

Reptiles, amphibiens et gradient altitudinal dans la région de Daraina, extrême nord-est de Madagascar

Hery A. Rakotondravony

Département de Biologie Animale, Faculté des Sciences, Université d'Antananarivo, BP 906, Antananarivo 101, Madagascar & Vahatra, BP 3972, Antananarivo 101, Madagascar
E-mail : hery.rado@yahoo.fr

Résumé

Des travaux d'inventaires conduits à partir du mi-octobre 2002 au mi-mars 2003 et mi-octobre 2003 au mi-mars 2004 ont permis d'étudier l'organisation altitudinale des communautés d'amphibiens et de reptiles dans la région de Daraina, dans l'extrême nord-est de Madagascar. Ces périodes correspondaient aux saisons chaudes et pluvieuses d'activités maximales des espèces herpétologiques malgaches, favorables à leurs recensements. Des techniques d'inventaires systématiques qui ont été largement utilisées dans cette île pour de tels types d'études ont été adoptées dans les massifs forestiers ; dans d'autres habitats, des observations aléatoires ont été utilisées pour compléter les recensements.

Les modèles de distributions altitudinales des amphibiens et des reptiles dans la région d'étude sont très similaires. Le fait que les nombres d'espèces soient maximaux en niveau altitudinal intermédiaire est corroboré par cette étude, entre 200 et 600 m pour la région de Daraina. Les faunes tributaires des zones en dessous de 300 m sont en général formées d'espèces héliophiles, préférant les milieux ouverts et/ou dégradés, tandis que celles qui se développent dans les zones altitudinales situées en-dessus de 600 m sont composées en grande partie d'espèces nécessitant beaucoup plus d'ombres et d'humidités. Ces dernières sont actuellement isolées et immergées dans une zone bioclimatiquement chaude qui se comporte apparemment comme des espaces difficilement franchissables. Ces populations isolées sont les restes d'un assemblage herpétologique plus important, tributaire des formations végétales plus humides mais qui le sont ainsi après le réchauffement climatique à partir de la dernière phase de glaciation du Pléistocène.

Extended abstract

Fieldwork undertaken between mid-October 2002 to mid-March 2003 and mid-October 2003 to mid-March 2004 provided data for assessing the altitudinal organization of amphibian and reptile communities in the vicinity of Daraina in north-eastern Madagascar. These study periods correspond to the hot and rainy seasons, suitable for such herpetological investigations. Field techniques were similar to those that have been systematically used at many other sites in Madagascar.

The distribution patterns of amphibians and reptiles across altitudinal gradient were very similar. Maximum species richness was observed at intermediary altitudes, between 200 and 600 m. Many reptile species were encountered across the altitudinal range from 100 to 700 m, whereas amphibians from 200 to 800 m. Below 300 m, reptile and amphibian faunas were composed by heliophilous species generally living in degraded and open areas. Above 600 m, psychrophilous communities necessitating more shade and humidity dominate the habitats. In the intermediate altitudinal level, wide ecological valence species exhibiting broad elevational ranges (=high altitudinal ranges) are observed. For members of both of these two communities, low and high altitude specialists exhibit narrow elevational ranges (=low altitudinal ranges). Within the Daraina region, these psychrophilous communities are now isolated on mountaintops and their habitats are surrounded by notably drier habitats, which act as hard ecological boundaries. However, most of these species are also occur in other more humid sites of the eastern Madagascar. These isolated mountaintop populations of the Daraina region are remnants of a herpetological assemblage whose distribution became disjunct after the last glacial period of the Pleistocene associated with warming climatic regimes.

As in most of the rural parts of Madagascar, local communities in the Daraina region are deriving subsistence income from grazing and traditional agriculture. Considering the fact that this region had undergone a more or less important change in forest cover during the last two decades, conservation actions involving local communities is the most

effective method for a sustainable management of these natural resources.

Introduction

Depuis quelques siècles, la répartition des organismes vivant à travers la surface du globe terrestre n'a pas cessé d'alimenter d'importants débats aux communautés scientifiques. Les principaux thèmes abordés concernent surtout les variations des structures des communautés biologiques à travers les gradients latitudinal et altitudinal, ainsi que les origines des divisions dans la distribution des taxa présentant des liens de parenté proches. Les nombreux issus de ces différentes investigations, qui ont été en majeure partie développées dans le monde tempéré, ont été déjà testées dans les biomes tropicaux. Elles ont permis de mieux connaître les distributions des communautés biologiques dans des milieux architecturalement et fonctionnellement plus complexes, que sont les écosystèmes forestiers tropicaux.

L'effet du gradient altitudinal sur la diversité biologique constitue un des thèmes de l'écologie le plus documenté (Sanders, 2002). L'étude de ce facteur abiotique a été abordée sur divers groupes d'organismes aussi bien végétaux qu'animaux. L'altitude ne possède pas de conséquences directes sur la diversité des communautés biologiques (MacArthur, 1972 ; Huston, 1994). Toutefois, étant donné que la variation altitudinale déclenche des changements multiples des paramètres écologiques sur une courte distance géographique, chaque communauté biologique possède différents types d'organisation le long du gradient altitudinal. D'une manière générale, on observe deux types d'organisations de la richesse spécifique des communautés biologiques le long du gradient altitudinal : (1) un pattern monotone décroissant du nombre d'espèces inversement proportionnel à l'altitude (MacArthur, 1972 ; Begon *et al.*, 1986 ; Huston, 1994) ; et (2) un modèle de distribution convexe (« hump-shaped ») où la diversité spécifique la plus élevée se situe à l'étage altitudinal intermédiaire (Rahbek, 1995 ; Lees *et al.*, 1999 ; Ishwar *et al.*, 2002 ; Sanders, 2002).

Les biotes terrestres malgaches ont déjà fait l'objet de plusieurs études concernant l'expression de leur distribution altitudinale, particulièrement depuis la fin des années 1990, ne serait-ce que d'en évaluer les patterns observés (Goodman, 1996, 1998, 2000). Le modèle de distribution convexe a été rapporté par exemple à Madagascar chez les micromammifères

non-volants (Goodman & Jenkins, 1998 ; Goodman *et al.*, 1999a, 1999b), les Ptéridophytes (Rakotondrainibe *et al.*, 2003), les Lépidoptères (Lees *et al.*, 1999), les amphibiens et les reptiles (Raselimanana *et al.*, 2000) ainsi que les oiseaux (Wilmé & Goodman, 2003). Le modèle monotone décroissant inversement proportionnel à l'altitude a été documenté chez les reptiles (Rakotomalala & Raselimanana, 2003). D'un autre côté, les deux patterns semblent concerner simultanément les faunes myrmécologiques humicoles malgaches (Fisher, 1996, 1998, 1999). Ce document traite les modèles de distribution des communautés d'amphibiens et des reptiles dans la région de Daraina, dans l'extrême nord-est de Madagascar.

Matériels et méthodes

La région de Daraina

La région de Daraina se trouve à l'extrême nord-est de Madagascar. La pluviométrie moyenne annuelle serait de 1278 mm environ et la température moyenne annuelle est de 26°C ; il y a sept à huit mois secs et quatre à cinq mois pluvieux (Rakotondravony 2007a, 2007b).

Nicoll & Langrand (1989) ont signalé que la partie Nord de Madagascar est caractérisée par une diversité importante en habitats naturels. A l'égard de cette situation, Daraina se situe dans un carrefour bioclimatique, et par conséquent biogéographique, où subsistent différents types d'habitats naturels. L'oscillation altitudinale de la région varie de zéro (forêt littorale) à 1171 m au-dessus du niveau de la mer (point culminant de la forêt de Binara). Les habitats forestiers naturels de la région, sous formes de fragments et de blocs forestiers (Figure 1) en mosaïques, exhibent des variations progressives avec l'altitude et où l'on observe généralement des forêts littorales sèches à partir d'environ 10 m jusqu'à 50 m d'altitude, des forêts denses sèches caducifoliées entre environ 80 et 350 m, des forêts de transition semi-caducifoliées entre 350 et 700 m, et des forêts humides semi sempervirentes au-delà de 700 m d'altitude. Des descriptions plus détaillées de la région de Daraina sont données par Rakotondravony (2006a, 2006b, 2007b).

