parc National de Marojejy, which in 2007 was designated as part of a UNESCO World Heritage Site. The Marojejy Massif covers an elevational range varied between 75 to 2132 m, which contributes to its varied and diverse flora and fauna (Goodman, 2000; Goodman *et al.*, 2018).

The Parc National de Marojejy is a relatively large block of nearly continuous forest dominated by numerous peaks, the main culminating at 2130 m. The massif has different vegetation formations, ranging from lowland moist evergreen forest to

montane grassland (following the classification of Gautier *et al.*, 2018), and subjected to the action of humid ascending air currents from the Indian Ocean, which generate precipitation (Humbert, 1965). Marojejy attracts numerous tourists due to its extraordinary landscapes, excellent trail system, and unique plants and animals. Ecotourism contributes to the protection of the park's biota and the economic development of local guides and regional inhabitants.

Differentiated from other regions of eastern Madagascar by its exceptionally rich biodiversity and high rates of endemism, the Parc National de Marojejy constitutes one of the last refuges for lemur species in northeastern Madagascar. The five endemic families of Malagasy lemurs are known across the broad elevational gradient of the park, and include 11 known species (Goodman *et al.*, 2018).

Lemurs at Marojejy are subject to specific threats, including the natural perturbation of forest such as cyclones, human destruction of their habitats by logging of selected woods, illegal exploitation, swidden agriculture (often referred to as slash-and-burn), and hunting (Patel, 2007; Loudon *et al.*, 2017). It is important to mention that certain species of lemurs with a distribution area below 50,000 km<sup>2</sup> are sensitive to disturbance of their habitat, and these taxa require intact forests to survive. Indeed, such taxa are good indicators of the quality of the forest ecosystem (Ganzhorn, 1999).

In 2010, Marojejy was incorporated into a UNESCO World Heritage Site known as Ala Atsinanana or rainforests of the east and composed of a series of disjunct protected areas. Subsequently, associated with different human pressures, Marojejy and other sites making up the World Heritage Site were placed on the list of World Heritage sites in danger. As a result, important efforts are being made to advance local conservation and remove the park from this ranking. Up-to-date scientific information is essential to the protected area manager, Madagascar National Parks, to fulfill their mission in terms of management and conservation.

The aim of this study is to survey lemur populations along an elevational gradient in the eastern portion of the Parc National de Marojejy, which is the zone visited by most tourists, and to compare our results with a parallel inventory conducted in 1996 along the same transect by Sterling and McFadden (2000), providing a window into possible changes in the lemur community of the park over 25 years.



## Methods

### Study area

Our study zone in the Parc National de Marojejy was along the eastern slopes, specifically the area used for tourist visits and in five different altitudinal zones: 480 m (Site 1), 750 m (Site 2), 1300 m (Site 3), 1550 m (Site 4), and 1880 m (Site 5). The following main forest vegetational types have been recognized on the massif: lowland moist evergreen forests (below 800 m), medium altitude moist evergreen forests (800-1400 m), high altitude moist evergreen forest (1400-1800 m), and ericoid montane thickets (above 1800 m) (Gautier, 2018). For different parameters on the vegetational structure of the five sites and relation to altitude see Tahinarivony (2023a, herein). In the Marojejy forest, the vertical structure is formed by arborescent strata including large trees over 25 m high, an upper stratum between 15 and 25 m, a middle stratum between 5 and 15 m high (sometimes very dense), and a lower stratum less than 5 m high with young trees and bushes forming a variable shrub layer intermingled with lianas.

### Census methods

For this study, the survey methods used by Sterling and McFadden (2000) were applied. The field work was conducted between 2 October and 15 November 2021 and included five sites in different elevation zones within the park, and across a gradient from 480 to 1880 m. For each site, an elevational swath centered at the research camp of about 150 m was surveyed.

The standard line transect method was used, which consisted of noting all the species of diurnal and nocturnal lemurs observed along a transect. Observations were made on pre-existing or newly established trails. Each transect varied in length from 150 to 1000 m and during a transect period were traveled slowly, at a speed of about 1 km per hour. In certain elevational zones the topography was rather abrupt and at such sites it was difficult to find trails of notable length and falling within the elevational zone. The number of transect trails installed per site varied from three to six. Three to eleven replicates per transect were conducted. Geographic coordinates from each transect point were recorded (Figure 1) and the specific details are presented in Appendix 1. The duration of sampling per site was six days and seven nights. The observations were made during the peak of lemur activity, that is to say diurnal surveys were conducted between 5h00 to 11h00 and from 14h00 to 16h00 in the afternoon and nocturnal surveys

from 18h30 to dawn. At night, headlamps were used to locate lemurs and once found a high intensity flashlight for species identification. Observations were made by a primatologist (RR) accompanied by a local guide.

During each encounter with an individual lemur or group of lemurs, the following parameters were noted: species name, date and time of observation, GPS coordinates, elevation (based on GPS reading), number of individuals, perpendicular distance of the animal(s) from the transect trail, estimated height of the animal(s) above ground, animal activity, and, when possible, composition of the group (number, age, and sex).

Also, all lemur sightings outside of the transect work by RR or team other researchers were noted. Any signs of lemur presence such as nests and feeding holes of Aye-aye (*Daubentonia madagascariensis*) were noted.

### Species accumulation curves

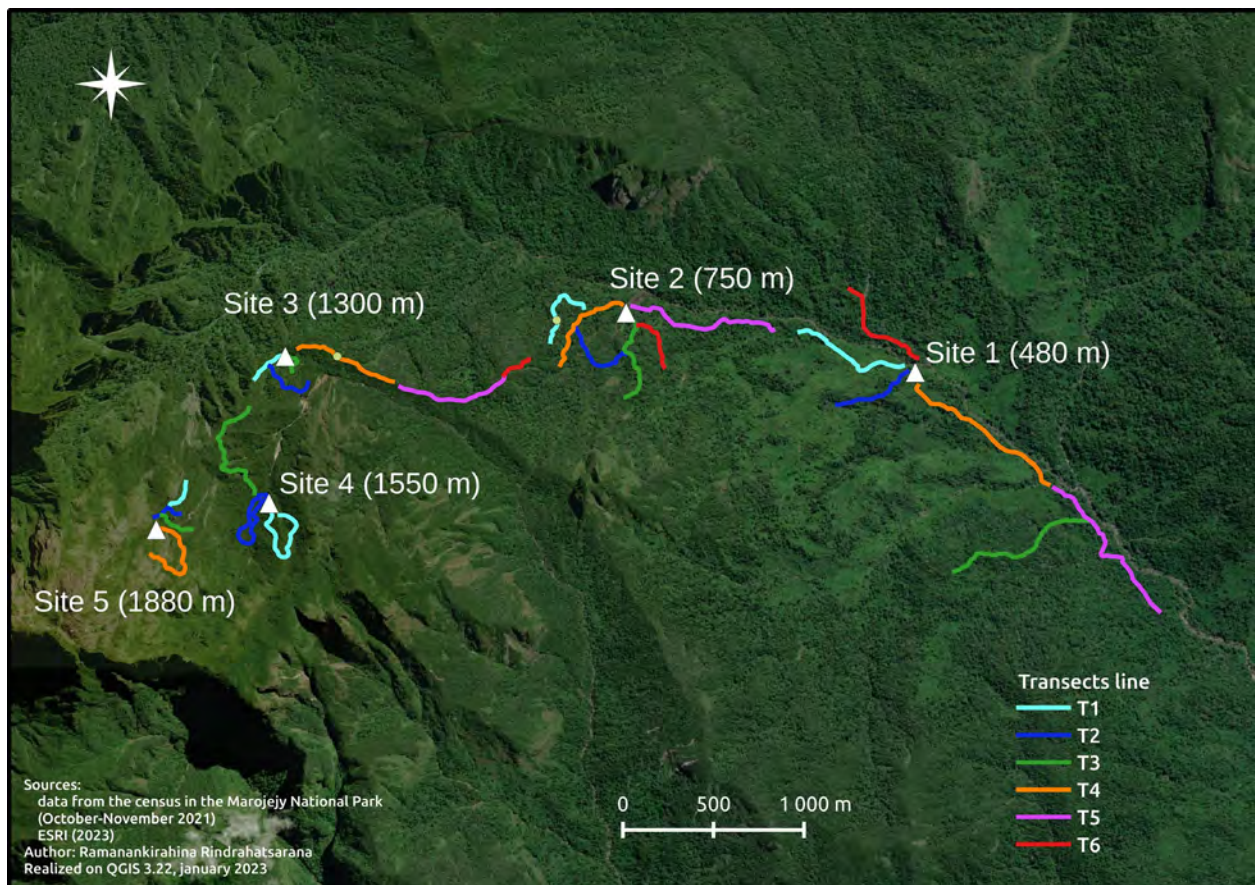
Species accumulation curves provide insight into the relationship between sampling effort and the number of taxa recorded within each elevational zone. More specifically, if the sampling effort was sufficient to infer the number of locally occurring lemur species towards the end of each site survey, the curve reaches an asymptote. The number of species encountered for each 24-hour period of observation at each study site, separating diurnal and nocturnal periods, was used to construct these curves. Species noted outside of the transects are not considered in the tabulation of these data.

### Encounter rates

The encounter rates of each species were estimated by dividing the number of individuals observed with the distance (km) surveyed.

### Abundance and density

The estimation of lemur species abundance and density were based on the results of transect observations. To calculate lemur abundance, we employed the Index of Kilometric Abundance (IKA) for each species. IKA is a commonly used measure in wildlife studies because it allows direct comparisons of species abundance at different locations or over time (Vincent *et al.*, 1991; Buckland *et al.*, 1993). In our case, it represents the ratio of the total number of individuals observed along the transect to the total length of the transect inventoried in each elevational zone.



**Figure 1.** Transects established at each site in the Parc National de Marojejy during the 2021 inventory of the eastern slopes. The details of each trail system per transect site are given in Appendix 1.

Transect line sampling is one of the simplest counting methods for estimating population density of primates (Whitesides *et al.*, 1988) and calculated based on the following equation:

$$D = N/2WL$$

with D: density estimated

N: total number of individuals of a given species

W: perpendicular distance (in m) of individuals observed from the transect

L: total length (in m) of the transect

## Results

### Species accounts

A total of nine species of lemurs were identified during the 2021 survey, including one diurnal species (*Propithecus candidus*), three cathemeral species (*Hapalemur occidentalis*, *Eulemur albifrons*, and *E. rubriventer*), and five nocturnal species (*Avahi laniger*, *Cheirogaleus crossleyi*, *Microcebus lehilahytsara*, *Lepilemur seali*, and *Allocebus trichotis*)

**Table 1.** Species richness by elevational zone for transect and general observation data along the eastern slopes of the Parc National de Marojejy from 2 October to 15 November 2021.

| Family                         | Species                         | Status IUCN           | Occurrence in different elevational zones |                |                 |                 |                 |
|--------------------------------|---------------------------------|-----------------------|---|----------------|-----------------|-----------------|-----------------|
|                                |                                 |                       | Site 1 (480 m)                            | Site 2 (750 m) | Site 3 (1300 m) | Site 4 (1550 m) | Site 5 (1880 m) |
| Cheirogaleidae                 | <i>Allocebus trichotis</i>      | Endangered            |   |                | X               | X               |                 |
|                                | <i>Cheirogaleus crossleyi</i>   | Vulnerable            | X   | X              | X               | X               | X               |
|                                | <i>Microcebus lehilahytsara</i> | Near Threatened       | X   | X              | X               | X <sup>§</sup>  | X               |
| Lepilemuridae                  | <i>Lepilemur seali</i>          | Vulnerable            | X   | X              | X               |                 |                 |
| Lemuridae                      | <i>Eulemur albifrons</i>        | Vulnerable            | X   | X              | X*              | X               |                 |
|                                | <i>Eulemur rubriventer</i>      | Vulnerable            | X*  | X              | X               | X               |                 |
|                                | <i>Hapalemur occidentalis</i>   | Vulnerable            | X   | X              | X*              |                 |                 |
| Indriidae                      | <i>Propithecus candidus</i>     | Critically Endangered |   | X              | X               | X               | X <sup>§</sup>  |
|                                | <i>Avahi laniger</i>            | Vulnerable            |   | X              | X               |                 |                 |
| <b>Total number of species</b> |                                 |                       | 6   | 8              | 9               | 6               | 3               |

\*Species heard but not seen in this elevational zone.

§ Species observed by a member team of survey.

**Table 2.** A comparison of species present by elevational zone for transect and general observation data for an elevational transect of five sites in the Parc National de Marojejy from 2 October to 15 November 2021 and compared to a parallel transect conducted in 1996 (Sterling & McFadden, 2000). The study zones are the same between the two inventories, although the elevations of the five sites reported in Goodman (2000) are slightly different and associated with advances in GPS technology over the past decades. These aspects are presented in finer detail in Goodman *et al.* (2023, herein).

| Species                                 | Survey 2021       |                   |                    |                    |                    | Survey 1996       |                   |                    |                    |                    |
|---|-------------------|-------------------|--------------------|--------------------|--------------------|-------------------|-------------------|--------------------|--------------------|--------------------|
|   | Site 1<br>(480 m) | Site 2<br>(750 m) | Site 3<br>(1300 m) | Site 4<br>(1550 m) | Site 5<br>(1880 m) | Site 1<br>(450 m) | Site 2<br>(775 m) | Site 3<br>(1250 m) | Site 4<br>(1625 m) | Site 5<br>(1875 m) |
| <i>Allocebus trichotis</i>              |                   |                   | X                  | X                  |                    |                   |                   |                    |                    |                    |
| <i>Cheirogaleus crossleyi</i>           | X                 | X                 | X                  | X                  | X                  | X                 | X                 | X                  | X                  |                    |
| <i>Microcebus lehilahytsara</i>         | X                 | X                 | X                  | X <sup>§</sup>     | X                  | X                 | X                 | X                  | X                  | X                  |
| <i>Phaner furcifer</i>                  |                   |                   |                    |                    |                    | X*                |                   |                    |                    |                    |
| <i>Lepilemur seali</i>                  | X                 | X                 | X                  |                    |                    | X                 | X                 | X                  | X                  |                    |
| <i>Eulemur albifrons</i>                | X                 | X                 | X*                 | X                  |                    | X                 | X                 | X                  | X                  |                    |
| <i>Eulemur rubriventer</i>              | X*                | X                 | X                  | X                  |                    | X*                | X                 | X                  | X                  |                    |
| <i>Hapalemur occidentalis</i>           | X                 | X                 | X*                 |                    |                    | X                 | X                 | X                  | X                  |                    |
| <i>Propithecus candidus</i>             |                   | X                 | X                  | X                  | X <sup>§</sup>     |                   |                   | X                  | X                  | X                  |
| <i>Avahi laniger</i>                    |                   | X                 | X                  |                    |                    | X                 | X                 | X                  |                    |                    |
| <i>Daubentonia<br/>madagascariensis</i> |                   |                   |                    |                    |                    | X                 | X                 | X                  | X                  | X                  |
| <b>Total number of species</b>          | 6                 | 8                 | 9                  | 6                  | 2                  | 8                 | 8                 | 9                  | 8                  | 3                  |

\*Species heard but not seen in this elevational zone.

§ Species observed by a member team of survey.

**Table 3.** Number of individuals seen per kilometer transect for diurnal and cathemeral primate species in the Parc National de Marojejy. Detection distance is the mean distance ( $\pm$  standard deviation) perpendicular to the trail on which lemurs were seen. The different trails (T) surveyed per site are listed and with coordinates in Appendix I. Key to species names -- *Ea*: *Eulemur albifrons*, *Er*: *E. rubriventer*, *Ho*: *Hapalemur occidentalis*, and *Pc*: *Propithecus candidus*.

| Elevation and site           | Total length<br>(m) | Number of individuals per species |                |                |                | Total<br>species |
|------------------------------|---------------------|-----------------------------------|----------------|----------------|----------------|------------------|
|                              |                     | <i>Ea</i>                         | <i>Er</i>      | <i>Ho</i>      | <i>Pc</i>      |                  |
| <b>480 m (Site 1)</b>        |                     |                                   |                |                |                |                  |
| T1                           | 1400                | 0                                 | 0              | 1.4            | 0              | 1                |
| T2                           | 1000                | 0                                 | 0              | 2              | 0              | 1                |
| T3                           | 2000                | 5                                 | 0              | 1              | 0              | 2                |
| T4                           | 4000                | 0                                 | 0              | 1.3            | 0              | 1                |
| T5                           | 4000                | 1                                 | 0              | 2              | 0              | 2                |
| T6                           | 2400                | 0                                 | 0              | 0              | 0              | 0                |
| Detection distance           |                     | 5.3 $\pm$ 2.08                    | -              | 5.4 $\pm$ 2.85 | -              |                  |
| Total number of observations |                     | 3                                 | -              | 19             | -              |                  |
| <b>750 m (Site 2)</b>        |                     |                                   |                |                |                |                  |
| T1                           | 1000                | 4                                 | 0              | 0              | 0              | 1                |
| T2                           | 1000                | 0                                 | 0              | 0              | 0              | 0                |
| T3                           | 2400                | 3.8                               | 1.3            | 0              | 0              | 2                |
| T4                           | 1875                | 0                                 | 0              | 0              | 2.7            | 1                |
| T5                           | 3000                | 3.7                               | 0              | 2              | 0              | 2                |
| T6                           | 350                 | 0                                 | 0              | 0              | 0              | 0                |
| Detection distance           | -                   | 3.4 $\pm$ 3.86                    | 4*             | 3.3 $\pm$ 0.55 | 3              | -                |
| Total number of observations |                     | 14                                | 1              | 3              | 2              |                  |
| <b>1300 m (Site 3)</b>       |                     |                                   |                |                |                |                  |
| T1                           | 675                 | 0                                 | 0              | 0              | 0              | 0                |
| T2                           | 1125                | 0                                 | 0              | 0              | 0              | 0                |
| T3                           | 1225                | 0                                 | 2.5            | 0              | 0              | 1                |
| T4                           | 2700                | 0                                 | 0              | 0              | 0              | 0                |
| T5                           | 2800                | 0                                 | 1.4            | 0              | 1.4            | 2                |
| T6                           | 200                 | 0                                 | 0              | 0              | 0              | 0                |
| Detection distance           |                     | -                                 | 5.5 $\pm$ 2.42 | -              | 5.5 $\pm$ 3.54 |                  |
| Total number of observations |                     | -                                 | 4              | -              | 2              |                  |
| <b>1550 m (Site 4)</b>       |                     |                                   |                |                |                |                  |
| T1                           | 3400                | 0                                 | 0              | 0              | 0.6            | 1                |
| T2                           | 2925                | 0                                 | 1.4            | 0              | 0              | 1                |
| T3                           | 5400                | 0                                 | 0              | 0              | 0              | 0                |
| Detection distance           |                     | -                                 | 6.5 $\pm$ 3.46 | -              | 10*            |                  |
| Total number of observations |                     | -                                 | 2              | -              | 1              |                  |
| <b>1880 m (Site 5)</b>       |                     |                                   |                |                |                |                  |
| T1                           | 900                 | 0                                 | 0              | 0              | 0              | 0                |
| T2                           | 225                 | 0                                 | 0              | 0              | 0              | 0                |
| T3                           | 1000                | 0                                 | 0              | 0              | 0              | 0                |
| T4                           | 1350                | 0                                 | 0              | 0              | 0              | 0                |
| Detection distance           |                     | -                                 | -              | -              | -              |                  |
| Total number of observations |                     | -                                 | -              | -              | -              |                  |
| Mean group size across sites |                     | 5.8 $\pm$ 3.21                    | 3.3 $\pm$ 0.76 | 2.9 $\pm$ 1.86 | 3.2 $\pm$ 1.62 |                  |

\* Single sighting at this elevation.



**Table 4.** Number of individuals of different nocturnal lemur species seen per kilometer of transect trail in the Parc National de Marojejy. Detection distance is the mean distance ( $\pm$  standard deviation) perpendicular to the trail on which lemurs were seen. The different trails (T) surveyed per site are listed and with coordinates in Appendix I. Key to species names -- *Al*: *Avahi laniger*, *Ls*: *Lepilemur seali*, *Ml*: *Microcebus lehilahytsara*, *Cc*: *Cheirogaleus crossleyi*, and *At*: *Allocebus trichotis*.

| Elevation and site           | Total length (m) | Number of individuals per species |                |                |                |                | Total species |
|------------------------------|------------------|-----------------------------------|----------------|----------------|----------------|----------------|---------------|
|                              |                  | <i>Al</i>                         | <i>Ls</i>      | <i>Ml</i>      | <i>Cc</i>      | <i>At</i>      |               |
| <b>480 m (Site 1)</b>        |                  |                                   |                |                |                |                |               |
| T1                           | 700              | 0                                 | 0              | 2.9            | 0              | 0              | 1             |
| T2                           | 500              | 0                                 | 0              | 6              | 2              | 0              | 2             |
| T3                           | 2000             | 0                                 | 0              | 2.5            | 1              | 0              | 2             |
| T4                           | 2000             | 0                                 | 0.5            | 2              | 1.5            | 0              | 2             |
| T5                           | 2000             | 0                                 | 0              | 1              | 1.5            | 0              | 2             |
| T6                           | 1200             | 0                                 | 0              | 1.7            | 2.5            | 0              | 2             |
| Detection distance           |                  | -                                 | 6*             | 4.8 $\pm$ 3.31 | 6.1 $\pm$ 2.24 | -              |               |
| Total number of observations |                  | -                                 | 1              | 17             | 9              | -              |               |
| <b>750 m (Site 2)</b>        |                  |                                   |                |                |                |                |               |
| T1                           | 1000             | 2                                 | 0              | 0              | 1              | 0              | 2             |
| T2                           | 1000             | 0                                 | 1              | 0              | 2              | 0              | 2             |
| T3                           | 1200             | 0                                 | 0              | 0              | 2.5            | 0              | 1             |
| T4                           | 1250             | 0                                 | 0              | 0.8            | 1.6            | 0              | 2             |
| T5                           | 2000             | 0                                 | 0              | 0              | 1              | 0              | 1             |
| T6                           | 700              | 0                                 | 0              | 0              | 2.9            | 0              | 1             |
| Detection distance           |                  | 6*                                | 0*             | 4*             | 6.5 $\pm$ 2.14 | -              |               |
| Total number of observations |                  | 1                                 | 1              | 1              | 12             | -              |               |
| <b>1300 m (Site 3)</b>       |                  |                                   |                |                |                |                |               |
| T1                           | 900              | 0                                 | 1.1            | 1.1            | 0              | 0              | 2             |
| T2                           | 1500             | 0                                 | 0              | 0.7            | 0.7            | 0.7            | 3             |
| T3                           | 700              | 0                                 | 1.4            | 2.9            | 0              | 0              | 2             |
| T4                           | 2025             | 1                                 | 0              | 1.5            | 0.5            | 0              | 3             |
| T5                           | 2800             | 0                                 | 0.3            | 2.5            | 1.1            | 0              | 3             |
| T6                           | 100              | 0                                 | 0              | 0              | 0              | 0              | 0             |
| Detection distance           |                  | 4*                                | 4.1 $\pm$ 3.54 | 3.1 $\pm$ 1.23 | 2.3 $\pm$ 2.65 | 3*             |               |
| Total number of observations |                  | 1                                 | 3              | 9              | 4              | 1              |               |
| <b>1550 m (Site 4)</b>       |                  |                                   |                |                |                |                |               |
| T1                           | 1700             | 0                                 | 0              | 0              | 0              | 0.6            | 1             |
| T2                           | 1950             | 0                                 | 0              | 0              | 0.5            | 0.5            | 2             |
| T3                           | 2700             | 0                                 | 0              | 0              | 1.1            | 0.4            | 2             |
| Detection distance           |                  | -                                 | -              | -              | 4.5 $\pm$ 1.86 | 3.7 $\pm$ 0.64 |               |
| Total number of observations |                  | -                                 | -              | -              | 3              | 3              |               |
| <b>1880 m (Site 5)</b>       |                  |                                   |                |                |                |                |               |
| T1                           | 1125             | 0                                 | 0              | 0.9            | 0.9            | 0              | 2             |
| T2                           | 900              | 0                                 | 0              | 0              | 0              | 0              | 0             |
| T3                           | 500              | 0                                 | 0              | 0              | 0              | 0              | 0             |
| T4                           | 1350             | 0                                 | 0              | 1.5            | 0              | 0              | 1             |
| Detection distance           |                  | -                                 | -              | 2.3 $\pm$ 0.63 | 3*             | -              |               |
| Total number of observations |                  | -                                 | -              | 3              | 1              | -              |               |

\* Single sighting at this elevation.

