

Chapitre 10. Distribution et diversité des communautés terrestres et fousseuses de vertébrés et d'invertébrés dans un écotone savane-forêt sèche de Beanka, Région Melaky, Ouest de Madagascar

Rindra Randriandimbimahazo

Département de Biologie Animale, Faculté des Sciences, Université d'Antananarivo, BP 906, Antananarivo 101, Madagascar et Association Vahatra, BP 3972, Antananarivo 101, Madagascar
E-mail : randhyrindra@gmail.com

Résumé

Une étude écologique conduite du 16 novembre au 19 décembre 2011 dans un écotone de la forêt de Beanka, Région Melaky, Ouest de Madagascar, a permis d'avoir un aperçu de la distribution et de la diversité des communautés terrestres de vertébrés et d'invertébrés épigés et endogés entre la savane secondaire herbeuse et la forêt dense sèche caducifoliée. Au total, quatre espèces d'amphibiens, 22 de reptiles et quatre de petits mammifères ont été répertoriées par le biais des trous-pièges et des fouilles systématiques. Parmi ces 30 espèces de vertébrés, une grenouille, trois lézards et un serpent amènent à 61 la liste de l'ensemble de l'herpétofaune de Beanka. Basé sur l'extraction d'échantillons de sol avec des pièges mini-Winklers, un total de 2657 individus d'invertébrés dont 2303 épigés et 354 endogés, regroupant six classes et 21 ordres, a été relevé. La richesse et la composition en espèces de vertébrés et d'invertébrés varient suivant le type de microhabitats étudiés. Un gradient environnemental plus ou moins défini est noté en passant de la zone savanicole vers l'intérieur de la forêt. Considérée comme une zone tampon, la limite savane-forêt s'avère être la plus riche en espèces de vertébrés avec une abondance relative élevée, et est retenue la plus diverse. La savane herbacée abrite une diversité d'invertébrés épigés de même importance que celle rencontrée dans la forêt. Par contre, la faune d'invertébrés endogés de la forêt présente la diversité spécifique la plus élevée. Ce travail met en évidence l'importance du paysage de mosaïque savane-forêt dans le maintien de la biodiversité terrestre.

Mots clés : herpétofaune, petits mammifères, invertébrés, faune endogée, communauté biologique, écotone savane-forêt sèche, Ouest de Madagascar

Extended abstract

An ecological study was carried out in late 2011 at the grassland-forest ecotone of the Beanka Forest, Melaky Region, central western Madagascar, to provide insights into the distribution and the diversity of terrestrial land vertebrates, and endogeic and epigeic soil invertebrates occurring in dense herbaceous secondary savanna and dry deciduous forest. The Beanka Forest, considered as the northern extension of Bemaraha dry deciduous forest to the south, is composed of karst habitat surrounded by limestone pinnacles (*tsingy*) and the major threat to the site is fire. The two study sites were visited consecutively, each for 10 days, from 23 November to 4 December 2011 and 5 to 15 December 2011, periods coinciding with the start of the rainy season.

The first aim of the field inventories was to obtain information about the biological and ecological characteristics of the local terrestrial vertebrate and invertebrate faunas specifically in three structurally distinct microhabitat types: secondary savanna, forest, and secondary savanna-forest ecotone. Further, data were obtained concerning local ecological conditions related to vegetation structure and soil characteristics in these three microhabitat types.

Based on these inventories, four amphibians, 22 reptiles, and four small mammals were collected in pit-fall traps and by active searching. Among these 30 vertebrates species, one frog (*Aglyptodactylus securifer*), three lizards (*Trachylepis gravenhorstii*, *T. aff. dumasi*, and *Amphiglossus aff. ornaticeps*), and one snake (*Thamnosophis mavotenda*) were previously not documented in the Beanka Forest. With these additions, the herpetological fauna is now 61 species. For small mammal species, the pattern was low species richness for taxa that show relatively broad distributions on Madagascar. Generalist small mammal species, including tenrecs (*Setifer setosus* and *Tenrec ecaudatus*) and introduced shrews (*Suncus etruscus*), were found to occur in the three microhabitats (forest, savanna, and the savanna-forest ecotone). Based mostly on the extraction of soil and litter samples with mini-Winklers, the

documented invertebrate fauna included six Classes and 21 Orders. In total, 2657 individual invertebrate specimens were collected, consisting of 2303 epigeous and 354 endogenous taxa. The richness and composition of both vertebrates and invertebrates species differed among the three microhabitats types.

Considered as sort of a buffer zone, the savanna-forest ecotone has the highest species richness with an important relative abundance, as well the highest species diversity. The differences in the relative abundance of vertebrate species across the three microhabitats are associated with their physiological and biological characteristics, as well as their ecological preferences. However, some species are limited to either the forest or the savanna microhabitats, and most of these occur at low density. In the case of invertebrates, there is no notable difference in their relative abundance across the three microhabitat types ($H = 5,991$; $df = 2$; $P = 0,991$; $\alpha = 0,05$), the herbaceous savanna holds a notable diversity of epigeic invertebrates, equivalent to the dry deciduous forest. In contrast, the forest endogeic invertebrate fauna has higher species richness. Further, there is no difference between the diversity of epigeic and endogeic species across the savanna, forest, and savanna-forest ecotone ($t = 2,776$; $df = 4$; $n = 3$; $P = 0,195$). The litter depth and the amount of organic matter inside the forest, as well as the greater quantity of herbaceous cover in the savanna, are presumed to influence the diversity of invertebrate species. The spatial distribution of amphibians, reptiles, and small mammal species along an environmental gradient from the savanna towards the core forest is directly linked to the vegetation community, specifically with respect to biotope features, which are used by these organisms as refuges, zones to find food, and for reproduction. For example, three species of burrowing lizards belonging to the genera *Madascincus* and *Amphiglossus* were only found in the forest.

The Beanka Forest is biotically diverse and is a site of considerable conservation priority. The present work contributes to knowledge on the biodiversity and ecosystems of this site and provides information on both the terrestrial vertebrate and soil-litter invertebrate faunas occurring across the ecotone spanning the zone from the savanna to forest of the study area.

Key words: herpetofauna, small mammals, soil invertebrates, biological community, savanna-

dry forest ecotone, limestone formations, western Madagascar

Introduction

La notion de contact savane-forêt ouvre plusieurs thèmes de réflexion (Avenard, 1969, 1973 ; Richard, 1971) dans différents domaines scientifiques (entre autres la botanique et la phytogéographie), dont l'origine des savanes (Cole, 1959 ; Keay, 1959 ; Aubréville, 1962 ; Guillaumet, 1967) et les dynamiques spatio-temporelles de la végétation (Koechlin, 1959 ; Spichiger, 1975 ; Gautier, 1989, 1993 ; Chave, 2000 ; Pareliussen, 2004). Les lisières savane-forêt impliquent en effet une notion complexe de limite, de frontière entre deux types de formations végétales qui s'opposent (Avenard, 1969, 1973). Notamment, ces écotones s'observent entre la forêt humide ou sèche, une formation dense fermée de strates ligneuses (Aubréville, 1966), et la savane, une formation végétale plus ouverte, caractérisée par une couche herbeuse de graminées parsemée de plantes ligneuses en proportions variables (Hills, 1965). Cependant, il s'avère que les écosystèmes forestiers sont mieux étudiés tant pour la flore que pour la faune, alors que les savanes sont moins connues. En outre, la connaissance concernant l'effet de bordure, dans les paysages en mosaïques de savane-forêt, sur les déplacements et les échanges entre les communautés biologiques en présence est très lacunaire. Pour le cas de Madagascar, peu d'informations sont disponibles quant aux effets de lisières sur les groupes taxinomiques (Rakotondravony & Goodman, 2000 ; Lehtinen *et al.*, 2003), surtout dans l'écotone savane-forêt sèche.

Pourtant, le paysage naturel de la forêt sèche est très vaste, avec une superficie de 31 970 km² (Moat & Smith, 2007), et extrêmement hétérogène (Sussman & Rakotozafy, 1994 ; Abraham *et al.*, 1996). En outre, ces régions sèches occidentales malgaches sont bien connues pour leur importance en termes de biodiversité et d'endémisme local (Goodman & Raselimanana, 2008) qui impliquent différents groupes taxinomiques comme l'herpétofaune (Raselimanana, 2008) ou les petits mammifères non volants (Soarimalala, 2008 ; Soarimalala & Goodman, 2011) ou les arthropodes (Fisher & Penny, 2003). A titre d'illustration, Soarimalala (2008) rapporte que neuf parmi les 17 espèces endémiques de rongeurs (sous-famille des Nesomyinae) et de tenrecs (famille des Tenrecidae) répertoriées dans les forêts sèches malgaches sont propres à ces forêts. Les invertébrés du sol jouent des rôles majeurs

dans le fonctionnement l'écosystème terrestre (Bachelier, 1978) en tant qu'agents humificateurs et décomposeurs dans les processus de recyclage et de stockage de la matière organique et des éléments minéraux qui se trouvent principalement dans la litière (Ponge, 2003), et aussi en tant qu'organismes pollinisateurs.

Malgré cette richesse, les forêts sèches malgaches figurent aussi parmi les écosystèmes les plus menacés de l'île (Harper *et al.*, 2007 ; Soarimalala & Raherilalao, 2008). La déforestation et les feux non contrôlés, en rapport aux feux de brousse et à l'utilisation des savanes pour l'élevage du bétail (Hervé *et al.*, 2010 ; Jacquin, 2010), constituent des facteurs importants de la transformation de la végétation et du paysage écologique des régions de l'Ouest malgache (Gautier & Goodman, 2008). En outre, la savane qui couvre de vastes étendues et entoure souvent les blocs de forêts sèches dont ceux de Beanka, constitue des zones pastorales dont la combustion annuelle pour le renouvellement des pâturages ne fait que fragiliser et réduire ce type de forêt.

En effet, évoluant sur des formations calcaires karstiques, la forêt de Beanka se trouve encerclée par une savane herbeuse parcourue annuellement par les feux. L'existence de ces formations herbacées sur des étendues aussi vastes que la région occidentale nous incite à réfléchir sur leur histoire. Notamment, cette forêt de Beanka est considérée comme un prolongement vers le nord de la forêt du Bemaraha, avec une composition floristique typique de *tsingy*, laquelle est caractérisée d'une forêt dense décidue sur reliefs karstiques et encerclée par des blocs calcaires sculptés en lames acérées (Veress *et al.*, 2008). La question qui se pose est de savoir depuis combien de temps les zones herbeuses comme celles qui entourent actuellement la forêt de Beanka, sont en place, et de savoir dans quelle mesure elles sont tributaires des changements de l'écosystème naturel dus aux activités humaines engendrant le recul de la forêt. Ainsi, le feu ou le bétail ont pu jouer un rôle important dans le maintien de la savane. L'origine naturelle ou non de telles formations ainsi que le niveau d'endémisme qui y est associé pourrait être vérifiée partiellement avec des listes floristiques exhaustives mises à jour pour diverses localités (Wells, 2008).

Le présent travail vise à mieux connaître l'écologie des communautés terrestres et fouisseuses d'amphibiens, de reptiles et de petits mammifères ainsi que des invertébrés épigés (à la surface de sol)

et endogés (souterrains) dans un écotone entre la savane herbeuse et la forêt dense sèche caducifoliée de Beanka.

Méthodes

Site d'étude

Le site d'étude (Figure 10-1) se trouve à 18°01'45"S, 044°30'15" E, et entre 250 et 280 m d'altitude. Il est situé à environ 2,5 km au sud-est du village d'Ambinda, district de Maintirano, dans la Région Melaky. Le site est encadré par la rivière temporaire Kinahaingo au nord et au nord-est, par la Route Nationale reliant Morafenobe et Maintirano à l'ouest et par un marigot temporaire au sud.

L'environnement immédiat du site d'échantillonnage présente une savane herbeuse, avec quelques arbres isolés de tailles variées, entourant l'ensemble du fragment forestier étudié. Au niveau de cette savane, le tapis herbacé est constitué en majeure partie de diverses espèces de la famille des Poaceae, entre autres, *Heteropogon* sp., *Andropogon* sp. et *Vetiveria* sp., des genres non-autochtones. On y rencontre aussi sporadiquement quelques arbustes comme les jujubiers *Ziziphus jujuba* (famille des Rhamnaceae). Cette savane est sillonnée par un cours d'eau temporaire qui connaît des montées d'eau assez rapides pendant la période pluvieuse. Quant à la forêt, elle se caractérise par la présence de divers arbres de tailles différentes qui composent les strates verticales. Parmi ces essences forestières se distinguent *Albizia* spp. (famille des Fabaceae), *Croton* spp. (famille des Euphorbiaceae), *Drypetes* sp. (famille des Euphorbiaceae), *Grewia* sp. (famille des Malvaceae) et *Noronhia* spp. (famille des Oleaceae). Ces peuplements végétaux sont aussi caractérisés par la présence de nombreuses lianes, comme *Paederia* sp. (famille des Rubiaceae), de taille variée, s'appuyant sur les arbres et arbustes présents. La lisière forestière se compose d'une végétation secondaire souvent dominée par des plantes largement non-autochtones, comme des manguiers *Mangifera indica* (famille des Anacardiaceae) et des goyaviers *Psidium guajava* (famille des Myrtaceae). Des espèces envahissantes et introduites comme *Lantana camara* (famille des Verbenaceae) s'y trouvent également en abondance. Ces plantes exotiques se sont avérées avoir des impacts majeurs (tant négatifs que positifs) sur la population de certaines espèces endémiques animales et végétales de l'écosystème naturel des régions tropicales et subtropicales (Binggeli *et al.*, 1998 ; Binggeli, 2003).