L'existence d'une certaine zonation des communautés biologiques malgaches le long de gradients altitudinaux a été déjà signalée par plusieurs auteurs (Raxworthy & Nussbaum, 1996, 1997 ; Raxworthy *et al.*, 1998 ; Raselimanana *et al.*, 2000 ; Rakotomalala, 2002 ; Rakotomalala & Raselimanana, 2003). D'une façon analogique, il est

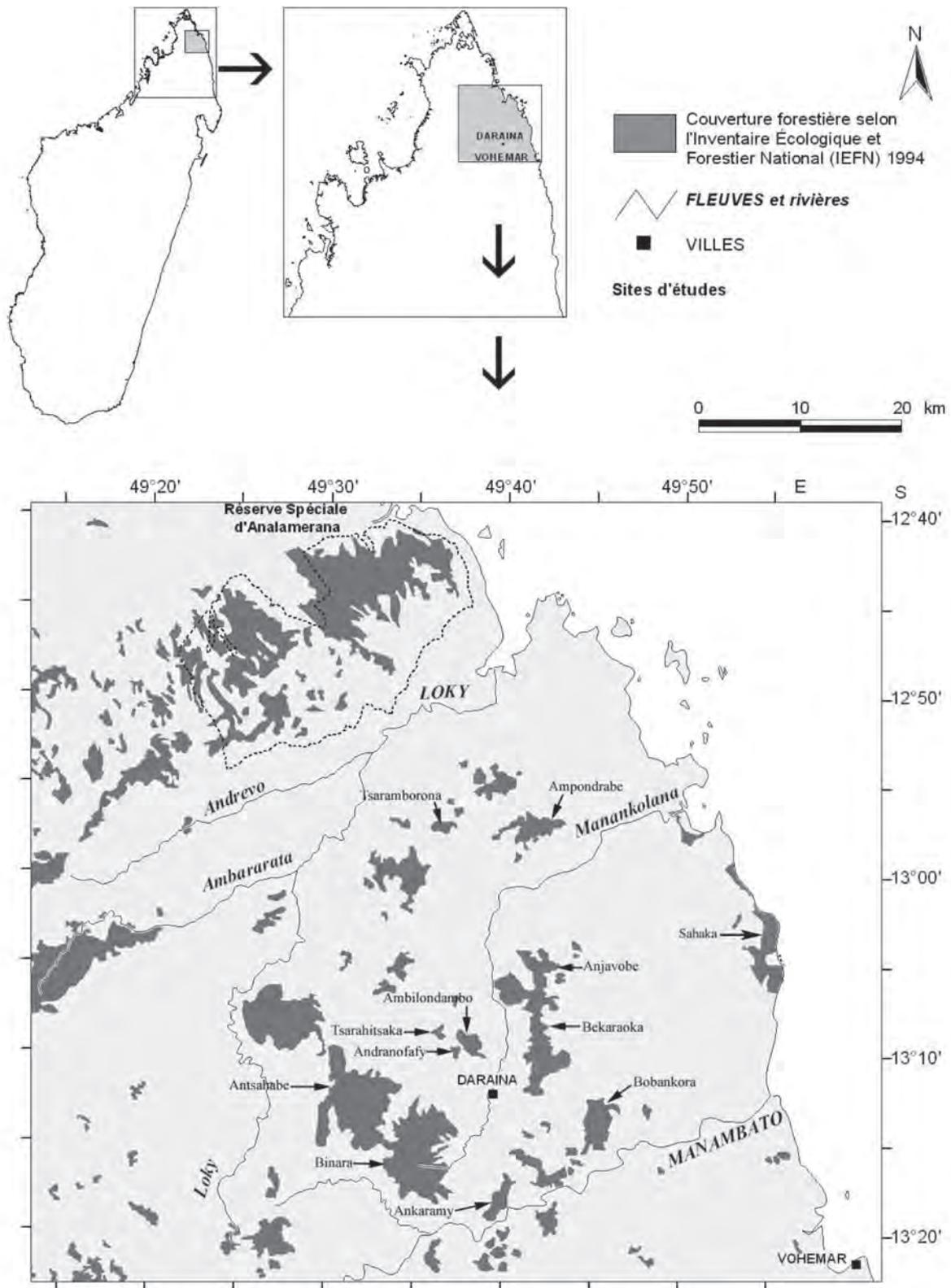


Figure 1. Carte de localisation des massifs forestiers de Daraina. Indiqués par les flèches sont les fragments et blocs forestiers où les inventaires des amphibiens et des reptiles ont été effectués. Au nord de la région d'études se situe la Réserve Spéciale d'Analamerana.

ainsi suggéré que les amphibiens et les reptiles de la région de Daraina exhiberaient les mêmes types d'organisations à travers le gradient altitudinal. Cette suggestion constitue la principale hypothèse nulle testée dans cette étude.

Données

Toutes les données utilisées dans cette étude proviennent d'inventaires des reptiles et des amphibiens dans la région de Daraina entre octobre 2002 et mars 2003 et entre octobre 2003 et mars 2004. Ces périodes correspondaient aux saisons chaudes et pluvieuses d'activités maximales des amphibiens et des reptiles, pendant lesquelles les probabilités de recenser le nombre maximal d'espèces dans chaque station d'échantillonnage seraient les plus élevées. Les informations concernant ces stations d'échantillonnage sont présentées dans le Tableau 1.

L'équipe a été composée de l'auteur et d'un assistant de terrain. Trois principales méthodes d'inventaires ont été utilisées : (1) observation directe le long d'itinéraires-échantillons pendant le jour et la nuit ; (2) fouilles systématiques des lieux de refuges ; et (3) trous-pièges ou « pitfall traps » avec barrières en plastiques. Les descriptions détaillées de ces techniques sont données dans Raxworthy & Nussbaum (1994), Raxworthy *et al.* (1998) et Raselimanana *et al.* (2000).

Les données concernant les habitats en dehors des massifs forestiers (savanes boisées, forêts secondaires et milieux ouverts, près des habitations, etc.) ont été obtenues par des observations et des collectes aléatoires. Tous les spécimens sont déposés dans la salle de collection du Département de Biologie Animale de la Faculté des Sciences, Université d'Antananarivo.

Les distributions des espèces d'amphibiens et de reptiles à travers les fragments et les blocs forestiers

Tableau 1. Coordonnées géographiques, altitude, date d'inventaire ainsi que d'autres informations concernant les sites et les stations d'échantillonnage d'amphibiens et de reptiles de la région de Daraina. Formations végétales dominantes (évaluées à partir des observations sur terrain): FDH = forêt dense humide semi-sempervirente de moyenne montagne, FDS = forêt dense caducifoliée, FT = forêt de transition semi-caducifoliée; présence de cours d'eau permanent: O = oui; N = non.