(Table 1). Despite the absence of *Daubentonia madagascariensis* direct observations of feeding traces during the 2021 survey, its presence at the site was reported by local guides. Lemur densities were distinctly low in the highest elevational zone at 1880 m, where only three species were observed. In contrast, the zone at 1300 m contained all nine censused species, of which eight species were observed and one was only heard (*E. albifrons*). In comparison to the results of the 1996 survey conducted by Sterling and McFadden (2000), some differences in the presence and absence of lemur

species in each elevational zone were noted (Table 2); these are discussed below.

A total of 82.1 km of transect were utilized for diurnal surveys (Table 3) and 31.8 km for nocturnal surveys (Table 4). The chance of encountering an individual or group of lemurs decreases with increasing elevation. Of the 137 encounters, including 37.2% during the day and 62.8% at night, contacts were more numerous at the first two sites (480 and 750 m), fewer at sites 3 and 4 (1300 and 1550 m), and the lowest at the highest site (1880 m).

## Characteristics of observed lemur species

### Family Cheirogaleidae

#### *Allocebus trichotis*

This species, Hairy-eared Dwarf Lemur, is similar in size to mouse lemurs of the genus *Microcebus* but distinguished based on its bushy ears (Mittermeier *et al.*, 2010). It was observed only in two elevational zones, with one individual at 1300 m, and three individuals at 1550 m; the recorded elevational range was from 1370 to 1560 m. The species frequented the middle vertical forest stratum between 5 and 8 m off the ground.

#### *Cheirogaleus crossleyi*

After the revision of Groves (2000), this species known as Crossley's Dwarf Lemur is recognized as distinct from *Cheirogaleus major* based on the warm reddish fur color on the dorsum, gray underside that turns creamy-colored near the mid-ventral line, yellowish coloration on the face that extends above the eyes, black eye rings, dark fur on the ears, and a pointed nose. This species was observed in the five elevational zones, across the range from 375 to 1725 m, with more individuals in the two lower sites. They frequent the middle forest stratum, at an average height of 8.8 m. Two individuals in the same tree or in the immediate vicinity of one another were observed on four occasions.

#### *Microcebus lehilahytsara*

According to Poelstra *et al.* (2020) and Schüßler *et al.* (2020) and based on recent phylogeographic and morphological studies, we considered the *Microcebus* occurring at Marojejy as *M. lehilahytsara*, for which *M. mittermeieri* is considered a synonym.

This species, known as Goodman's Mouse Lemur, is the smallest mouse lemur in the Andasibe and surrounding regions and weighing on average 48 g (range 38-64 g) for males and 45 g (range 30-54 g) for females (Kappeler *et al.*, 2005). The hair coloration is yellowish under each eye and along the mandible, which extends ventrally to the neck. A light-colored patch occurs on the dorsal portion of the rostrum to slightly behind the eyes.

This species was present at the five elevational sites and across the range from 320 to 1885 m. At 1550 m, we did not observe this species during the transect surveys, but another member of the research team reported seeing a single individual. This species was distinctly more common at the three lower elevational sites. It was found in a range

of different topographic habitats (ridge, slope, and valley) and frequented the lower vertical strata, from 1 to 11 m, particularly in small trees and on lianas.

### Family Lepilemuridae

#### *Lepilemur seali*

With a homogeneous light chocolate-brown to reddish-brown color pattern, *Lepilemur seali* or Seal's Sportive Lemur is a large-sized member of the genus. Brownish-gray colored fur covers its face, hands, feet, and tail. This species differs from its closest relatives based on genetic measures (*L. mustelinus*) and geographic distance (*L. wrighti*) (Louis *et al.*, 2006a).

*Lepilemur seali* was not frequently observed during the 2021 survey, with a total of five individuals at 480 m and 750 m, and three individuals at 1300 m, across an elevational range from 485 to 1400 m. It frequented the middle forest stratum, at an average height of 10 m, and used medium sized trees. No nesting hole of this species was observed during the 2021 survey.

### Family Lemuridae

#### *Eulemur albifrons*

This species, also known as the White-headed Brown Lemur, shows sexual dimorphism in pelage coloration. The forehead of the male is white or cream-colored and females have black faces, light beards, and a brown to gray-brown dorsum (Mittermeier *et al.*, 2010). *Eulemur albifrons* was observed in the lower two elevational zones and across range from 340 to 895 m. The average group size was six individuals and varied from two to 11 individuals composed of adults, subadults, young, and babies. These animals exploit the middle forest stratum, at an average height of 8.5 m.

#### *Eulemur rubriventer*

*Eulemur rubriventer* or Red-bellied Lemur has a thick body pelage with deep chestnut brown fur color. Typically, fur covers the ears. The face is black, and behind each eye a patch of exposed skin displays a faint teardrop pattern that is more pronounced in males (Mittermeier *et al.*, 2010). This species was observed at 750 m, 1300 m, and 1550 m and heard at 480 m. This species was observed in the forest at an average height off the ground of 6.5 m. Groups were generally composed of three individuals, including an adult male and female, and a subadult or a young individual.

### *Hapalemur occidentalis*

This species, also known as the Western Lesser Bamboo Lemur, was only observed in the first two elevational zones, 480 and 750 m; at 1300 m it was heard vocalizing. The number of individuals in a group was around four, with two adult individuals, a young of the previous year, and a juvenile. However, a group of eight individuals was observed at 480 m. This species used the middle forest stratum at an average height of 6 m and generally associated with bamboo formations. This species was observed in different topographic settings (slope, valley, and ridge), but was more frequent on slopes or in low lying areas where herbaceous vegetation was denser.

### Family Indriidae

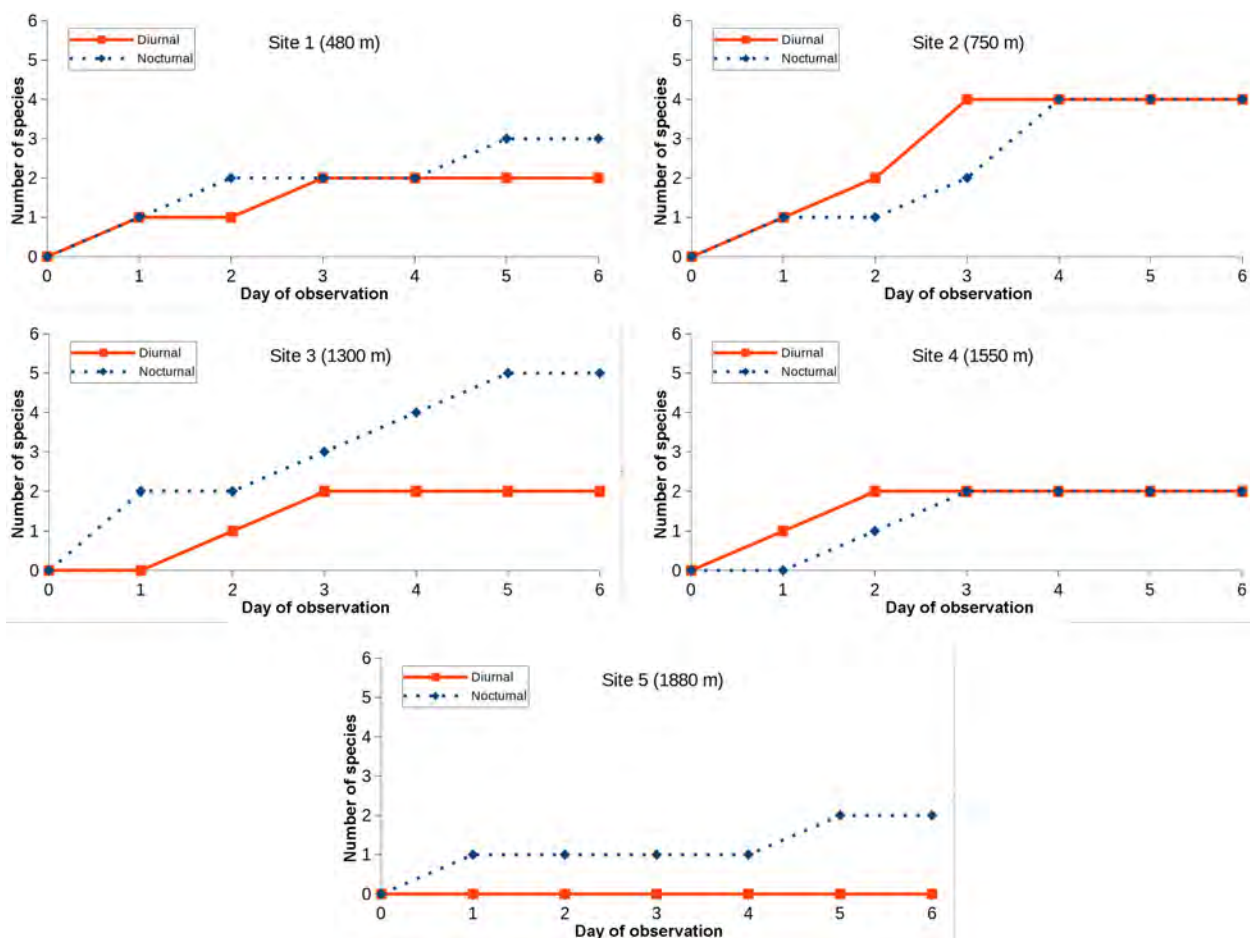
#### *Propithecus candidus*

The fur of *Propithecus candidus*, also known as the Silky Sifaka, is long, silky, and largely whitish and often with a yellow tinge, except for some individuals where silvery gray tints on the crown, limbs, and back (Mittermeier *et al.*, 2010). This species was

observed in three elevational zones, 750 m, 1300 m, and 1550 m, and spanning an elevational range from 805 to 1645 m. The average group size was three individuals composed of two adults and a subadult or a young individual. One individual was observed at 1880 m by a team member and outside of the transect counts.

#### *Avahi laniger*

*Avahi laniger* or Eastern Woolly Lemur has a rufous brown tail. The back of the thighs have prominent white patches that serve as identifying field marks. The face is brown and there are light bands above the eyes. Based on phylogeographic and morphologic studies, several new species have been described from eastern Madagascar (Zaramody *et al.*, 2006, Andriantompohavana *et al.*, 2007). *Avahi laniger* was only observed two times during the 2021 survey, at 750 m and 1300 m. They were in pairs and often seen on medium-sized trees at the average height of 11 m. At 1300 m they were often heard or seen around the camp.



**Figure 2.** Species accumulation curves for lemur species at five sites along the eastern slopes of the Parc National de Marojejy and separated for each site by diurnal (including cathemeral species) and nocturnal taxa.



**Table 5.** Absolute density estimates of lemurs in individuals per km<sup>2</sup> along the eastern slopes of the Parc National de Marojejy.

| Species                         | Density (individuals/km <sup>2</sup> ) |                   |                    |                    |                    |
|---------------------------------|--|-------------------|--------------------|--------------------|--------------------|
|                                 | Site 1<br>(480 m)                      | Site 2<br>(750 m) | Site 3<br>(1300 m) | Site 4<br>(1550 m) | Site 5<br>(1880 m) |
| <i>Allocebus trichotis</i>      |  |                   | 5                  | 8                  |                    |
| <i>Cheirogaleus crossleyi</i>   | 12                                     | 12                | 6                  | 9                  | 7                  |
| <i>Microcebus lehilahytsara</i> | 14                                     | 4                 | 15                 |                    | 13                 |
| <i>Lepilemur seali</i>          | 3                                      |                   | 5                  |                    |                    |
| <i>Eulemur albifrons</i>        | 9                                      | 22                |                    |                    |                    |
| <i>Eulemur rubriventer</i>      |  | 6                 | 11                 | 6                  |                    |
| <i>Hapalemur occidentalis</i>   | 17                                     | 11                |                    |                    |                    |
| <i>Avahi laniger</i>            |  | 5                 | 6                  |                    |                    |
| <i>Propithecus candidus</i>     |  | 12                | 5                  | 2                  |                    |

### Abundance and density

The number of sightings of lemurs per kilometer of transect is presented in Tables 3 (diurnal) and 4 (nocturnal). Table 5 summarizes the density of each species at each study site. The densities of nocturnal lemurs vary from 3 to 15 individuals per km<sup>2</sup> and for diurnal species from 2 to 22 individuals per km<sup>2</sup>. The highest lemur densities were recorded at Sites 2 (750 m) and 3 (1300 m) and across an elevational range from 600 to 1400 m.

### Species accumulation curves

The cumulative number of species encountered at a given site increases with the number of sampling days (Figure 2). For several sites, the curves tend to reach an asymptote at the end of an inventory session within a given elevational zone. The principal exception was for nocturnal species at 480 m, 1300 m, and 1880 m, where a previously unrecorded species was recorded on the 5th survey night. For the other sites, no new species was found after the 3rd day for diurnal and cathemeral lemurs and after the 4th day for nocturnal lemurs. In a good portion of the cases, most species recorded for a site were found during the first days of survey.

## Discussion

Nine lemur species were recorded during our 2021 survey of five elevational zones on the Marojejy Massif, with sites ranging from 480 to 1880 m. Species richness varies along the elevational gradient. Given that Sterling and McFadden (2000) in 1996 conducted a parallel elevational transect of lemurs at the same sites and employed the same sampling techniques, we focus here mainly on the comparison of the results between the two studies.

### Changes in lemur taxonomy over the past 25 years

In recent years, molecular analyses of lemur samples obtained during field surveys have intensified, especially for nocturnal species. The number of recognized species has increased significantly. These different studies have resulted in differences in species name used by Sterling and McFadden (2000) and are presented in this section.

In 1996, three species of *Microcebus* were recognized on Madagascar: *M. murinus*, *M. rufus*, and *M. myoxinus* (Mittermeier *et al.*, 1994; Schmid & Kappeler, 1994; Atsalis *et al.*, 1996). Sterling and McFadden (2000) recorded on Marojejy of a reddish mouse lemur that they named *M. rufus*. Subsequent molecular and morphological analyses revealed that the eastern moist evergreen forests of Madagascar hold several, all allopatric, species of *Microcebus* (Yoder *et al.*, 2000; Kappeler *et al.*, 2005; Louis *et al.*, 2006b; Radespiel *et al.*, 2008; Poelstra *et al.*, 2020; Schüßler *et al.*, 2020). Based on these analyses and our survey results, the mouse lemur observed in the Parc National de Marojejy was *M. lehilahytsara*.

Two species of *Cheirogaleus*, *C. medius* and *C. major* on Madagascar (Mittermeier *et al.*, 1994), were recognized when Sterling and McFadden (2000) put together their Marojejy survey results. Morphological and genetic analyses revealed several other species occur in the eastern forest area (Groves, 2000; Hapke *et al.*, 2005; Mittermeier *et al.*, 2010). *Cheirogaleus crossleyi* is the species occurring in the park.

As for *Lepilemur*, seven species of sportive lemur were recognized in 1994 (Mittermeier *et al.*, 1994). Those numbers increased to 25 species, 15 of which were described in or after 2006 (Andriaholinirina *et al.*, 2006; Louis *et al.*, 2006a; Rabarivola *et al.*, 2006; Craul *et al.*, 2007; Lei *et al.*, 2008; Mittermeier *et al.*, 2008). *Lepilemur seali* inhabits the northern part

of what was previously considered *L. mustelinus*'s former range and is the taxon that occurs in Marojejy.

Formerly, *Hapalemur griseus* was recognized to have three subspecies: *H. g. alaotrensis*, *H. g. griseus*, and *H. g. occidentalis*. The form *Hapalemur g. griseus* reported by Sterling and McFadden (2000) at Marojejy was thought to occupy a major part of the eastern forest. Rumppler *et al.* (2002) and Rabarivola *et al.* (2007) established new distribution ranges of *H. griseus* subspecies and confirm the presence of *H. griseus occidentalis* in the northeastern region. Groves (2001) subsequently elevated *occidentalis* to full species.

The promotion of subspecies to full species occurred with two other taxa that Sterling and McFadden (2000) reported from Marojejy: *Propithecus diadema candidus* to *P. candidus* (Mayor *et al.*, 2004) and *Eulemur fulvus albifrons* to *E. albifrons* (Groves, 2001).

### Species richness

Species richness per the five elevational zones were similar between the 1996 and 2021 surveys (Table 2). The high diversity in the mid-elevation sites and the homogeneity of the lemur population in the lower-elevation site are consistent between the two studies.

### Species observations

Excluding changes in lemur taxonomy over the past 25 years described above, the main differences between species reported by Sterling and McFadden (2000) and our survey results are differences in the presence or absence of three species: *Daubentonia madagascariensis*, *Phaner furcifer*, and *Allocebus trichotis*.

We found *A. trichotis* on four occasions during the 2021 survey; a species also known from the northwestern slopes of Marojejy (Goodman & Raselimanana, 2002). This species was not recorded by Sterling and McFadden (2000) during their 1996 field observations on eastern slopes of the massif. This absence of this species during the 1996 survey is presumably associated with chance and its relative rarity.

Sterling and McFadden (2000) reported *D. madagascariensis* and *P. furcifer* during the 1996 survey, but these two species were not recorded in 2021. Feeding signs of *Daubentonia* were reported in 1996 (Sterling & McFadden, 2000), but no such signs were found during the 2021 survey. Given the relatively wide distribution of this species, albeit low

density, it is almost certain that it still occurs along the eastern slopes of the Marojejy Massif.

Presence of *P. furcifer* in the park as reported by Sterling and McFadden (2000) was based at the lowest-lying site and based on vocalization. This species is easily recognizable by their loud call and known in numerous forests of northeastern Madagascar from near sea-level to 1000 m (Mittermeier *et al.*, 2010). However, during our 2021 investigation, this species was not heard or seen.

### Abundances

When comparing the estimates of lemur densities for the 1996 and 2021 surveys, they were higher for the 480, 750, and 1300 m sites than at the 1550 and 1880 m sites. This pattern can be explained in elevational differences in meteorological variables, vegetation, food resources, and a pattern well known along elevational transects of lemurs (Goodman & Ganzhorn, 2004).

The measured abundance of certain lemur species between the two surveys are in certain cases rather different and in general higher in 1996 than in 2021, particularly for the 480 and 750 m sites 1 and 2. The differences might be explained by degradation of forest habitats, but for the portion of the eastern slopes of the Marojejy Massif that were surveyed, specifically the Manantenina River watershed, there is no evidence of such anthropogenic pressures (Tahinarivony, 2023b, herein).

Hunting is one of the problems of lemur survival in the northeastern portion of Madagascar. Lemur bushmeat is served in some restaurants in Andapa and Sambava and the origin of these animals is unknown. It is possible that differences in the lemur densities calculated from the 1996 and 2021 surveys are the result of hunting pressure. Local guides that worked with the 2021 team affirmed the presence of lemur hunting in the area and mentioned that nocturnal lemurs are dislodged into their roosting holes and poached. For diurnal lemur species, hunters no longer use traps for subduing these animals, but other methods such as guns. On several occasions along the Manantenina-summit tourist trail, notable fleeing behaviors of some diurnal species, specifically *Eulemur albifrons* and *Propithecus candidus*, were noticed during the 2021 survey, which would indicate continued human hunting pressure as known in the past (Duckworth *et al.*, 1995).

## Conclusion

Our study revealed the presence of nine lemur species along the eastern slopes of the Marojejy National Park, which is the area visited on a regular basis by tourists. The distribution of these species shows some elevational variation. Comparisons of our 2021 study results at the five same sites surveyed in 1996 by Sterling and McFadden (2000), with survey techniques and the same portion of the calendar year held in parallel, showed some differences in the species recorded. Most important in this regard is that in 2021 we did not find two species on the massif, *Phaner furcifer* and *Daubentonia madagascariensis*, reported from the 1996 survey. We also added a species, *Allocebus trichotis*, not previously reported from the eastern slopes of the massif.