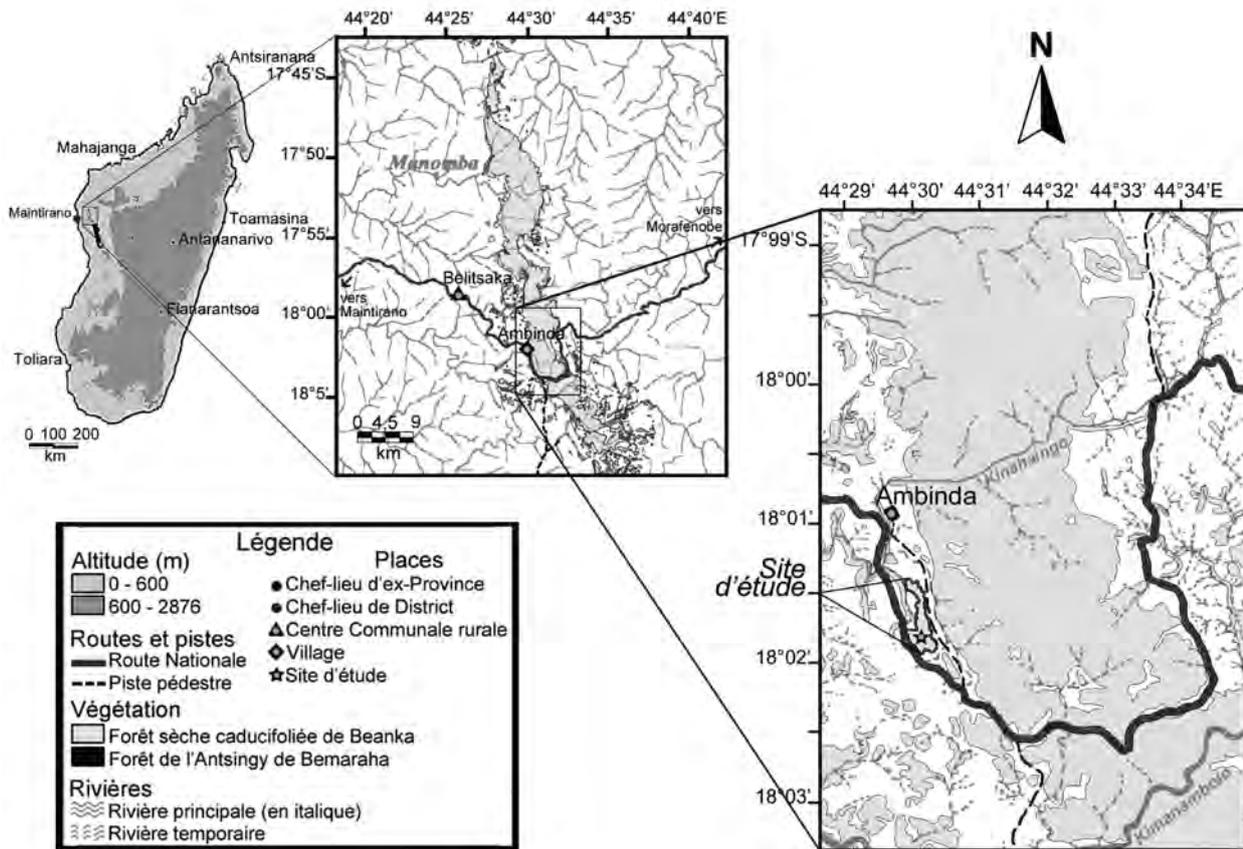


Figure 10-1. Localisation géographique du site d'étude à Beanka. (Source : FTM, « Madagascar Vegetation Mapping Project » ; arrangée par Randriandimbimahazo).

Groupes taxinomiques cibles

La présente étude a comme cible la faune des amphibiens, des reptiles, des petits mammifères non volants (tenrecs et rongeurs) et des invertébrés terrestres (épigés et endogés). Ce choix est basé sur le fait que ces groupes zoologiques sont considérés comme de bons indicateurs de la qualité et de l'intégrité des habitats (Colwell & Coddington, 1994 ; McGeoch, 1998 ; Ramanamanjato, 2007). La plupart de ces groupes sont étroitement dépendants des divers microhabitats considérés, à savoir la forêt, la savane et la zone écotone savane-forêt, pour la disponibilité des ressources proies, la structure ou l'intégrité des éléments du milieu comme refuges. Les caractéristiques de ces microhabitats, tels que la structure ou la distribution spatiale des arbres et le degré de couverture de la canopée (Els & Kerley, 1996), pourraient, par ailleurs, influencer sur la faune qui s'y trouve.

Inventaire biologique

Les travaux sur le terrain ont été menés du 16 novembre au 19 décembre 2011. L'échantillonnage a été réalisé en deux étapes, pour une période totale de

20 jours consécutifs. Cette période correspond à la fin de la saison froide et sèche et au tout début de la saison pluvieuse et chaude de l'année. Elle s'accorde ainsi au temps d'activité biologique optimale pour la plupart des espèces de vertébrés en général, ainsi que pour la faune d'invertébrés épigés et endogés qui leurs servent de nourriture. Les probabilités de rencontrer et de capturer ces espèces sont par conséquent plus élevées qu'en saison froide.

Techniques de piégeage et de recensement

Trous-pièges avec barrière plastique

Cette méthode permet de procéder à la fois à l'échantillonnage de l'herpétofaune, des petits mammifères terrestres et des invertébrés épigés ou endogés. Elle consiste en des rangées de trous-pièges constituées de 11 seaux plastiques de 15 l de capacité, 275 mm de profondeur interne, 290 mm de diamètre interne supérieur et 220 mm de diamètre interne inférieur, distants de 10 m et enfouis dans le sol jusqu'à leur bord supérieur. Le fond de chaque seau est percé de petits trous de moins de 5 mm de diamètre pour laisser couler l'eau en cas de pluie, afin d'éviter la noyade des animaux capturés. Une

bande plastique noire d'environ 110 m de longueur sur 0,80 m de hauteur, qui passe au dessus du centre de chaque seau, est dressée le long de la ligne. Le bord inférieur de la gaine plastique est replié sur environ 10 cm et est recouvert par de la litière végétale et d'autres débris organiques. Elle sert de guide pour diriger les animaux vers les seaux et les empêche de passer d'un côté à l'autre. Des piquets de bois sont placés tous les 1 à 2 m pour maintenir la barrière plastique à l'aide des agrafes.

Quatre lignes de trous-pièges (Figure 10-2) ont été mises en place en deux périodes d'une durée de 10 jours successifs. Les lignes sont disposées plus ou moins parallèlement et distantes les unes des autres d'environ 67 à 90 m. Les lignes passent dans la savane, traversent la lisière forestière et se terminent dans la forêt. Le nombre de pièges dans chaque type de microhabitat varie en général entre 1 à 6 seaux suivant l'accessibilité du milieu (la mise en place des seaux est pratiquement impossible dans les affleurements rocheux). Les lignes de trous-pièges sont inspectées deux fois par jour, la première fois avant 6 heures du matin et la seconde vers 16 heures.

Pièges mini-Winkler

Utilisé pour extraire les invertébrés hypogés et épigés des litières végétales et de sols, ce système de piégeage (Figure 10-3) consiste en l'utilisation d'une forme modifiée de l'extracteur de « Winkler »

(Besuchet *et al.*, 1987) appelée « mini-Winkler » (Fisher, 1998). Les extracteurs mini-Winklers (Figure 10-3a) sont faits avec un sac en coton de tissu blanc à l'intérieur duquel se trouve un sac en tulle qui y est suspendu pour contenir les échantillons de litières. Le tissu blanc du mini-Winkler permet de laisser pénétrer les rayons lumineux du jour à l'intérieur du sac, provoquant la dessiccation progressive des échantillons de litière, ce qui entraîne par la suite le déplacement et la fuite des arthropodes fouisseurs qui s'y trouvent. L'extrémité inférieure du dispositif est constituée d'un gobelet relié à un petit sac plastique étanche contenant de l'éthanol à 90° dans lequel vont tomber les arthropodes. Un total de dix mini-Winkler a été utilisé. Suspendu le long d'une corde et sous une bâche, le dispositif mini-Winkler est laissé sur place pendant deux jours et deux nuits consécutives (Fisher, 1998) pour extraire le maximum d'arthropodes contenus dans l'échantillon.

Tamissage de la litière et de l'humus

Les échantillons de sols et de litières végétales proviennent de douze placettes de 1 m². Les placettes sont réparties entre les lignes de piégeage (Figure 10-2). Quatre sont établies en forêt, quatre au niveau de la zone de contact savane-forêt et quatre dans la savane. Chaque placette se trouve à 1,5 m de la ligne de trous-pièges. Environ 2,5 kg d'échantillons d'un mélange de sols, de débris organiques et de litières végétales (feuilles mortes,

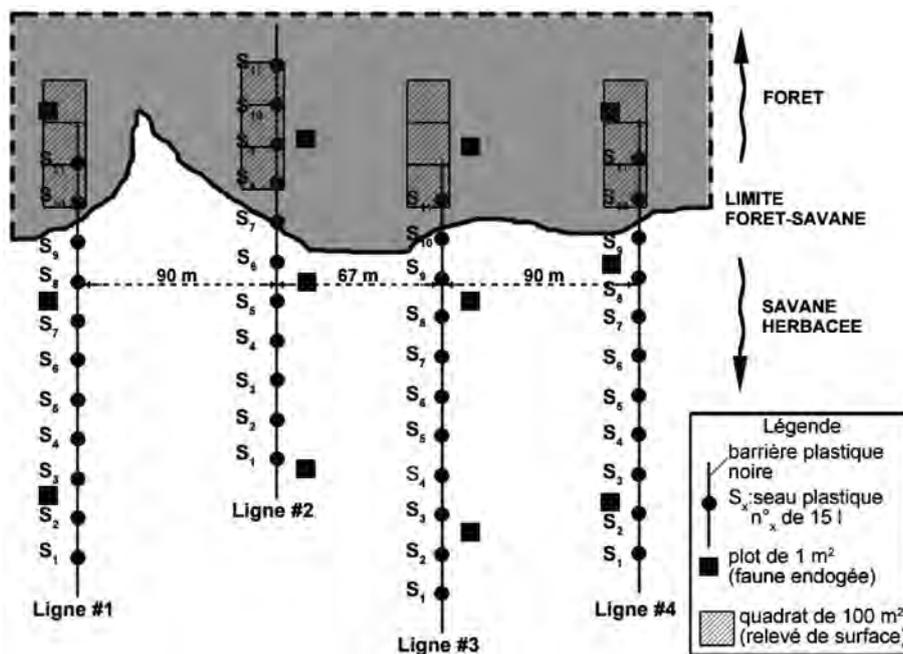


Figure 10-2. Disposition des quatre lignes de trous-pièges entre les trois types de microhabitats de la zone d'étude. Dispositif de prélèvement des échantillons de sol et de litière dans les plots de 1 m² à travers les trois types d'habitats considérés. Disposition des 12 parcelles (de 100 m²) de relevés botaniques vers l'intérieur de la forêt.

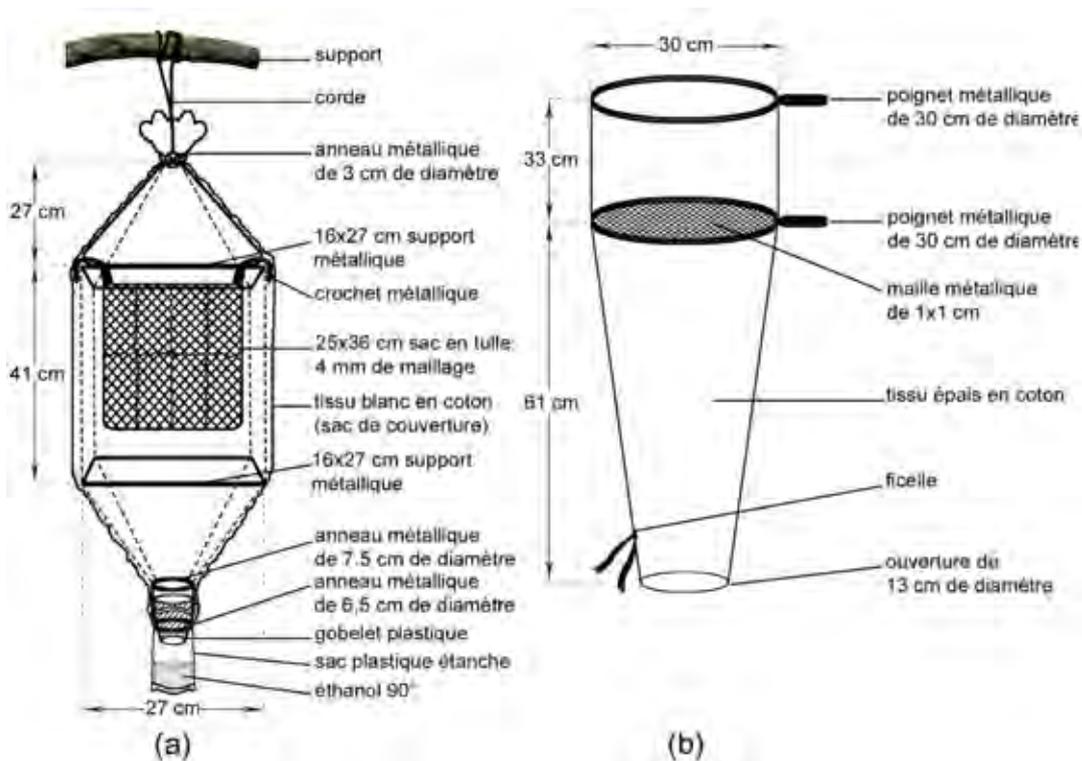


Figure 10-3. a) Système de fonctionnement du sac « mini-Winkler ». b) Dispositif de tamisage de la litière. (Source : Fisher, 1998 ; redessinée par Randriandimbimahazo).

bois pourris) ont été collectés au niveau de chaque placette. Les échantillonnages ont toujours lieu le jour par temps sec entre 14 heures et 17 heures. Ce moment chaud de la journée correspond aux activités optimales des arthropodes (par exemple les fourmis). Ces échantillons ont été réduits au préalable en morceaux pour faciliter le tamisage. Ce morcellement permet aussi de déloger les individus des colonies d'insectes hypogés, se trouvant sous le sol, dans les brindilles et les feuilles mortes ou dans les bois morts. Les échantillons de litières végétales et de sols ramassés dans les placettes ont été tamisés au moyen d'un tamis de maillage de 1 cm (Figure 10-3b) avant d'être mis en place dans les sacs extracteurs du mini-Winkler. Les arthropodes terrestres contenus dans les échantillons sont directement collectés avec une pincette, et sont ensuite mis dans des boîtes plastiques contenant de l'éthanol 90°. Le numéro de la ligne de trous-pièges et la zone d'emplacement de la placette sont inscrits sur la paroi de la boîte.