Sites	Stations d'échantillonnage			Formations végétales dominantes	Date d'inventaire	Cours d'eau
	Latitude	Longitude	Altitude(m)			
Ambilondambo	S 13°09,7'	E 049°38,7'	250-540	FDS et FT ripicole et >350 m	20-28 jan 2003	O
Ampasibe	S13° 09,9'	E 049°37,8'	230-410	FDS et FT ripicole et >350 m	01-07 mar 2004	N
Ampondrabe	S 12°58,4'	E 049°42,2'	80-580	FDS	10 nov-23 nov 2003	N
Anjavobe	S 13°04,0'	E 049°41,4'	90-420	FDS	26 nov-02 déc 2002	N
Ankaramy	S 13°17,0'	E 049°40,8'	160-360	Principalement FDS	29 nov-05 déc 2003	O
Antsahabe	S 13°12,6'	E 049°33,8'	350-500	FDS, FT	16-23 oct 2003	O
	S 13°12,6'	E 049°33,5'	450-950	FDS, FT et FDH	23-30 oct 2003	O
Bekaraoka	S 13°09,9'	E 049°43,0'	180-330		04-11 déc 2003	N
	S 13°11,7'	E 049°42,6'	170-310		06-13 fév 2003	N
	S 13°10,6'	E 049°42,0'	150-340	FDS	07-14 déc 2003	N
	S 13°06,3'	E 049°42,7'	110-360		18-25 nov. 2002	N
Binara	S 13°15,7'	E 049°36,4'	610-1070	principalement FDH	24-31 oct 2002	O
	S 13°15,2'	E 049°35,5'	710-1170		31 oct-07 nov 2002	O
Binara	S 13°14,4'	E 049°34,8'	710-1100	FDH	07-14 nov 2002	O
	S 13°14,3'	E 049°37,5'	210-550	Mixture de FDS (prédominante) et de FDH	16-24 oct 2002 et 15-21 fév 2004	O
Bobankora	S 13°13,4'	E 049°45,6'	350-610	FT	20-27 fév 2003	N
	S 13°13,6'	E 049°45,1'	140-350	FDS et FT ripicole	13-20 fév 2003	O
	S 13°12,7'	E 049°46,3'	90-350	FDS	28 fév-07 mar 2003	N
Sahaka	S 13°04,7'	E 049°54,1'	10-50	Forêt littorale sèche dégradée	23-28 fév 2004	N
Tsarahitsaka	S 13°08,9'	E 049°37,4'	230-430	FDS	28 jan-04 fév 2003	N
Tsaramborona	S 12°57,4'	E 049°36,8'	150-450	FDS	04-10 nov 2003	N

et à travers les principaux types de formations végétales dans la région de Daraina ont été déjà discutées ailleurs (Rakotondravony 2006b, 2007b) et ne seront pas reprises ici. La nomenclature suit Glaw & Vences (2007).

Richesse spécifique en fonction de l'altitude

Les données ont été organisées par tranches altitudinales de 100 m. Considérant le niveau altitudinal de la région assez limité, le choix de cette échelle a été jugée propice pour mettre en évidence la variation des richesses spécifiques en fonction de l'altitude. Des analyses de régressions polynomiales ont été effectuées pour évaluer les modèles de distributions des richesses spécifiques des amphibiens et des reptiles en fonction de l'altitude. Ces analyses permettront également d'estimer l'équation et la signification de la variation des richesses spécifiques (S) des amphibiens et des reptiles en fonction de l'altitude (E).

Profils de répartitions altitudinales

Patterson *et al.* (1996, 1998) ont développé des traitements graphiques de la distribution altitudinale permettant de mettre clairement en évidence l'organisation spatiale des communautés biologiques, c'est-à-dire au fur et à mesure où l'on monte en altitude. Un de ces traitements graphiques était ce qu'ils ont appelé « elevational range profiles », traduit ici en « profils de répartitions altitudinales ». Il permet de déceler si une combinaison particulière d'espèces compose les communautés biologiques de chaque étage altitudinal et met ainsi en évidence à quel étage altitudinal se produisent les changements des communautés biologiques. Ce type de graphique est obtenu par le classement des occurrences altitudinales des espèces par leurs milieux (« midpoints »), leurs minima et maxima, qui seront ensuite projetés sur une simple projection graphique.

Amplitudes des répartitions altitudinales : règle de Stevens (1992)

A partir des observations sur quelques groupes d'organismes, Stevens (1992) considère que les espèces occupant les hautes altitudes possèdent généralement des amplitudes altitudinales plus larges que celles occupant les zones de basses altitudes. Cet énoncé, connu sous le nom de règle de Stevens est une extrapolation de la règle de Rapoport qui prédit que les espèces des hautes latitudes possèderaient de plus grandes tolérances physiologiques et

occupent des amplitudes latitudinales plus larges que celles des basses latitudes (Rapoport, 1982 ; Stevens, 1989, 1992). Mettant en jeu la biologie des espèces en considérant leurs tolérances physiologiques et impliquant la plasticité des espèces avec les perturbations historiques des paramètres écologiques, l'évaluation de cette règle de Stevens permet de reconstituer partiellement l'histoire du peuplement des communautés biologiques d'un milieu.

Des comparaisons ordinales des amplitudes des répartitions altitudinales (« range amplitude ») (Patterson *et al.*, 1998) ont été obtenues en rangeant les espèces en cinq classes altitudinales différentes. La première classe est formée par les premiers 20 % ayant les points-milieux (« midpoints ») les plus faibles sur le profile des répartitions altitudinales et ainsi de suite. Les tendances des amplitudes des répartitions altitudinales de chaque classe sont ensuite examinées pour vérifier l'hypothèse de Stevens (1992) sur la relation entre les amplitudes de répartitions altitudinales des espèces et de leurs tolérances physiologiques.

Pour compenser aux efforts d'échantillonnage dans les massifs forestiers, la distribution altitudinale de toutes les espèces est suggérée continue entre les niveaux minimal et maximal de sa répartition altitudinale (Patterson *et al.*, 1998).

Résultats

Variation des richesses spécifiques le long du gradient altitudinal

Les deux modèles de distributions des richesses spécifiques des reptiles et des amphibiens sont très similaires (Figure 2). Pour les deux groupes, les richesses spécifiques les plus élevées se trouvent au niveau altitudinal intermédiaire de la région, entre 300 et 400 m. Les habitats forestiers situés au-delà de 900 m d'altitude semblent avoir les richesses spécifiques les plus basses. Pour les reptiles, la variation du nombre d'espèces en fonction de l'altitude suit l'équation $S = 31,72 + 6,95 E - 0,91 E^2$ ($r^2 = 0,89$; $P < 0,01$). Pour les amphibiens, l'équation est de la forme $S = 5,45 + 5,01 E - 0,52 E^2$ ($r^2 = 0,85$; $P < 0,01$).

Profils des répartitions altitudinales

Les deux profils de répartitions altitudinales des amphibiens et des reptiles sont également très similaires. L'examen des profils de répartitions altitudinales des deux groupes d'organismes (Figure 3) permet d'apprécier des changements progressifs des

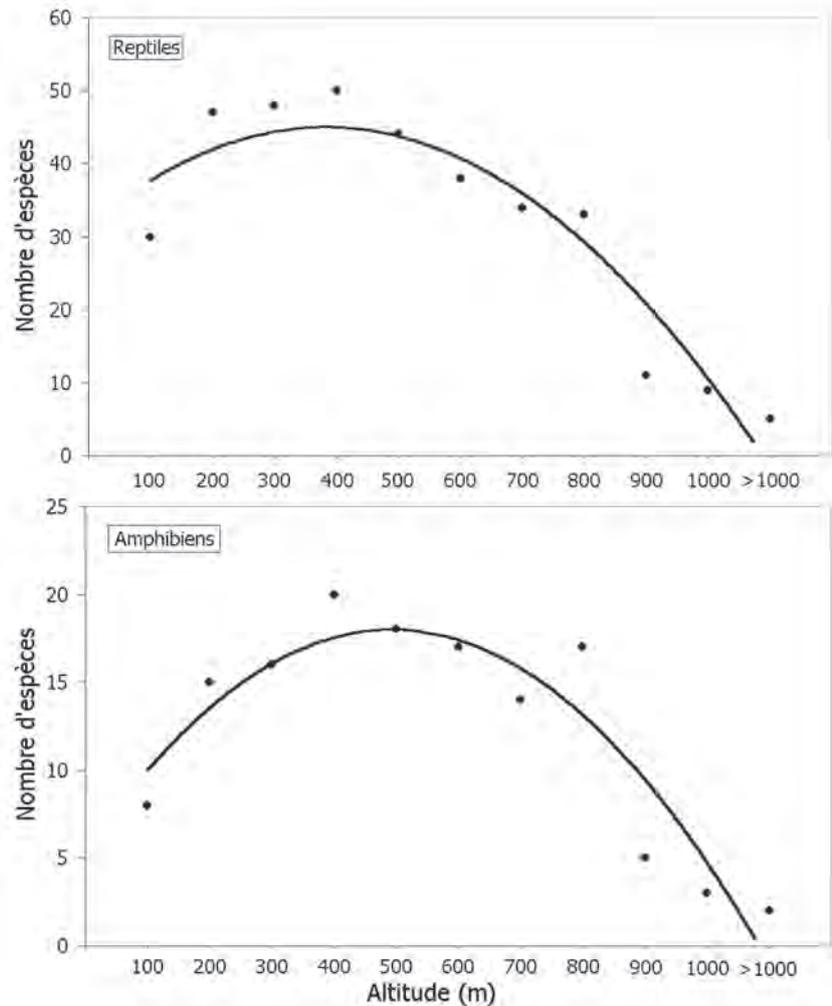


Figure 2. Variation du nombre de reptiles et d'amphibiens en fonction de l'altitude dans la région de Daraina. Pour les reptiles, l'équation est de la forme $S = 31,72 + 6,95 E - 0,91 E^2$ ($P < 0,01$; $r^2 = 0,89$). Pour les amphibiens, l'équation est $S = 5,45 + 5,01 E - 0,52 E^2$ ($P < 0,01$; $r^2 = 0,85$). L'altitude est ici organisée par tranche de 100 m, i.e. le point 100 en abscisse ici indique toutes les observations comprises entre 0 et 100 m d'altitude.