Seven of the eight locally occurring species found during the 2021 inventory are listed by IUCN as threatened: Critically Endangered (*Propithecus candidus*), Endangered (*A. trichotis*), and Vulnerable (*Lepilemur seali*, *Eulemur albifrons*, *E. rubriventer*, *Hapalemur occidentalis*, and *Cheirogaleus crossleyi*). These results highlight the Parc National de Marojejy as a site of high conservation importance.

## Acknowledgements

This survey was conducted under the auspices of the Vahatra Association and funded by KOICA via UNESCO program. The permit for this research was graciously issued by the Ministère de l'Environnement et du Développement Durable, and Madagascar National Parks. This survey would not have been possible without the help of Madagascar National Parks staff, as well as guides and the local community, we are grateful for their support. Thanks to Steve Goodman and Erik Patel for their useful critical comments on different versions of this manuscript. The verification of coordinates was kindly made by Herivololona Mbola Rakotondratsimba. Finally, we would like to thank all field members of the inventory team.

## References

- Andriaholinirina, N., Fausser, J.-L., Roos, C., Zinner, D., Thalmann, U., Rabarivola, C., Ravoarimanana, I., Ganzhorn, J., Meier, B., Hilgartner, R., Walter, L., Zaramody, A., Langer, C., Hahn, T., Zimmermann, E., Radespiel, U., Craul, M., Tomiuk, J., Tattersall, I. & Rumpler, Y. 2006. Molecular phylogeny and taxonomic revision of the sportive lemurs (*Lepilemur*, Primates). *BMC Evolutionary Biology*, 6: 17.
- Andriantompohavana, R., Lei, R., Zaonarivelo, J. R., Engberg, S. E., Nalanirina, G., McGuire, S. M., Shore, G. D., Andrianasolo, J., Herrington, K., Brenneman, R. A. & Louis, E. E., Jr. 2007. Molecular phylogeny and taxonomic revision of the woolly lemurs, genus *Avahi* (Primates: Lemuriformes). *Special Publications, Museum of Texas Tech University*, 51: 1-59.
- Atsalis, S., Schmid, J. & Kappeler, P. M. 1996. Metrical comparison of three species of mouse lemur. *Journal of Human Evolution*, 31: 61-68.
- Buckland, S. T., Anderson, D. R., Burnham, K. P. & Laake, J. 1993. *Distance sampling: Estimating abundance of biological populations*. Chapman & Hall, London.
- Craul, M., Zimmermann, E., Rasoloharijaona, S., Randrianambinina, B. & Radespiel, U. 2007. Unexpected species diversity of Malagasy primates (*Lepilemur* spp.) in the same biogeographical zone: A morphological and molecular approach with the description of two new species. *BMC Evolutionary Biology*, 7: 83.
- Duckworth, J. W., Evans, M. I., Hawkins, A. F. A., Safford, R. J. & Wilkinson, R. J. 1995. The lemurs of Marojejy Strict Nature Reserve, Madagascar: A status overview with notes on ecology and threats. *International Journal of Primatology*, 16: 545-559.
- Ganzhorn, J. U. 1999. Lemurs as indicators for assessing biodiversity in forest ecosystems of Madagascar: Why it does not work. In *Biodiversity in ecosystems: Principles and case studies of different complexity levels*, ed. A. Kratochwil, pp. 163-174. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Gautier, L. 2018. Site 19, Marojejy: 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. 706-707. 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. 2000. Description of the Parc National de Marojejy, Madagascar, and the 1996 biological inventory of the reserve. In *A floral and faunal inventory of the Parc National de Marojejy, Madagascar: With reference to elevation variation*, ed. S. M. Goodman. *Fieldiana: Zoology, new series*, 97: 1-18.
- Goodman, S. M. & Ganzhorn, J. U. 2004. Elevational ranges of lemurs in the humid forest of Madagascar. *International Journal of Primatology*, 25 (2): 331-350.
- Goodman, S. M. & Raselimanana, A. P. 2002. The occurrence of *Allocebus trichotis* in the Parc National de Marojejy. *Lemur News*, 7: 21-22.



- Goodman, S. M., Raheirilalao, 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. Raheirilalao. *Malagasy Nature*, 17: 5-31.
- Groves, C. P. 2000.** The genus *Cheirogaleus*: Unrecognized biodiversity in dwarf lemurs. *International Journal of Primatology*, 21 (6): 943-962.
- Groves, C. P. 2001.** *Primate taxonomy.* Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Hapke, A., Fietz, J., Nash, S. D., Rakotondravony, D., Rakotosamimanana, B., Ramanamanjato, J.-B., Randria, G. F. N. & Zischler, H. 2005.** Biogeography of dwarf lemurs (*Cheirogaleus* spp.): Genetic evidence for unexpected patterns in southeastern Madagascar. *International Journal of Primatology*, 26: 869-897.
- Humbert, H. 1965.** Description des types de végétation. Dans Notice de la carte de Madagascar, eds. H. Humbert & G. Cours-Darne. *Travaux de la Section Scientifique et Technique de l'Institut Français de Pondichéry*, 6: 46-78.
- Kappeler, P., Rasoloarison, R., Razafimanantsoa, L., Walter, L. & Roos, C. 2005.** Morphology, behavior and molecular evolution of giant mouse lemurs (*Mirza* spp.) Gray, 1870, with description of a new species. *Primate Report*, 71: 3-26.
- Lei, R., Engberg, S.E., Andriantompohavana, R., McGuire, S. M., Mittermeier, R. A., Zaonarivelo, J. R., Brenneman, R. A. & Louis, E. E., Jr. 2008.** Nocturnal lemur diversity at Masoala National Park. *Special Publication of the Museum of Texas Tech University*, 53: 1-41.
- Louis, E. E., Jr., Engberg, S. E., Lei, R., Geng, H., Sommer, J. A., Randriamampionona, R., Randriamanana, J. C., Zaonarivelo, J. R., Andriantompohavana, R., Randria, G., Ramaromilanto, P. B., Rakotoarisoa, G., Rooney, A. & Brenneman, R. A. 2006a.** Molecular and morphological analyses of the sportive lemurs (Family Megaladapidae: genus *Lepilemur*) reveals 11 previously unrecognized species. *Special Publications of the Museum of Texas Tech University*, 49: 1-47.
- Louis, E. E., Jr., Coles, M. S., Andriantompohavana, R., Sommer, J. A., Engberg, S. E., Zaonarivelo, J. R., Mayor, M. I. & Brenneman, R. A. 2006b.** Revision of the mouse lemurs (*Microcebus*) of eastern Madagascar. *International Journal of Primatology*, 27 (2): 347-389.
- Loudon, J. E., Patel, E. R., Faulkner, C., Schopler, R., Kramer, R. A., Williams, C. V. & Herrera, J. P. 2017.** Ethnoprimate assessment of human impact on the parasite ecology of silky sifaka (*Propithecus candidus*). In *Ethnoprimateology*, eds. K. M. Dore, E. P. Riley & A. Fuentes, pp. 89-110. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Mayor, M. I., Sommer, J. A., Houck, M. L., Zaonarivelo, J. R., Wright, P. C., Ingram, C., Engel, S. R. & Louis, E. E., Jr. 2004.** Specific status of *Propithecus* spp. *International Journal of Primatology*, 25 (4): 875-900.
- McConnell, W. & Kull, C. A. 2014.** Deforestation in Madagascar. Debates over the island's forest cover and challenges of measuring forest change. In *Conservation and environmental management in Madagascar*, ed. I. R. Scales, pp. 67-104. Routledge, New York.
- Mittermeier, R. A., Konstant, W. R., Meyers, D. M. & Mast, R. B. 1994.** *Lemurs of Madagascar.* Conservation International, Washington, D.C.
- Mittermeier, R. A., Ganzhorn, J. U., Konstant, W. R., Glander, K., Tattersall, I., Groves, C. P., Rylands, A. B., Hapke, A., Rastimbazafy, J., Mayor, M. I., Louis, E. E., Jr., Rumpler, Y., Schwitzer, C. & Rasoloarison, R. M. 2008.** Lemur diversity in Madagascar. *International Journal of Primatology*, 29: 1607-1656.
- Mittermeier, R. A., Louis, E. E., Jr., Richardson, M., Schwitzer, C., Langrand, O., Rylands, A. B., Hawkins, F., Rajaobelina, S., Ratsimbazafy, J., Rasoloarison, R., Roos, C., Kappeler, P. M. & MacKinnon, J. 2010.** *Lemurs of Madagascar*, 3rd edition. Conservation International, Washington, D.C.
- Patel, E. R. 2007.** Logging of rare rosewood and palisandre (*Dalbergia* spp.) within Marojejy National Park, Madagascar. *Madagascar Conservation & Development*, 2 (1): 11-14.
- Poelstra, J. W., Salmona, J., Tiley, J. P., Schübler, D., Blanco, M. B., Andriambeloson, J. B., Bouchez, O., Campbell, C. R., Etter, P. D., Hohenlohe, P. A., Hunnicutt, K. E., Iribar, A., Johnson, E. A., Kappeler, P. M., Larsen, P. A., Manzi, S., Ralison, J. M., Randrianambinina, B., Rasoloarison, R. M., Rasolofoson, D. W., Stahlke, A. R., Weisrock, D. W., Williams, R. C., Chicki, L., Louis, E. E., Jr., Radespiel, U. & Yoder, A. D. 2020.** Cryptic patterns of speciation in cryptic primates: Microendemic mouse lemurs and the multispecies coalescent. *Systematic Biology*, 70 (2): 203-218.
- Rabarivola, C., Zaramody, A., Fausser, J.-L., Andriaholinirina, N., Roos, C., Zinner, D., Marcel H. & Rumpler, Y. 2006.** Cytogenetic and molecular characteristics of a new species of sportive lemur from northern Madagascar. *Lemur News*, 11: 45-49.
- Rabarivola, C., Prosper, P., Zaramody, A., Andriaholinirina, N. & Marcel H. 2007.** Cytogenetics and taxonomy of the genus *Hapalemur*. *Lemur News*, 12: 46-49.
- Radespiel, U., Olivieri, G., Rasolofoson, D. W., Rakotondratsimba, G., Rakotonirainy, O., Rasoloharijaona, S., Randrianambinina, B., Ratsimbazafy, J. H., Ratelolahy, F., Randriamboavonjy, T., Rasolofoharivelo, T., Craul, M., Rakotozafy, L. & Randrianarison, R. M. 2008.** Exceptional diversity of mouse lemurs (*Microcebus* spp.) in the Makira region with the description of one

- new species. *American Journal of Primatology*, 70 (11): 1033-1046.
- Rumpler, Y., Prosper, P., Hauwy, M., Rabarivola, C., Rakotoarisoa, G. & Dutrillaux, B. 2002.** Chromosomal evolution of the *Hapalemur griseus* subspecies (Malagasy Prosimian), including a new chromosomal polymorphic cytotype. *Chromosome Research*, 10: 145-153.
- Schmid, J. & Kappeler, P. M. 1994.** Sympatric mouse lemurs (*Microcebus* spp.) in western Madagascar. *Folia Primatologica*, 63: 162-170.
- Schüßler, D., Blanco, M. B., Salmons, J., Poelstra, J., Andriambeloson, D. W., Miller, A., Randrianambinina, B., Rasolofson, D. W., Mantilla-Contreras, J., Chikhi, L., Louis, E. E., Jr., Yoder, A. D. & Radespiel, U. 2020.** Ecology and morphology of mouse lemurs (*Microcebus* spp.) in a hotspot of microendemism in northeastern Madagascar, with the description of a new species. *American Journal of Primatology* 82: e23180.
- Sterling, E. & McFadden, K. 2000.** Rapid census of lemur populations in 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: 265-274.
- Tahinarivony, J. A. 2023a.** 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. Raheirilalao. *Malagasy Nature*, 17: 102-135.
- Tahinarivony, J. A. 2023b.** 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. Raheirilalao. *Malagasy Nature*, 17: 73-87
- Vincent, J. P., Gaillard, J. M. & Bideau, E. 1991.** Kilometric index as biological indicator for monitoring forest roe deer populations. *Acta Theriologica*, 36: 315-328.
- Waeber, P. O., Rafanoharana, F., Rasamuel, H. A. & Wilmé, L. 2020.** Parks and reserves in Madagascar: Managing biodiversity for a sustainable future. In *Protected areas, national parks and sustainable future*, eds. A. N. Bakar & M. N. Suratman, pp. 89-108. IntechOpen, London.
- Whitesides, G. H., Oates, J. F., Green, S. M. & Kluberanz, R. P. 1988.** Estimating primate densities from transects in a West African rain forest: A comparison of techniques. *Journal Animal of Ecology*, 57: 345-367.
- Yoder, A. D., Rasoloarison, R. M., Goodman, S. M., Irwin, J. A., Atsalis, S., Ravosa, M. J. & Ganzhorn, J. U. 2000.** Remarkable species diversity in Malagasy mouse lemurs (Primates, *Microcebus*). *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America*, 97: 11325-11330.
- Zaramody, A., Fausser, J.-L., Roos, C., Zinner, D., Andriaholinirina, N., Rabarivola, C., Norscia, I., Tattersall, I. & Rumpler, Y. 2006.** Molecular phylogeny and taxonomic revision of the eastern woolly lemur (*Avahi laniger*). *Primate Report*, 74: 9-22.

## Appendix I. GPS coordinates of different transect trails.

| Sites  | Transect | Long        | Lat          |
|--------|----------|-------------|--------------|
| Site 1 | T1_S1    | 49.77480157 | -14.43726854 |
| Site 1 | T1_S1    | 49.77463436 | -14.43731287 |
| Site 1 | T1_S1    | 49.77438401 | -14.43729349 |
| Site 1 | T1_S1    | 49.77423595 | -14.43722944 |
| Site 1 | T1_S1    | 49.77403208 | -14.43719223 |
| Site 1 | T1_S1    | 49.77401333 | -14.43722829 |
| Site 1 | T1_S1    | 49.77389334 | -14.43711919 |
| Site 1 | T1_S1    | 49.77385703 | -14.43697436 |
| Site 1 | T1_S1    | 49.77384706 | -14.43710087 |
| Site 1 | T1_S1    | 49.77372618 | -14.43715448 |
| Site 1 | T1_S1    | 49.7736803  | -14.43706384 |
| Site 1 | T1_S1    | 49.77347598 | -14.43710797 |
| Site 1 | T1_S1    | 49.77321557 | -14.43723318 |
| Site 1 | T1_S1    | 49.77312247 | -14.43729597 |
| Site 1 | T1_S1    | 49.77306651 | -14.43734992 |
| Site 1 | T1_S1    | 49.77295476 | -14.4374307  |
| Site 1 | T1_S1    | 49.77306651 | -14.43734992 |
| Site 1 | T1_S1    | 49.77295476 | -14.4374307  |
| Site 1 | T1_S1    | 49.77283388 | -14.43748431 |
| Site 1 | T1_S1    | 49.77261116 | -14.43750123 |
| Site 1 | T1_S1    | 49.77249107 | -14.4374102  |
| Site 1 | T1_S1    | 49.77251959 | -14.43728379 |
| Site 1 | T1_S1    | 49.77255704 | -14.43722071 |
| Site 1 | T1_S1    | 49.77227952 | -14.43708367 |
| Site 1 | T1_S1    | 49.77227981 | -14.43702943 |
| Site 1 | T1_S1    | 49.77228021 | -14.43695711 |
| Site 1 | T1_S1    | 49.77204871 | -14.43688359 |
| Site 1 | T1_S1    | 49.77188239 | -14.43676521 |
| Site 1 | T1_S1    | 49.77153146 | -14.43648314 |
| Site 1 | T1_S1    | 49.77140199 | -14.43641015 |
| Site 1 | T1_S1    | 49.77112491 | -14.43619175 |
| Site 1 | T1_S1    | 49.77093995 | -14.43609135 |
| Site 1 | T1_S1    | 49.77089431 | -14.43595551 |
| Site 1 | T1_S1    | 49.77051555 | -14.4356733  |
| Site 1 | T1_S1    | 49.77039526 | -14.43561844 |
| Site 1 | T1_S1    | 49.77022835 | -14.43560853 |
| Site 1 | T1_S1    | 49.77015434 | -14.43557198 |
| Site 1 | T1_S1    | 49.77002508 | -14.43546283 |
| Site 1 | T1_S1    | 49.76992354 | -14.4353719  |
| Site 1 | T1_S1    | 49.76983977 | -14.4354257  |
| Site 1 | T1_S1    | 49.76976576 | -14.43538916 |
| Site 1 | T1_S1    | 49.76973744 | -14.43547941 |
| Site 1 | T1_S1    | 49.7695239  | -14.43551445 |
| Site 1 | T2_S1    | 49.77504121 | -14.43755002 |
| Site 1 | T2_S1    | 49.77488292 | -14.43765768 |
| Site 1 | T2_S1    | 49.77469682 | -14.43776519 |
| Site 1 | T2_S1    | 49.774631   | -14.43792757 |
| Site 1 | T2_S1    | 49.77454657 | -14.43809888 |
| Site 1 | T2_S1    | 49.77429573 | -14.4381699  |
| Site 1 | T2_S1    | 49.77420228 | -14.43829597 |
| Site 1 | T2_S1    | 49.77411751 | -14.43853057 |
| Site 1 | T2_S1    | 49.77395923 | -14.43863822 |
| Site 1 | T2_S1    | 49.77378215 | -14.43879098 |
| Site 1 | T2_S1    | 49.77356876 | -14.43879891 |
| Site 1 | T2_S1    | 49.77337342 | -14.43889733 |
| Site 1 | T2_S1    | 49.77320601 | -14.43897782 |
| Site 1 | T2_S1    | 49.77295556 | -14.43897651 |
| Site 1 | T2_S1    | 49.77272367 | -14.43897531 |
| Site 1 | T2_S1    | 49.772501   | -14.43898319 |
| Site 1 | T2_S1    | 49.77230576 | -14.43906353 |
| Site 1 | T2_S1    | 49.77213835 | -14.43914402 |
| Site 1 | T2_S1    | 49.7718135  | -14.43917848 |
| Site 1 | T2_S1    | 49.77159971 | -14.43925873 |
| Site 1 | T2_S1    | 49.77145135 | -14.43924891 |
| Site 1 | T3_S1    | 49.78443357 | -14.44516501 |
| Site 1 | T3_S1    | 49.78425732 | -14.4451641  |
| Site 1 | T3_S1    | 49.78401619 | -14.44515381 |

| Sites  | Transect | Long        | Lat          |
|--------|----------|-------------|--------------|
| Site 1 | T3_S1    | 49.78381202 | -14.44517084 |
| Site 1 | T3_S1    | 49.78351533 | -14.44514219 |
| Site 1 | T3_S1    | 49.78338527 | -14.44517768 |
| Site 1 | T3_S1    | 49.78319999 | -14.44513152 |
| Site 1 | T3_S1    | 49.78304211 | -14.44516687 |
| Site 1 | T3_S1    | 49.78280058 | -14.4452289  |
| Site 1 | T3_S1    | 49.78259612 | -14.44530016 |
| Site 1 | T3_S1    | 49.78238247 | -14.4453533  |
| Site 1 | T3_S1    | 49.78223332 | -14.44548812 |
| Site 1 | T3_S1    | 49.78212117 | -14.44564122 |
| Site 1 | T3_S1    | 49.78194418 | -14.4457759  |
| Site 1 | T3_S1    | 49.78190634 | -14.44591131 |
| Site 1 | T3_S1    | 49.78180351 | -14.44605541 |
| Site 1 | T3_S1    | 49.78165382 | -14.44628967 |
| Site 1 | T3_S1    | 49.78165298 | -14.44644335 |
| Site 1 | T3_S1    | 49.78152223 | -14.44660539 |
| Site 1 | T3_S1    | 49.78138259 | -14.44669507 |
| Site 1 | T3_S1    | 49.7811315  | -14.44681129 |
| Site 1 | T3_S1    | 49.78102882 | -14.44692827 |
| Site 1 | T3_S1    | 49.78082445 | -14.44698145 |
| Site 1 | T3_S1    | 49.78066646 | -14.44703488 |
| Site 1 | T3_S1    | 49.78046234 | -14.44704286 |
| Site 1 | T3_S1    | 49.78028673 | -14.44692443 |
| Site 1 | T3_S1    | 49.7801016  | -14.44685115 |
| Site 1 | T3_S1    | 49.77986965 | -14.44685899 |
| Site 1 | T3_S1    | 49.77968398 | -14.44688515 |
| Site 1 | T3_S1    | 49.77947956 | -14.44694737 |
| Site 1 | T3_S1    | 49.77924805 | -14.44687385 |
| Site 1 | T3_S1    | 49.77898832 | -14.44687251 |
| Site 1 | T3_S1    | 49.77884009 | -14.44683558 |
| Site 1 | T3_S1    | 49.77858959 | -14.44684332 |
| Site 1 | T3_S1    | 49.77848637 | -14.44705974 |
| Site 1 | T3_S1    | 49.77830958 | -14.44715827 |
| Site 1 | T3_S1    | 49.7781691  | -14.44740161 |
| Site 1 | T3_S1    | 49.7780573  | -14.44749143 |
| Site 1 | T3_S1    | 49.77787138 | -14.44756279 |
| Site 1 | T3_S1    | 49.77766656 | -14.44769732 |
| Site 1 | T3_S1    | 49.77743421 | -14.44777747 |
| Site 1 | T4_S1    | 49.7756125  | -14.43824906 |
| Site 1 | T4_S1    | 49.77551885 | -14.43841129 |
| Site 1 | T4_S1    | 49.77599877 | -14.43885674 |
| Site 1 | T4_S1    | 49.77628454 | -14.43918365 |
| Site 1 | T4_S1    | 49.77673895 | -14.43920409 |
| Site 1 | T4_S1    | 49.77695185 | -14.43928656 |
| Site 1 | T4_S1    | 49.7771273  | -14.4394321  |
| Site 1 | T4_S1    | 49.7773407  | -14.43942417 |
| Site 1 | T4_S1    | 49.77750717 | -14.43951543 |
| Site 1 | T4_S1    | 49.77782047 | -14.43989673 |
| Site 1 | T4_S1    | 49.77826517 | -14.43999847 |
| Site 1 | T4_S1    | 49.77879183 | -14.44038088 |
| Site 1 | T4_S1    | 49.77902279 | -14.44055383 |
| Site 1 | T4_S1    | 49.77943764 | -14.44102605 |
| Site 1 | T4_S1    | 49.77968676 | -14.44127142 |
| Site 1 | T4_S1    | 49.7798252  | -14.44139869 |
| Site 1 | T4_S1    | 49.78014883 | -14.4415902  |
| Site 1 | T4_S1    | 49.78045459 | -14.44165506 |
| Site 1 | T4_S1    | 49.78061223 | -14.44166492 |
| Site 1 | T4_S1    | 49.78089002 | -14.44175676 |
| Site 1 | T4_S1    | 49.78109325 | -14.44191148 |
| Site 1 | T4_S1    | 49.78125933 | -14.44207506 |
| Site 1 | T4_S1    | 49.78147199 | -14.44220272 |
| Site 1 | T4_S1    | 49.78163812 | -14.44235725 |
| Site 1 | T4_S1    | 49.78189583 | -14.44272922 |
| Site 1 | T4_S1    | 49.78194942 | -14.44310917 |
| Site 1 | T4_S1    | 49.7821714  | -14.44322784 |
| Site 1 | T4_S1    | 49.7822917  | -14.4432827  |