Fouille systématique des lieux de refuge et des biotopes potentiels

Cette technique consiste en des inspections minutieuses des lieux et biotopes terrestres (bois morts au sol, sous l'écorce détachée des troncs

d'arbre mort, litière végétale, sous et dans les interstices des rochers), pouvant représenter un refuge potentiel, susceptible d'héberger des reptiles et des petits mammifères. L'utilisation d'un pic s'avère efficace dans la prospection de ces biotopes. Les fouilles ont été uniquement menées dans la journée au niveau des trois microhabitats du site d'échantillonnage.

Des collectes fortuites d'animaux en cas de rencontres occasionnelles ont également eu lieu au cours de la journée au niveau du site d'étude et des environs proches. Cette pratique permet d'avoir un aperçu des espèces de vertébrés terrestres ou fousseurs pouvant être présentes au niveau et en dehors du site d'étude mais qui auraient pu échapper au système des trous-pièges.

Spécimens de référence

Pour servir de référence, deux à cinq spécimens par espèce de vertébré ont été préparés. Les spécimens sont déposés dans la salle de collection du Département de Biologie Animale à l'Université d'Antananarivo. Quant aux spécimens d'invertébrés, tous les échantillons ont été collectés et conservés dans de l'éthanol à 90°. Ils sont entreposés dans le laboratoire de la California Academy of Sciences

(CAS), Tsimbazaza, Antananarivo. Ces matériaux de référence peuvent être utilisés aussi pour d'éventuelles recherches, comme la systématique.

La détermination des spécimens de vertébrés jusqu'au niveau taxonomique le plus bas possible a été effectuée en utilisant les publications scientifiques de Glaw & Vences (2007), Glaw *et al.* (2009) et Nagy *et al.* (2010) pour les amphibiens et reptiles, et Soarimalala & Goodman (2011) pour les petits mammifères. Pour les spécimens éventuellement difficiles à identifier avec certitude au niveau de l'espèce, l'acronyme « aff. », signifiant « affinité », est interposé entre le nom de genre et d'espèce avec laquelle ils présentent des caractéristiques morphologiques les plus proches.

La détermination des spécimens d'invertébrés a été faite avec les entomologistes du « Madagascar Biodiversity Center » (MBC) de CAS à Antananarivo. Sous loupe binoculaire, les spécimens ont été identifiés jusqu'au niveau de la famille ; pour cela, trois ouvrages scientifiques ont été utilisés : Borror & White (1970), Borror *et al.* (1989) et Picker *et al.* (2004).

Caractérisation des microhabitats

Structure de la végétation

Les paramètres mesurés depuis les lignes de piégeage sont : la latitude, la longitude et l'altitude (m) ; la distance par rapport à une source d'eau (m), la couverture végétale du sol (%), et les affleurements rocheux (%) estimés à vue.

La méthode de relevé mixte ligne-surface selon la technique préconisée par Gautier *et al.* (1994) a été choisie afin d'obtenir des données sur la structure et le recouvrement de la végétation, ainsi que sa composition floristique. Cette méthode consiste en deux types de relevé : le relevé linéaire et le relevé de surface.

La méthode de relevé linéaire consiste en un recensement de tous les points de contacts de la végétation avec des lignes verticales imaginaires (matérialisées par un jalon gradué de 4 m tenu verticalement) régulièrement espacées le long d'une ligne de relevé de 100 m. Dans la présente étude, quatre lignes de relevé ont été placées en parallèle avec les quatre lignes de trous-pièges à une distance de 2 m. Les relevés s'effectuent tous les 2 m dans la forêt et tous les 0,5 m dans la savane. Chaque point de contact avec la végétation est donc caractérisé par sa hauteur et par sa position sur l'axe horizontal et par le nom scientifique ou vernaculaire de l'espèce végétale.

Complémentaire au relevé linéaire, la méthode de relevé de surface consiste en des mesures systématiques du diamètre à hauteur de poitrine (DHP) et de la hauteur de tous les arbres ayant un DHP supérieur ou égal à 10 cm rencontrés à l'intérieur d'une parcelle de surface déterminée. Ainsi, une parcelle de 100 m² (Figure 10-3) a été délimitée tous les 10 m, le long de chaque ligne de relevé. Le DHP des arbres est mesuré au moyen d'un DHP-mètre. La hauteur est estimée visuellement au-delà de celle du jalon. Il y a deux types de parcelles (Scott *et al.*, 2006), la grande (10 x 10 m), destinée pour l'étude de la couverture de la canopée et de la structure des arbres (> 3 m de hauteur) et des arbustes (entre 1-3 m de hauteur), et la petite (2 x 2 m), destinée pour l'étude de la structure du sous-bois de la zone forestière.

Description du substrat

Des prélèvements d'échantillons de sol ont été réalisés au niveau des placettes utilisées pour l'étude de la faune des invertébrés. Un total de 12 placettes de 0,25 m² a été établi (Figure 10-2). Au moyen d'une bêche, le sol est creusé sur une profondeur d'environ 50 cm, ensuite mélangé, puis un échantillon d'environ de 2 kg de terre bien homogénéisée est mis dans des pochons en coton. Les échantillons de sol, séchés à l'air, ont fait l'objet d'analyses granulométriques et chimiques au Laboratoire des Sols du Département d'Agriculture de l'Ecole Supérieure des Sciences Agronomiques de l'Université d'Antananarivo.

Exploitation et analyses des données

Estimation de l'abondance relative et de la distribution des espèces par microhabitat

Les observations et les captures ont été conduites pendant huit heures par jour sur une période de 20 jours consécutifs. Soit, au total, 160 heures d'investigation. Une courbe rang-abondance (Figure 10-4) ou diagramme de Whittaker (Whittaker, 1972) des espèces de vertébrés recensées en fonction de la nature des microhabitats a été construite afin de voir les espèces communes et les espèces rares caractérisant les communautés biologiques. Elle permet aussi d'analyser les types de microhabitats les plus favorables au niveau du site étudié pour ces vertébrés terrestres et fouisseurs. Le test de Kruskal-Wallis H (Dytham, 2011) a été utilisé pour vérifier qu'il n'y a pas de variation de l'abondance relative de l'ensemble de la faune des invertébrés entre les microhabitats étudiés.

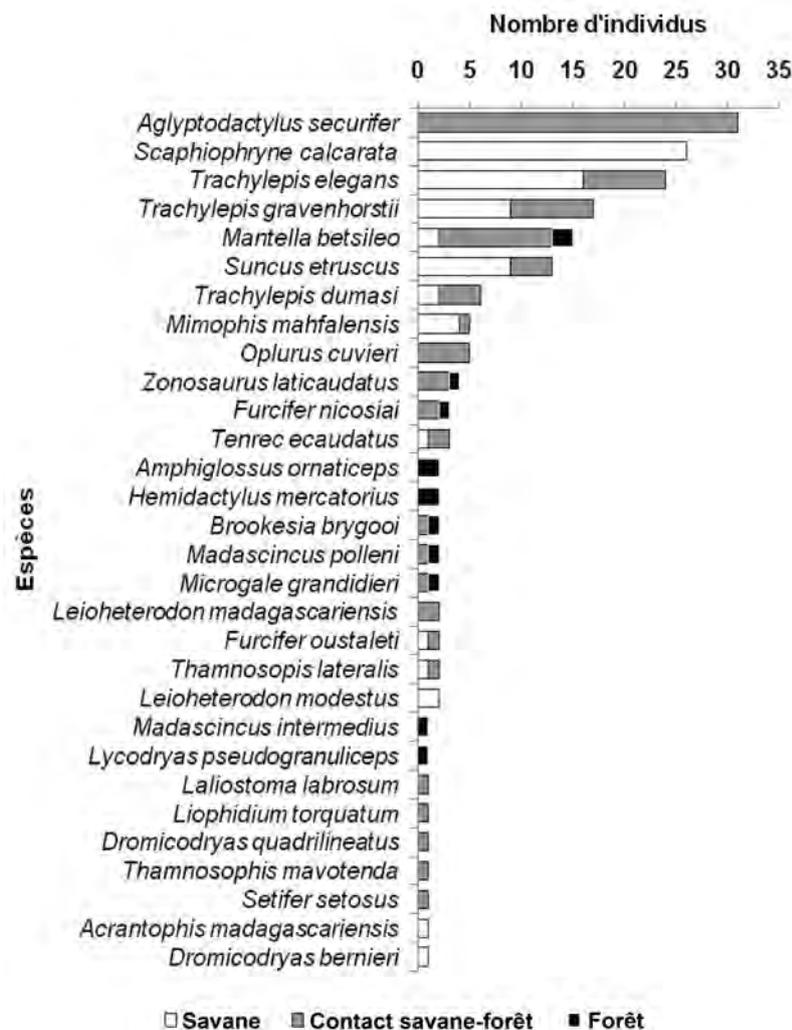


Figure 10-4. Histogramme rang-abondance des espèces de vertébrés terrestres et fousseurs totalisées pour les individus relevés au niveau des trois types de microhabitats (savane, forêt et contact savane-forêt).

La répartition et la préférence écologique des différentes espèces recensées sont définies avec l'analyse de leur fréquentation et l'utilisation des microhabitats dans le milieu d'étude. Le test d'indépendance du Khi deux (Dytham, 2011) a été utilisé pour vérifier que la distribution quantitative des espèces est indépendante de la nature des microhabitats.

Diversité spécifique

Cette diversité biologique a été appréciée, dans la présente étude, par la richesse et la composition spécifiques des communautés de vertébrés et d'invertébrés au sein des trois microhabitats considérés (savane, forêt et contact savane-forêt). Pour estimer la diversité spécifique de chaque type de microhabitat et pour comparer la structure des populations qui composent le peuplement, l'indice de Shannon-Weaver (H') (1949) a été calculé. Cet indice de diversité H' traduit l'importance de la présence ou

de l'absence des espèces dans le milieu et le nombre des individus de chaque espèce dans le peuplement. La variation de la diversité entre la faune épigée et endogée dans le milieu étudié a été testée en utilisant le test t de Student (Dytham, 2011).

Structure verticale de la végétation et recouvrement

Conformément à la catégorisation de Scott *et al.* (2006), après leurs études dans la forêt épineuse, la structure verticale de la végétation du milieu a été catégorisée en trois niveaux dont la strate basse (inférieure à 1 m), la strate arbustive (entre 1 et 3 m) et la strate arborée (supérieure à 3 m). Pour chaque ligne de relevé, le recouvrement (%) des diverses formations végétales a été estimé à l'aide du tableur Excel en calculant le pourcentage de points de contacts de tous les ligneux par rapport à l'ensemble de tous les points totalisés dans chaque classe de hauteur.

Les tests indépendants *t* de Student et U de Mann-Whitney (Dytham, 2011) ont été utilisés pour vérifier que le domaine forestier et le milieu savanicole présentent les mêmes caractéristiques vis-à-vis de la distance par rapport à un point d'eau, du degré de couverture végétale du sol, et du pourcentage des affleurements rocheux.

Résultats

Richesse et composition spécifique

Un total de 30 espèces de vertébrés terrestres et fousseurs a été répertorié dont quatre amphibiens, 22 reptiles et quatre petits mammifères. Parmi ces relevés (Tableaux 10-1 & 10-2), dix espèces ont été

Tableau 10-1. Liste complète des espèces de vertébrés recensées dans chaque type de microhabitat : forêt, savane et contact savane-forêt. Degré de menace selon les critères **IUCN** : DD, manque de données ; NE, non-évalué ; LC, préoccupation mineure ; VU, vulnérable ; EN, en danger ; **Endémicité** : CO, cosmopolite ; GE, endémique ; LO, endémique locale ; RE, endémique régionale ; *, endémique des forêts sèches malgaches ; †, espèce introduite.