communautés de reptiles et d'amphibiens le long du gradient altitudinal. Toutefois, il faut noter que pour les reptiles, une grande partie des espèces est distribuée entre 100 et 700 m, tandis que pour les amphibiens, les espèces tendent à se concentrer entre 200 et 800 m d'altitude. Quatre espèces de reptiles seulement couvrent une amplitude altitudinale de 1000 m environ. Pour les amphibiens, trois espèces seulement sont réparties dans une amplitude altitudinale de 700 m environ (Figure 3).

Amplitude des répartitions altitudinales

Les distributions des amplitudes de répartitions altitudinales des amphibiens et des reptiles sont très similaires (Figure 4). Pour les deux groupes, ce sont les espèces de basses et de hautes altitudes qui possèdent les amplitudes de répartitions altitudes

les plus faibles, les écarts-types de ces valeurs sont importants. Les espèces des classes altitudinales intermédiaires possèdent les amplitudes de répartitions les plus élevées.

Discussion

Richesses spécifiques des amphibiens et des reptiles le long du gradient altitudinal

La distribution des richesses spécifiques des amphibiens et des reptiles dans la région de Daraina suit le modèle de distribution convexe (Figure 2) puisque pour ces deux groupes d'organismes, les richesses spécifiques maximales se situent dans les étages altitudinaux intermédiaires. Ce type de distribution des richesses spécifiques le long du gradient altitudinal a été déjà rapporté chez

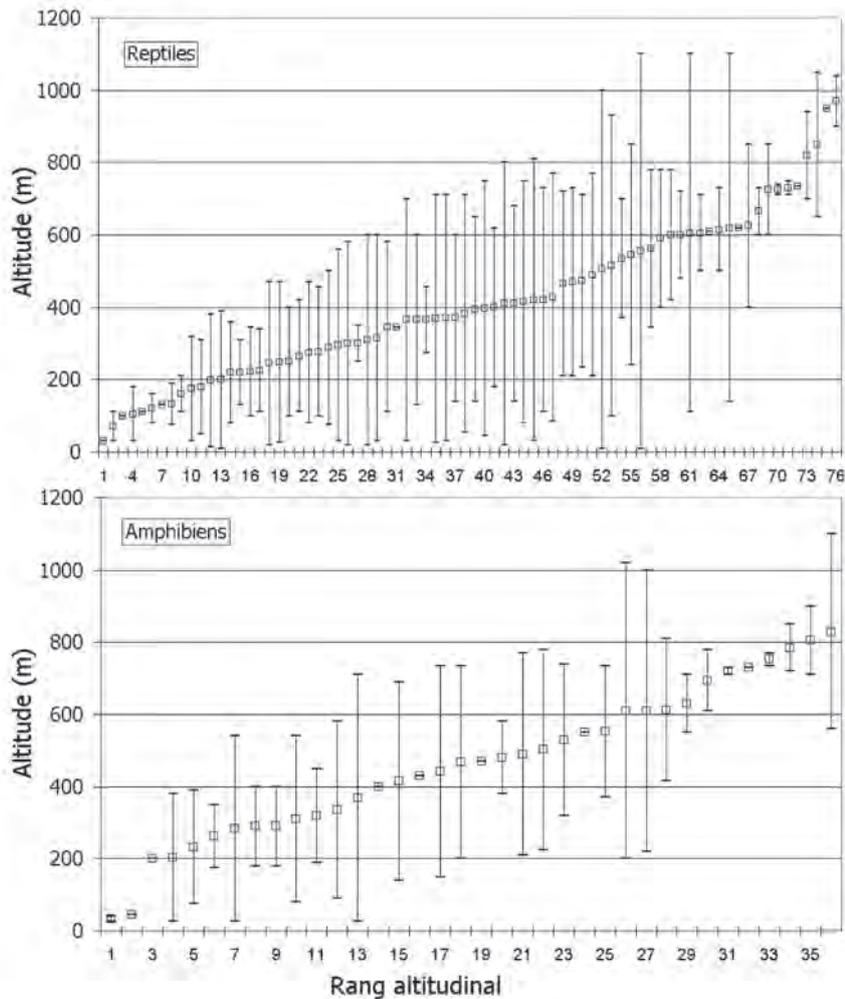


Figure 3. Profils de répartitions altitudinales des reptiles et des amphibiens dans la région de Daraina. Les barres représentent les limites maximales et minimales des répartitions des espèces. Le rang altitudinal est obtenu par arrangement des «midpoints» des répartitions altitudinales des espèces.

quelques groupes d'organismes ailleurs comme à Madagascar.

Le modèle de distribution convexe était décrit pour la première fois par Al-Mufti *et al.* (1977, dans Wilson *et al.*, 1996). Ce modèle est en rapport au «modèle triangulaire» énoncé par Grime (1979, dans Wilson *et al.*, 1996) qui suggère que très peu d'espèces soient aptes à coloniser les sites où les conditions écologiques entraînent des stress importants/faibles productivités, tandis que dans les sites où les conditions induisent de faibles stress/productivités élevées, les espèces souffriraient d'importantes compétitions exclusives.

Une autre suggestion qui a récemment été émise pour expliquer le modèle de distribution convexe est la contrainte géométrique (Grytnes & Vetaas, 2001) dans laquelle la distribution altitudinale des communautés biologiques serait géométriquement limitée en bas par le niveau de la mer, le fond d'une vallée ou autres types d'habitats hostiles et en haut par le point culminant de la région concernée. Si ces

limites présentent un certain degré de résistance à la dispersion, elles forment ce que Colwell & Lees (2000) ont appelé des « hard boundaries » qui sont en quelques sortes des espaces difficilement franchissables pour les organismes.

Une autre explication de ce modèle de distribution convexe est l'hétérogénéité du milieu dans lequel un écotone s'observe en altitude intermédiaire. Particulièrement pour le cas de la région de Daraina, ces trois suggestions sont tout à fait possibles. Les milieux occupant les deux extrémités altitudinales de la région se comportent, par exemple, comme des espaces difficilement franchissables pour de nombreuses espèces. En effet, en raison des températures trop élevées des milieux généralement ouverts et dégradés des basses altitudes (< 200 m) et des températures assez basses des milieux en dessus de 700 m, seules les espèces adaptées à ces milieux sont capables de les coloniser.

Il est à noter que dans d'autres sites de Madagascar, les répartitions altitudinales de plusieurs espèces sont différentes à celles observées dans la région de Daraina, ce qui confirme l'existence de contrainte géométrique et d'espaces difficilement franchissables. Ces facteurs limitants qui favorisent à leurs tours les modèles de distributions à bosse des richesses spécifiques des reptiles et des amphibiens le long du gradient altitudinal.