## Appendix I. (continued)

| Sites  | Transect | Long        | Lat          |
|--------|----------|-------------|--------------|
| Site 1 | T5_S1    | 49.78256885 | -14.44349205 |
| Site 1 | T5_S1    | 49.782763   | -14.44361057 |
| Site 1 | T5_S1    | 49.78298504 | -14.44372019 |
| Site 1 | T5_S1    | 49.78311402 | -14.44388358 |
| Site 1 | T5_S1    | 49.7833551  | -14.4439029  |
| Site 1 | T5_S1    | 49.78356771 | -14.4440396  |
| Site 1 | T5_S1    | 49.78384314 | -14.44456533 |
| Site 1 | T5_S1    | 49.78398149 | -14.44471068 |
| Site 1 | T5_S1    | 49.78411008 | -14.44494638 |
| Site 1 | T5_S1    | 49.78428574 | -14.44505577 |
| Site 1 | T5_S1    | 49.7844983  | -14.4452015  |
| Site 1 | T5_S1    | 49.7845996  | -14.44533762 |
| Site 1 | T5_S1    | 49.7847839  | -14.44556457 |
| Site 1 | T5_S1    | 49.78485688 | -14.44579094 |
| Site 1 | T5_S1    | 49.78506974 | -14.44588244 |
| Site 1 | T5_S1    | 49.78511494 | -14.44609963 |
| Site 1 | T5_S1    | 49.78519769 | -14.44623565 |
| Site 1 | T5_S1    | 49.78515961 | -14.44641625 |
| Site 1 | T5_S1    | 49.78507514 | -14.44659662 |
| Site 1 | T5_S1    | 49.7849437  | -14.44688521 |
| Site 1 | T5_S1    | 49.7850452  | -14.44698518 |
| Site 1 | T5_S1    | 49.7852773  | -14.44695021 |
| Site 1 | T5_S1    | 49.78554602 | -14.44700584 |
| Site 1 | T5_S1    | 49.78572236 | -14.44698867 |
| Site 1 | T5_S1    | 49.78608369 | -14.44707189 |
| Site 1 | T5_S1    | 49.78604546 | -14.44727961 |
| Site 1 | T5_S1    | 49.78627599 | -14.44753391 |
| Site 1 | T5_S1    | 49.78645096 | -14.44776985 |
| Site 1 | T5_S1    | 49.78654284 | -14.44793304 |
| Site 1 | T5_S1    | 49.78656959 | -14.44813205 |
| Site 1 | T5_S1    | 49.78675394 | -14.44834996 |
| Site 1 | T5_S1    | 49.78692013 | -14.44849545 |
| Site 1 | T5_S1    | 49.78702128 | -14.44865869 |
| Site 1 | T5_S1    | 49.78716872 | -14.44884025 |
| Site 1 | T5_S1    | 49.78729742 | -14.44905787 |
| Site 1 | T5_S1    | 49.78753654 | -14.44943877 |
| Site 1 | T5_S1    | 49.787592   | -14.44947522 |
| Site 1 | T5_S1    | 49.78794274 | -14.44980246 |
| Site 1 | T6_S1    | 49.77554595 | -14.43684754 |
| Site 1 | T6_S1    | 49.77537933 | -14.43678339 |
| Site 1 | T6_S1    | 49.7751022  | -14.43657404 |
| Site 1 | T6_S1    | 49.77514014 | -14.43642056 |
| Site 1 | T6_S1    | 49.77491866 | -14.43621149 |
| Site 1 | T6_S1    | 49.7747517  | -14.43621062 |
| Site 1 | T6_S1    | 49.7745393  | -14.43603776 |
| Site 1 | T6_S1    | 49.77432641 | -14.4359553  |
| Site 1 | T6_S1    | 49.77397477 | -14.43579979 |
| Site 1 | T6_S1    | 49.77341848 | -14.4357517  |
| Site 1 | T6_S1    | 49.77315916 | -14.43567803 |
| Site 1 | T6_S1    | 49.77280866 | -14.43531461 |
| Site 1 | T6_S1    | 49.77278242 | -14.4350252  |
| Site 1 | T6_S1    | 49.77279304 | -14.43478118 |
| Site 1 | T6_S1    | 49.77280345 | -14.43457332 |
| Site 1 | T6_S1    | 49.77272477 | -14.43369605 |
| Site 1 | T6_S1    | 49.77250285 | -14.43356833 |
| Site 1 | T6_S1    | 49.77233629 | -14.43349515 |
| Site 1 | T6_S1    | 49.77208679 | -14.43332209 |
| Site 2 | T1_S2    | 49.75846465 | -14.43427227 |
| Site 2 | T1_S2    | 49.75842855 | -14.43409128 |
| Site 2 | T1_S2    | 49.75815966 | -14.43407179 |
| Site 2 | T1_S2    | 49.75792797 | -14.43403441 |
| Site 2 | T1_S2    | 49.75773379 | -14.43392491 |
| Site 2 | T1_S2    | 49.75761436 | -14.43371636 |
| Site 2 | T1_S2    | 49.75748501 | -14.43362528 |
| Site 2 | T1_S2    | 49.75722469 | -14.43373239 |
| Site 2 | T1_S2    | 49.75721456 | -14.43388601 |

| Sites  | Transect | Long        | Lat          |
|--------|----------|-------------|--------------|
| Site 2 | T1_S2    | 49.75707483 | -14.43399375 |
| Site 2 | T1_S2    | 49.75691604 | -14.43419179 |
| Site 2 | T1_S2    | 49.75686881 | -14.43434522 |
| Site 2 | T1_S2    | 49.75689588 | -14.43448096 |
| Site 2 | T1_S2    | 49.75699666 | -14.43470749 |
| Site 2 | T1_S2    | 49.75709728 | -14.43496113 |
| Site 2 | T1_S2    | 49.75712411 | -14.43514207 |
| Site 2 | T1_S2    | 49.75703035 | -14.43532237 |
| Site 2 | T1_S2    | 49.75682528 | -14.43550208 |
| Site 2 | T1_S2    | 49.75688003 | -14.43566509 |
| Site 2 | T1_S2    | 49.75677725 | -14.43580014 |
| Site 2 | T1_S2    | 49.75675749 | -14.43601699 |
| Site 2 | T2_S2    | 49.75806921 | -14.43532784 |
| Site 2 | T2_S2    | 49.75818839 | -14.43558159 |
| Site 2 | T2_S2    | 49.75827107 | -14.43572666 |
| Site 2 | T2_S2    | 49.75833565 | -14.43579028 |
| Site 2 | T2_S2    | 49.75834332 | -14.43607959 |
| Site 2 | T2_S2    | 49.75847213 | -14.4362701  |
| Site 2 | T2_S2    | 49.75857356 | -14.43637912 |
| Site 2 | T2_S2    | 49.75865614 | -14.43654227 |
| Site 2 | T2_S2    | 49.75868306 | -14.43670512 |
| Site 2 | T2_S2    | 49.75885825 | -14.43689588 |
| Site 2 | T2_S2    | 49.75887615 | -14.43701349 |
| Site 2 | T2_S2    | 49.75902371 | -14.43716795 |
| Site 2 | T2_S2    | 49.75922732 | -14.43725038 |
| Site 2 | T2_S2    | 49.75940346 | -14.43726938 |
| Site 2 | T2_S2    | 49.75964493 | -14.43721642 |
| Site 2 | T2_S2    | 49.75976556 | -14.43720801 |
| Site 2 | T2_S2    | 49.75997028 | -14.43709157 |
| Site 2 | T2_S2    | 49.76013709 | -14.43711957 |
| Site 2 | T2_S2    | 49.76011046 | -14.43690247 |
| Site 2 | T2_S2    | 49.76046459 | -14.43660602 |
| Site 2 | T2_S2    | 49.76060352 | -14.43664291 |
| Site 2 | T3_S2    | 49.76060977 | -14.43886673 |
| Site 2 | T3_S2    | 49.76077713 | -14.43879529 |
| Site 2 | T3_S2    | 49.76096324 | -14.4386878  |
| Site 2 | T3_S2    | 49.76114921 | -14.43860741 |
| Site 2 | T3_S2    | 49.76126147 | -14.43843625 |
| Site 2 | T3_S2    | 49.76133672 | -14.43824681 |
| Site 2 | T3_S2    | 49.76136555 | -14.43806616 |
| Site 2 | T3_S2    | 49.76130162 | -14.43788503 |
| Site 2 | T3_S2    | 49.76133305 | -14.43769535 |
| Site 2 | T3_S2    | 49.76126727 | -14.43738766 |
| Site 2 | T3_S2    | 49.76109118 | -14.43735962 |
| Site 2 | T3_S2    | 49.76103668 | -14.43715141 |
| Site 2 | T3_S2    | 49.76103798 | -14.43691639 |
| Site 2 | T3_S2    | 49.76092797 | -14.43668077 |
| Site 2 | T3_S2    | 49.76082619 | -14.43663504 |
| Site 2 | T3_S2    | 49.76064103 | -14.43657079 |
| Site 2 | T3_S2    | 49.76051217 | -14.43638931 |
| Site 2 | T3_S2    | 49.76060567 | -14.43625421 |
| Site 2 | T3_S2    | 49.76075529 | -14.43603804 |
| Site 2 | T3_S2    | 49.76091292 | -14.43604791 |
| Site 2 | T3_S2    | 49.76089572 | -14.43580374 |
| Site 2 | T3_S2    | 49.76105556 | -14.43541587 |
| Site 2 | T3_S2    | 49.76120427 | -14.43536241 |
| Site 2 | T3_S2    | 49.76106698 | -14.43502722 |
| Site 2 | T4_S2    | 49.76040429 | -14.43409264 |
| Site 2 | T4_S2    | 49.76030256 | -14.43403786 |
| Site 2 | T4_S2    | 49.76005217 | -14.43402751 |
| Site 2 | T4_S2    | 49.75989429 | -14.43406284 |
| Site 2 | T4_S2    | 49.75966145 | -14.43423337 |
| Site 2 | T4_S2    | 49.75949409 | -14.43430481 |
| Site 2 | T4_S2    | 49.75930838 | -14.43433999 |
| Site 2 | T4_S2    | 49.75907639 | -14.43435685 |
| Site 2 | T4_S2    | 49.75900143 | -14.43449205 |

## Appendix I. (continued)

| Sites  | Transect | Long        | Lat          | Sites  | Transect | Long        | Lat          |
|--------|----------|-------------|--------------|--------|----------|-------------|--------------|
| Site 2 | T4_S2    | 49.75877852 | -14.43454512 | Site 3 | T1_S3    | 49.74180523 | -14.43759196 |
| Site 2 | T4_S2    | 49.75852748 | -14.43465227 | Site 3 | T1_S3    | 49.74176727 | -14.43774543 |
| Site 2 | T4_S2    | 49.75830471 | -14.43467822 | Site 3 | T1_S3    | 49.74161789 | -14.43791639 |
| Site 2 | T4_S2    | 49.75823858 | -14.43489483 | Site 3 | T2_S3    | 49.74238215 | -14.4372696  |
| Site 2 | T4_S2    | 49.75815425 | -14.43504806 | Site 3 | T2_S3    | 49.74252072 | -14.43736978 |
| Site 2 | T4_S2    | 49.75793093 | -14.43517344 | Site 3 | T2_S3    | 49.74251104 | -14.43744205 |
| Site 2 | T4_S2    | 49.75793906 | -14.4353814  | Site 3 | T2_S3    | 49.74260207 | -14.43774988 |
| Site 2 | T4_S2    | 49.75777114 | -14.43555227 | Site 3 | T2_S3    | 49.74280558 | -14.43785041 |
| Site 2 | T4_S2    | 49.75762168 | -14.43574132 | Site 3 | T2_S3    | 49.74295323 | -14.43798679 |
| Site 2 | T4_S2    | 49.75771308 | -14.43598587 | Site 3 | T2_S3    | 49.74302637 | -14.43817701 |
| Site 2 | T4_S2    | 49.75766657 | -14.43616642 | Site 3 | T2_S3    | 49.74303503 | -14.43828554 |
| Site 2 | T4_S2    | 49.75755309 | -14.43640086 | Site 3 | T2_S3    | 49.74324766 | -14.43841323 |
| Site 2 | T4_S2    | 49.75742258 | -14.43651769 | Site 3 | T2_S3    | 49.74344306 | -14.43830579 |
| Site 2 | T4_S2    | 49.75738442 | -14.43670732 | Site 3 | T2_S3    | 49.74363704 | -14.43845146 |
| Site 2 | T4_S2    | 49.7575227  | -14.43686173 | Site 3 | T2_S3    | 49.74386832 | -14.43856117 |
| Site 2 | T4_S2    | 49.75734546 | -14.43704159 | Site 3 | T2_S3    | 49.74400746 | -14.43856191 |
| Site 2 | T4_S2    | 49.75727036 | -14.43720391 | Site 3 | T2_S3    | 49.74420285 | -14.43845448 |
| Site 2 | T5_S2    | 49.76095095 | -14.43420399 | Site 3 | T2_S3    | 49.74429642 | -14.43831034 |
| Site 2 | T5_S2    | 49.76162717 | -14.43437026 | Site 3 | T2_S3    | 49.74434381 | -14.4381298  |
| Site 2 | T5_S2    | 49.76186813 | -14.43440768 | Site 3 | T3_S3    | 49.74335878 | -14.4367957  |
| Site 2 | T5_S2    | 49.76199884 | -14.43425469 | Site 3 | T3_S3    | 49.74351601 | -14.4368779  |
| Site 2 | T5_S2    | 49.76241574 | -14.43434728 | Site 3 | T3_S3    | 49.74370157 | -14.43686985 |
| Site 2 | T5_S2    | 49.76254425 | -14.43459203 | Site 3 | T3_S3    | 49.74381181 | -14.43706027 |
| Site 2 | T5_S2    | 49.76269176 | -14.43475552 | Site 3 | T3_S3    | 49.74365352 | -14.43716791 |
| Site 2 | T5_S2    | 49.76308836 | -14.43516439 | Site 3 | T3_S3    | 49.74347657 | -14.43729352 |
| Site 2 | T5_S2    | 49.76379311 | -14.43520424 | Site 3 | T3_S3    | 49.74350359 | -14.4374383  |
| Site 2 | T5_S2    | 49.76427479 | -14.43532429 | Site 3 | T3_S3    | 49.74352158 | -14.43753783 |
| Site 2 | T5_S2    | 49.76470112 | -14.4353898  | Site 3 | T4_S3    | 49.74384359 | -14.43635534 |
| Site 2 | T5_S2    | 49.76489621 | -14.43533658 | Site 3 | T4_S3    | 49.74405754 | -14.436248   |
| Site 2 | T5_S2    | 49.76510047 | -14.43530149 | Site 3 | T4_S3    | 49.74428928 | -14.43627636 |
| Site 2 | T5_S2    | 49.76550146 | -14.43491488 | Site 3 | T4_S3    | 49.74449334 | -14.43627744 |
| Site 2 | T5_S2    | 49.7656966  | -14.43485262 | Site 3 | T4_S3    | 49.74472538 | -14.43625156 |
| Site 2 | T5_S2    | 49.76589972 | -14.43502544 | Site 3 | T4_S3    | 49.74494764 | -14.43631602 |
| Site 2 | T5_S2    | 49.76615963 | -14.43499064 | Site 3 | T4_S3    | 49.74515191 | -14.43628095 |
| Site 2 | T5_S2    | 49.76635457 | -14.43496454 | Site 3 | T4_S3    | 49.74533666 | -14.43641753 |
| Site 2 | T5_S2    | 49.76661404 | -14.4350111  | Site 3 | T4_S3    | 49.74559577 | -14.43652738 |
| Site 2 | T5_S2    | 49.76684623 | -14.43495808 | Site 3 | T4_S3    | 49.74566931 | -14.43664529 |
| Site 2 | T5_S2    | 49.76705907 | -14.43504959 | Site 3 | T4_S3    | 49.74601109 | -14.43690022 |
| Site 2 | T5_S2    | 49.76728178 | -14.43503267 | Site 3 | T4_S3    | 49.74620553 | -14.43696454 |
| Site 2 | T5_S2    | 49.76747652 | -14.43504273 | Site 3 | T4_S3    | 49.74640949 | -14.4369837  |
| Site 2 | T5_S2    | 49.76768961 | -14.43508904 | Site 3 | T4_S3    | 49.74664077 | -14.43709341 |
| Site 2 | T5_S2    | 49.7679211  | -14.43516257 | Site 3 | T4_S3    | 49.74685376 | -14.43715782 |
| Site 2 | T5_S2    | 49.76800369 | -14.43532572 | Site 3 | T4_S3    | 49.7470194  | -14.43739373 |
| Site 2 | T5_S2    | 49.7680957  | -14.4354618  | Site 3 | T4_S3    | 49.74716726 | -14.43749395 |
| Site 2 | T5_S2    | 49.7681701  | -14.43542603 | Site 3 | T4_S3    | 49.74735216 | -14.43760341 |
| Site 2 | T6_S2    | 49.76126092 | -14.43518192 | Site 3 | T4_S3    | 49.74758355 | -14.43769504 |
| Site 2 | T6_S2    | 49.76144663 | -14.43514673 | Site 3 | T4_S3    | 49.74781529 | -14.43772339 |
| Site 2 | T6_S2    | 49.76167797 | -14.43524738 | Site 3 | T4_S3    | 49.74800019 | -14.43783285 |
| Site 2 | T6_S2    | 49.76181706 | -14.43525715 | Site 3 | T4_S3    | 49.74824091 | -14.43791549 |
| Site 2 | T6_S2    | 49.76194571 | -14.43547479 | Site 3 | T4_S3    | 49.74845369 | -14.43801605 |
| Site 2 | T6_S2    | 49.76221426 | -14.43555755 | Site 3 | T4_S3    | 49.74867605 | -14.43806243 |
| Site 2 | T6_S2    | 49.76231444 | -14.43589255 | Site 3 | T5_S3    | 49.74907339 | -14.43833573 |
| Site 2 | T6_S2    | 49.76236047 | -14.43595607 | Site 3 | T5_S3    | 49.7492398  | -14.43843605 |
| Site 2 | T6_S2    | 49.76232237 | -14.43613667 | Site 3 | T5_S3    | 49.74942511 | -14.4384732  |
| Site 2 | T6_S2    | 49.76237662 | -14.43639007 | Site 3 | T5_S3    | 49.74970313 | -14.43851987 |
| Site 2 | T6_S2    | 49.7623668  | -14.43648945 | Site 3 | T5_S3    | 49.74991602 | -14.43860236 |
| Site 2 | T6_S2    | 49.76251366 | -14.43677046 | Site 3 | T5_S3    | 49.75013853 | -14.43862162 |
| Site 2 | T6_S2    | 49.76246643 | -14.43692389 | Site 3 | T5_S3    | 49.75031472 | -14.43863159 |
| Site 2 | T6_S2    | 49.76248378 | -14.43714093 | Site 3 | T5_S3    | 49.75051843 | -14.43869595 |
| Site 2 | T6_S2    | 49.76257559 | -14.43731317 | Site 3 | T5_S3    | 49.75066644 | -14.43876905 |
| Site 3 | T1_S3    | 49.74298811 | -14.43673045 | Site 3 | T5_S3    | 49.75084177 | -14.4389327  |
| Site 3 | T1_S3    | 49.74277436 | -14.43680163 | Site 3 | T5_S3    | 49.75103616 | -14.43900604 |
| Site 3 | T1_S3    | 49.74262504 | -14.43696355 | Site 3 | T5_S3    | 49.7512681  | -14.43899823 |
| Site 3 | T1_S3    | 49.74245762 | -14.43704401 | Site 3 | T5_S3    | 49.75148154 | -14.43898128 |
| Site 3 | T1_S3    | 49.742253   | -14.43714236 | Site 3 | T5_S3    | 49.75168566 | -14.43897332 |
| Site 3 | T1_S3    | 49.7421314  | -14.4373225  | Site 3 | T5_S3    | 49.7519173  | -14.43901975 |
| Site 3 | T1_S3    | 49.74198228 | -14.43744827 | Site 3 | T5_S3    | 49.75213059 | -14.43902992 |