| TAXONS | 23 novembre au 15 décembre 2011 | | | Statut de conservation et endémicité | |
|--|---------------------------------|----------------------|----------|--------------------------------------|------------|
| | Savane | Contact savane-forêt | Forêt | IUCN | Endémicité |
| AMPHIBIENS | | | | | |
| Microhylidae | | | | | |
| <i>Scaphiophryne aff. calcarata</i> | + | | | | RE* |
| Mantellidae | | | | | |
| <i>Laliostoma labrosum</i> | | + | | LC | GE |
| <i>Aglyptodactylus securifer</i> | | + | | LC | RE |
| <i>Mantella betsileo</i> | + | + | + | LC | RE* |
| Total par microhabitat | 2 | 3 | 1 | | |
| Total amphibiens : 4 | | | | | |
| REPTILES | | | | | |
| Chamaeleonidae | | | | | |
| <i>Brookesia brygooi</i> | | + | + | LC | RE* |
| <i>Furcifer oustaleti</i> | + | + | | LC | GE |
| <i>Furcifer nicosiai</i> | | + | + | EN | RE* |
| Opluridae | | | | | |
| <i>Oplurus cuvieri</i> | + | + | | LC | GE |
| Gerrhosauridae | | | | | |
| <i>Zonosaurus laticaudatus</i> | | + | + | LC | RE* |
| Scincidae | | | | | |
| <i>Trachylepis elegans</i> | + | + | | LC | GE |
| <i>Trachylepis gravenhorstii</i> | + | + | | LC | GE |
| <i>Trachylepis aff. dumasi</i> | + | + | | | RE |
| <i>Madascincus intermedius</i> | | | + | DD | GE |
| <i>Madascincus polleni</i> | | + | + | LC | GE |
| <i>Amphiglossus aff. ornaticeps</i> | | | + | | RE |
| Gekkonidae | | | | | |
| <i>Hemidactylus mercatorius</i> | | + | + | LC | CO |
| Boidae | | | | | |
| <i>Acrantophis madagascariensis</i> | + | | | LC | GE |
| Lamprophiidae | | | | | |
| <i>Lycodryas pseudogranuliceps</i> | | | + | LC | RE* |
| <i>Leioheterodon madagascariensis</i> | | + | | LC | GE |
| <i>Leioheterodon modestus</i> | + | + | | LC | GE |
| <i>Liophidium torquatum</i> | | + | | LC | GE |
| <i>Thamnosophis mavotenda</i> | | + | | NE | RE* |
| <i>Thamnosophis lateralis</i> | | + | | NE | GE |
| <i>Dromicodryas bernieri</i> | | + | | LC | GE |
| <i>Dromicodryas quadrilineatus</i> | | + | | LC | RE |
| <i>Mimophis mahfalensis</i> | + | | | LC | GE |
| Total par microhabitat | 8 | 17 | 8 | | |
| Total reptiles : 22 | | | | | |
| Total amphibiens et reptiles : 26 | | | | | |

Tableau 10-1. (cont.)

| TAXONS | 23 novembre au 15 décembre 2011 | | | Statut de conservation et endémicité | |
|--|---------------------------------|----------------------|-----------|--------------------------------------|------------|
| | Savane | Contact savane-forêt | Forêt | IUCN | Endémicité |
| MAMMALIA | | | | | |
| AFROSORICIDA | | | | | |
| Tenrecidae | | | | | |
| <i>Setifer setosus</i> | | + | | LC | GE |
| <i>Tenrec ecaudatus</i> | + | + | | LC | GE |
| <i>Microgale grandidieri</i> | | + | + | NE | RE* |
| Total par microhabitat | 1 | 3 | 1 | | |
| Total Afrosoricida : 3 | | | | | |
| SORICOMORPHA | | | | | |
| Soricidae | | | | | |
| † <i>Suncus etruscus</i> | + | + | | LC | CO |
| Total par microhabitat | 1 | 1 | 0 | | |
| Total Soricomorpha : 1 | | | | | |
| Total Mammalia : 4 | | | | | |
| Bilan par microhabitat | 12 | 24 | 10 | | |
| Bilan amphibiens et reptiles : 26 | | | | | |
| Bilan petits mammifères : 4 | | | | | |

Tableau 10-2. Richesse et composition spécifique des invertébrés terrestres et fousseurs. Microhabitats : F, forêt ; S-F, contact savane-forêt ; S, savane. Nombre de pièges : s, seaux ; p, placettes. Durée de piégeage : j, jours ; h, heures. *, Embranchement.

| Méthodes de collecte | | | Trous-pièges | | | Mini-Winkler | | | |
|-------------------------------|-------------------|---------------|-------------------------------|------|------|--------------|------|------|----|
| Microhabitats | | | S | S-F | F | S | S-F | F | |
| Altitude (m) | | | 266 | 269 | 271 | 267 | 270 | 277 | |
| Nombre de pièges | | | 26 s | 12 s | 6 s | 3 p | 3 p | 3 p | |
| Durée de piégeage | | | 20 j | 20 j | 20 j | 48 h | 48 h | 48 h | |
| Nombre de spécimens collectés | | | 885 | 567 | 179 | 472 | 342 | 212 | |
| Taxons | | | | | | | | | |
| Classe | Ordre | Famille | Nombre de spécimens collectés | | | | | | |
| Arachnida | Araneae | | 147 | 92 | 18 | 71 | 15 | 20 | |
| | Acarina | | 0 | 0 | 0 | 3 | 1 | 0 | |
| | Pseudoscorpiones | | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | |
| | Scorpiones | | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | |
| Chilopoda | Lithobiomorpha | | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | |
| | Scolopendromorpha | | 10 | 5 | 0 | 4 | 4 | 8 | |
| | Scutigermorpha | Scutigera | 4 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | |
| Entognatha | Collembola | Onychiuroidea | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 2 | |
| Crustacea | Isopoda | | 0 | 2 | 3 | 0 | 0 | 3 | |
| Diplopoda | Julida | | 4 | 10 | 2 | 0 | 0 | 2 | |
| Insecta | Blattaria | Blattellidae | 18 | 2 | 1 | 2 | 2 | 5 | |
| | | Blattidae | 6 | 2 | 2 | 1 | 2 | 3 | |
| | Coleoptera | Anobiidae | | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | | Brentidae | | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | | Byrrhidae | | 12 | 11 | 4 | 1 | 0 | 0 |
| | | Carabidae | | 9 | 3 | 6 | 33 | 15 | 22 |
| | | Cleridae | | 8 | 0 | 1 | 4 | 0 | 1 |
| | | Chrysomelidae | | 5 | 1 | 0 | 6 | 1 | 2 |
| | | Cicindelidae | | 1 | 4 | 4 | 0 | 0 | 0 |
| | | Cucujidae | | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 |
| | | Derodontidae | | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | | Elateridae | | 0 | 2 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| | | Eucnemidae | | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| | | Lathridiidae | | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 4 |

Tableau 10-2. (cont.)

| Méthodes de collecte | | | Trous-pièges | | | Mini-Winkler | | |
|----------------------|-------------|----------------|-------------------------------|-----|----|--------------|-----|-----|
| Microhabitats | | | S | S-F | F | S | S-F | F |
| Taxons | | | | | | | | |
| Classe | Ordre | Famille | Nombre de spécimens collectés | | | | | |
| | | Mordellidae | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| | | Salpingidae | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | | Scarabaeidae | 0 | 2 | 1 | 2 | 4 | 6 |
| | | Scydmaenidae | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| | | Staphylinidae | 12 | 2 | 1 | 13 | 1 | 7 |
| | | Tenebrionidae | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 |
| | | Trogossitidae | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | Dermaptera | Labiidae | 11 | 7 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| | | Forficulidae | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 2 |
| | | Labiduridae | 12 | 4 | 4 | 12 | 6 | 1 |
| | Diptera | Drosophilidae | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| | | Phoridae | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | | Sciaridae | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | Hemiptera | Anthocoridae | 0 | 0 | 0 | 3 | 0 | 8 |
| | | Aradidae | 0 | 4 | 4 | 0 | 0 | 1 |
| | | Cydnidae | 2 | 0 | 0 | 6 | 6 | 1 |
| | | Gelastocoridae | 15 | 5 | 0 | 1 | 1 | 0 |
| | | Largidae | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | | Lygaeidae | 2 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 |
| | | Miridae | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | | Nabidae | 3 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | | Pentatomidae | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | Reduviidae | 36 | 27 | 4 | 0 | 1 | 0 | |
| | Hymenoptera | Ichneumonidae | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | | Formicidae | 487 | 294 | 80 | 245 | 256 | 179 |
| | | Mutillidae | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | | Tiphiidae | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| | Isoptera | Termitidae | 0 | 0 | 0 | 42 | 14 | 35 |
| | Mantodea | Mantidae | 1 | 3 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | Orthoptera | Acrididae | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | | Gryllidae | 68 | 63 | 36 | 1 | 3 | 0 |
| | | Gryllacrididae | 1 | 2 | 2 | 0 | 0 | 0 |
| | | Tettigonidae | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | Phasmida | Phasmatidae | 0 | 2 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| | *Annelida | | 0 | 0 | 0 | 8 | 3 | 1 |
| | Indéterminé | | 0 | 5 | 3 | 8 | 2 | 10 |
| Total | 21 | | 1631 | | | 1026 | | |

recensées dans la forêt, 23 dans la zone de contact savane-forêt et 11 dans la savane. La présence d'au moins une espèce d'amphibiens, de reptiles et de petits mammifères est notée au niveau des trois microhabitats étudiés. Une prédominance des espèces de reptiles (appartenant à sept familles distinctes) est constatée dans le milieu étudié. Par ailleurs, on note une tendance à la concentration des espèces dans la zone de contact savane-forêt.

Quant aux spécimens d'invertébrés terrestres et fouisseurs, un total de 2657 individus a été répertorié dont 2303 épigés et 354 endogés. Dans l'ensemble, ces invertébrés sont regroupés dans six classes et

se répartissent dans 21 ordres. Parmi ces ordres, 90,5 % (19/21) sont rencontrés depuis la forêt, 85,7 % (18/21) dans la zone de contact savane-forêt et 71,4 % (15/21) au niveau de la savane. Autrement dit, il y a plusieurs taxa qui exploitent le même type de microhabitat.

Abondance relative et distribution des espèces par microhabitat

Au total, 180 individus représentant 30 espèces de vertébrés ont été recensés au cours de l'échantillonnage. La Figure 10-4 représente la répartition par rang d'abondance de ces espèces

dans les trois types de microhabitats. Chaque espèce est caractérisée par l'effectif des individus recensés. Ainsi, la distribution de l'ordre d'apparition de chaque espèce indique combien de fois, sur l'ensemble de toutes les espèces rencontrées, elle a été recensée à travers les trois microhabitats considérés. Le nombre d'individus recensés pour chaque espèce de vertébrés varie significativement à travers la savane, la forêt et l'écotone savane-forêt de la zone d'étude ($\chi^2 = 20,19$, ddl = 10, $P = 0,028$, $\alpha = 0,05$).

L'abondance relative des invertébrés terrestres et fousseurs recensés ne montre pas de différence significative entre les trois microhabitats ($H = 5,991$; ddl = 2 ; $P = 0,991$; $\alpha = 0,05$). Néanmoins, l'ensemble du milieu étudié est dominé par les Hyménoptères qui représentent à eux seuls plus de la moitié des échantillons (soit 52,4 %). Les autres groupes d'arthropodes ne représentent chacun qu'un faible pourcentage, en-dessous de 10 %. La totalité des individus d'invertébrés épigés, environ 7,5 % des relevés sont de la forêt, alors que 35,3 % sont recensés dans l'écotone savane-forêt et plus de la moitié (57,3 %) sont relevés dans la savane. Quant à l'ensemble de la faune endogée, environ 37,1 % sont relevés en forêt, 33,7 % dans la zone limite savane-forêt et 29,2 % dans la savane. Les espèces d'invertébrés peuvent ainsi se rencontrer dans les différents types de microhabitats considérés. Leur abondance varie relativement en fonction des conditions écologiques de la savane, de la forêt et de l'écotone.

Diversité biologique

Pour les vertébrés, la zone de contact savane-forêt présente la valeur de diversité la plus élevée par rapport à la savane et à la forêt (Tableau 10-3). Néanmoins, certaines espèces y sont mieux représentées que d'autres. Par contre, la savane abrite un petit nombre d'espèces dont la majorité est moins représentées par rapport aux autres.

Quant aux invertébrés, il n'y a pas de différence significative entre la faune épigée et endogée pour la diversité spécifique ($t = 2,776$; ddl = 4 ; $n = 3$; $P = 0,195$) à travers les trois microhabitats. Par ailleurs, la forêt semble la plus diversifiée en espèces endogées par rapport aux deux autres formations végétales. Cela indique que ce milieu renferme un certain nombre d'espèces fousseuses qui prédominent au sein de la communauté et qui peuvent cacher l'expression des autres. Quant à la savane, elle dispose des valeurs les plus élevées de H' en termes d'espèces épigées.

Tableau 10-3. Diversité de Shannon-Weaver H' calculée pour la faune de vertébrés et d'invertébrés terrestres et fousseurs en fonction de la nature des microhabitats.

| | Savane | Contact savane-forêt | Forêt |
|------------------|--------|----------------------|-------|
| Vertébrés | 0,86 | 1,04 | 0,93 |
| Invertébrés | | | |
| Faune épigée | 0,65 | 0,61 | 0,61 |
| Faune endogée | 0,47 | 0,57 | 0,61 |

Caractéristiques des microhabitats du site d'étude

Le recouvrement des formations herbues qui caractérisent le domaine de la savane est de l'ordre de 56,9 %, et dominé par des graminées de moins de 2 m de haut, avec la présence, en certains endroits, de quelques pieds d'arbustes de 1 à 3 m de haut couvrant environ 16,1 % de la superficie (Tableau 10-4). Cette savane herbeuse est caractérisée en plus par la présence d'un marigot, caractérisant un bras d'une rivière temporaire qui est largement inondée en saison de pluie et s'assèche ensuite entièrement. Ce cours d'eau traverse cette zone avant de se déverser dans la rivière Kinahaingo (Figure 10-1).

Quant à la forêt, les recouvrements en formations ligneuses varient suivant les classes de hauteurs. Entre les 54 pieds d'arbres (DHP \geq à 10 cm) relevés depuis la lisière jusqu'à l'intérieur de la forêt, ceux ayant une hauteur de 8 à 16 m ont 17,0 % de recouvrement, alors que les arbres de 3-8 m de hauteur en font 27,8 %. La répartition des essences forestières influe relativement sur la quantité de lumière qui parvient au niveau des strates inférieures. Au niveau de la strate supérieure, la canopée est fermée à 94,5 %. Au niveau des strates inférieures, les arbrisseaux de moins de 3 m de hauteur couvrent 39,9 % de la forêt, offrant des zones d'ombre et le sous-bois avec de nombreuses plantes éparses, couvrant environ 44,6 % de la forêt. Les affleurements rocheux, constituant notamment des points de refuges et d'abris pour les animaux, occupent une place importante : environ 60,8 % du socle forestier. En général, la litière végétale couvre 94,8 % de la surface du sol. Elle est relativement sèche en surface, mais humide en profondeur, et peut atteindre plus de 3 cm d'épaisseur. Ceci influencerait pratiquement sur la quantité de matière organique disponible au niveau du substrat sol et dont dépendent de nombreuses espèces d'invertébrés, notamment hypogées.