Les différentes études qui ont documenté ce type de modèle de distributions à Madagascar ont indiqué que les niveaux maximaux des richesses spécifiques les plus élevés se trouvent généralement dans des étages altitudinales plus élevées, soit vers 750-800 m d'altitude (Raxworthy *et al.*, 1998 ; Fisher, 1999 ; Nussbaum *et al.*, 1999 ; Raselimanana *et al.*, 2000), soit vers 1200 m d'altitude (Goodman & Jenkins, 1998 ; Rakotondrainibe *et al.*, 2003). Néanmoins, les hypothèses avancées pour expliquer ce modèle de distribution dans ces autres sites mettent généralement en jeu des changements significatifs de certains paramètres écologiques à ces niveaux d'altitudes, notamment le degré de saturation en humidités atmosphériques (Rakotondrainibe *et al.*, 2003). Par ces changements environnementaux, ces niveaux altitudinaux possèdent des caractères d'écotones où les paramètres environnementaux sont mixtes, et qui se situent vraisemblablement dans la région de Daraina dans un niveau altitudinal plus bas. D'ailleurs, il est important de souligner que la majeure partie de ces études a été entreprise dans des massifs forestiers où les habitats naturels sont actuellement rétractés à plus de 800 m d'altitude, et les zones < 800 m d'altitude sont soit très dégradées soit mal étudiées. Pour ces sites, il semble qu'il y ait actuellement une concentration des communautés biologiques dans les étages altitudinaux supérieurs.

Niveaux altitudinaux jouant le rôle d'écotone dans la région de Daraina

Les richesses spécifiques des reptiles et des amphibiens sont les plus élevées entre 300 et 500 m d'altitude. Ce niveau altitudinal correspond à une zone où les habitats forestiers plus chauds et plus secs (0 à 350 m d'altitude) entrent en contact avec les habitats forestiers plus humides (> 700 m). Cette entrée en contact engendre des zones de transition. De ce fait, ces zones jouent le rôle d'écotone où des espèces tributaires des deux types d'habitats différents forment les communautés d'amphibiens et de reptiles d'un niveau altitudinal donné, notamment dans les niveaux altitudinaux intermédiaires. Cependant, il existe quelques nuances quant à

l'allure de la courbe de régression des richesses spécifiques des amphibiens et celle des reptiles, ce qui semble signifier que ces deux groupes possèdent des organisations assez différentes en fonction des changements des paramètres écologiques le long du gradient altitudinal.

Organisation le long du gradient altitudinal

La Figure 3 met en évidence l'existence des assemblages d'amphibiens et de reptiles variant de manière progressive le long du gradient altitudinal. On a trois principales séries de succession d'espèces : (1) un premier groupe s'installant jusqu'à environ 300 m d'altitude ; (2) une série d'espèces occupant les niveaux altitudinaux situés entre 300 et 600 m d'altitude dont les minima et les maxima de répartitions altitudinales sont souvent importants ; (3) une autre série d'espèces, au-delà de 600 m d'altitude, de nombre assez limité et qui possèdent des maxima et des minima de répartitions altitudinales généralement restreints. L'identification de chaque espèce sur ces deux profils de répartitions altitudinales est donnée dans les Tableaux 2 et 3.

A basse altitude (< 300 m) dans la région de Daraina, on se réfère généralement à des spécialistes des milieux plus chauds et plus secs. On peut citer, par exemple, le cas des mantellidés *Laliostoma labrosum* et *Mantella betsileo*, du boa *Acrantophis madagascariensis*, du caméléon *Furcifer oustaleti*, ainsi que du colubridé *Leioheterodon modestus*.

Ensuite, des espèces ayant des valences écologiques plus importantes occupent le niveau altitudinal jusqu'à 600 m d'altitude. Ce sont généralement des tributaires des milieux chauds et plus secs du Nord de Madagascar, avec des valences écologiques suffisamment importantes leur permettant de subsister jusqu'à ce niveau altitudinal (par exemple, reptiles : *Madascincus intermedius*, *Furcifer petteri*, *Langaha madagascariensis*, *Liophidium torquatum*, *Stenophis arctifasciatus*, *Phelsuma abbotti* et *Zonosaurus rufipes* ; amphibiens : *Mantidactylus guttulatus* et *Platypelis grandis*).

Au-delà de 600 m d'altitude se rencontrent des assemblages spécifiques qui se diffèrent largement de ceux observés dans les zones altitudinales < 300 m. Deux geckos ont été uniquement recensés dans cette zone : *Paroedura* sp. et *Phelsuma guttata*. Quant aux amphibiens, quatre espèces ont été uniquement recensées entre 600 et 800 m (Figure 3), dont trois à détermination incertaine et qui pourront être des formes nouvelles pour la science [*Mantidactylus* sp. 1 (groupe *curtus*), *Plethodontohyla* sp. 2 (cf. *brevipes*) et *Plethodontohyla* sp. 1]. Leurs présences, en plus

Tableau 2. Identification des espèces pour le profile (Figure 3) et l'amplitude (Figure 4) des répartitions altitudinales des espèces de reptiles. Le nombre d'espèces dans chaque colonne est environ 20 % du nombre total des espèces de reptiles concernées, et chaque colonne représente les cinq classes de représentations altitudinales de la Figure 4.

0-20 %	20-40 %	40-60 %	60-80 %	80-100 %
1. <i>Pseudoxyrhopus quinquelineatus</i>	16. <i>Amphiglossus ardouini</i>	31. <i>Paracontias hafa</i>	46. <i>Bibilava lateralis</i>	61. <i>Brookesia stumpffi</i>
2. <i>Leioheterodon modestus</i>	17. <i>Mimophis mahfalensis</i>	32. <i>Geckolepis maculata</i>	47. <i>Paroedura oviceps</i>	62. <i>Uroplatus fimbriatus</i>
3. <i>Furcifer</i> sp. (aff. <i>lateralis</i>)	18. <i>Langaha madagascariensis</i>	33. <i>Zonosaurus rufipes</i>	48. <i>Zonosaurus madagascariensis</i>	63. <i>Exallodontophis albignaci</i>
4. <i>Acrantophis madagascariensis</i>	19. <i>Madagascarophis colubrinus (citrinus)</i>	34. <i>Sanzinia madagascariensis</i>	49. <i>Madascincus stumpffi</i>	64. <i>Madascincus melanopleura</i>
5. <i>Hemidactylus frenatus</i>	20. <i>Stenophis inopiniae</i>	35. <i>Trachylepis tavaratra</i>	50. <i>Amphiglossus melanurus</i>	65. <i>Brookesia peyrierasi</i>
6. <i>Furcifer oustaleti</i>	21. <i>Lygodactylus</i> sp. 2	36. <i>Phelsuma grandis</i>	51. <i>Alluaudina bellyi</i>	66. <i>Furcifer bifidus</i>
7. <i>Pseudoxyrhopus</i> sp.	22. <i>Uroplatus ebenau</i>	37. <i>Pseudoxyrhopus microps</i>	52. <i>Uroplatus henkeli</i>	67. <i>Brookesia griveaudi</i>
8. <i>Hemidactylus mercatorius</i>	23. <i>Stenophis arcifasciatus</i>	38. <i>Stenophis gaimardi</i>	53. <i>Stenophis</i> cf. <i>betsileanus</i>	68. <i>Madascincus mouroundavae</i>
9. <i>Zonosaurus laticaudatus</i>	24. <i>Madagascarophis colubrinus</i>	39. <i>Brookesia ebenau</i>	54. <i>Amphiglossus frontoparietalis</i>	69. <i>Phelsuma guttata</i>
10. <i>Itycyphus miniatus</i>	25. <i>Liophidium torquatum</i>	40. <i>Blaesodactylus sakalava</i>	55. <i>Lygodactylus madagascariensis</i>	70. <i>Liophidium</i> sp. 1
11. <i>Leioheterodon madagascariensis</i>	26. <i>Madascincus intermedius</i>	41. <i>Lygodactylus</i> sp. 1	56. <i>Calumma nasutum</i>	71. <i>Compsophis infralineatus</i>
12. <i>Trachylepis elegans</i>	27. <i>Amphiglossus waterloti</i>	42. <i>Paroedura stumpffi</i>	57. <i>Paracontias hildebrandti</i>	72. <i>Uroplatus alluaudi</i>
13. <i>Dromicodryas quadrilineatus</i>	28. <i>Phelsuma abbotti</i>	43. <i>Phelsuma lineata</i>	58. <i>Blaesodactylus antongilensis</i>	73. <i>Paroedura</i> sp.
14. <i>Lygodactylus heterurus</i>	29. <i>Furcifer petteri</i>	44. <i>Ebenavia inunguis</i>	59. <i>Zonosaurus aeneus</i>	74. <i>Calumma</i> n. sp.
15. <i>Zonosaurus boettgeri</i>	30. <i>Typhlops mucronatus</i>	45. <i>Furcifer pardalis</i>	60. <i>Amphiglossus mandokava</i>	75. <i>Bibilava epistibes</i> 76. <i>Uroplatus</i> cf. <i>ebenau</i>

des autres espèces ayant des limites supérieures de répartitions altitudinales comprises entre 800 et 1000 m (*M. granulatus* et *Spinomantis aglavei*) démontrent également la présence d'un assemblage d'amphibiens différent de celui rencontré dans les niveaux altitudinaux en dessous de 600 m.