## Appendix I. (continued)

| Sites  | Transect | Long        | Lat          |
|--------|----------|-------------|--------------|
| Site 3 | T5_S3    | 49.75237161 | -14.43905831 |
| Site 3 | T5_S3    | 49.75249255 | -14.43899568 |
| Site 3 | T5_S3    | 49.75269717 | -14.43889732 |
| Site 3 | T5_S3    | 49.75292024 | -14.43881714 |
| Site 3 | T5_S3    | 49.75307848 | -14.43871854 |
| Site 3 | T5_S3    | 49.75332917 | -14.43867467 |
| Site 3 | T5_S3    | 49.75348711 | -14.43863031 |
| Site 3 | T5_S3    | 49.75368261 | -14.43850478 |
| Site 3 | T5_S3    | 49.75385985 | -14.43832492 |
| Site 3 | T5_S3    | 49.75403674 | -14.43820834 |
| Site 3 | T5_S3    | 49.75422286 | -14.43810085 |
| Site 3 | T5_S3    | 49.75437213 | -14.43794796 |
| Site 3 | T5_S3    | 49.75441034 | -14.43774929 |
| Site 3 | T6_S3    | 49.75438261 | -14.43773106 |
| Site 3 | T6_S3    | 49.75464414 | -14.43740701 |
| Site 3 | T6_S3    | 49.7547742  | -14.43737154 |
| Site 3 | T6_S3    | 49.75503417 | -14.43732771 |
| Site 3 | T6_S3    | 49.75525683 | -14.43731985 |
| Site 3 | T6_S3    | 49.755351   | -14.43706723 |
| Site 3 | T6_S3    | 49.75564832 | -14.4369784  |
| Site 3 | T6_S3    | 49.75564857 | -14.4369332  |
| Site 4 | T1_S4    | 49.74241583 | -14.4444835  |
| Site 4 | T1_S4    | 49.74245217 | -14.44461929 |
| Site 4 | T1_S4    | 49.7425061  | -14.44492693 |
| Site 4 | T1_S4    | 49.74246849 | -14.44501713 |
| Site 4 | T1_S4    | 49.74235611 | -14.44520636 |
| Site 4 | T1_S4    | 49.74216993 | -14.44532288 |
| Site 4 | T1_S4    | 49.74222513 | -14.44540454 |
| Site 4 | T1_S4    | 49.74238186 | -14.44557713 |
| Site 4 | T1_S4    | 49.74253899 | -14.4456774  |
| Site 4 | T1_S4    | 49.74266774 | -14.44587696 |
| Site 4 | T1_S4    | 49.74270398 | -14.44603083 |
| Site 4 | T1_S4    | 49.74265683 | -14.44616618 |
| Site 4 | T1_S4    | 49.7426359  | -14.44659093 |
| Site 4 | T1_S4    | 49.74277417 | -14.44674535 |
| Site 4 | T1_S4    | 49.74283814 | -14.44691744 |
| Site 4 | T1_S4    | 49.74298595 | -14.44702671 |
| Site 4 | T1_S4    | 49.74318997 | -14.44703684 |
| Site 4 | T1_S4    | 49.7433577  | -14.44690214 |
| Site 4 | T1_S4    | 49.74333078 | -14.44673928 |
| Site 4 | T1_S4    | 49.74323889 | -14.44658511 |
| Site 4 | T1_S4    | 49.74336977 | -14.44640501 |
| Site 4 | T1_S4    | 49.74341706 | -14.44624255 |
| Site 4 | T1_S4    | 49.74346461 | -14.44603489 |
| Site 4 | T1_S4    | 49.74341909 | -14.44588097 |
| Site 4 | T1_S4    | 49.74354971 | -14.44574607 |
| Site 4 | T1_S4    | 49.74363371 | -14.44565612 |
| Site 4 | T1_S4    | 49.74376489 | -14.44542179 |
| Site 4 | T1_S4    | 49.74371015 | -14.44525878 |
| Site 4 | T1_S4    | 49.74358104 | -14.4451225  |
| Site 4 | T1_S4    | 49.74338701 | -14.44498587 |
| Site 4 | T1_S4    | 49.743276   | -14.44493104 |
| Site 4 | T1_S4    | 49.74322131 | -14.44475899 |
| Site 4 | T1_S4    | 49.74309079 | -14.44487581 |
| Site 4 | T1_S4    | 49.74288667 | -14.44488376 |
| Site 4 | T2_S4    | 49.74184342 | -14.44400134 |
| Site 4 | T2_S4    | 49.74163899 | -14.44406353 |
| Site 4 | T2_S4    | 49.74149909 | -14.44419837 |
| Site 4 | T2_S4    | 49.74147035 | -14.44436094 |
| Site 4 | T2_S4    | 49.74133942 | -14.44455007 |
| Site 4 | T2_S4    | 49.74130094 | -14.44479394 |
| Site 4 | T2_S4    | 49.74130028 | -14.44491145 |
| Site 4 | T2_S4    | 49.74133647 | -14.44507436 |
| Site 4 | T2_S4    | 49.74136369 | -14.44518298 |
| Site 4 | T2_S4    | 49.74125126 | -14.44538126 |
| Site 4 | T2_S4    | 49.7410557  | -14.44551581 |
| Site 4 | T2_S4    | 49.74084185 | -14.44560506 |

| Sites  | Transect | Long        | Lat          |
|--------|----------|-------------|--------------|
| Site 4 | T2_S4    | 49.7408131  | -14.44576762 |
| Site 4 | T2_S4    | 49.74073818 | -14.44589378 |
| Site 4 | T2_S4    | 49.74084832 | -14.44610228 |
| Site 4 | T2_S4    | 49.74096805 | -14.4462566  |
| Site 4 | T2_S4    | 49.74116249 | -14.44632091 |
| Site 4 | T2_S4    | 49.74135718 | -14.44634003 |
| Site 4 | T2_S4    | 49.74152486 | -14.44621437 |
| Site 4 | T2_S4    | 49.74157261 | -14.44597056 |
| Site 4 | T2_S4    | 49.74159147 | -14.44591642 |
| Site 4 | T2_S4    | 49.74139749 | -14.44577075 |
| Site 4 | T2_S4    | 49.74144478 | -14.44560828 |
| Site 4 | T2_S4    | 49.7414644  | -14.44541855 |
| Site 4 | T2_S4    | 49.74157627 | -14.44531971 |
| Site 4 | T2_S4    | 49.7416884  | -14.44517568 |
| Site 4 | T2_S4    | 49.74176321 | -14.4450676  |
| Site 4 | T2_S4    | 49.74154141 | -14.44492178 |
| Site 4 | T2_S4    | 49.74150501 | -14.44479503 |
| Site 4 | T2_S4    | 49.74165409 | -14.44467831 |
| Site 4 | T2_S4    | 49.74171983 | -14.44453402 |
| Site 4 | T2_S4    | 49.74185036 | -14.4444172  |
| Site 4 | T2_S4    | 49.74192558 | -14.44423681 |
| Site 4 | T2_S4    | 49.74212109 | -14.4441113  |
| Site 4 | T2_S4    | 49.74227933 | -14.4440127  |
| Site 4 | T2_S4    | 49.74225242 | -14.44384985 |
| Site 4 | T2_S4    | 49.74201125 | -14.44384856 |
| Site 4 | T2_S4    | 49.74180703 | -14.44387459 |
| Site 4 | T3_S4    | 49.74160362 | -14.44375598 |
| Site 4 | T3_S4    | 49.74161371 | -14.4436114  |
| Site 4 | T3_S4    | 49.74155886 | -14.44346647 |
| Site 4 | T3_S4    | 49.74135602 | -14.44324844 |
| Site 4 | T3_S4    | 49.7413473  | -14.44314895 |
| Site 4 | T3_S4    | 49.74113456 | -14.44303934 |
| Site 4 | T3_S4    | 49.74113578 | -14.44282239 |
| Site 4 | T3_S4    | 49.74121004 | -14.44281375 |
| Site 4 | T3_S4    | 49.74118333 | -14.44261473 |
| Site 4 | T3_S4    | 49.74096081 | -14.44259547 |
| Site 4 | T3_S4    | 49.7407199  | -14.44254898 |
| Site 4 | T3_S4    | 49.74056195 | -14.44259333 |
| Site 4 | T3_S4    | 49.74038531 | -14.44266471 |
| Site 4 | T3_S4    | 49.74020957 | -14.44257337 |
| Site 4 | T3_S4    | 49.73995933 | -14.44253588 |
| Site 4 | T3_S4    | 49.73987666 | -14.4423908  |
| Site 4 | T3_S4    | 49.74004408 | -14.44231033 |
| Site 4 | T3_S4    | 49.74016533 | -14.44219347 |
| Site 4 | T3_S4    | 49.74001789 | -14.44202092 |
| Site 4 | T3_S4    | 49.74004698 | -14.44179509 |
| Site 4 | T3_S4    | 49.74003883 | -14.44159617 |
| Site 4 | T3_S4    | 49.73987268 | -14.44145064 |
| Site 4 | T3_S4    | 49.73985499 | -14.44129687 |
| Site 4 | T3_S4    | 49.73982834 | -14.44108882 |
| Site 4 | T3_S4    | 49.73967151 | -14.4409343  |
| Site 4 | T3_S4    | 49.73982043 | -14.4408447  |
| Site 4 | T3_S4    | 49.73997924 | -14.44064668 |
| Site 4 | T3_S4    | 49.74002679 | -14.44043902 |
| Site 4 | T3_S4    | 49.74007434 | -14.44023136 |
| Site 4 | T3_S4    | 49.74025103 | -14.44015094 |
| Site 4 | T3_S4    | 49.74040923 | -14.44006139 |
| Site 4 | T3_S4    | 49.74058542 | -14.44007137 |
| Site 4 | T3_S4    | 49.74067868 | -14.43998147 |
| Site 4 | T3_S4    | 49.74092046 | -14.43987429 |
| Site 4 | T3_S4    | 49.74092051 | -14.43986525 |
| Site 4 | T3_S4    | 49.74125596 | -14.43959585 |
| Site 4 | T3_S4    | 49.74130331 | -14.43942435 |
| Site 5 | T1_S5    | 49.7372121  | -14.44444663 |
| Site 5 | T1_S5    | 49.73732438 | -14.44427548 |
| Site 5 | T1_S5    | 49.73753778 | -14.44426758 |
| Site 5 | T1_S5    | 49.73771432 | -14.44421429 |



## Appendix I. (continued)

| Sites  | Transect | Long        | Lat          |
|--------|----------|-------------|--------------|
| Site 5 | T1_S5    | 49.73784505 | -14.44406132 |
| Site 5 | T1_S5    | 49.73796625 | -14.44395349 |
| Site 5 | T1_S5    | 49.73800448 | -14.44375482 |
| Site 5 | T1_S5    | 49.7380612  | -14.44356529 |
| Site 5 | T1_S5    | 49.738053   | -14.44337541 |
| Site 5 | T1_S5    | 49.73808184 | -14.44319477 |
| Site 5 | T2_S5    | 49.73648562 | -14.44496704 |
| Site 5 | T2_S5    | 49.73683872 | -14.44486046 |
| Site 5 | T2_S5    | 49.73692302 | -14.44471628 |
| Site 5 | T2_S5    | 49.73721154 | -14.44454607 |
| Site 5 | T2_S5    | 49.73722143 | -14.44443764 |
| Site 5 | T2_S5    | 49.73733187 | -14.44459191 |
| Site 5 | T2_S5    | 49.73741449 | -14.44474603 |
| Site 5 | T2_S5    | 49.73756244 | -14.44482818 |
| Site 5 | T2_S5    | 49.73776662 | -14.44481119 |
| Site 5 | T3_S5    | 49.73685712 | -14.44488768 |
| Site 5 | T3_S5    | 49.73707943 | -14.44494311 |
| Site 5 | T3_S5    | 49.73706909 | -14.44513289 |
| Site 5 | T3_S5    | 49.73720756 | -14.44525115 |
| Site 5 | T3_S5    | 49.73734583 | -14.44540556 |
| Site 5 | T3_S5    | 49.73752192 | -14.44543362 |
| Site 5 | T3_S5    | 49.73771616 | -14.4455341  |
| Site 5 | T3_S5    | 49.73783603 | -14.4456613  |
| Site 5 | T3_S5    | 49.73798475 | -14.44560786 |
| Site 5 | T3_S5    | 49.73816105 | -14.44559976 |
| Site 5 | T3_S5    | 49.73836512 | -14.44560086 |
| Site 5 | T4_S5    | 49.73686252 | -14.44557473 |

| Sites  | Transect | Long        | Lat          |
|--------|----------|-------------|--------------|
| Site 5 | T4_S5    | 49.736983   | -14.44559345 |
| Site 5 | T4_S5    | 49.73712178 | -14.44565747 |
| Site 5 | T4_S5    | 49.73733487 | -14.44570381 |
| Site 5 | T4_S5    | 49.73748268 | -14.44581308 |
| Site 5 | T4_S5    | 49.7376027  | -14.44591316 |
| Site 5 | T4_S5    | 49.73775046 | -14.44603147 |
| Site 5 | T4_S5    | 49.73775861 | -14.44623039 |
| Site 5 | T4_S5    | 49.73780387 | -14.4464295  |
| Site 5 | T4_S5    | 49.73797925 | -14.44658412 |
| Site 5 | T4_S5    | 49.7379875  | -14.44676496 |
| Site 5 | T4_S5    | 49.73795865 | -14.4469456  |
| Site 5 | T4_S5    | 49.73790198 | -14.44712609 |
| Site 5 | T4_S5    | 49.73789168 | -14.44730683 |
| Site 5 | T4_S5    | 49.73804846 | -14.44747038 |
| Site 5 | T4_S5    | 49.73803806 | -14.4476692  |
| Site 5 | T4_S5    | 49.73795356 | -14.44784954 |
| Site 5 | T4_S5    | 49.73778618 | -14.44792096 |
| Site 5 | T4_S5    | 49.73757324 | -14.44784751 |
| Site 5 | T4_S5    | 49.73740704 | -14.44771102 |
| Site 5 | T4_S5    | 49.73728701 | -14.44761094 |
| Site 5 | T4_S5    | 49.73710144 | -14.44761898 |
| Site 5 | T4_S5    | 49.73700954 | -14.44746482 |
| Site 5 | T4_S5    | 49.73698309 | -14.4472206  |
| Site 5 | T4_S5    | 49.73688106 | -14.44722006 |
| Site 5 | T4_S5    | 49.73666868 | -14.44704716 |
| Site 5 | T4_S5    | 49.73644605 | -14.44704597 |
| Site 5 | T4_S5    | 49.73629835 | -14.44691862 |

# Ecosystem change, market participation, and human health in villages proximate to Parc National de Marojejy

Randall A. Kramer<sup>1</sup>, James P. Herrera<sup>2</sup>, Michelle Pender<sup>3</sup>, Voahangy Soarimalala<sup>4</sup> & Charles L. Nunn<sup>5</sup>

<sup>1</sup> Nicholas School of the Environment and Duke Global Health Institute, Duke University, Box 90328, Durham, NC 27708, USA

E-mail: kramer@duke.edu

<sup>2</sup> Duke Lemur Center SAVA Conservation, Duke University, Box 90385, Durham, NC 27705, USA

E-mail: james.herrera@duke.edu

<sup>3</sup> Duke Global Health Institute, Duke University, Box 90519, Durham, NC 27708, USA

E-mail: michelle.pender@duke.edu

<sup>4</sup> Association Vahatra, BP 3972, Antananarivo 101, Madagascar

E-mail: voahangysoarimalala@gmail.com

<sup>5</sup> Evolutionary Anthropology and Duke Global Health Institute, Duke University, Box 90383, Durham, NC 27708, USA

E-mail: clnunn@duke.edu

## Abstract

Human activities, including agricultural practices, have marked impacts on ecosystems that can affect food security, health, and livelihoods. These changes can affect human health by increasing infectious disease transmission between humans and animals. Furthermore, increased engagement with market economies through selling cash crops and purchasing consumer goods (i.e., market integration) can alter diet and behaviors, which may contribute to chronic diseases. The area around the Parc National de Marojejy in the SAVA region of northeast Madagascar has undergone considerable land use and economic changes in recent decades. Using One Health and evolutionary medicine frameworks, we conducted several empirical studies in multiple villages to explore linkages among animal and human health, ecosystem change, and market integration. We employed a range of methods including household and social network surveys, focus groups, and biological samples from humans, and wild and domestic animals. We confirmed the presence of infectious disease agents such as *Leptospira*, *Blastocystis*, canine hookworm (*Ancylostoma ceylanicum*), human hookworm (*Necator americanus*), hantaviruses, astroviruses,

paramyxoviruses, and coronaviruses. Among chronic diseases, hypertension was high among the study population, and people tend to exhibit short and fragmented sleep. Access to healthcare remains a challenge in the region, but participation in vanilla markets could lower these barriers by providing health insurance through vanilla certification schemes. We found that variation in land use, shared habitats, contact points, and social networks can all influence the potential for disease transmission. We are currently engaged in more in-depth studies in additional villages to better understand how environmental changes and economic development in Madagascar are contributing to a changing health landscape.

**Key words:** One Health, evolutionary medicine, land-use change, infectious disease, chronic disease

## Résumé détaillé

Les activités humaines, y compris les pratiques agricoles, ont des impacts remarquables sur les écosystèmes qui peuvent affecter la sécurité alimentaire, la santé et les moyens de subsistance. Ces changements peuvent affecter la santé humaine en augmentant la transmission des maladies infectieuses entre les humains et les animaux. En outre, la participation (intégration) accrue au marché peut modifier le régime alimentaire et le comportement, ce qui peut contribuer à favoriser les maladies chroniques. Compte tenu du changement rapide de l'utilisation des terres, de la participation au marché et du changement climatique en cours dans de nombreux pays à faible et moyen revenu, il est crucial de comprendre comment ces changements affectent la santé humaine et d'utiliser les informations qui en découlent pour identifier les actions que les communautés locales et les décideurs politiques pourraient prendre pour améliorer le bien-être humain. La zone autour du Parc National de Marojejy dans la Région SAVA du Nord-est de Madagascar a subi des changements considérables en matière d'utilisation des terres et d'économie au cours des dernières décennies. La « seule santé » examine d'abord comment les activités humaines influencent les animaux, y compris les animaux domestiques et sauvages (qui peuvent inclure des espèces sauvages

introduites) et l'environnement ; et comment ceux-ci ont à leur tour un impact sur la santé et le bien-être humain. La médecine évolutive considère comment le processus évolutif rend les humains (et les autres animaux) vulnérables aux maladies infectieuses et non infectieuses, et fournit ainsi un aperçu des raisons ultimes pour lesquelles « pourquoi nous tombons malades ». En utilisant les cadres « la seule santé » et « médecine évolutive », plusieurs études empiriques ont été menées dans plusieurs villages pour explorer les liens entre la santé animale et humaine, le changement des écosystèmes et l'intégration aux marchés. Une gamme de méthodes a été utilisée, notamment des enquêtes auprès des ménages et les réseaux sociaux, des groupes de discussion et de prélèvement des échantillons biologiques chez les humains et les animaux sauvages et domestiques.

Des traces des agents pathogènes telles que *Leptospira*, *Blastocystis*, l'ankylostome canin (*Ancylostoma ceylanicum*), l'ankylostome humain (*Necator americanus*), les hantavirus, les astrovirus, les paramyxovirus et les coronavirus sont trouvées. Parmi les maladies chroniques, les cas d'hypertension sont élevés dans la population étudiée et les gens ont tendance à avoir un sommeil court et fragmenté. L'accès aux soins de santé reste un défi dans la région, mais la participation aux marchés de la vanille pourrait réduire ces obstacles en fournissant une assurance maladie par le biais de programmes de certification de la vanille. Il a été constaté au cours de l'étude que les variations dans l'utilisation des terres, les habitations partagées, les points de contact et les réseaux sociaux peuvent tous influencer la potentialité de transmission de la maladie.

Actuellement, des études plus approfondies dans d'autres villages afin de mieux comprendre comment les changements environnementaux et le développement économique à Madagascar contribuent à l'évolution du paysage sanitaire sont en cours. C'est une recherche sur la modélisation des facteurs écologiques et socio-économiques qui influencent la propagation des maladies autour des villages et au sein du parc et elle étudie aussi les multiples hypothèses concernant la façon dont les activités humaines impliquant l'utilisation des terres affectent la transmission des maladies zoonotiques. Ce travail s'étend à un ensemble plus vaste des villages autour du parc pour étudier comment l'intégration du marché influence les schémas de

déplacement humain et favorise la transmission des maladies infectieuses.

**Mots clés** : One Health, médecine évolutive, changement d'affectation des terres, maladies infectieuses, maladies chroniques

## Introduction

Human activities, including agricultural practices, have marked impacts on ecosystems that can affect food security, health, and livelihoods. For example, emerging evidence suggests that land use change alters mammalian community ecology in ways that augment infectious disease prevalence, potentially increasing zoonotic disease transmission to humans (Keesing *et al.*, 2010; Civitello *et al.*, 2015). Agricultural intensification often leads to economic development at the cost of landcover change, as subsistence communities change their traditional agricultural practices to produce more commercial crops for market sale. This increased participation in markets (or “market integration”) can improve livelihoods and reduce poverty (Boughton *et al.*, 2002), yet it may also be associated with increased infectious and non-infectious disease prevalence (Godoy *et al.*, 2005; Lea *et al.*, 2021). Given the rapid land use change, market participation, and climate change underway in many low- and middle-income countries, it is vitally important to understand how these changes impact human health, and to use this understanding to identify actions that local communities and policy makers could take to improve well-being (Keesing *et al.*, 2010; Pattanayak *et al.*, 2017).

Madagascar is an important location for investigating the connections among land use change, market integration, and health. The island is recognized as one of the five leading biodiversity hotspots, yet despite decades of conservation efforts, loss of natural forests has continued at a rapid pace (Waeber *et al.*, 2016; Vieilledent *et al.*, 2018; Eppley *et al.*, 2023). Moreover, a wide range of diseases infect Madagascar's wildlife, humans, and domesticated animals, including plague, typhoid, malaria, dengue fever, schistosomiasis, rabies, leptospirosis, and giardiasis (Barmania, 2015; Nunn *et al.*, 2022). Furthermore, as agricultural practices change and Madagascar's rural population has increased market production of cloves, coffee, vanilla, and many other cash crops (Laney & Turner, 2015; Carrière *et al.*, 2022; Danthu *et al.*, 2022), transitions in diet and behavior may have contributed



to increases in chronic non-infectious diseases, such as cardiovascular illnesses (Ibrahim & Damasceno, 2012; Liebert *et al.*, 2013; Manus *et al.*, 2018; Lea *et al.*, 2020; Wade, 2023, unpublished data).

In this contribution, we present One Health and evolutionary medicine as frameworks for investigating interactions involving land use change, socio-economic change, and human health. One Health is particularly important in low resource settings like Madagascar, where there is frequent contact between farmers, livestock, and wildlife (Herrera *et al.*, 2020). Evolutionary medicine is important because it engages with occurring market transitions, which are associated with changes in lifestyles that contribute to disease. An important component of socioeconomic change that we consider is “market integration,” which we define as the transition from subsistence agriculture to greater production of cash crops and purchase of consumer goods. To illustrate the value of these frameworks, we also provide an overview of several empirical studies that we and our colleagues conducted recently in rural communities around the Parc National de Marojejy in the SAVA Region of northeastern Madagascar. We conclude with some general observations about interconnections between human and animal health, changes in environmental systems, and market participation.