Tableau 10-4. Valeur des paramètres environnementaux considérés en savane et en forêt.

| Variables physiques | Savane (n = 4) | Forêt (n = 4) | P |
|---|--------------------------|--------------------------------|-----------|
| Distance par rapport à un point d'eau (m) | 24,06 ± 13,52 (0-35) | 111,86 ± 67,31 (40-200) | 0,043* |
| Parcelle 10 x 10 m | | | |
| Couverture canopée (%) | - | 94,54 ± 0,54 (94-95) | 0,017* |
| Couverture des arbres > 3 m de hauteur (%) | - | 22,39 ± 11,54 (3,47-33,33) | 0,013* |
| DHP (> 10 cm) | - | 21,74 ± 3,73 (18,69-26,75) | 0,000* |
| Couverture des arbustes de 1-3 m de hauteur (%) | - | 39,86 ± 8,42 (30-45) | 0,101 |
| Parcelle 2 x 2 m | | | |
| Couverture sous-bois (< 1 m) (%) | - | 44,58 ± 15,72 (33,33-66,67) | 0,042* |
| Hauteur sous-bois (cm) | - | 45,89 ± 7,92 (38,57-55) | 0,46 |
| Couverture litière (%) | - | 98,75 ± 2,50 (95-100) | < 0,0001* |
| Profondeur litière (cm) | - | 2,55 ± 0,75 (1,5-3,18) | 0,203 |
| Couverture affleurements rocheux (> 10 cm) (%) | 3,75 ± 7,5 (0-15) | 60,76 ± 20,56 (40-87,5) | 0,002* |
| Couverture herbacée (< 1 m) (%) | 56,88 ± 31,05 (15-85) | 11,25 ± 22,50 (0-45) | 0,055 |

Structure de la végétation

Les formations ligneuses de la forêt sont plus ou moins stratifiées. En général, les plantes présentent une grande variété de formes, traduisant leur adaptation à la sécheresse. Dans l'ensemble, la transition entre le domaine forestier et le milieu de la savane présente une allure abrupte en termes de structure de la végétation. En effet, ce changement brusque d'aspect est constaté en passant directement de la zone forestière, à majorité constituée d'arbres et d'arbustes, à une zone quasi-herbeuse au niveau de la savane.

Ligne 1 (Figure 10-5) – Au niveau de la forêt, la canopée est fermée (94,2 %) et se situe en général à environ 10 m de haut. Quelques arbres atteignent cependant une hauteur de 13 m. Ces arbres présentent 13,1 % de recouvrement. Les arbrisseaux de moins de 3 m de hauteur, dominés par des genres natifs lianescents tel *Cissus* spp. (famille des Vitaceae) ou arborés comme *Stereospermum* spp. (famille des Bignoniaceae), ont un recouvrement de 45,8 %. Le sous-bois est dominé par de plantes de moins de 1 m qui couvrent 66,7 % de la surface. La litière est relativement épaisse. La lisière se compose, entre autres, d'arbustes tels *Mallotus* sp. (famille des Euphorbiaceae) et *Rinorea arborea* (famille des Violaceae) sur lesquelles s'enchevêtrent

des lianes du genre *Paederia* sp.. Au niveau de la savane, les Poaceae, représentées principalement par *Heteropogon* sp. et *Vetiveria* sp., sont en général d'une hauteur de moins d'un mètre. Ces espèces graminéennes, pour la plupart des espèces non-endémiques à large répartition constituent le tapis herbacé qui couvre à environ 85,0 % le sol. Des arbustes non-endémiques tels *Ziziphus jujuba* de 3 m de haut sont éparpillés au sein de cette savane.

Ligne 2 (Figure 10-6) – La canopée de la forêt est entre 14 à 17 m de haut et fermée à 94,0 %. Les arbres couvrent à 31,9 %. Ils sont dominés par *Albizia* spp., *Drypetes* sp., *Grewia* sp. et *Strychnos* sp. (famille des Loganiaceae). Les arbustes de 1 à 3 m de hauteur, composés essentiellement par des genres autochtones comme *Croton* spp., *Noronhia* spp. ou de *Bauhinia* spp. (famille des Fabaceae), ont un recouvrement de 44,4 %. Le sous-bois est de 33,3 % de recouvrement. La zone de contact savane-forêt est caractérisée par des arbustes de 3 m de haut au maximum, dominée par *Gouania* sp. (famille des Rhamnaceae), un genre ayant un nombre important d'espèces endémiques sur l'île. On y trouve aussi en abondance des plantes vasculaires introduites comme *Lantana camara*. La litière est relativement sèche et épaisse. Les graminées de la savane, de moins d'un mètre de haut, sont denses (93,5 %) et

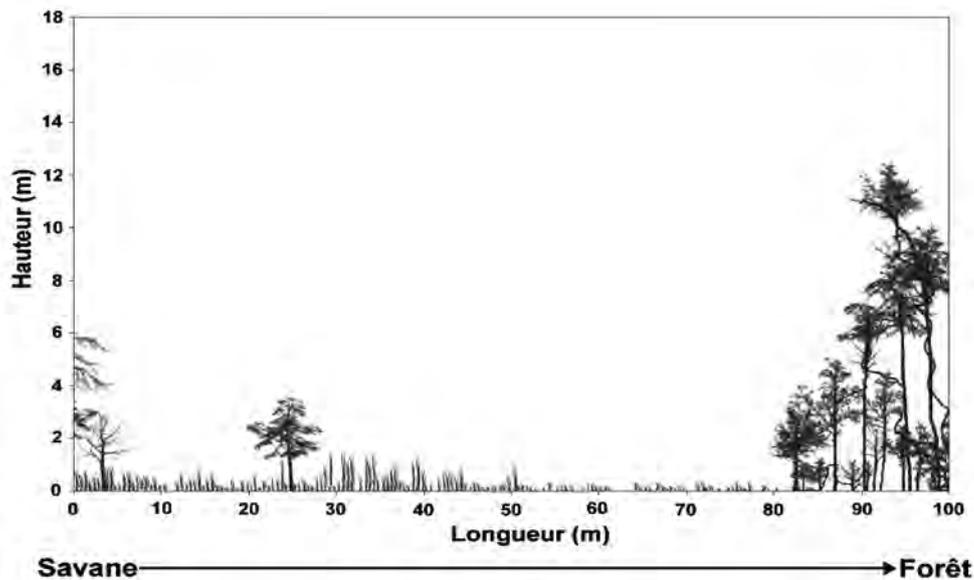


Figure 10-5. Profil vertical de la végétation au niveau de la Ligne 1.

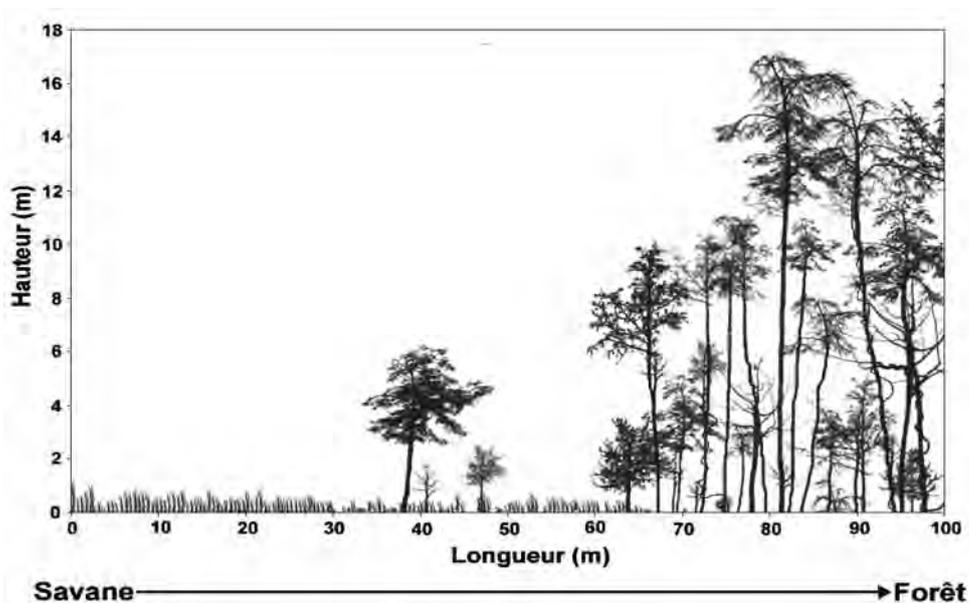


Figure 10-6. Profil vertical de la végétation au niveau de la ligne Ligne 2.

se composent principalement d'*Andropogon* sp., un genre qui contient plusieurs espèces natives.

Ligne 3 (Figure 10-7) – Les arbres de 10 m de hauteur ou plus présentent une couverture de 95,0 %, donc une canopée fermée. Certains de ces arbres, prenant racines au fond des crevasses du socle rocheux, atteignent une hauteur de 12 m. Parmi les essences forestières, il y a surtout *Albizia* spp. Les arbustes sont constitués par des *Pandanus* spp. (famille des Pandanaceae) et *Plagioscyphus* sp. (famille des Sapindaceae), des genres endémiques qui couvrent les 41,7 % du milieu. Le recouvrement du sous-bois atteint 33,3 %. Au contact, les arbustes

sont principalement composés par des plantes envahissantes (*Lantana camara*) et des lianes. Quant à la savane, les espèces graminéennes de 1 à 2 m de haut comme *Vetiveria* sp. prédominent et couvrent à 79,4 %. Sporadiquement, quelques pieds d'arbustes introduits de plus de 3 m de haut tels que *Ziziphus jujuba* et des plantes vasculaires non-endémiques comme *Tacca pinnatifida* (famille des Taccaceae) s'y trouvent aussi.

Ligne 4 (Figure 10-8) – La forêt se trouve sur une pente abrupte. La canopée est fermée à 95,0 % et les arbres à 14 à 16 m de hauteur, avec quelques émergents de 17 m de haut. Ces arbres constituent

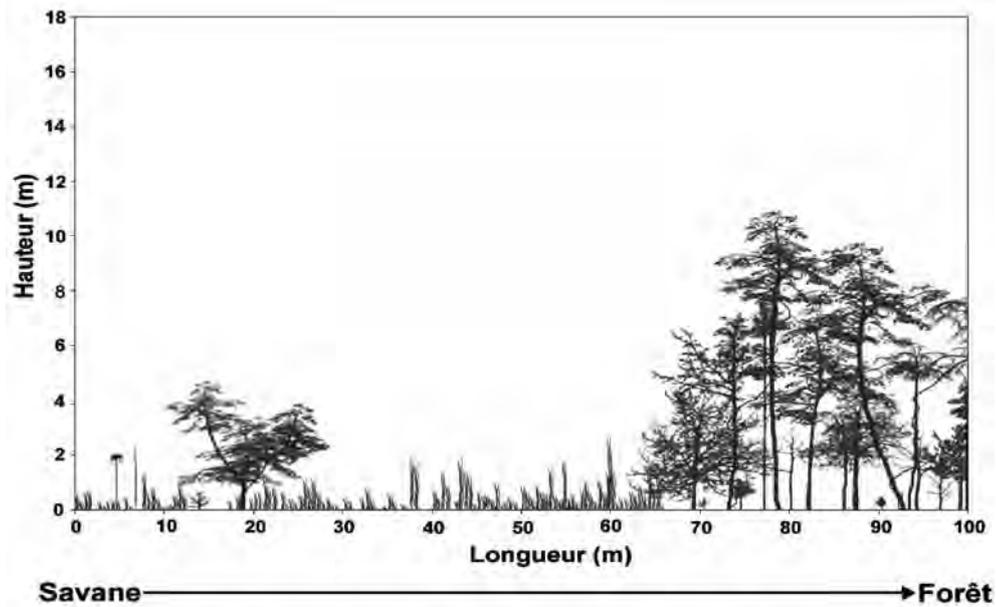


Figure 10-7. Profil vertical de la végétation au niveau de la ligne Ligne 3.

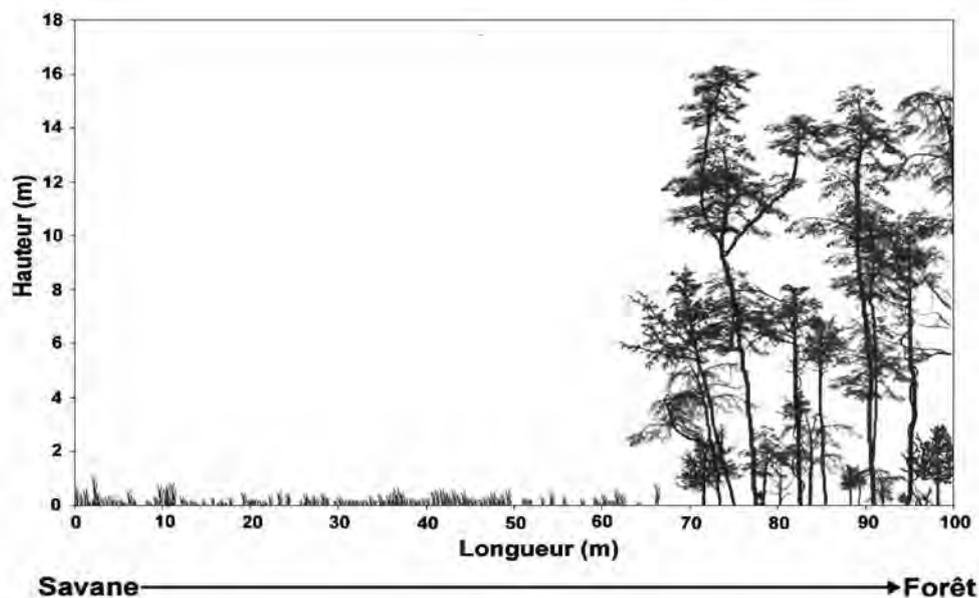


Figure 10-8. Profil vertical de la végétation au niveau de la ligne Ligne 4.

les 0,6 % de la formation. Les arbres sont dominés par *Diospyros* sp. (famille des Ebenaceae), *Plagioscyphus* sp. et *Ficus* spp. (famille des Moraceae). Les arbustes représentent 27,5 %, alors que le sous-bois est à 45,0 %. La litière du sol est relativement épaisse et sèche. Quant à la zone de transition, elle est formée à environ 20,0 % de recouvrement d'arbustes endémiques comme *Homalium* sp. (famille des Salicaceae). Au niveau de la savane, le tapis graminéen atteint le 1 m de hauteur et couvre à 78,1 %. Il est majoritairement composé par *Heteropogon* sp., un genre non-endémique.