Particulièrement les amphibiens, étant donné que la majeure partie des cours d'eau en dessus de 600 m d'altitude coulent généralement en milieu souterrain dans la région de Daraina, il pourrait qu'au-delà de 800 m d'altitude, le cycle biologique des espèces dépendant de ces milieux humides serait difficilement assuré. Ces faits semblent être à l'origine de l'absence apparente d'espèces d'amphibiens possédant des limites inférieures de répartitions altitudinales au-delà de 800 m d'altitude (Figure 3).

Amplitudes des répartitions altitudinales en fonction de l'altitude : à propos de la loi de Stevens

Selon la loi de Stevens, il était attendu que les espèces de haute altitude possèderaient des amplitudes des répartitions altitudinales les plus élevées, signes de

leurs valences écologiques plus élevées par rapport à celles des espèces de basses altitudes (Stevens, 1992). En examinant la Figure 4 montrant les variations des amplitudes des répartitions altitudinales des espèces au fur et à mesure que l'on monte en altitude, on observe un modèle assez consistant chez les amphibiens et les reptiles. Les amplitudes des répartitions altitudinales des espèces situées dans les niveaux altitudinaux intermédiaires sont les plus importants ; tandis que celles des classes altitudinales les plus basses et les plus élevées sont les plus basses. Ces faits semblent contredire la loi de Stevens. Néanmoins, en partant des classes altitudinales les plus basses, on observe pour les deux cas une augmentation des amplitudes des répartitions altitudinales, puis une diminution de ces amplitudes pour les dernières classes de répartitions altitudinales.

Le même type de modèle qui vient d'être décrit a été déjà mis en évidence chez les petits mammifères non volants (Rongeurs) des régions Andines du sud-est du Pérou (Patterson *et al.*, 1998). Ces auteurs ont rapporté que différents types de distributions des

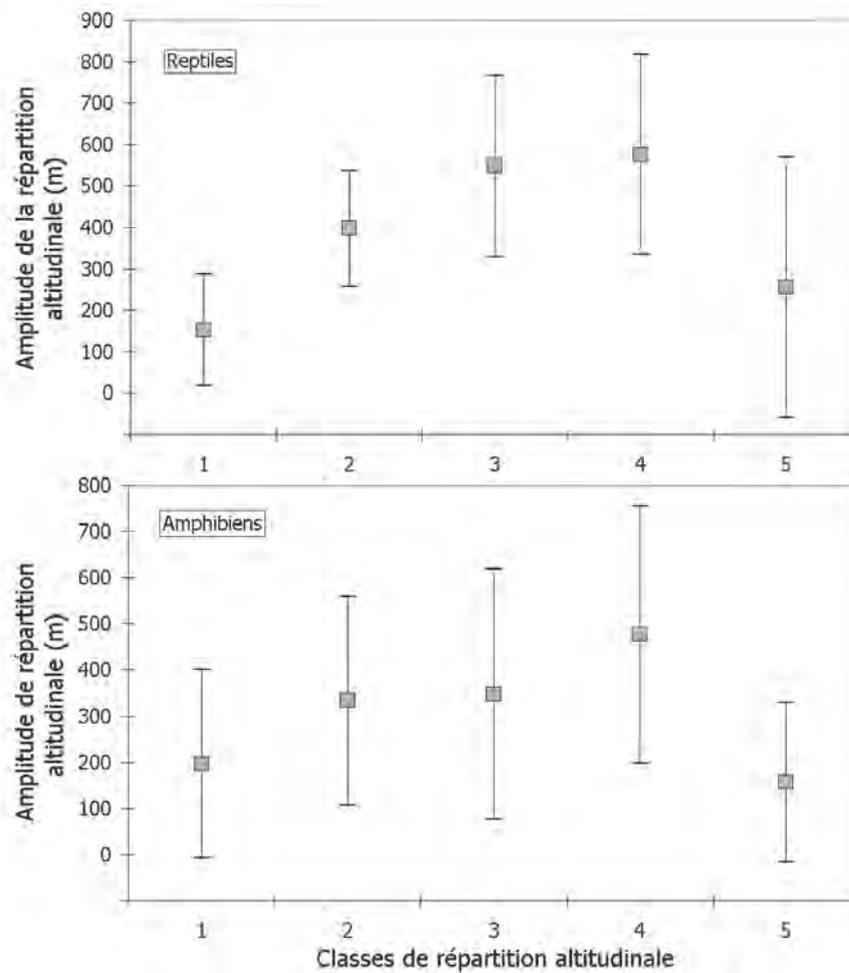


Figure 4. Amplitudes (moyennes \pm écart-type) des répartitions altitudinales des espèces de reptiles et d'amphibiens. La première classe de répartition altitudinale est formée par les premiers 20% ayant les points-milieu les plus faibles sur les profils de répartitions altitudinales et ainsi de suite. La règle de Stevens (1992) prédit que les amplitudes des répartitions altitudinales seraient plus importantes pour les altitudes les plus élevées.

amplitudes de répartitions altitudinales pourraient être observés chez d'autres groupes d'organismes dans leur région d'étude. Ils attribuent le modèle qu'ils ont observé chez les petits mammifères non volants par l'existence d'espèces endémiques aux habitats situés dans les zones situées dans les niveaux altitudinaux supérieurs. Ces dernières sont incapables de coloniser les zones de basses altitudes, étant donné que leurs tolérances physiologiques les obligent à se limiter dans les zones de hautes altitudes (Patterson *et al.*, 1998).

Dans la région de Daraina, en raison des différences des paramètres écologiques des milieux forestiers situés dans les zones de basses altitudes et surtout celles des zones sommitales des grands massifs forestiers dépassant 600 m d'altitude, il est évident que les assemblages spécifiques en amphibiens et en reptiles de ces zones sommitales sont restreints à ces milieux. D'un autre côté, eu égard aux pressions anthropiques permanentes subies par les massifs

montagneux les plus importants de Daraina, ces assemblages des zones > 600 m d'altitude semblent être de plus en plus vulnérables aux effets de lisières, ce qui les obligent à se réfugier dans les zones sommitales des massifs forestiers.

Evidence des phénomènes de vicariance sur la distribution actuelle des amphibiens et des reptiles dans les zones sommitales de quelques massifs forestiers de Daraina

Déjà signalé plus haut, plusieurs espèces des zones sommitales des massifs montagneux de Daraina sont également réparties dans d'autres montagnes de Madagascar. Actuellement, ces populations sont éloignées les unes des autres. La distribution disjointe de ces espèces appartenant aux forêts humides ne peuvent pas s'expliquer par des phénomènes de dispersions récentes en raison des distances considérables qui séparent ces milieux humides et

les massifs montagneux de Daraina. Ces distributions vicariantes semblent trouver son origine dans la dynamique environnementale de Madagascar pendant des périodes de fluctuations climatiques comme le Pléistocène. Pendant les périodes de glaciations, les forêts de montagne arrivaient à s'installer dans les zones de basses altitudes, et devenaient les formations végétales dominantes (Hervieu, 1975 ; Burney, 1997). Au fur et à mesure du réchauffement climatique, ces forêts de montagne se résorbent pour donner place aux forêts humides. Quand les situations climatiques avaient atteint à peu près les conditions actuelles, les forêts plus humides se résorbèrent à leurs tours dans les zones où l'altitude permet l'accumulation de quantités importantes d'humidités atmosphériques qui favoriseraient leurs subsistances.