## Research frameworks

### One Health

One Health draws on public health, veterinary medicine, and environmental sciences to focus an interdisciplinary lens on complex interdependencies among human, animal, and environmental health (Zinsstag *et al.*, 2023). In 2022, the One Health High-Level Expert Panel (OHHLEP *et al.*, 2022) proposed this definition: “One Health is an integrated, unifying approach that aims to sustainably balance and optimize the health of people, animals, and ecosystems. It recognizes the health of humans, domestic and wild animals, plants, and the wider environment (including ecosystems) are closely linked and interdependent.” Ecology and evolution are central to these efforts, as they describe the interactions among species and how organisms, including infectious diseases, respond to these selective pressures. Likewise, social science perspectives are essential to One Health research, because these fields provide insights into human behavior in the context of social and environmental change.

Research in One Health explicitly considers how human activities influence animals and the environment, including both domesticated and wild animals (which can include introduced feral species), and how these interactions impact human health and well-being. One Health has become an important component of global health, with a growing recognition of the importance of One Health perspectives for understanding the spillover of infectious diseases from domesticated and wild animals to humans, the evolution of antimicrobial resistance, and the challenges of food security in changing environments, including in the context of climate change (Zinsstag *et al.*, 2018, 2023). The perspectives, findings, and approaches of One Health have influenced an array of recent research studies on Madagascar, including zoonotic disease from cattle (zebu), the reemergence of plague in humans, and the health of lemurs (Nunn *et al.*, 2022). Several of the studies described later in this contribution are influenced by the One Health approach.

### Evolutionary medicine

Evolutionary medicine considers how the evolutionary process makes humans (and other animals) vulnerable to infectious and non-infectious disease, and thus provides insights to the ultimate reasons for “why we get sick” (Neese & Williams, 1996). Like One Health, evolutionary medicine represents the convergence of different research fields, especially involving interdisciplinary collaborations among evolutionary biologists, clinicians, and public health practitioners. Evolutionary medicine arises from the realization that evolution is central to the most pressing global health challenges, such as changes in antimicrobial resistance, or the emergence of infectious diseases and their adaptation to human populations. Evolutionary medicine also provides crucial insights to the origins of obesity, aging, and mental health disorders (Neese, 2008; Stearns, 2012).

As noted above, evolutionary medicine is relevant for understanding human health on Madagascar because it engages with evolutionary mismatch, which reflects a situation in which the environments and lifestyles of people today differ radically from those of our hunting-and-gathering ancestors (Manus, 2018). These mismatches exist globally and are accelerated by economic change and market integration, which is occurring throughout Madagascar. Other vulnerabilities emerge because of tradeoffs that arise in the evolutionary process,

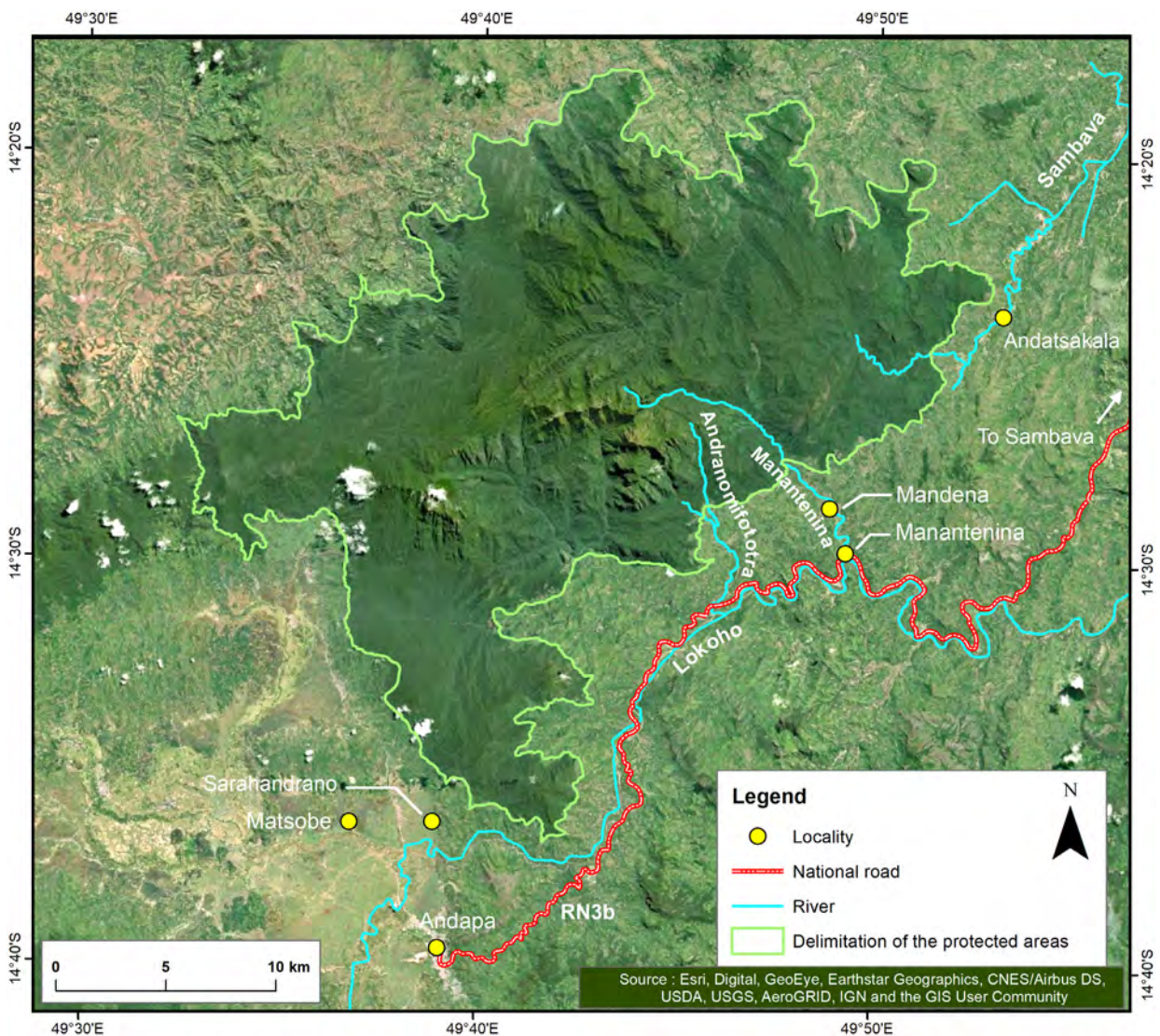
such as when a gene provides benefits early in life at some cost late in life (antagonistic pleiotropy, which is responsible for aging; Austad & Hoffman, 2018). Evolutionary medicine also considers ways of using these evolutionary perspectives to improve human health and reduce suffering from disease. Examples involve innovative approaches to the challenges of evolution of resistance to antibiotics (Roemhild & Schulenberg, 2019), cancer chemotherapies (Gatenby & Brown, 2020), and insecticides (Blanford *et al.*, 2011).

## Research setting

Madagascar's economy depends heavily on agriculture, with 83% of the nation's households engaged in the agricultural sector (INSTAT, 2021). While agriculture is an essential part of the rural economy, agricultural productivity is constrained by limited uptake of modern agricultural practices,

poor transportation and marketing infrastructure, and high vulnerability to climate change (World Bank Data, 2019). As one of the world's 10 poorest nations, 79% of the Malagasy population lives below the international poverty line (Bustamante *et al.*, 2018). Access to western-style healthcare is often challenging or largely non-existent in rural areas, with 40% of the population living relatively far from primary healthcare clinics, i.e., Centre de Santé de Base (CSB) organized by the Ministère de la Santé Publique, which provide basic primary and obstetric care (Barmania, 2015). Because of distances involved and need for patient support at the centers, individuals seeking healthcare often travel with multiple family members, who must miss work to support their loved ones. This adds to the financial burden of disease and discourages healthcare seeking behavior (Bustamante *et al.*, 2018).

This contribution reports on several studies conducted in multiple villages around the Parc



**Figure 1.** Map showing location of study villages near the Parc National de Marojejy.



**Table 1.** Summary of demographic and agricultural statistics, separated by village in northeast Madagascar. Data from Kramer *et al.* (2020) and Herrera *et al.* (2021).

|  | Manantenina | Mandena | Matsobe |
|--|-------------|---------|---------|
| Number of survey respondents           | 150         | 94      | 110     |
| Mean age of respondent, years          | 41.4        | 45.6    | 45.5    |
| Median household size                  | 4           | 4       | 4       |
| Median land size, estimated hectares   | 5           | 2       | 6       |
| Median vanilla harvest (in kg)         | 20          | 10      | 17.5    |
| Median rice harvest (in kg)            | 300         | 456     | 900     |
| % respondents growing rice             | 70          | 80      | 82      |
| % respondents growing vanilla          | 87          | 92      | 45      |
| % collecting fuelwood                  | 86          | 97      | 65      |
| % respondents completed primary school | 81          | 79      | 84      |
| % respondents farming as main activity | 90          | 86      | 91      |
| % respondents with bank account        | 71          | 76      | 66      |

National de Marojejy in the SAVA Region (Figure 1). To provide context for these studies, three of these villages (Mandena and Manantenina in Sambava District and Matsobe in Andapa District) are described in some detail. The villages were selected based on their proximity to the national park. The park provides water and maintenance of meteorological systems to surrounding settlements (Goodman *et al.*, 2023, herein). Residents of the villages collect fuelwood, construction wood, wild game, and other products from the park (personal observation, 2022). In addition, because Mandena is the only entry point for tourists who wish to visit the park, a number of villagers find occasional work as tourist guides and porters. Between 2012 and 2016, there were 1399 visitors to the national park per year (Goodman *et al.*, 2023, herein).

Household surveys were conducted in each village to collect information on agricultural activity, demographic information and health conditions, and access to healthcare. The surveys were conducted in the local dialect by Malagasy research assistants and students, accompanied by one or more researchers from Duke University. Verbal consent was obtained and responses were recorded with Qualtrics software using Samsung tablets. In addition, several focus groups on agricultural activity and health were held in each village. Further details are provided elsewhere (Herrera *et al.*, 2021).

Baseline socioeconomic data are reported in Table 1 for 354 respondents in the three villages. The mean age of respondents was 44 and the average household size was 4. The surveyed farmers reported median landholdings that ranged from 2 ha in Mandena to 6 ha in Matsobe. Approximately four-fifths of respondents completed primary school. Farming was the main activity for most respondents (86-91%). The two most important agricultural

crops in the area were reported as rice and vanilla, but many other crops were produced by the rural residents. Approximately three-fourths of respondents grew rice, with median rice harvests much higher in Matsobe than in the other two villages. Vanilla was grown by most respondents in Manantenina (87%) and Mandena (82%), but only by 45% of those living in Matsobe. Fuelwood collection in degraded forests within and outside the national park was a common activity in all three villages. Relatively few respondents (9-21%) had bank accounts. Up to 76% of respondents reported that they had experienced food insecurity in their household at some time during the past three years.

## Research studies

In this section, we present several research projects conducted in villages adjacent to the Parc National de Marojejy. These include studies that engage with both One Health and evolutionary medicine, along with global health projects more generally. Most of these research projects have provided Duke University and Malagasy students with unique training opportunities, resulting in multiple theses and publications.

### Zoonotic disease transmission

We conducted a number of studies on the transmission of organisms between non-human animals and humans. In one study, we investigated the effects of human land use on the prevalence of *Leptospira* in small mammals living in and around Mandena (Herrera *et al.*, 2020). A variety of species of *Leptospira* infect a range of mammals, including humans, with human infections potentially resulting in life-threatening disease. Black rats, which exist in high abundance throughout the agricultural areas around Marojejy, are known to be reservoirs of



*Leptospira*, which is waterborne and can persist in the soil. This transmission mode provides abundant opportunities for cross-species infections to occur from a small mammal host to humans, particularly in the context of farming.

To investigate the role of land use change in shaping mammalian communities and the *Leptospira* lineages that they harbor, we captured 530 small mammals around Mandena, including various tenrecs, native rodents, and especially introduced mice, rats, and shrews. The introduced small mammals were more abundant in more anthropogenically impacted habitats, such as rice fields, the village, and forest fragments. We found 36% of sampled individuals were infected with *Leptospira* (192 of the 530 animals tested), with most of those infections (168) occurring in introduced species. Two species of *Leptospira* were identified: *L. interrogans*, which was found in native and introduced species, especially *Rattus*, and *L. kirschneri*, only found in the introduced house mouse (*Mus musculus*). These results provide new insights to risks of human infection from this neglected tropical disease, including the impacts of land use change on infection risk. The results also revealed the protective role of the national park on small mammals, with native species occurring at higher abundance within Marojejy.

In another study, we considered the potential role of domesticated animals in zoonotic disease transmission. For this, we investigated the skin microbiome on cattle (zebu) and their owners as a proxy for disease transmission across species (Manus *et al.*, 2017). We hypothesized that we would see greater similarity in the microorganisms on the cattle and their owners, particularly on parts of the body that are associated with human-animal contact, such as the hands of herders and the cows' torsos. We failed to find support for this association. Instead, we found that microbes on the ankles of humans were more similar to those on the cattle, suggesting that the ground and low vegetation are the principal transmission pathway for microbial transfer. We also did not find compelling evidence that the skin microbiome of humans differed based on whether they owned cattle.

We also studied hygienic behaviors that are relevant in the context of zoonotic infectious disease, using both surveys and additional studies of the skin microbiome. In the microbiome study, we investigated how access to antibacterial soap influences the communities of organisms on human hands, with implications for disease transfer (Yu

*et al.*, 2018). We implemented an experimental approach in which one group of villagers was given antibacterial soap, and their skin microbiome was compared to another group that did not have access to the same type of soap. We found that antibacterial soap led to marked changes in the composition of the skin microbiome, but not to the number of bacteria on the skin. We hypothesized that the large exposure to domesticated animals and their microbes in this population may lead to continued colonization of the human skin microbiome, even with the use of antibacterial products.

In a more recent study, we investigated the predictors of infection with *Blastocystis*, a common intestinal microorganism, in Mandena (Anaeme, 2022, unpublished data). This protozoan is spread through a fecal-oral route, and is known to have reservoirs in domesticated and wild animals. Its effects are also variable depending on the strain of *Blastocystis* and host characteristics. As such, it is a good organism for investigating zoonotic disease outcomes. The research used survey data on animal interactions, hygienic practices, and demographics. *Blastocystis* infection was assessed in human fecal samples using DNA metabarcoding.

We found that the prevalence of *Blastocystis* was high in Mandena, with 119 of 183 sampled individuals showing evidence of *Blastocystis* (64%). We also found evidence of multiple genetic variants of *Blastocystis* in these samples, with some people harboring up to 34 different genetic variants. Predictors of infection and variant number included hygienic factors - such as washing hands without soap, and animal contact, such as owning a cat or coming into contact with rodents. However, the genetic variants in humans living in Mandena were not the same as those sampled in the non-human animals in this village, suggesting that transmission between them is not common. This work was limited to one village; ongoing research is expanding this research to multiple villages, with larger samples in each village.

We have a number of other projects on infectious diseases in the region, with many of them involving zoonoses. In one village, for example, we found that 23% of people show evidence of infection with canine hookworm (*Ancylostoma ceylanicum*), indicating a high rate of transmission from dogs to people (Titcomb, 2022, unpublished data). Remarkably, 47% of people sampled in this village have infection with the human hookworm (*Necator americanus*), with similarly high prevalence in other villages. Likewise,

in terrestrial small mammals, we find evidence for hantaviruses, astroviruses, paramyxoviruses, and some coronaviruses in bats. Additional research will be needed to determine which, if any, of these are zoonotic. We are currently completing our lab work on these samples from humans, domesticated animals, bats, and non-volant small mammals across three villages to better understand the drivers of these infectious diseases, particularly in relation to shared habitats, water sources, and contact points.

Domesticated animals also have the potential to introduce infectious agents into wildlife, both in the park and around its borders. Among the domesticated animals we are studying for zoonotic diseases, dogs would be most likely to enter the park, and thus are worth studying in the context of introducing new infectious diseases to wild animals within the national park boundaries (Rasambainarivo *et al.*, 2017). In this context, we have evidence of both *Leptospira* and canine hookworm infections in dogs sampled in the villages in which we are studying zoonotic diseases. Using GPS data loggers, we are also collecting data on dog ranging patterns, along with movement data on their owners. All of these projects investigate infection in relation to land use change, environmental health, and socioeconomic data, thus engaging with One Health approaches to understand infectious diseases at the human-animal-environment interface.

### Barriers to healthcare access

Previous research has shown that there were several significant obstacles to healthcare in rural Madagascar, including the need for transportation to clinics, financial constraints in paying for healthcare and medicine, and unreliable healthcare quality (Bustamante *et al.*, 2018). We examined healthcare access in two of the villages described above, Manantenina and Matsobe (France, 2019, unpublished data). In addition to focus groups and household surveys, a Quality of Care Assessment was conducted for all known local health centers (CSBs) along 53 km of road between the two villages. The assessment was based on the WHO Service Availability and Readiness Assessment (SARA), a tool used to assess the health facility “readiness” of clinics to treat the communities they serve (World Health Organization, 2015). The assessment is largely based on availability of essential medicines, other consumables, and basic medical equipment. The clinics in closest proximity to Manantenina (outside of the village) and Matsobe (within the

village) had readiness scores of 61 and 68, which were near the median of the nine evaluated clinics. Thus, the clinics were similarly positioned to provide healthcare services.

To investigate health-seeking behaviors for acute onset illnesses, survey respondents were asked about the prevalence of fever in their household in the last three months and the actions taken to treat fever. In both villages, respondents reported similar levels of fever within the last three months (45% and 43%). Respondents in Manantenina were much less satisfied with their healthcare access as compared to those in Matsobe, citing the following issues as the principal problem for higher rates than respondents in Matsobe: distance to the clinic (69% vs 16%), not wanting to travel alone to the clinic (83% vs 20%), and cost of care (93% vs 79%). However, despite reporting barriers as a major impediment more frequently, respondents in Manantenina were more likely to seek medical treatment when related to fever (82% vs 57%). This may be because 51% of the respondents in Manantenina had health insurance, while no one in Matsobe reported that they had health insurance.

Among the respondents who sought care with a medical professional at the onset of a fever, 27% in Manantenina and Matsobe received a diagnosis for their fever, and the majority treated their illness with medication (93% vs 96%, respectively). This suggests that future healthcare policy should focus on reducing the barriers to accessing care, including transportation and distance to clinics.

### Vanilla cultivation, market integration, and access to healthcare

Vanilla is a popular and lucrative commercial crop in the SAVA Region due to suitable growing conditions and the global demand for natural (plant grown) versus artificially produced vanilla. High vanilla prices motivated farmers in the region to expand production of this crop in the previous decade (Hänke *et al.*, 2018). From 2012 to 2018, the Madagascar price for cured vanilla increased from about \$50 to \$600 per kilogram. In addition, the proportion of vanilla produced under environmental and social certification increased, and several companies and NGOs launched sustainability certification programs that include rural development activities and price support schemes (Andriamparany *et al.*, 2021). Farm income in rural SAVA initially improved due to higher vanilla prices; however, prices started falling after

2018, and by 2020 were 50% below their peak level (Khan *et al.*, 2021).

To better understand the vanilla economy and socioeconomic status of villages near the Parc National de Marojejy, household surveys were conducted among farmers in Manantenina and Matsobe villages in 2019 (France, 2019, unpublished data; Metz, 2020, unpublished data). The two villages reported very different levels of involvement in vanilla sustainability certification programs, with 61% enrolled in Manantenina and only 6% in Matsobe. Respondents in both villages had positive views of certificate programs, with the level of satisfaction higher in Manantenina. In Manantenina, half of the respondents had healthcare coverage, with most receiving this coverage through an affiliation with a vanilla certification program. In focus groups, farmers in both villages were positive about healthcare access provided by certification programs. One farmer in Manantenina reported, “each [program] member has a health insurance card ... when a member gets sick, they can go to the hospitals that work with [the program]” (Munshi, 2020, unpublished data, translated from Malagasy).

Our research group also used survey data from Manantenina to construct a wealth index for each household. We then applied regression analysis to explore the relationship among vanilla production, wealth, and healthcare access (Metz, 2020, unpublished data). These analyses revealed a positive relationship between vanilla production and wealth. However, we found no evidence that either variable had an impact on health status or healthcare access. One limitation was our focus on a single village. A more definitive analysis will need to examine these relationships in more villages and with larger samples. It also would be important to use longitudinal data that accounted for the price variability of vanilla over time.

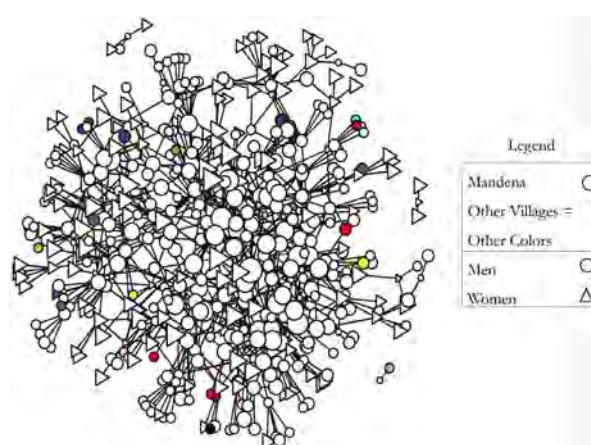
Our team also piloted several choice experiment questions in Mandena to better understand farmers' decisions about participating in vanilla sustainability certificate programs (Kramer *et al.*, 2018). Choice experiments are used by social scientists to better understand decision making, and the relative importance of different attributes of a program (Holmes *et al.*, 2017). The choice experiments in this study provided a series of hypothetical choices among certificate programs with varying attributes. The four attributes were a price premium for growing certified vanilla, advance payment on some of the premium, health insurance, and an agronomic

training program to provide farmers with information on best practices for vanilla cultivation. The results from nearly 100 farmers suggest strong enthusiasm for vanilla certification programs, consistent with observed enrollment levels. The most important attribute in our experiment was access to health insurance.

### Social networks and potential disease transmission

Infectious diseases spread through direct contact between individuals as well as indirect contacts involving (1) environmental overlap for parasites that are transmitted through soil or water or (2) overlap in shared areas that harbor many vectors, such as mosquitoes that transmit malaria. These contacts are dependent on social networks and movement patterns, which can be studied to understand the spread of both disease and information about controlling disease.