Des plantes vasculaires introduites comme *Mucuna pruriens* (famille des Fabaceae) de moins de 2 m de haut s'y trouve par endroit.

Caractéristiques du sol

Les résultats d'analyse des échantillons du sol (Tableaux 10-5 & 10-6) ont révélé qu'au niveau de la zone étudiée il s'agit de sols argilo-limoneux avec une structure massive et au pH variable suivant l'endroit. Il est faiblement acide ou neutre dans la savane et varie entre un pH acide et basique dans la forêt. Basée sur la publication de Zuang (1982), la valeur

Tableau 10-5. Caractéristiques physiques des échantillons de sol collectés depuis les lignes de trous-pièges du site d'étude.

| Microhabitats | Ligne de trous-pièges | Sable (%) | Argile (%) | Limon (%) | Couleur |
|----------------------|-----------------------|-----------|------------|-----------|---------------|
| Savane | 1 | 8,2 | 62,7 | 28,1 | Marron clair |
| | 2 | 6,5 | 71,5 | 20,0 | Gris |
| | 3 | 3,8 | 71,2 | 23,8 | Marron |
| | 4 | 8,2 | 62,7 | 28,1 | Gris |
| Contact savane-forêt | 1 | 7,0 | 64,0 | 27,3 | Gris noirâtre |
| | 2 | 8,8 | 71,3 | 18,8 | Marron clair |
| | 3 | 6,3 | 73,0 | 19,5 | Marron |
| | 4 | 7,0 | 64,0 | 27,3 | Marron |
| Forêt | 1 | 4,3 | 73,5 | 20,1 | Gris |
| | 2 | 7,2 | 74,5 | 17,0 | Marron |
| | 3 | 5,1 | 76,8 | 17,1 | Gris noirâtre |
| | 4 | 4,3 | 73,5 | 20,1 | Gris |

Tableau 10-6. Caractéristiques chimiques des échantillons de sol collectés depuis les lignes de trous-pièges du site d'étude.

| Micro-habitats | Ligne de trous-pièges | pH | C % | N % | C/N | MO % | P ₂ O ₅ ‰ | K ₂ O me % | CaO me % | MgO me % | CECT me % |
|----------------------|-----------------------|-----|-----|------|------|------|---------------------------------|-----------------------|----------|----------|-----------|
| Savane | 1 | 6,7 | 4,0 | 0,19 | 21,1 | 6,9 | 0,10 | 0,07 | 0,08 | 0,05 | 12,7 |
| | 2 | 6,8 | 3,5 | 0,15 | 23,3 | 6,0 | 0,09 | 0,08 | 0,08 | 0,04 | 8,8 |
| | 3 | 6,7 | 3,8 | 0,19 | 19,7 | 6,5 | 0,10 | 0,09 | 0,09 | 0,04 | 12,8 |
| | 4 | 7,1 | 3,6 | 0,18 | 20,0 | 6,2 | 0,07 | 0,08 | 0,12 | 0,04 | 9,3 |
| Contact savane-forêt | 1 | 6,9 | 4,1 | 0,19 | 21,6 | 7,1 | 0,10 | 0,08 | 0,08 | 0,04 | 12,7 |
| | 2 | 6,8 | 3,7 | 0,15 | 24,3 | 6,3 | 0,09 | 0,08 | 0,08 | 0,04 | 8,7 |
| | 3 | 6,7 | 3,6 | 0,17 | 21,2 | 6,2 | 0,08 | 0,08 | 0,09 | 0,03 | 10,0 |
| | 4 | 7,3 | 3,9 | 0,17 | 22,9 | 6,7 | 0,07 | 0,08 | 0,12 | 0,03 | 9,3 |
| Forêt | 1 | 7,6 | 4,0 | 0,18 | 22,2 | 6,9 | 0,08 | 0,06 | 0,13 | 0,04 | 11,0 |
| | 2 | 6,4 | 3,6 | 0,16 | 22,5 | 6,2 | 0,08 | 0,07 | 0,07 | 0,04 | 9,8 |
| | 3 | 7,3 | 3,6 | 0,17 | 21,3 | 6,2 | 0,08 | 0,08 | 0,11 | 0,03 | 10,0 |
| | 4 | 7,4 | 4,1 | 0,17 | 24,1 | 7,1 | 0,09 | 0,06 | 0,13 | 0,04 | 11,4 |

du pH entre 6 et 7 permet une bonne assimilation des matières organiques par les plantes. Les teneurs en carbone et en azote permettent de mesurer les matières organiques des sols. Les valeurs moyennes dans les trois microhabitats suggèrent une faible décomposition de la matière organique du sol. Le rapport carbone/azote permet de juger le degré de transformation de la matière organique en éléments minéraux. Ainsi, une valeur de l'ordre de 22 est relativement faible et indique que la minéralisation est lente et que la matière organique brute s'accumule. Aucune différence notable n'a été constatée sur ce point entre les sols des trois microhabitats étudiés.

Discussion

Richesse spécifique

Sur les 30 espèces recensées (quatre amphibiens, 22 reptiles et quatre petits mammifères), cinq espèces viennent s'ajouter à la liste des 56 espèces de

l'ensemble de la faune herpétologique, connue de la forêt sèche de Beanka, répertoriée par Randriamoria (2011) et Raselimanana (2013), ce qui élève le nombre total d'espèces d'amphibiens et de reptiles de Beanka à 61. Ces espèces nouvellement recensées comportent une grenouille (*Aglyptodactylus securifer*), trois lézards (*Amphiglossus* aff. *ornaticeps*, *Trachylepis gravenhorstii* et *T.* aff. *dumasi*) et un serpent (*Thamnosophis mavotenda*). Pour les petits mammifères, la richesse spécifique est faible et composée d'espèces communes. Mais la présence de ces espèces communes conditionne le fonctionnement de la communauté terrestre de vertébrés présents dans le milieu. Ainsi, les tenrecs (*Setifer setosus* et *Tenrec ecaudatus*) et la musaraigne introduite (*Suncus etruscus*), connus comme espèces généralistes, sont en effet adaptées à une large gamme de types d'habitats et aux conditions environnementales variées qui y règnent. En outre, la disponibilité des proies, constituées

essentiellement d'invertébrés, permet la prolifération de ces petits mammifères insectivores.

Un large éventail d'invertébrés terrestres et fouisseurs a été recensé, dont plus des trois-quarts se composent d'insectes épigés et endogés (Tableau 10-2). Les Hyménoptères, dont la majorité est formée par la famille des Formicidae, caractérisent le milieu étudié. Aussi, les Araignées, les Coléoptères et les Orthoptères sont relativement bien représentés à travers les trois microhabitats. L'épaisse litière dans la forêt (Tableau 10-4) et la richesse en matière organique (Tableau 10-6) ainsi que le couvert herbacé graminéen de la savane favorisent ainsi l'installation et la prolifération de diverses espèces d'invertébrés.

Abondance relative des espèces

D'après les observations sur le terrain, l'abondance relative des espèces de vertébrés semble être fonction des ressources disponibles des différents microhabitats. Par ailleurs, les résultats se rapportant à la présence ou à l'absence des espèces à travers les différents microhabitats pourraient avoir un lien avec leur rythme d'activité biologique ainsi que leurs mœurs diurnes ou nocturnes. Tant les espèces fouisseuses que les espèces adoptant un mode de vie cryptique (crevasses inaccessibles, mimétisme), semblent être difficilement observées.

Des espèces de vertébrés recensées sont faiblement représentées, avec un ou deux individus seulement. Ces espèces rarement observées se composent pour la plupart de serpents terrestres, dont entre autres le genre *Lycodryas* ou *Thamnosophis*, lesquels sont des animaux prédateurs, mais aussi des lézards fouisseurs du genre *Madascincus*, donc difficiles à échantillonner. Ces espèces sont généralement soit très agiles, donc échappant facilement au regard dans une savane épaisse, soit à caractère cryptique et disparaissant rapidement dans leur refuge ou dans les interstices des rochers par exemple (Glaw *et al.*, 2009).

D'autres espèces se rencontrent en grand nombre et parfois fréquentent les trois types de microhabitats. Ce sont des lézards (*Trachylepis elegans* et *T. gravenhorstii*), la grenouille (*Mantella betsileo*) et la musaraigne introduite (*Suncus etruscus*). Elles sont présentes un peu partout dans les trois microhabitats étudiés. Outre *M. betsileo* ayant des toxines cutanées comme les autres espèces de *Mantella* (Daly *et al.*, 1996 ; Clark *et al.*, 2005), ces animaux constituent en général des espèces proies, la population relativement élevée au niveau de la communauté

pouvant jouer un rôle important dans le maintien de la relation prédateur-proie.

D'autres espèces sont bien représentées dans le site étudié, mais se limitant à un milieu spécifique et ne pouvant être observées que pendant un laps de temps relativement court. Tel est le cas de la grenouille *Aglyptodactylus securifer*. Un rassemblement massif autour d'un point d'eau a été observé le lendemain matin après une nuit orageuse. Un grand nombre d'individus mâles et femelles se trouvaient en pleine phase d'accouplement tout autour de ce point d'eau. En effet, l'écologie de cette espèce est typiquement celle des amphibiens adaptés à un environnement aride avec une variation saisonnière de l'humidité comme Glaw & Vences (2003) l'ont mentionné. La reproduction explosive (Glaw *et al.*, 1998) permet de profiter de la courte saison des pluies, car le développement des têtards a besoin d'un milieu humide. Le lendemain de cette reproduction en masse, aucun individu d'*A. securifer* n'a plus été rencontré, ce qui suppose qu'après le début de la saison des pluies, relativement courte et irrégulière, cette espèce de grenouille s'enfouit dans le sol meuble humide où elle passe la plus grande partie du temps ou à côté de sources éphémères pour accomplir une partie de son cycle reproductif (Glaw & Vences, 2003, 2007). L'abondance de telles espèces proies permettrait par exemple aux prédateurs d'être mieux représentés dans les écosystèmes naturels. Ces espèces proies elles-mêmes dépendent de la disponibilité d'espace pour vivre et se reproduire, et des ressources comme les insectes pour se nourrir.

Pour le cas de la faune des invertébrés, l'abondance et la structure des peuplements des arthropodes du sol à travers les microhabitats peuvent varier de façon importante en fonction des conditions climatiques, de la nature du sol et de la végétation (Bachelier, 1978). D'une part, les variations de l'abondance des espèces épigées s'expliqueraient par les différentes plantes qui composent les microhabitats du milieu et sur lesquelles ces arthropodes vivent. D'autre part, la nature physique et chimique du substrat sol, qui influencerait sur la répartition et le nombre d'espèces endogées présentes à travers la savane, la forêt et la zone écotone, pourrait avoir un lien avec la qualité et la quantité de matière organique de la litière végétale et du sol (Ponge, 2003).

Distribution spatiale des espèces

En général, le mode de vie, l'affinité écologique et le mode d'utilisation des substrats dépendent des

exigences de l'espèce et de sa capacité d'adaptation ou de tolérance face aux conditions écologiques.

Selon le mode de vie, d'une manière générale, le rythme d'activité biologique varie pratiquement d'une espèce à l'autre au niveau des communautés de vertébrés étudiés. La répartition spatiale des espèces d'amphibiens, de reptiles et de petits mammifères semble être liée à leur besoin physiologique et à leur exigence biologique (Scott *et al.*, 2006). La majorité des espèces de grenouilles et de petits mammifères répertoriées adoptent des mœurs nocturnes ou crépusculaires alors que la plupart des espèces de reptiles sont diurnes. En effet, dans les régions occidentales, en raison de l'aridité du climat, les grenouilles terrestres et diurnes sont rares. D'une part, la recherche d'humidité et de fraîcheur, pour des besoins physiologiques, et d'autre part une stratégie pour éviter les prédateurs diurnes (lézards, serpents), incitent les espèces de grenouilles de cette région chaude à n'être actifs que pendant la nuit (Glaw & Vences, 2003). Afin d'éviter la dessiccation de leur peau sous la chaleur et le soleil, certaines espèces de grenouilles creusent le sol meuble ou le sable à l'aide d'un tubercule métatarsien externe bien développé (Glaw & Vences, 2007 ; Raselimanana, 2008). A cet égard, l'espèce terrestre et nocturne *Scaphiophryne* aff. *calcarata* n'a été relevée qu'exclusivement sur le sol meuble, dans la savane. Quant aux petits mammifères non volants, les quatre espèces recensées sont toutes nocturnes et crépusculaires. La fuite des nombreux prédateurs diurnes potentiels (carnivores, rapaces, serpents) amène les espèces de petits mammifères à adopter des mœurs nocturnes (Soarimalala & Goodman, 2011).