Actuellement dans la région de Daraina, ces forêts humides ne s'observent, d'une manière générale, que dans les zones sommitales des massifs montagneux les plus importants, à plus de 700 m d'altitude. Les espèces tributaires de tels types d'habitats se réfugient actuellement aux environs de ce niveau altitudinal, comme en témoigne les analyses développées plus haut. L'aire de répartition de nombreuses espèces des zones sommitales de la région de Daraina se trouve actuellement immergée dans des milieux plus chauds où dominent des communautés plus thermophiles. Par ailleurs, la présence de bioclimats plus humides dans des régions de Madagascar qui sont actuellement plus sèches (au moins pendant le Quaternaire) est témoignée par exemple, par de nombreuses subfossiles (Godfrey *et al.*, 1987 ; Godfrey & Jungers, 2003).

Conclusion et conservation

Dans la région de Daraina, les températures plus élevées et l'aridité plus prononcée des zones de basses altitudes sont atténuées au fur et à mesure que l'on monte en altitude. A l'égard de ces caractères bioclimatiques, ses communautés biotiques sont celles d'une zone de contact dans lesquelles les valences écologiques de chacune des espèces dictent les assemblages observés dans chaque étage altitudinale. A basses altitudes, la région de Daraina abrite des faunes des milieux ouverts et héliophiles. Dans les zones sommitales des massifs les plus importants, les communautés d'amphibiens et de reptiles sont composées essentiellement d'espèces plus psychrophiles, nécessitant beaucoup plus d'ombres et d'humidités atmosphériques. Dans les habitats intermédiaires sont hébergées les espèces possédant des valences écologiques assez importantes et qui sont a priori aptes à coloniser aussi bien les milieux plus frais et humides que les zones plus chaudes et plus humides.

A Madagascar, les zones de contacts directs entre les formations forestières caducifoliées et les forêts humides sont de superficie très réduite. Les forêts naturelles de Daraina n'occupent que 24 000 ha environ de superficie totale (C. Châtelain, comm. pers.). Cependant, les populations riveraines, dépendant largement d'agricultures de subsistances, continuent sans alternatives à exploiter ces ressources naturelles. Ces forêts sont, par conséquent, sous les menaces directes de cultures sur brûlis et de collectes de bois durs qui se pratiquent illicitement dans la région. La survie de l'ensemble de ces ressources

Tableau 3. Identification des espèces pour le profil (Figure 3) et l'amplitude (Figure 4) des répartitions altitudinales des espèces d'amphibiens. Le nombre d'espèces dans chaque colonne est environ 20% du nombre total d'espèces d'amphibiens concernées, et chaque colonne représente les cinq classes de représentations altitudinales de la Figure 4.

0-20 %	20-40 %	40-60 %	60-80 %	80-100 %
1. <i>Blommersia cf. wittei</i>	8. <i>Guibemantis flavobrunneus</i>	15. <i>Mantidactylus curtus</i>	22. <i>Mantidactylus guttulatus</i>	29. <i>Mantidactylus mocquardi</i>
2. <i>Heterixalus tricolor</i>	9. <i>Platypelis tuberifera</i>	16. <i>Boophis goudoti</i>	23. <i>Mantidactylus betsileanus</i>	30. <i>Mantidactylus sp. 1</i> (groupe <i>curtus</i>)
3. <i>Platypelis sp. 2</i>	10. <i>Gephyromantis pseudoasper</i>	17. <i>Stumpffia psologlossa</i>	24. <i>Platypelis sp. 1</i>	31. <i>Plethodontohyla sp. 2</i> (cf. <i>brevipes</i>)
4. <i>Laliostoma labrosum</i>	11. <i>Plethodontohyla aff. notosticta</i>	18. <i>Mantidactylus femoralis</i>	25. <i>Platypelis grandis</i>	32. <i>Plethodontohyla sp. 1</i>
5. <i>Mantella betsileo</i>	12. <i>Aglyptodactylus securifer</i>	19. <i>Aglyptodactylus laticeps</i>	26. <i>Gephyromantis luteus</i>	33. <i>Mantidactylus albofrenatus</i>
6. <i>Boophis occidentalis</i>	13. <i>Ptychadena mascareniensis</i>	20. <i>Plethodontohyla aff. inguinalis</i>	27. <i>Boophis brachychir</i>	34. <i>Spinomantis aglavei</i>
7. <i>Boophis tephraeomystax</i>	14. <i>Heterixalus variabilis</i>	21. <i>Mantella viridis</i>	28. <i>Boophis albilabris</i>	35. <i>Gephyromantis granulatus</i>
				36. <i>Gephyromantis ambohitra</i>

naturelles dépend par conséquent d'une gestion plus intégrée qui implique les populations locales.

Remerciements

Mes vifs remerciements reviennent à Steven Goodman pour ses commentaires sur les versions préliminaires de ce document. Martin Raheriarisena et Achille Raselimanana ont participé d'une manière ou d'une autre pendant les collectes des données sur le terrain. La carte a été fournie gracieusement par Lucienne Wilmé. Cyrille Châtelain a généreusement donné des précisions sur les superficies des massifs forestiers de Daraina. Mes gratitude vont également aux populations de la commune rurale de Daraina pour leurs hospitalités durant mes séjours dans la région. Cette étude fait partie intégrante de l'« Ecology Training Program » de WWF avec le financement de CEPF à travers Conservation International et l'Association Fanamby qui a également assuré en majeure partie les moyens logistiques.

Références bibliographiques

- Begon, M., Harper, J. L. & Townsend, C. R. 1986.** *Ecology: Individuals, populations and communities*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Burney, D. A. 1997.** Theories and facts regarding Holocene environmental change before and after human colonization. In *Natural change and human impact in Madagascar*, eds. S. M. Goodman & B. D. Patterson, pp. 75-89. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Colwell, R. K. & Lees, D. C. 2000.** The mid-domain effect: Geometric constraints on the geography of species richness. *Trends in Ecology and Evolution*, 15: 70-76.
- Fisher, B. L. 1996.** Ant diversity patterns along an elevational gradient in the Réserve Naturelle Intégrale d'Andringitra. In A floral and faunal inventory of the eastern slopes of the Réserve Naturelle Intégrale d'Andringitra: With reference to elevational variation, ed. S. M. Goodman. *Fieldiana: Zoology*, new series, 85: 93-108.
- Fisher, B. L. 1998.** Ant diversity patterns along an elevational gradient in the Réserve Spéciale d'Anjanaharibe-Sud and on the western Masoala Peninsula, Madagascar. In A floral and faunal inventory of the eastern slopes of the Réserve Spéciale d'Anjanaharibe-Sud: With reference to elevational variation, ed. S. M. Goodman. *Fieldiana: Zoology*, new series, 90: 39-67.
- Fisher, B. L. 1999.** Ant diversity patterns along an elevational gradient in 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: 129-147.
- Glaw, F. & Vences, M. 2007.** *A fieldguide to the amphibians and reptiles of Madagascar*. 3rd edition. Vences und Glaw Verlag, Cologne.
- Godfrey, L. R. & Jungers, W. L. 2003.** Subfossil lemurs. In *The natural history of Madagascar*, eds. S. M. Goodman & J. P. Benstead, pp. 1247-1252. The University of Chicago Press, Chicago.
- Godfrey, L. R., Jungers, W. L., Reed, K. E., Simons, E. L. & Chatrath, P. S. 1987.** Subfossil lemurs: Inferences about past and present primate communities in Madagascar. In *Natural change and human impact in Madagascar*, eds. S. M. Goodman & B. D. Patterson, pp. 218-256. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Goodman, S. M. (ed). 1996.** A floral and faunal inventory of the eastern slopes of the Réserve Naturelle Intégrale d'Andringitra, Madagascar: With reference to elevational variation. *Fieldiana: Zoology*, new series, 85: 1-319.
- 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 distribution. *Fieldiana: Zoology*, new series, 97: 1-286.
- Goodman, S. M. & P. D. Jenkins. 1998.** The insectivores of the Réserve Spéciale d'Anjanaharibe-Sud. In A floral and faunal inventory of the Réserve Spéciale d'Anjanaharibe-Sud, Madagascar: With reference to elevational variation, ed. S. M. Goodman. *Fieldiana: Zoology*, new series, 90: 139-161.
- Goodman, S. M., Carleton, M. D. & Pidgeon, M. 1999a.** Rodents of the Réserve Naturelle Intégrale d'Andohahela. 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: 217-249.
- Goodman, S. M., Jenkins, P. D. & Pidgeon, M. 1999b.** Lipotyphla (Tenrecidae and Soricidae) of the Réserve Naturelle Intégrale d'Andohahela, Madagascar. In A floral and faunal inventory of the Réserve Naturelle Intégrale d'Andohahela, Madagascar: With reference to elevational variation, ed. S. M. Goodman. *Fieldiana: Zoology*, new series, 94: 187-216.
- Grytnes, J. A. & Vetaas, O. R. 2001.** Species richness and altitude: A comparison between null models and interpolated plant species richness along the Himalayan altitudinal gradient, Nepal. *American Naturalist*, 159: 294-304.
- Hervieu, J. 1975.** *Evolution du milieu naturel en Afrique et à Madagascar: l'interprétation paléoclimatique du Quaternaire. Essai de synthèse. Première partie. Faits d'observation régionaux*. ORSTOM, Paris.
- Huston, M. 1994.** *Biological diversity. The coexistence of species on changing landscapes*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Ishwar, N. M., Chelam, R. & Kumar, A. 2001.** Distribution of forest floor reptiles in the rainforest of Kalakad-