A study of social networks was conducted in Mandena to better understand social relationships and their potential role in public health (Owens, 2019, unpublished data). Using social network aspects associated with friends, agricultural co-workers, and people from whom they might borrow or to whom they may loan money, we created several social networks representing contact patterns among 500 individuals. One of the resultant networks is shown in Figure 2, based on questions related to co-working relationships (Owens, 2019, unpublished data). We found that assortative mixing (homophily) was a predictor of interactions. In particular, gender was a key characteristic in determining connectedness in a network, with individuals of one gender more likely to be connected with others of the same gender in both



**Figure 2.** Agricultural social network of 500 people in one village in 2018 (circles = men, triangles = women, size = number of co-workers, color = village).



work and friend networks. We also found that men were more likely to be central in work networks, and the work networks tend to have more connectivity than friend networks, which are often more isolated (Owens, 2019, unpublished data).

We also investigated the implications of assortative mixing for health, information flow, and the structure of social connections in communities that have different ethnic groups, occupations, and educational levels (Lodge, 2020, unpublished data). We focused on social connections in Manantenina, finding evidence for homophily in a number of health-related traits. For example, smokers were more likely to be connected to other smokers on the Manantenina social network; this parallels findings in industrialized countries (Flatt *et al.*, 2012). Likewise, social connections were predicted by gender, with men more likely to interact with other men and women more likely to interact with other women. In addition, body mass index was predictive of social connections in some tests, with some other variables, such as blood pressure, showing weak associations.

Across human and animal societies, more socially connected individuals have improved health outcomes (Snyder-Mackler *et al.*, 2020). In baboons, for example, females with more high-quality social connections are able to overcome the negative effects of early life hardship (Lea *et al.*, 2015) and those with more connections live longer lives (Archie *et al.*, 2014). We therefore also investigated whether people who are named by more people on surveys have better health. However, we found no significant effects of social connectedness on several key health measures, including body mass index, heart rate, and blood pressure. Sociality also comes with increased risk of infectious disease (Rifkin *et al.*, 2012). Our social networks will be used to assess if this holds true in other villages surrounding the national park.

### **Evolutionary and ecological perspectives on human sleep**

Market economies are thought to have major influences on many aspects of modern lifestyles, including diet, physical activity, and exposure to natural light. Sleep is another behavior that changes radically as populations become engaged in market economies. In high-income, industrialized settings, people are more likely to sleep at sites that are quiet, comfortable, safe, and have good temperature control. They are also more likely to have bright lighting to remain active well past sundown and to use electronic devices with screens, which are commonly

used until going to sleep. Evidence suggests that these factors negatively impact sleep, leading to longer latency to fall asleep and poorer sleep quality (Chang *et al.*, 2014). Yet other factors, such as better quality of the sleep environment, may improve sleep.

To shine new light on human sleep, we investigated sleep variation in rural farmers in Mandena (Samson *et al.*, 2017). These farmers were assumed to spend more time outdoors in natural light, they generally lack access to bright indoor lighting and electronic devices, and given the tropical setting, they experience approximately 12 hours of darkness per day year-round. Thus, we expected that residents of Mandena would go to bed early, sleep longer than those in high-income settings, and rise early. Twenty-one individuals agreed to wear actigraphy devices up to three weeks. These devices have a three-dimensional accelerometer that measures subtle body movements. These data are logged on the device and can be analyzed to provide insights to sleep duration and quality, where the latter is measured as fragmentation of sleep and its efficiency (i.e., percentage of time in bed scored as sleep by the actigraphy algorithms). Because actigraphy cannot effectively quantify the stages of sleep, such as rapid-eye movement (REM), we also used polysomnography on a subset of individuals to measure electrical activity of the brain.

Counter to our initial predictions, our analyses revealed the surprising finding that Mandena residents have even shorter and more fragmented sleep than is found in populations in Italy and the United States that have been studied with comparable methods. In particular, analyses of the actigraphy data revealed that the Mandena study participants went to sleep much earlier (mean = 19:21) and woke up earlier (mean = 5:44) than the Italian population and most other industrialized populations (Samson *et al.*, 2017). Despite spending an average of 9.4 hours in bed, however, the actual sleep duration of the Malagasy participants was only 6.5 hours on average, much less than 7.6 and 7.0 hours in the Italian and US populations studied with actigraphy; this difference was less pronounced once we accounted for napping during the day. The short sleep at night reflects a much more fragmented sleep, with substantially lower sleep efficiency (70% vs. 90-94% for the industrialized populations). These findings were confirmed with polysomnography, which also revealed a short duration of REM sleep.

Thus, this non-industrialized population has poorer sleep than would be expected in an

industrialized population. We hypothesized that this relates to several factors. First, the quality of the sleep environment in the home is often better for industrialized populations, especially those who would volunteer for a sleep study. In contrast, we found that many people in Mandena are sleeping in crowded indoor spaces and with less comfortable bedding. Second, the high human density in Malagasy villages creates substantial noise that disrupts sleep, including noise from animals (dogs), crying babies, and social interactions that occur throughout the night. Even if this noise is not noted as bothersome to some in the village because they are habituated to it, it was correlated with disrupted sleep in Mandena (Samson *et al.*, 2017). Finally, the threat of theft around vanilla harvesting time is high, which would suggest that market integration in this village may also contribute to poor sleep, as it does (for different reasons) in industrialized settings.

### Hypertension

A core finding from evolutionary medicine is that evolutionary mismatch impacts human health, i.e., that changes to human lifestyles, including those associated with economic integration, also result in changes to health. High blood pressure or hypertension is an example of negative health changes resulting from market integration. Hypertension results from a combination of environmental and genetic factors, with important lifestyle variables that include diet, exercise, sleep, and psychosocial stress. It is reasonable to expect that market integration will covary with many of these risks, while also providing income for people to purchase processed foods and alcohol that contribute to hypertension. In addition, hypertension commonly increases with age. Thus, as populations age globally, the incidence of hypertension is expected to increase. Finally, some studies have suggested potential links between malaria infection and hypertension, particularly when infection occurs early in life (Etyang *et al.*, 2016). In one study at two sites Kenya and one in the United States, for example, Etyang *et al.* (2016) found that individuals with sickle cell trait, which confers resistance to malaria, had lower blood pressure as adults, but only in one Kenyan site with malaria. Given the high prevalence of malaria in the areas surrounding Marojejy (Meekers & Yukich, 2016), this infectious disease may also contribute to higher rates of hypertension, especially when combined with effects of market integration later in life.

To investigate hypertension around the Marojejy Massif region, we recruited 513 adult participants from Mandena (Manus *et al.*, 2018). From these volunteers, we collected data on blood pressure and other health related variables, such as body mass index and socioeconomic variables. We documented an unexpectedly high prevalence of hypertension: 49% of 513 subjects exhibited hypertension, where using the diagnostic definition based on updated guidelines from the American Heart Association (Whelton *et al.*, 2018). We also found that blood pressure increased with age and body mass index, but did not vary with gender. We were unable to discern any effects of tobacco and alcohol use or household size (as a possible marker of stress), although sample sizes were smaller than the overall cohort. A recent expansion of this study to two other villages (Sarahandrano and Andatsakala) confirmed the high prevalence of hypertension in the local rural population, yet there was no evidence that perceived experiences of stress, particularly stressful events that are unexpected or beyond one's control, influence blood pressure (Wade, 2023, unpublished data). This more recent study also investigated salt intake in Andatsakala, but did not find an association with hypertension.

### Conclusion

The area around the Parc National de Marojejy has undergone considerable land use change in recent decades, including the loss of native forest, with this change accompanied by increased planting of commercial crops. It is important to understand how these environmental and economic changes impact human health and well-being. One Health and evolutionary medicine are two frameworks that are helpful for understanding these linkages. From a One Health perspective, a wide range of infectious diseases are found in wildlife, domesticated animals, and humans in the region. The land use changes underway may have the potential to increase the transmission of diseases from, for example, wild mammals to humans; we have documented some evidence of that risk. From an evolutionary medicine perspective, it is important to recognize that the changes in diet and behavior resulting from greater participation in agricultural and consumer goods markets may have contributed to chronic, non-infectious diseases.

The empirical studies summarized in this contribution explored some of the linkages among animal and human health, ecosystem change and

market participation. We confirmed the presence of infectious pathogens in humans and other animals, including *Leptospira*, *Blastocystis*, canine hookworm (*Ancylostoma ceylanicum*), human hookworm (*Necator americanus*), hantaviruses, astroviruses, paramyxoviruses, and coronaviruses. These studies provided new insights into the risk of zoonotic disease transmission and the potential for human infectious diseases to also infect animals. One study found that access to healthcare remains challenging for many in the SAVA Region due to constraints of transportation and care cost. Other studies showed participation in vanilla markets has the potential to lower barriers to healthcare through health insurance associated with vanilla certification schemes. Several studies explored how shared habitats, contact points, and social networks are influencing the potential for disease transmission. Hypertension and fragmented sleep are generally viewed as problems of industrialized societies, but our research has shown surprisingly high levels of both in villages around Marojejy, suggesting that lifestyle changes underway in SAVA, may be contributing to greater chronic disease.

We are currently engaged in more in-depth studies to better understand how environmental changes and economic development in Madagascar are contributing to a changing health landscape. Our research is modeling the ecological and socioeconomic factors that influence disease spread around villages and within the park and investigating multiple hypotheses concerning how human land use activities affect zoonotic disease transmission. This work is expanding to a larger set of villages around the park to investigate how market integration influences patterns of human movement and drives the transmission of infectious disease. All of this work will continue to use One Health and evolutionary medicine approaches to better understand these important changes underway in rural Madagascar.

## Acknowledgments

The research reported here has been supported by a Duke University Bass Connections grant, a Duke Provost's Collaboratory grant, the Triangle Center for Evolutionary Medicine (TriCEM), and an award from the NIH-NSF-NIFA Ecology and Evolution of Infectious Disease program (R01-TW011493). We are grateful to the Malagasy medical ethical review committee, Ministère de Santé Publique; the Mention Zoologie et Biodiversité Animale, Université d'Antananarivo; Madagascar National Parks; and the

Ministère de l'Environnement et du Développement Durable for their support on the administrative procedures for research permits. We thank Pablo Tortosa for leading the analysis of viruses in small mammals and Georgia Titcomb for providing DNA metabarcoding data on blastocystis. Several former students played a key role in the studies reviewed in this article: Angie Anaeme, Courtni France, Stephanie Greene, Danielle Lodge, Melissa Manus, Miranda Metz, Ajilé Owens, Jean Yves Rabezara, Ny Anjara Fifi Ravelomanantsoa, David Samson, Hilaree Wade, and James Yu. Several other researchers have made significant contributions to these efforts including Tyler Barrett, Kayla Kauffman, Prisca Rahary, Georgia Titcomb, and Pablo Tortosa. Carissa Novak provided data collection and processing support. Mbola Herivololona Rakotondratsimba prepared the map. The Duke Lemur Center SAVA Conservation Program and Vahatra Association provided logistical support for our fieldwork, and Vahatra played a key role in training graduate students on our projects. We thank Steve Goodman and Pablo Tortosa for comments on earlier versions of this contribution.

## References

- Anaeme, A. 2022.** Socioeconomic and demographic predictors of *Blastocystis* spp. infection in rural Madagascar. Undergraduate Honors Thesis, Duke University, Durham, North Carolina.
- Andriamparany, J. N., Hänke, H. & Schlecht, E. 2021.** Food security and food quality among vanilla farmers in Madagascar: The role of contract farming and livestock keeping. *Food Security*, 13: 981-1012.
- Archie, E. A., Tung, J., Clark, M., Altmann, J. & Alberts, S. C. 2014.** Social affiliation matters: Both same-sex and opposite-sex relationships predict survival in wild female baboons. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 281 (1793): 20141261.
- Austad, S. N. & Hoffman, J. M. 2018.** Is antagonistic pleiotropy ubiquitous in aging biology? *Evolution, Medicine, and Public Health*, 1: 287-294.
- Barmania, S. 2015.** Madagascar's health challenges. *Lancet*, 386 (9995): 729-730.
- Blanford, S., Shi, W., Christian, R., Marden, J. H., Koekemoer, L. L., Brooke, B. D., Coetzee, M., Read, A. F. & Thomas, M. B. 2011.** Lethal and pre-lethal effects of a fungal biopesticide contribute to substantial and rapid control of malaria vectors. *PLoS ONE*, 6 (8): p.e23591.
- Boughton, D., Mather, D., Barrett, C. B., Benfica, R. S., Abdula, D., Tschirley, D. & Cunguara, B. 2007.** Market participation by rural households in a low-income country: An asset based approach applied to Mozambique. *Faith and Economics*, 50: 64-101.



- Bustamante, N., Golden, C., Randrianasolo, J. & Pamar, P. 2018.** A qualitative evaluation of healthcare in the Maroantsetra region of Madagascar. *International Health*, 11 (3): 185-192.
- Carrière, S., Randriambanona, H., Labeyrie, V., Hervé, D., Mariel, J., Razanaka, S., & Randriamalala, J. R. 2022.** Biocultural landscapes diversity shaped by agricultural systems in Madagascar. *The new natural history of Madagascar*, ed. S. M. Goodman, pp. 239-246. Princeton University Press, Princeton.
- Civitello, D. J., Cohen, J., Fatima, H., Halstead, N. T., Liriano, J., McMahon, T. A., Ortega, C. N., Sauer, E. L., Sehgal, T., Young, S. & Rohr, J. R. 2015.** Biodiversity inhibits parasites: Broad evidence for the dilution effect. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112 (28): 8667-8671.
- Chang, A. M., Aeschbach, D., Duffy, J. F. & Czeisler, C. A. 2015.** Evening use of light-emitting eReaders negatively affects sleep, circadian timing, and next-morning alertness. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112 (4): 1232-1237.
- Danthu, P., Michel, I., Carrière, S. M., Labeyrie, V., Rakouth, B., Sarron, J., Mariel, J., Lasserre, D. & Penot, E. 2022.** Coming from elsewhere: The preponderance of introduced plant species in agroforestry systems on the east coast of Madagascar. *Agroforestry Systems*, 96 (4): 697-716.
- Eppley, T. M., Borgerson, C., Patel, E. R., Herrera, J. P., Kirkby, A. E., Golden, C. D., Andriamahaiavana, M., Andrianandrasana, L., Bóveda, A., Gibson, D. & Jaofeno, L. J. 2023.** A habitat stronghold on the precipice: A call-to-action for supporting lemur conservation in northeast Madagascar. *American Journal of Primatology*, e23483.
- Etyang, A. O., Smeeth, L., Cruickshank, J. K. & Scott, J. A. G. 2016.** The malaria-high blood pressure hypothesis. *Circulation Research*, 119 (1): 36-40.
- Flatt, M. J. D., Agimi, M. Y. & Albert, S. M. 2012.** Homophily and health behavior in social networks of older adults. *Family & Community Health*, 35 (4): 312-321.
- France, C. 2019.** Insuring human and environmental health in the SAVA Region of Madagascar. Unpublished Masters Project, Duke University, Durham, North Carolina.
- Gatenby, R. A. & Brown, J. S. 2020.** Integrating evolutionary dynamics into cancer therapy. *Nature Reviews Clinical Oncology*, 17 (11): 675-686.
- Godoy, R., Reyes-García, V., Byron, E., Leonard, W. R. & Vadez, V. 2005.** The effect of market economies on the well-being of indigenous peoples and on their use of renewable natural resources. *Annual Review of Anthropology*, 34 (1): 121-138.
- Goodman, S. M., Raselimanana, A. P. & Tahinarivony, J. A. 2023.** Description of the Parc National de Marojeiy, Madagascar, and the 2021 biological inventory of the massif. In A floral and faunal inventory of the Parc National de Marojeiy: Altitudinal gradient and temporal variation, eds. S. M. Goodman & M. J. Raheerilalao. *Malagasy Nature*, 17: 5-31.
- Hänke, H., Barkmann, J., Blum, L., Franke, Y., Martin, D. A., Niens, J., Osen, K., Uruena, V., Witherspoon, S. A. & Wurz, A. 2018.** Socio-economic, land use and value chain perspectives on vanilla farming in the SAVA Region (north-eastern Madagascar): The Diversity Turn Baseline Study (DTBS). Discussion paper 1806. University of Göttingen, Göttingen.
- 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.
- Herrera, J. , Rabezara, J. Y., N. Ravelomanantsoa, N., Metz, M., France, C., Owens, A., Pender, M., Nunn, C. L. & Kramer, R. A. 2021.** Food insecurity related to agricultural practices and household characteristics in rural communities of northeast Madagascar. *Food Security*, 13: 1393-1405.
- Holmes, T. P., Adamowicz, W. L. & Carlsson, F. 2017.** Choice experiments. In *A primer on nonmarket valuation*, 2nd edition, eds. P. Champ, K. Boyle & T. Brown, pp. 133-186. Springer, Dordrecht.
- Ibrahim, M. M. & Damasceno, A. 2012.** Hypertension in developing countries. *The Lancet*, 380 (9841): 611-619.
- INSTAT. 2021.** Troisième recensement général de la population et de l'habitation (RGPH-3) : Ménages agricoles à Madagascar. Rapport non publié. INSTAT, Antananarivo.
- Keesing, F., Belden, L. K., Daszak, P., Dobson, A., Harvell, C. D., Holt, R. D., Hudson, P., Jolles, A., Jones, K. E., Mitchell, C. E. & Myers, S. S. 2010.** Impacts of biodiversity on the emergence and transmission of infectious diseases. *Nature*, 468 (7324): 647-652.
- Khan, K., Su, C. W., Khurshid, A. & Umar, M. 2022.** Are there bubbles in the vanilla price? *Agricultural and Food Economics*, 10 (1): 6.
- Kramer, R. A., Pender, M., Owens, A., Herrera, J. & Nunn, C. L. 2018.** Household characteristics, practices and participation in certification programs in northeastern Madagascar. Unpublished report, Duke University, Durham, North Carolina.
- Kramer, R. A., Nunn, C. L., Novak, C. & Pender, M. 2020.** Agricultural activity and household characteristics in the SAVA Region of Madagascar. Unpublished Report, Duke University, Durham, North Carolina.
- Laney, R. & Turner, B. L. 2015.** The persistence of provisioning among smallholder farmers in northeast Madagascar. *Human Ecology*, 43: 811-826.
- Lea, A. J., Altmann, J., Alberts, S. C. & Tung, J. 2015.** Developmental constraints in a wild primate. *The American Naturalist*, 185 (6): 809-821.
- Lea, A. J., Martins, D., Kamau, J., Gurven, M., & Ayroles, J. F. 2020.** Urbanization and market integration have

- strong, nonlinear effects on cardiometabolic health in the Turkana. *Science Advances*, 6 (43): eabb1430.
- Lea, A. J., Waigwa, C., Muhoya, B., Lotukoi, F., Peng, J., Henry, L. P., Abhyankar, V., Kamau, J., Martins, D., Gurven, M. & Ayroles, J. F. 2021.** Socioeconomic status effects on health vary between rural and urban Turkana. *Evolution, Medicine, and Public Health*, 9 (1): 406-419.
- Liebert, M. A., Snodgrass, J. J., Madimenos, F. C., Cepon, T. J., Blackwell, A. D., & Sugiyama, L. S. 2013.** Implications of market integration for cardiovascular and metabolic health among an indigenous Amazonian Ecuadorian population. *Annals of Human Biology*, 40 (3): 228-242.
- Lodge, D. 2020.** Hand-in hand: The relationship of homophily and health in a rural Madagascar social network. Undergraduate Honors Thesis, Duke University, Durham, North Carolina.
- Manus, M. B. 2018.** Evolutionary mismatch. *Evolution, Medicine, and Public Health*, 2018 (1): 190-191.
- Manus, M. B., Yu, J. J., Park, L. P., Mueller, O., Windsor, S. C., Horvath, J. E. & Nunn, C. L. 2017.** Environmental influences on the skin microbiome of humans and cattle in rural Madagascar. *Evolution, Medicine, and Public Health*, 2017 (1): 144-153.
- Manus, M. B., Bloomfield, G. S., Leonard, A. S., Guidera, L. N., Samson, D. R. & Nunn, C. L. 2018.** High prevalence of hypertension in an agricultural village in Madagascar. *PLoS ONE*, 13 (8): e0201616.
- Meekers, D. & Yukich, J. O. 2016.** The association between household bed net ownership and all-cause child mortality in Madagascar. *Malaria Journal*, 15: 475.
- Metz, M. 2020.** Examining the relationship between vanilla production, wealth, and healthcare in Manantenina, Madagascar. Masters Project, Duke University, Durham, North Carolina.
- Munshi, E. 2020.** Framework for sustainable vanilla cultivation in Madagascar. Masters Project, Duke University, Durham, North Carolina.
- Neese, R. M. 2008.** Evolution: Medicine's most basic science. *The Lancet*, 372: S21-S27.
- Neese, R. M. & Williams, G. C. 1996.** *Why we get sick: The new science of Darwinian medicine*. Penguin Random House, New York.
- Nunn, C. L., Solis, A., Rakotonarivo, O. S., Golden, C. D. & Kramer, R. A. 2022.** One Health research and practice on Madagascar. In *The new natural history of Madagascar*, ed. S. M. Goodman, pp. 247-250. Princeton University Press, Princeton.
- One Health High-Level Expert Panel (OHHLEP), Adisasmito, W. B., Almuhairi, S., Behraves, C. B., Bilivogui, P., Bukachi, S. A., Casas, N., Becerra, N. C., Charron, D. F., Chaudhary, A., Zanella, J. R. C. & Cunningham, A. A. 2022.** One Health: A new definition for a sustainable and healthy future. *PLOS Pathogens*, 18 (6): e101053.
- Owens, A. 2019.** The importance of social networks in disease transmission and information interventions in a tropical, rural environment. Undergraduate Honors Thesis, Duke University, Durham, North Carolina.
- Pattanayak, S. K., Kramer, R. A. & Vincent, J. R. 2017.** Ecosystem change and human health: Implementation economics and policy. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 372 (1722): 20160130.
- Rasambainarivo, F., Farris, Z. J., Andrianalizah, H. & Parker, P. G. 2017.** Interactions between carnivores in Madagascar and the risk of disease transmission. *EcoHealth*, 14: 691-703.
- Rifkin, J. L., Nunn, C. L. & Garamszegi, L. Z. 2012.** Do animals living in larger groups experience greater parasitism? A meta-analysis. *The American Naturalist*, 180 (1): 70-82.
- Roemhild, R. & Schulenburg, H. 2019.** Evolutionary ecology meets the antibiotic crisis: Can we control pathogen adaptation through sequential therapy? *Evolution, Medicine, and Public Health*, 2019 (1): 37-45.
- Samson, D. R., Manus, M. B., Krystal, A. D., Fakir, E., Yu, J. J. & Nunn, C. L. 2017.** Segmented sleep in a nonelectric, small-scale agricultural society in Madagascar. *American Journal of Human Biology*, 29 (4): 22979.
- Snyder-Mackler, N., Burger, J. R., Gaydosh, L., Belsky, D. W., Noppert, G. A., Campos, F. A., Bartolomucci, A., Yang, Y. C., Aiello, A. E., O'Rand, A. & Harris, K. M. 2020.** Social determinants of health and survival in humans and other animals. *Science*, 368 (6493): 9553.
- Stearns, S. C. 2012.** Evolutionary medicine: Its scope, interest and potential. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279 (1746): 4305-4321.
- 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 in Madagascar. *Biological Conservation*, 222: 189-197.
- Wade, H. 2023.** Prevalence and predictors of high blood pressure in rural farmers in Madagascar. Master's Thesis, Duke University, Durham, North Carolina.
- Waeber, P. O., Wilmé, L., Mercier, J. R., Camara, C. & Lowry, P. P. 2016.** How effective have thirty years of internationally driven conservation and development efforts been in Madagascar? *PLoS ONE*, 11 (8), e0161115.
- Whelton, P. K., Carey, R. M., Aronow, W. S., Casey, D. E., Collins, K. J., Dennison Himmelfarb, C., DePalma, S. M., Gidding, S., Jamerson, K. A., Jones, D. W. & MacLaughlin, E. J. 2018.** 2017 ACC/AHA/AAPA/ABC/ACPM/AGS/APhA/ASH/ASPC/NMA/PCNA guideline for the prevention, detection, evaluation, and management of high blood pressure in adults: A report of the American College of Cardiology/American Heart Association Task Force on Clinical Practice Guidelines. *Journal of the American College of Cardiology*, 71 (19): e127-e248.
- World Health Organization. 2015.** Service availability and readiness assessment (SARA): An annual monitoring system for service delivery. Accessed July 1, 2019