Selon la nature des microhabitats, les espèces d'amphibiens, de reptiles et de petits mammifères recensés exploitent différemment la savane, la forêt et l'écotone. Autrement dit, la répartition des espèces de vertébrés varie d'un microhabitat à l'autre du milieu étudié. Le domaine forestier renferme l'espèce insectivore récemment décrite *Microgale grandidieri* (Olson *et al.*, 2009) qui semble profiter de la pullulation des proies (invertébrés hypogés) du sous-sol forestier qui sont remontées en surface après la pluie. Soarimalala & Goodman (2011) soulignent que les *Microgale* dépendent en grande partie de ces invertébrés du sol. En outre, les espèces de lézards exclusivement fouisseuses (*Madascincus intermedius*, *M. polleni* et *Amphiglossus* aff. *ornaticeps*) ont été uniquement recensées en forêt. Ces espèces ont besoin de fréquenter des

sols meubles ou sablonneux et surtout riches en matière organique, qui facilitent leur déplacement et leur fournissent les ressources alimentaires à travers les larves et les insectes qui y pullulent. Une adaptation morphologique à cette vie fouisseuse se traduit même chez ces espèces par l'élongation de leur corps, de forme cylindrique, et la réduction et le raccourcissement des membres. Une adaptation morphologique suivant le type d'habitat fréquenté est un fait bien illustré aussi chez les communautés de vertébrés terrestres (Wainwright & Reilly, 1994), y compris les lézards (Van Damme *et al.*, 2002). Il existe en effet des réactions des organismes face aux facteurs environnementaux (Bock, 1994). Ce phénomène écomorphologique influence en général la capacité de l'animal à exploiter les ressources et conditionne la performance écologique de l'animal (Wainwright, 1994). Le mot « performance » fait référence à la capacité à se déplacer d'un organisme pour accomplir des comportements et tâches spécifiques tels que la capture des proies, la fuite en présence des prédateurs, etc. (Wainwright, 1994). En effet, chez les lézards, l'exploitation des différents microhabitats est en partie liée à leur capacité locomotrice (Garland & Losos, 1994 ; Van Damme *et al.*, 2002 ; Vanhooydonck & Van Damme, 2003).

Le mode d'utilisation des divers microhabitats et la fréquentation des biotopes existants diffèrent entre les espèces terrestres et fouisseuses. Toutefois, il importe de rappeler que la forêt de Beanka se développe sur un substrat karstique et sur un sol extrêmement rocheux où les affleurements rocheux sont présents en de nombreux points. Certains sites sont plus exposés que d'autres, ce qui pourrait avoir une influence sur la fréquentation du milieu par les espèces. Les animaux courent un risque vis-à-vis des prédateurs dans les lieux les plus exposés. A titre d'illustration, même les lézards ubiquistes *Trachylepis elegans* et *T. gravenhorstii*, qui sont connus dans différents types d'habitats (Raselimanana & Rakotomalala, 2003), n'ont été relevés que dans les endroits couverts dans la savane et dans la zone de contact savane-forêt. La forte insolation ne permet pas à ces animaux de rester trop longtemps dans un milieu exposé (Shine *et al.*, 2002). Par ailleurs, la musaraigne *S. etruscus* est une espèce très tolérante vis-à-vis des variations des conditions écologiques du milieu et capable de profiter de l'abondance des insectes terrestres, comme les fourmis, qui lui servent de proies. D'ailleurs, il s'est avéré que ces hyménoptères terrestres, dont la richesse en espèce et l'abondance relative est notable dans le site étudié,

font partie des groupes d'organismes dominants (Fisher, 2003) dans l'écosystème naturel terrestre. La zone d'écotone présente un caractère de transition entre la savane et la forêt où se trouve un degré non négligeable de diversité spécifique et la plus grande richesse en espèces de vertébrés. Sauf *Mantella betsileo*, la majorité des espèces de grenouilles recensées lors de cette étude sont cantonnées aux abords des points d'eau temporaire qui longent la savane et la lisière forestière. La présence d'un milieu aqueux, même temporaire, est indispensable pour leur reproduction (Raselimanana, 2008). Dans cette zone de contact savane-forêt, la présence du caméléon nain *Brookesia brygooi*, qui est en principe une espèce forestière, est probablement liée à l'abondance des insectes terrestres de petite taille qui sont les proies des *Brookesia* (Raxworthy, 1991). Cette espèce est vraisemblablement plus tolérante aux conditions du milieu et son comportement cryptique lui permet de se confondre à son milieu et d'échapper facilement à ses prédateurs.

Caractéristiques des microhabitats

La complexité et la structure des microhabitats sont fonction des composantes abiotiques et biotiques du milieu (Michael *et al.*, 1993). La nature et le type d'interactions qui y existent jouent aussi un rôle important (Chave, 2005). La composition et la disponibilité des substrats qui constituent les microhabitats potentiels varient entre la savane, la forêt et la zone de transition. L'existence de points d'eau, de zones d'ombre (cavités et interstices) et la disponibilité de biotopes spécifiques (crevasses des rochers et des *tsingy*, bois morts et débris organiques), offrent de nombreuses ressources favorables au développement et à la croissance des individus des espèces de la communauté. Les fissures des blocs calcaires et les crevasses des plaques de *tsingy* représenteraient des sources d'humidité permettant à divers espèces (comme les grenouilles) d'y trouver refuge face à l'aridité du climat régnant dans le milieu.

Les propriétés physico-chimiques du sol telles que l'humidité, la température, la teneur en matières organiques, le pH et la porosité sont susceptibles de jouer un rôle dans le déterminisme de la faune du sol (Bachelier, 1978). La différence de nature du sol des trois types de microhabitats paraît être liée à la variation du recouvrement et de la structure du couvert végétal. Ceci entraîne une diversité des microhabitats disponibles avec une variation locale des conditions écologiques. En effet, le

gradient de la couverture végétale depuis la zone forestière jusqu'à la limite du contact savane-forêt influe sur la quantité de rayons lumineux parvenant au niveau du sol et sur la température et l'humidité du milieu. Par ailleurs, l'épaisseur de la litière au niveau du sol forestier dépend directement de cette couverture végétale. Ainsi, le taux relativement élevé de couverture herbacée de la savane, lié à la saturation en argile qui est un composant fertilisant du sol, et la litière épaisse avec les bois et feuilles mortes en forêt pourraient constituer un refuge favorable pour éviter les prédateurs pour les espèces fouisseuses de reptiles de petite taille et ainsi que pour les petits mammifères comme les musaraignes. Il est utile de rappeler ici que la savane du site étudié est sillonnée par une rivière temporaire qui est rapidement inondée durant les jours de pluie et s'assèche ensuite rapidement. La présence de ce marigot, en plus de la faible teneur en sable et en limon qui sont des composants perméables, au niveau de ce milieu herbacé permettrait le maintien d'une humidité du sol, qui assure des teneurs en eau et en matière organique, favorables pour les arthropodes pour éviter la dessiccation et assurer le développement de leurs larves (Pesson, 1958). Ces paramètres écologiques peuvent intervenir aussi sur la distribution et l'abondance des communautés de la faune d'invertébrés épigés et hypogés (Tingle *et al.*, 2003).

Rôle du contact savane-forêt

L'importance écologique de la limite savane-forêt est soulignée par ses conditions environnementales particulières en s'intercalant entre deux formations végétales différentes (la forêt et la savane). La structure combinée des peuplements végétaux, issus de la forêt et de la savane confère à la zone écotone son caractère écologique local (microclimat) particulier et relativement hétérogène. En effet, de nombreuses lianes qui s'enchevêtrent et s'accrochent aux troncs et aux branches des arbres et arbustes de moins de 10 m de haut caractérisent la lisière savane-forêt. Ce caractère transitionnel pourrait être spécifique tant au niveau des biotopes ou des substrats qu'au niveau de la nature et de la structure de la végétation qui y est associée. En effet, les ressources qui y sont disponibles sont indispensables pour satisfaire les besoins de chaque espèce, aussi bien de vertébrés que d'invertébrés, en termes d'abri, de ressources alimentaires et de reproduction. Par conséquent, ce domaine transitionnel peut héberger des espèces variées. La diversité de la faune du sol

dans la communauté caractérise aussi l'importance écologique de ces zones terrestres de transition, notamment au niveau des réseaux trophiques.

Conclusion

La mosaïque de microhabitats renferme une richesse et une diversité non négligeable d'espèces de vertébrés et d'invertébrés. La présente étude a permis de fournir des données supplémentaires sur la faune de la forêt de Beanka et de recenser 30 espèces de vertébrés terrestres dont quatre amphibiens, 22 reptiles et quatre petits mammifères. A part un gecko et une musaraigne, toutes les espèces sont endémiques de Madagascar. Elle a permis, en outre, de recenser cinq autres espèces dont un amphibien et quatre reptiles qui n'avaient pas encore été répertoriées lors des inventaires antérieurs, ce qui élève à 61 espèces le recensement de l'herpétofaune connue dans la forêt sèche de Beanka. Par ailleurs, ce bloc de forêt reposant sur des formations calcaires karstiques renferme une richesse notable en faune d'invertébrés terrestres et fouisseurs (six classes regroupant 21 ordres).

L'analyse des sols et l'étude de la végétation a permis de comprendre les conditions écologiques caractérisant les différents microhabitats existants dont la savane, la forêt et l'écotone savane-forêt. Le présent travail a également apporté quelques informations sur la distribution spatiale des vertébrés suivant un gradient environnemental plus ou moins défini impliquant notamment la structure de la composition spécifique des peuplements végétaux de ces microhabitats. La répartition spatiale des espèces d'amphibiens, de reptiles et de petits mammifères semble être liée à leurs besoins physiologiques et à leurs exigences biologiques ainsi qu'à leur capacité d'adaptation. La variation constatée au niveau de la composition spécifique dans chaque type de microhabitat et la fluctuation de l'abondance relative des espèces qui fréquentent plus d'un type de milieu témoignent entre autres de la disponibilité des ressources et des biotopes potentiels utilisés comme abris, pour la recherche de nourriture et des zones de reproduction.

Ces résultats expliquent encore l'importance de la forêt de Beanka dans le maintien de la diversité de la faune aussi bien de vertébrés que d'invertébrés. Néanmoins, les travaux de recherches devraient être élargis à d'autres types de contact savane-forêt et à différentes échelles. Ces investigations permettraient de mieux comprendre les interactions et les échanges entre les communautés de vertébrés

terrestres des différents microhabitats au sein de l'ensemble de l'écosystème. Une telle connaissance permettrait aussi de mieux comprendre les besoins en matière de gestion et de conservation dans des zones où les écosystèmes sont constitués par des mosaïques de microhabitats contigus. Par ailleurs, il est important de bien élucider les rôles biologiques des écotones et des milieux qui ne semblent pas jouer une fonction apparente, mais qui peuvent intervenir potentiellement en tant que zone de transit pour le passage d'un type d'habitat à un autre.

Remerciements

Je remercie vivement l'Association Vahatra et la Vontobel Foundation pour leur soutien logistique et financier. Je suis reconnaissant envers Achille Raselimanana pour son encadrement précieux pendant la réalisation de cette recherche et à Steve Goodman pour m'avoir prodigué conseils et recommandations dans l'amélioration de ce manuscrit. Je suis particulièrement redevable envers Laurent Gautier et Louis Nusbaumer pour leur aide exceptionnelle sur le plan botanique sur le terrain. Je remercie également toute l'aimable équipe du groupe California Academy of Sciences (CAS), Tsimbazaza, grâce à qui j'ai pu bénéficier de l'infrastructure de leur laboratoire pour l'identification des spécimens d'invertébrés. Je suis aussi reconnaissant à l'Association Biodiversity Conservation of Madagascar (BCM) et à toute l'équipe du site de Beanka qui ont bien voulu apporter toute leur aide pour le bon déroulement des travaux de terrain. Sincères remerciements à Henri-Pierre Aberlenc, Brian Fisher et Laurent Gautier pour leurs commentaires et critiques constructifs sur le manuscrit.

Références bibliographiques

- Abraham, J. P., Banja, R., Randrianasolo, M., Ganzhorn, J. U., Jeannoda, V. & Leigh Jr., E. G. 1996.** Tree diversity on small plots in Madagascar: A preliminary review. *Revue d'Ecologie (Terre et Vie)*, 51: 93-116.
- Aubréville, A. 1962.** Savanisation tropicale et glaciation quaternaire. *Adansonia*, 4 (1): 16-84.
- Aubréville, A. 1966.** Les lisières savanes-forêts dans les régions tropicales. *Adansonia*, 6 (2): 175-187.
- Avenard, J.-M. 1969.** Réflexions sur l'état de la recherche concernant les problèmes posés par les contacts forêt-savane. Essai de mise au point et de bibliographie. ORSTOM, Paris. *Séries Initiations et Documentations techniques*, 14: 1-154.