- Mundanthurai Tiger Reserve, South India. *Current Science*, 80 (3): 413-418.
- Lees, D. C., Kremen, C. & Andriamampianina, L. 1999.** A null model for species richness gradient: Bounded range overlap of butterflies and other rainforest endemics in Madagascar. *Biological Journal of Linnean Society*, 67: 529-584.
- MacArthur, R. H. 1972.** *Geographical ecology. Patterns in the distribution of species.* Harper & Row Publishers, New York.
- Nicoll, M. E. & Langrand, O. 1989.** *Madagascar: revue de la conservation et des aires protégées.* World Wildlife Fund for Nature, Gland.
- Nussbaum, R. A., Raxworthy, C. J., Raselimanana, A. P. & Ramanamanjato, J.-B. 1999.** Amphibians and reptiles 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: 155-173.
- Patterson, B. D., Pacheco, V. & Scolari, S. 1996.** Distributions of bats along an elevational gradient in the Andes of south-eastern Peru. *Journal of Zoology*, 240: 637-658.
- Patterson, B. D., Stotz, D. F., Scolari, S., Fitzpatrick, J. W. & Pacheco, V. 1998.** Contrasting patterns of elevational zonation for birds and mammals in the Andes of southeastern Peru. *Journal of Biogeography*, 25: 593-607.
- Rahbek, C. 1995.** The elevational gradient on species richness: A uniform pattern? *Ecography*, 18: 200-205.
- Rakotomalala, D. 2002.** Diversité des reptiles et amphibiens de la Réserve Spéciale de Manongarivo, Madagascar. In Inventaire floristique et faunistique de la Réserve Spéciale de Manongarivo (NW Madagascar), eds. L. Gautier & S. M. Goodman. *Boissiera*, 59: 339-359.
- Rakotomalala, D. & Raselimanana, A. 2003.** Les amphibiens et les reptiles des massifs de Marojejy, d'Anjanaharibe-Sud et du couloir forestier de Betaolana. In 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: 147-202.
- Rakotondrainibe, F., Andriambolantsoa, R., Raharimalala, F. & Florens, D. 2003.** Les Ptéridophytes des forêts denses humides au nord et à l'ouest de la cuvette d'Andapa: Compositions floristique et densité des peuplements, gradients de distribution. In 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: 27-68.
- Rakotondravony, H. A. 2006a.** Quelques caractéristiques physico-chimiques des sols de la région Loky-Manambato, de la Réserve Spéciale d'Analamerana et de la Forêt Classée d'Andavakoera. In Inventaires de la faune et de la flore du nord de Madagascar dans la région Loky-Manambato, Analamerana et Andavakoera, eds. S. M. Goodman & L. Wilmé, pp. 37-55. *Recherches pour le Développement, série Sciences Biologiques*, 23: 37-55.
- Rakotondravony, H. A. 2006b.** Patterns de la diversité des reptiles et amphibiens de la région de Loky-Manambato. In Inventaires de la faune et de la flore du nord de Madagascar dans la région Loky-Manambato, Analamerana et Andavakoera, eds. S. M. Goodman & L. Wilmé, pp. 101-148. *Recherches pour le Développement, série Sciences Biologiques*, 23: 101-148.
- Rakotondravony, H. A. 2007a.** Conséquences de la variation des superficies forestières sur les communautés de reptiles et d'amphibiens dans la région Loky-Manambato, extrême Nord Est de Madagascar. *Revue d'Ecologie (Terre et Vie)*, 59: 529-544.
- Rakotondravony, H. A. 2007b.** *Etude de la distribution des communautés d'amphibiens et de reptiles à partir d'inventaires et analyses biogéographiques dans la région de Daraina.* Thèse de Doctorat en Sciences de la Vie. Université d'Antananarivo, Antananarivo.
- Rapoport, E. H. 1982.** *Areography: Geographical strategies of species.* 1st Edition. Pergamon Press, New York.
- 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 distribution, ed. S. M. Goodman. *Fieldiana: Zoology*, new series, 97: 157-174.
- Raxworthy, C. J. & Nussbaum, R. A. 1994.** A rainforest survey of amphibians, reptiles and small mammals at Montagne d'Ambre, Madagascar. *Biological Conservation*, 69: 65-73.
- Raxworthy, C. J. & Nussbaum, R. A. 1996.** Amphibians and reptiles of the Réserve Naturelle Intégrale d'Andringitra, Madagascar: A study of elevational distribution and local endemism. In A floral and faunal inventory of the eastern slopes of the Réserve Naturelle Intégrale d'Andringitra, Madagascar: With reference to elevational variation, ed. S. M. Goodman. *Fieldiana: Zoology*, new series, 85: 158-170.
- Raxworthy, C. J. & Nussbaum, R. A. 1997.** Biogeographic patterns of reptiles in eastern Madagascar. In *Natural change and human impact in Madagascar*, eds. S. M. Goodman & B. D. Patterson, pp. 124-141. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Raxworthy, C. J., Andreone, F., Nussbaum, R. A., Rabibisoa, N. & Randriamahazo, H. 1998.** Amphibians and reptiles of the Anjanaharibe-Sud massif, Madagascar: Elevational distribution and regional endemism. In A floral and faunal inventory of the eastern slopes of the Réserve Spéciale d'Anjanaharibe-Sud: With reference to elevational variation, ed. S.M. Goodman. *Fieldiana: Zoology*, new series, 90: 79-92.
- Sanders, N. J. 2002.** Pattern in ant species richness: Area, diversity, and Rapoport's rule. *Ecography*, 25: 25-32.

- Stevens, G. C. 1989.** The latitudinal gradient in geographical range: How so many species coexist in the tropics. *American Naturalist*, 133: 240-256.
- Stevens, G. C. 1992.** The elevational gradient in altitudinal range: An extension of Rapoport's latitudinal rule to altitude. *American Naturalist*, 140: 893-911.
- Wilmé, L. & Goodman, S. M. 2003.** Biogeography, guild structure, and elevational variation of Madagascar forest birds. In *The natural history of Madagascar*, eds. S. M. Goodman & J. P. Benstead, pp. 1045-1058. The University of Chicago Press, Chicago.
- Wilson, J. B., Allen, R. B. & Hewitt, A. E. 1996.** A test of the humped-back theory of species richness in New Zealand native forest. *New Zealand Journal of Ecology*, 20(2): 173-177.