- World Bank Data. 2019.** Employment in agriculture – Madagascar. Retrieved March 21, 2023 from <https://data.worldbank.org/indicator/SL.AGR.EMPL.ZS?locations=MG>
- Yu, J. J., Manus, M. B., Mueller, O., Windsor, S. C., Horvath, J. E. & Nunn, C. L. 2018.** Antibacterial soap use impacts skin microbial communities in rural Madagascar. *PLoS ONE*, 13 (8): 0199899.
- Zinsstag, J., Crump, L., Schelling, E., Hattendorf, J., Maidane, Y. O., Ali, K. O., Muhammed, A., Umer, A. A., Aliyi, F., Nooh, F. & Abdikadir, M. I. 2018.** Climate change and one health. *FEMS Microbiology Letters*, 365 (11): p.fny085.
- Zinsstag, J., Kaiser-Grolimund, A., Heitz-Tokpa, K., Sreedharan, R., Lubroth, J., Caya, F., Stone, M., Brown, H., Bonfoh, B., Dobell, E. & Morgan, D. 2023.** Advancing One human–animal–environment Health for global health security: What does the evidence say? *The Lancet*, 401 (10376): 591-604.



## Format for contributions to *Malagasy Nature*

*Malagasy Nature* is a natural history journal that publishes original articles concerning animals, plants, ecology, conservation, biogeography, systematics and paleontology of Madagascar and surrounding islands (Comoros, Mascarenes, and Seychelles). Papers should be submitted in either English (USA or UK) or French. When submitting an article, the corresponding author should explicitly state in the cover letter that the principal contents and conclusions of the article have not been published elsewhere nor are being considered by another scientific journal. Further, it should be clearly mentioned that all of the co-authors have read the penultimate version of the paper and agree to its publication.

When possible, articles should be submitted in electronic form to the editor at [edition@vahatra.mg](mailto:edition@vahatra.mg). Attached files greater than 2 MB do not pass through our server system. Hence, in such cases, the various files making up the paper should be sent in different messages. In cases when the submitting author does not have access to email, two copies of the printed ms., as well as all files associated with the ms. on a CD or diskette, should be sent by post to Association Vahatra, BP 3972, Antananarivo 101, Madagascar. For authors in Madagascar a packet can be hand-delivered to the Vahatra office, across from the Observatoire d'Ankatso, Villa Ny Akaniko III, Lot VA 38 LB Ter A, Ambohidempona, Tsiadana, Antananarivo.

Once the article is in the hands of the editor, a message or letter will be sent to the corresponding author acknowledging its safe receipt. Thereafter, the article will be sent to a member of the editorial board or a specialized reviewer for its evaluation. The journal strives to return the reviewers' comments to the authors within two months of the original receipt of the ms., at which point they will be informed of the editorial decision (accepted, accepted based on revisions, or refused).

### I. Presentation of the article

**General:** Articles not following the required format of the journal, detailed below, will be returned to the submitting author for the necessary corrections before being sent out for review. Manuscripts in French should have a "résumé" not surpassing 250 words and an extended English abstract up to 750 words, while those in English should have an abstract up to 250 words and a detailed "résumé" in French with a maximum of 750 words. A series of keywords (up to five) should follow the abstract/résumé. Subsequent sections of the ms. should include: Introduction, Materials and Methods, Results, Discussion, Summary conclusion, Acknowledgements, Literature Cited, figure titles,

figures, and tables. Short communications can deviate from this format.

**Format:** Manuscripts should be written and submitted in WORD format (version 1998 and more recent).

**Length:** In general, full papers should not exceed 50 pages manuscript (double-spaced lines), including the text, figures, tables, and references. Short communications should not exceed 10 manuscript pages. Each page of the manuscript should be numbered in sequential order.

**Font and margins:** Manuscripts should use Arial script with a font size of 12 pt. The upper and lower margins should not be less than 2 cm, left margin 2.5 cm, and right margin 2 cm.

**Article title:** This should be figured on the first page on the ms., center alignment, in bold Arial, font 14, and only the first letters of appropriate words in capitals.

**Author address(es): Full given names and family name of each author in Arial 12 pt in bold followed by their professional mailing address and email address in Arial 12 pt regular.** For example:

**Voahangy Soarimalala**

Département de Biologie Animale, Université d'Antananarivo, BP 906, Antananarivo 101, Madagascar and Vahatra, BP 3972, Antananarivo 101, Madagascar.  
E-mail: [vsoarimalala@vahatra.mg](mailto:vsoarimalala@vahatra.mg)

**Primary titles:** Arial, font 14, and in bold

**Secondary titles:** Arial, font 12, and in bold

**Tertiary titles:** Arial, font 12, in italics and in bold

**Quaternary titles:** Arial, font 12, and in italics

**Caption, footnote, endnote :** Arial, font 9

**Abbreviation:** If the author(s) decide to employ abbreviations for certain terms used frequently in the text, these should be defined at first usage, with the abbreviation or acronym presented in parentheses.

**Foreign words and scientific names (genera, species, and subspecies):** These should be presented in italics (ex. *hatsake*, *in quarto*, *Vanga curvirostris*).

**Short direct quotations:** When less than three manuscript lines, these should be presented in italics, directly in the text, and start and terminate with quotation marks.

**Long direct quotations:** When these are greater than three manuscript lines, they should start on a separate line, indented 3 cm from the left, be presented in italics, and start and terminate with quotation marks.

**Measures and units:** All measures and units should follow the metric system.

**Format of statistics:** for example,  $t = 0.11$ ,  $df = 3$ ,  $n = 15$ ,  $P = 0.0001$ .

**Reference citations within text:** References should be presented in standard Arial script with font size 12

pt. These should be presented in chronological order at the first level and alphabetic order at the second level, ex: Fisher *et al.* (1999), Fisher (2002, 2005), Rakotondrainibe (2002) or (Langrand & Wilmé, 1997; Hawkins, 1999; Messmer *et al.*, 2002).

All references cited in the text should appear in the Literature Cited section and vice versa. No abbreviations should be used within the Literature Cited section, such as journal titles, and citations should use the following styles:

\*Thesis

**Rasolofoharivelo, T. M. 2002.** Impacts anthropiques sur *Eulemur fulvus collaris* E. Geoffroy, 1812 et son habitat naturel dans la forêt littorale de Mandena, Fort Dauphin, Madagascar. Mémoire de DEA, Département Paléontologie, Université d'Antananarivo, Antananarivo.

\* Book

**Cornet, A. 1972.** *Carte bioclimatique de Madagascar*. Office de la Recherche Scientifique et Technique d'Outre-Mer, Paris.

\* Journal papers

**Cibois, A., Silkas, B., Schulenberg, T. S. & Pasquet, E. 2001.** An endemic radiation of Malagasy songbirds revealed by mitochondrial DNA sequence data. *Evolution*, 55: 1198-1206.

\* Chapter in a monograph

**Goodman, S. M., Hawkins, A. F. A. & Razafimahaimodison, J.-C. 2000.** Birds of the Parc National de Marojejy, Madagascar: With reference to elevational distribution. 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: 175-2000.

\* Chapter in a book

**Langrand, O. & Wilmé, L. 1997.** Effects of forest fragmentation on extinction patterns of the endemic avifauna on the Central High Plateau of Madagascar. In *Natural change and human impact in Madagascar*, eds. S. M. Goodman & B. D. Patterson, pp. 280-305. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.

**Figures:** Figures, which includes graphs, maps, line illustrations, and photos, should be numbered (Arab script) sequentially following their order in the text. Figures should be presented in black and white. In exceptional cases color illustrations can be used, but the cost of these will be charged to the corresponding author. When submitting an article, low-resolution figures should be sent in JPEG format. Once the article has been accepted for publication, the authors should submit high-resolution versions of the

associated figures. If these do not pass through our server as attached email files, they should be copied onto a CD and sent via the post or hand-delivered to the Vahatra office.

**Tables:** These should be formatted in WORD and numbered (Arabic script) sequentially following their order in the text.

**Page proofs:** Before publication of an article, authors will receive page proofs for correction; it is mandatory that these be returned within 10 days of receipt. Changes to page proofs should be limited to typesetting errors.

**Page charges:** Currently there are no page charges for publication of papers in *Malagasy Nature*.

**Reprints:** Authors will not receive reprints of their article, but rather a pdf file of the published version.

## II. Other technical details

**Colons “:”** are preceded by a space for articles in French and without a space for articles in English. Within the reference section colons following volume numbers are not preceded by a space for manuscripts in French or English.

**Semicolons “;”** are preceded by a space for articles in French and without a space for articles in English.

When using **hyphens** in the text, a space should not be used before or after the hyphen (ex: pp. 55-57 and not pp. 55 - 57).

**Accents** should not be used for letters in uppercase (ex: *Éléments* and not *Éléments*).

In the text the **names of individuals** (given names followed by family name) should not be in uppercase, with the exception of the first letter (ex: P. Rakoto and not P. RAKOTO).

When using **abbreviations or acronyms**, individual letters should not be separated by periods (ex: MNP and not M.N.P.).

## Addresses for the submission of articles

**e-mail:** malagasynature@gmail.com

**Post:** Association Vahatra, BP 3972, Antananarivo 101, Madagascar

**Office (next to Domaine d'Ankatso):** Villa Ny Akaniko III, Lot VA 38 LB Ter A Ambohidempona, Tsiadana, Antananarivo 101, Madagascar. Telephone: (+261 20) 22-27755.

## Notes aux contributeurs dans *Malagasy Nature*

Cette revue qui concerne l'histoire naturelle publie des articles originaux sur les animaux, les plantes, l'écologie, la conservation, la biogéographie, la systématique et la paléontologie de Madagascar et des îles voisines (Comores, Mascareignes et Seychelles). Les articles sont soit en français, soit en anglais (américain ou britannique). Quand on soumet un manuscrit, l'auteur correspondant doit certifier dans la lettre d'accompagnement que le contenu et la conclusion de l'article n'ont pas été publiés ou en cours d'évaluation par une autre revue scientifique. En outre, la lettre d'accompagnement doit mentionner que les co-auteurs ont lu la version quasi-finale de la soumission et qu'ils sont d'accord pour sa publication.

Les articles doivent être envoyés si possible en document attaché, à l'adresse électronique de la Rédaction : [edition@vahatra.mg](mailto:edition@vahatra.mg). S'il s'agit d'un document attaché, il ne doit pas dépasser 02 MB. Pour les fichiers lourds, il est nécessaire de les subdiviser en petits fichiers et les partager entre différents messages. Dans le cas où l'auteur ne pourrait pas accéder aux e-mails, deux copies imprimées avec le(s) fichier(s) sur CD ou disquette doivent être envoyés par voie postale à l'adresse : Association Vahatra, BP 3972, Antananarivo 101, Madagascar ou à déposer directement au bureau de Vahatra, du côté de l'Observatoire d'Ankatso, Villa Ny Akaniko III, Lot VA 38 LB Ter A, Ambohidempona, Tsiadana, Antananarivo 101, Madagascar.

Un message ou une lettre de réception sera envoyé à l'auteur correspondant pour chaque article reçu. Les manuscrits proposés sont évalués par le Comité éditorial ou de(s) rapporteur(s) spécialisé(s) dans le domaine de compétence de l'article. L'avis et la décision de ce comité ou des rapporteurs seront communiqués après un délai de deux mois (accepté tel quel, accepté mais sous réserve de modifications ou refusé).

### I- Présentation générale de l'article

**Plan général** : Les articles qui ne suivront pas le formatage du journal ci-dessous seront renvoyés directement chez les auteurs pour corrections avant l'évaluation du Comité éditorial. Les manuscrits en français comporteront un résumé en français ne dépassant pas 250 mots suivi d'un «extended abstract» en anglais jusqu'à 750 mots au maximum et pour les manuscrits en anglais, il contiendra un «abstract» en anglais (250 mots au maximum) suivi d'un résumé détaillé en français ne dépassant pas 750 mots. Une série de mots clés (jusqu'à cinq) de la même langue que l'article devra suivre le résumé/abstract. Les sections suivantes du manuscrit

comprendront une introduction, la partie matériel et méthode, les résultats, une discussion avec une conclusion, les remerciements, les titres des figures, les figures et les tableaux. Les communications courtes pourront dévier de ce format.

**Format** : Les manuscrits devront être formatés au format WORD (après 1998).

**Longueur** : En général, les manuscrits ne devront pas dépasser les 50 pages manuscrits (double interligne) avec le texte, les figures, les tableaux et les bibliographies. Les communications courtes ne devraient pas dépasser les 10 pages. Chaque page sera numérotée chronologiquement.

**Interligne, police, marges** : Les manuscrits devront être saisis en interligne double sur une seule face du papier, dans la police Arial, corps 12, avec des marges haut et bas de 2,0 cm, gauche de 2,5 cm et droite de 2,0 cm.

**Titre de l'article** : Il figurera, centré, en minuscules sauf pour les premières lettres des mots qui commencent toujours par un majuscule, en Arial 14, bold sur la première page.

**Signature** : Prénom(s) complet(s) et nom(s) de(s) auteur(s) en Arial 12, en gras suivis de(s) adresse(s) professionnelle(s) et coordonnées électroniques sous le titre avec une police Arial 12, exemple :

#### **Voahangy Soarimalala**

Vahatra, BP 3972, Antananarivo 101, Madagascar et  
Département de Biologie Animale, Faculté des  
Sciences, Université d'Antananarivo, BP 906,  
Antananarivo 101, Madagascar  
E-mail : [vsoarimalala@vahatra.mg](mailto:vsoarimalala@vahatra.mg)

**Titres niveau 1** : Ils seront en Arial, corps 14 et en gras.

**Titres niveau 2** : Ils seront en Arial, corps 12 et en gras.

**Titres niveau 3** : Ils seront en Arial, corps 12, en gras et italique.

**Titres niveau 4** : Ils seront en Arial, corps 12 et italique

**Légende, note de bas de page ou note de fin de document** : Ils seront en Arial, corps 9

**Abréviations** : Si l'auteur décide d'employer des abréviations pour se référer à certains titres qui reviennent souvent dans l'article, il devra mentionner et expliciter les abréviations dès leur premier usage, entre parenthèses après ces titres.

**Mots étrangers, noms scientifiques (genre, espèce et sous-espèce)** : Ils seront transcrits en italique (exemple : *hatsake*, *in quarto*, *Vanga curvirostris*).

**Citations courtes** : Si elles sont inférieures à trois lignes, elles seront en italique et directement incluses dans le corps de l'article et elles seront mises entre guillemets.



**Citations longues** : Si elles sont supérieures à trois lignes, elles seront présentées dans la police Arial, corps 12, en retrait (3 cm à gauche), en italique avec guillemets au début et à la fin.

**Mesures** : Toutes les mesures sont obligatoirement en unité métrique.

**Présentation statistique** : par exemple,  $t = 0,11$ ,  $df = 3$ ,  $n = 15$ ,  $P = 0,0001$ .

**Références bibliographiques** : Elles seront en Arial 12. Dans le texte, les références sont en minuscules, exemple : Fisher *et al.* (1999), Fisher (2002, 2005), Rakotondrainibe (2002) ou (Langrand & Wilmé, 1997 ; Hawkins, 1999 ; Messmer *et al.*, 2002).

Elles contiendront toutes les références citées dans l'article suivant l'ordre chronologique des dates et l'ordre alphabétique de publications et inversement, toutes les références citées dans la bibliographie doivent être dans le texte. Il ne faut pas utiliser des abréviations (exemple : nom des journaux, etc.). Les références bibliographiques doivent obligatoirement suivre les formats ci-dessous.

\* Mémoires et Thèses

**Rasolofoharivelo, T. M. 2002.** Impacts anthropiques sur *Eulemur fulvus collaris* E. Geoffroy, 1812 et son habitat naturel dans la forêt littorale de Mandena, Fort Dauphin, Madagascar. Mémoire de DEA, Département Paléontologie, Université d'Antananarivo, Antananarivo.

\* Livre

**Cornet, A. 1972.** *Carte bioclimatique de Madagascar*. Office de la Recherche Scientifique et Technique d'Outre-Mer, Paris.

\* Communication dans une revue

**Cibois, A., Silkas, B., Schulenberg, T. S. & Pasquet, E. 2001.** An endemic radiation of Malagasy songbirds revealed by mitochondrial DNA sequence data. *Evolution*, 55: 1198-1206.

\* Chapitre dans une monographie

**Goodman, S. M., Hawkins, A. F. A. & Razafimahaimodison, J.-C. 2000.** Birds of the Parc National de Marojejy, Madagascar: With reference to elevational distribution. 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: 175-200.

\* Chapitre dans un livre

**Langrand, O. & Wilmé, L. 1997.** Effects of forest fragmentation on extinction patterns of the endemic avifauna on the Central High Plateau of Madagascar. In *Natural change and human impact in Madagascar*, eds. S. M. Goodman & B. D. Patterson, pp. 280-305. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.

**Figures** : Les figures incluant les graphes, les cartes, les dessins et les photos devront être numérotées en chiffre arabe suivant leur apparition dans le texte. Les illustrations seront en noir et blanc mais l'impression des images en couleur sera aux frais des auteurs.

Lors de la soumission initiale, des figures en fichier JPEG à basse résolution doivent être envoyées. Une fois l'article accepté, il sera demandé à l'auteur de les envoyer en haute résolution par voie postale à Vahatra ou de déposer directement au bureau sur un CD pour les fichiers lourds (supérieurs ou égal à 2 MB) qui ne pourront pas être envoyés par e-mail.

**Tableaux** : Ils doivent être en Tableau WORD, en Arial 12 et ils seront aussi numérotés en chiffre arabe suivant leur apparition dans le texte.

**Correction des épreuves** : Avant la publication d'un article, les auteurs recevront les épreuves du manuscrit pour leur correction ; il sera obligatoire que ces épreuves devront être retournées dans les dix jours de sa réception. Les modifications acceptées devront être limitées aux corrections des erreurs dues à la mise en page.

**Coût de la publication** : La publication des manuscrits dans *Malagasy Nature* est gratuite pour le moment. Pourtant, l'impression en couleur des photos associées à leur article sera facturée à prix coûtant aux auteurs.

**Tirés à part** : Les auteurs ne recevront pas des tirés à part de leur article mais un fichier en pdf de la version finale publiée.

## II- Remarques techniques

Les **deux points** et **point virgule** ( : et ; ) seront précédés d'un espacement pour un article en français et sans espacement pour un article en anglais. Pourtant les deux points ne seront pas précédés par un espacement dans les références bibliographiques.

Dans l'indication des **numéros de page**, aucun espacement ne figurera avant et après le tiret court qui sépare les numéros de page (exemple : pp. 55-57, et non pas 55 - 57).

Les **majuscules** ne porteront pas l'accent (exemple : Éléments, et non pas Élément).

Les **noms de personnes (l'initial du prénom suivi du nom)** dans le texte et dans les notes, ne prennent de majuscule qu'à l'initiale (exemple : P. Rakoto, et non pas P. RAKOTO).

Entre les lettres d'un **sigle ou abréviation**, l'auteur n'inscrira pas de point (exemple : MNP, et non pas M.N.P.).

## Adresses pour les contributions

**Courriel** : malagasynature@gmail.com

**Postale** : Association Vahatra, BP 3972, Antananarivo 101, Madagascar.

**Bureau (En face du Domaine d'Ankatso)** : Villa Ny Akaniko III, Lot VA 38 LB Ter A Ambohidempona, Tsiadana, Antananarivo 101, Madagascar. Téléphone : (+261 20) 22-27755.





# Journal International sur l'histoire naturelle de Madagascar et des îles voisines (Mascareignes, Seychelles et Comores).



Photos : Couverture devant © Erik Patel - Couverture dos © Voahangy Soarimalala.

Avec l'appui de / With the support of

**KOICA**  
Korea International  
Cooperation Agency