- Avenard, J.-M. 1973.** *Le thème « contact forêt-savane en Côte d'Ivoire »: Motivations, bilan et perspectives.* ORSTOM, Centre d'Adiopodoumé.
- Bachelier, G. 1978.** *La faune des sols: Son écologie et son action.* ORSTOM. Paris.
- Besuchet, C., Burkhardt, D. H. & Löbl, I. 1987.** The 'Winkler/Moczarski'lector as an efficient extractor for fungus and litter Coleoptera. *Coleopterists' Bulletin*, 41: 392-394.
- Binggeli, P. 2003.** *Lantana camara.* In *The natural history of Madagascar*, eds. S. M. Goodman & J. P. Benstead, pp. 415-417. The University of Chicago Press, Chicago.
- Binggeli, P., Hall, J. B. & Healey, J. R. 1998.** An overview of invasive woody plants in the tropics. *School of Agricultural and Forest Sciences Publication*, 13. University of Wales, Bangor.
- Bock, W. J. 1994.** Concepts and methods in ecomorphology. *Journal of Bioscience*, 19 (4): 403-413.
- Borror, D. J. & White, R. E. 1970.** *A field guide to insects: America north of Mexico.* Houghton Mifflin, Boston.
- Borror, D. J., Triplehorn, C. A. & Johnson, N. F. 1989.** *An introduction to the study of insects.* 6th edition. Saunders College Publishing, Philadelphia.
- Chave, J. 2000.** Dynamique spatio-temporelle de la forêt tropicale. *Annales de Physiques*, 26: 1-189.
- Chave, J. 2005.** Ecologie des communautés en forêt tropicale. Mémoire pour le Diplôme d'Habilitation à Diriger des Recherches. Université Paul Sabatier, Toulouse.
- Clark, V. C., Raxworthy, C. J., Rakotomalala, V., Sierwald, P. & Fisher, B. L. 2005.** Convergent evolution of chemical defense in poison frogs and arthropod prey between Madagascar and the Neotropics. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 102: 11617-11622.
- Cole, M. M. 1959.** The distribution and origin of the Savanna vegetation with particular reference to the 'Campos Cerrados' of Brazil, Rio de Janeiro. *Congrès international de Géographie*, 18 (1): 339-345.
- Colwell, R. K. & Coddington, J. A. 1994.** Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical Transactions of the Royal Society*, series B, 345: 101-118.
- Daly, J. W., Andriamaharo, N. R., Andriantsiferana, M. & Myers, C. W. 1996.** Madagascan poison frogs (*Mantella*) and their skin alkaloids. *American Museum Novitates*, 3177: 1-34.
- Dytham, C. 2011.** *Choosing and using statistics. A biologist's guide.* 3rd edition. Blackwell Publishing, Malden.
- Els, L. M. & Kerley, G. I. H. 1996.** Biotic and abiotic correlates of small mammal community in the Groendal Wilderness Area, Eastern Cape, South Africa. *Koedoe*, 39 (2): 127-130.
- 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 Réserve Spéciale d'Anjanaharibe-Sud, Madagascar: With reference to elevational variation*, ed. S. M. Goodman. *Fieldiana Zoology*, new series, 90: 39-67.
- Fisher, B. L. 2003.** Les fourmis. Dans *Paysages naturels et biodiversité de Madagascar*, ed. S. M. Goodman, pp. 249-263. Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.
- Fisher, B. L. & Penny, N. D. 2003.** Les arthropodes. Dans *Paysages naturels et biodiversité de Madagascar*, ed. S. M. Goodman, pp. 183-212. Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.
- Garland Jr., T. & Losos, J. B. 1994.** Ecological morphology of locomotor performance in squamate reptiles. In *Ecological morphology: Integrative organismal biology*, eds. P. C. Wainwright & S. M. Reilly, pp. 240-302. The University of Chicago Press, Chicago.
- Gautier, L. 1989.** Contact forêt-savane en Côte d'Ivoire centrale : Evolution de la surface forestière de la réserve de Lamto (sud du V-Baoulé). *Bulletin de la Société de Botanique de France*, 136: 85-92.
- Gautier, L. 1993.** *Contact forêt-savane en Côte d'Ivoire centrale: Rôle de Chromolaena odorata (L) R. King et H. Robinson dans la dynamique de la végétation.* Thèse de Doctorat, Université de Genève, Genève.
- Gautier, L. & Goodman, S. M. 2008.** Introduction à la flore. Dans *Paysages naturels et biodiversité de Madagascar*, ed. S. M. Goodman, pp. 103-139. Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.
- Gautier, L., Chatelain, C. & Spichiger, R. 1994.** Presentation of a relevé 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.
- Glaw, F. & Vences, M. 2003.** Introduction to amphibians. In *The natural history of Madagascar*, eds. S. M. Goodman & J. P. Benstead, pp. 883-933. The University of Chicago Press, Chicago.
- Glaw, F. & Vences, M. 2007.** *A field guide to the amphibians and reptiles of Madagascar.* 3rd edition. Vences & Glaw Verlag GbR, Cologne.
- Glaw, F., Vences, M. & Böhme, W. 1998.** Systematic revision of the genus *Aglyptodactylus* Boulenger, 1919 (Amphibia: Ranidae), and analysis of its phylogenetic relationships to other Madagascan ranid genera (*Tomopterna*, *Boophis*, *Mantidactylus*, and *Mantella*). *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 36: 17-37.
- Glaw, F., Nagy, Z. T., Köhler, J., Franzen, M. & Vences, M. 2009.** Phylogenetic relationships of a new species of pseudoxyrhophiine snake (Reptilia: Lamprophiidae: *Thamnosophis*) suggest a biogeographical link between western and northern Madagascar. *Organisms Diversity & Evolution*, 9 (1): 13-22.
- Goodman, S. M. & Raselimanana, A. P. 2008.** Exploration et connaissance biologique des différents sites inventoriés. Dans *Les forêts sèches de Madagascar*, eds. S. M. Goodman & L. Wilmé. *Malagasy Nature*, 1: 33-45.

- Guillaumet, J.-L. 1967.** Recherches sur la végétation et la flore de la région du Bas-Cavally (Côte d'Ivoire). *Mémoire ORSTOM*, 20: 1-249.
- Harper, G. J., Steinger, M. K., Tucker, C. J., Juhn D. & Hawkins F. 2007.** Fifty years of deforestation and forest fragmentation in Madagascar. *Environmental Conservation*, 34 (4): 1-9.
- Hervé, D., Andrianarivo, A., Randrianarison, A., Ratovonirina, G., Rakotoarimanana, V. & Razanaka, S. 2010.** Dynamiques spatio-temporelles des savanes incluses en forêt (Madagascar). *Revue Télédétection*, 9 (3,4): 182-194.
- Hills, T. 1965.** Les limites savanes-forêts tropicales. Colloque du Venezuela. *Nature et ressources*, 1 (4): 5-10.
- Jacquin, A. 2010.** Dynamique de la végétation des savanes en lien avec l'usage des feux à Madagascar: Analyse par série temporelle d'images de télédétection. Thèse de Doctorat, Université de Toulouse, Toulouse.
- Keay, R. W. J. 1959.** Derived savannah. Derived from what? *Bulletin IFAN, série A*, 21: 427-438.
- Koechlin, J. 1959.** *Dynamique des formations végétales en A.E.F.* Note pour le Service des Affaires Economiques et du Plan (République du Congo).
- Lehtinen, R. M., Ramanamanjato, J.-B. & Raveloarison, J. G. 2003.** Edge effects and extinction proneness in a herpetofauna from Madagascar. *Biodiversity and Conservation*, 12 (7): 1357-1370.
- McGeoch, M. A. 1998.** The selection, testing and application of terrestrial insects as bioindicators. *Biological Review*, 73: 181-201.
- Michael, J. S., Davis, F., Scuti, B., Noss, R., Butterfield, B., Groves, C., Anderson, H., Caicco, S., D'érchia, F., Edwards Jr., T. C., William, J. & Wright, R. G. 1993.** Gap analysis: A geographic approach to protection of biological diversity. *Wildlife Monographs*, 123: 1-41.
- Moat, J. & Smith, P. 2007.** *Atlas of the vegetation of Madagascar*. Royal Botanic Gardens, Kew.
- Nagy, Z. T., Glaw, F. & Vences, M. 2010.** Systematics of the snake genera *Stenophis* and *Lycodryas* from Madagascar and the Comoros. *Zoologica Scripta*, 39: 426-435.
- Olson, L. E., Rakotomalala, Z., Hildebrandt, K. B. P., Lanier, H. C., Raxworthy, C. J. & Goodman, S. M. 2009.** Phylogeography of *Microgale brevicaudata* (Tenrecidae) and description of a new species from western Madagascar. *Journal of Mammalogy*, 90 (5): 1095-1110.
- Pareliussen, I. 2004.** Natural and experimental tree establishment in a fragmented forest, Ambohitantely Forest Reserve, Madagascar. Doctorat Thesis, Norwegian University of Science and Technology, Norway.
- Picker, M., Griffiths, C. & Weaving, A. 2004.** *Field guide to insects of South Africa*. Struik Publishers, Cape Town.
- Pesson, P. 1958.** *Le monde des Insectes*. Horizons de France, Paris.
- Ponge, J. F. 2003.** Humus forms in terrestrial ecosystems: A framework to biodiversity. *Soil Biology and Biochemistry*, 35: 935-945.
- Rakotondravony, D. & Goodman, S. M. 2000.** Les effets de la fragmentation forestière et de l'isolement sur les communautés des mammifères (Lipotyphla) dans le haut plateau central de Madagascar. Dans Monographie de la forêt d'Ambohitantely, eds. S. M. Goodman & J. Ratsirarson. *Recherches pour le Développement, Série Sciences Biologiques*, 16: 57-69.
- Ramanamanjato, J.-B. 2007.** Reptile and amphibian communities along the humidity gradient and fragmentation effects in the littoral forests of southeastern Madagascar. Dans *Biodiversity, ecology and conservation of the littoral ecosystems of the south-eastern Madagascar, Tolagnaro (Fort Dauphin)*, eds. J. U. Ganzhorn, S. M. Goodman & M. Vincelette, pp. 167-179. SI/MAB Series 11, Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Randriamoria, T. M. 2011.** Un premier aperçu de la diversité herpétofaunique d'un bloc forestier isolé, la forêt sèche de Beanka, dans la partie Ouest de Madagascar. *Malagasy Nature*, 5: 75-88.
- Raselimanana, A. P. 2008.** Herpétofaune des forêts sèches malgaches. Dans Les forêts sèches de Madagascar, eds. S. M. Goodman & L. Wilmé. *Malagasy Nature*, 1: 46-75.
- Raselimanana, A. P. 2013.** Faune herpétologique de la forêt de Beanka, Région Melaky : richesse biologique, intérêt biogéographie et importance dans la conservation de la biodiversité malgache. *Malagasy Nature*, 7: 209-224.
- Raselimanana, A. P. & Rakotomalala, D. 2003.** Scincidae, skinks. In *The natural history of Madagascar*, eds. S. M. Goodman & J. P. Benstead, pp. 986-993. The University of Chicago Press, Chicago.
- Raxworthy, C. J. 1991.** Field observations on some dwarf chameleons (*Brookesia* spp.) from rainforest areas of Madagascar, with the description of a new species. *Journal of Zoology*, 224: 11-25.
- Richard, J. 1971.** *Quelques réflexions sur le thème forêt-savane*. ORSTOM, Centre de Petit-Bassam.
- Scott, D. M., Brown, D., Mahood, S., Denton, B., Silburn, A. & Rakotondraparany, F. 2006.** The impacts of forest clearance on lizard, small mammal and bird communities in the arid spiny forest, southern Madagascar. *Biological Conservation*, 127: 72-87.
- Shannon, C. E. & Weaver, W. 1949.** *The mathematical theory of communication*. The University of Illinois Press, Urbana.
- Shine, R., Barrott, E. G. & Elphik, M. J. 2002.** Some like it hot: Effects of forest clearing on nest temperatures of montane reptiles. *Ecology*, 83 (10): 2808-2815.
- Soarimalala, V. 2008.** Les petits mammifères non-volants des forêts sèches malgaches. Dans Les forêts sèches de Madagascar, eds. S. M. Goodman & L. Wilmé. *Malagasy Nature*, 1: 106-134.

- Soarimalala, V. & Goodman, S. M. 2011.** *Les petits mammifères de Madagascar*. Association Vahatra, Antananarivo.
- Soarimalala, V. & Raheirilalao, M. J. 2008.** Pressions et menaces dans la région forestière sèche malgache. Dans *Les forêts sèches de Madagascar*, eds. S. M. Goodman & L. Wilmé. *Malagasy Nature*, 1: 151-157.
- Spichiger, R. 1975.** Contribution à l'étude des flores sèche et humide sur les lisières des formations forestières humides semi-décidues du V-Baoulé et de son extension nord-ouest (Côte d'Ivoire central). Thèse de Doctorat, Ecole Normale Supérieure, Paris.
- Sussman, R. W. & Rakotozafy, A. 1994.** Plant diversity and structural analysis of a tropical dry forest in southwestern Madagascar. *Biotropica*, 26: 241-254.
- Tingle, C. C. D., McWilliams, A. N., Rafanomezana, S., Rakotondravelo, M. L. & Rakotondrasoa, H. 2003.** The fauna of savanna grasslands in the locust outbreak area in southwestern Madagascar. In *The natural history of Madagascar*, eds. S. M. Goodman & J. P. Benstead, pp. 520-528. The University of Chicago Press, Chicago.
- Vanhooydonck, B & Van Damme, R. 2003.** Relationships between locomotor performance, microhabitat use and antipredator behaviour in lacertid lizards. *Functional Ecology*, 17: 160-169.
- Van Damme, R., Vanhooydonck, B., Aerts, P. & De Vree, F. 2002.** Evolution of lizard locomotion: Context and constraints. In *Vertebrate biomechanics and evolution*, eds. V. L. Bels, J.-P. Gasc & A. Casinos, pp. 267-282. BIOS Scientific Publishers, Oxford.
- Veress, M., Lóczy, D., Zentai, Z., Tóth, G. & Schläffer, R. 2008.** The origin of the Bemaraha tsingy (Madagascar). *International Journal of Speleology*, 37(2): 131-142.
- Wainwright, P. C. 1994.** Functional morphology as a tool in ecological research. In *Ecological morphology: Integrative organismal biology*, eds. P. C. Wainwright & S. M. Reilly, pp. 42-59. The University of Chicago Press, Chicago.
- Wainwright, P. C. & Reilly, S. M. 1994.** *Ecological morphology: Integrative organismal biology*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Wells, N. A. 2008.** Quelques hypothèses sur l'histoire des paléo-environnements de Madagascar au Mésozoïque et au Cénozoïque. Dans *Paysages naturels et biodiversité de Madagascar*, ed. S. M. Goodman, pp. 23-56. Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.
- Whittaker, R. H. 1972.** Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*, 21: 213-251.
- Zuang, H., 1982.** *La fertilisation des cultures légumières*. Centre Technique Interprofessionnel des Fruits et Légumes, Paris.



Lycodyras pseudogranuliceps - © Vahatra



Zonosaurus laticaudatus - © Vahatra



Brookesia brygooi - © Vahatra



Mantella betsileo - © Vahatra



Uroplatus aff. *ebenau*i - © Vahatra