

Chapitre 11. Faune herpétologique de la forêt de Beanka, Région Melaky : richesse biologique, intérêt biogéographique et importance dans la conservation de la biodiversité malgache

Achille P. Raselimanana

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

Résumé

La forêt sèche caducifoliée de Beanka, associée à des substrats karstiques fortement érodés constitue un bloc forestier de 17 133 ha et entourée d'une vaste zone ouverte avec des formations herbeuses, mais plus ou moins en continuité avec le Tsingy du Bemaraha. Elle est située dans la région ouest malgache à 80 km environ à l'est de Maintirano. Ce bloc forestier a fait l'objet d'investigations herpétologiques en 2009 et en 2011. La compilation des données obtenues a permis d'évaluer l'importance de ce site en matière de conservation de la biodiversité : 62 espèces dont 16 amphibiens et 46 reptiles y ont été répertoriées. Parmi ces espèces figurent des formes nouvelles pour la science. Par ailleurs, Beanka représente une nouvelle zone d'occurrence, donc une extension de distribution et un nouveau lieu de refuge connu pour des espèces à aire de répartition restreinte à cette partie occidentale de l'île. En plus, huit espèces menacées y ont été recensées dont trois Quasi menacées (*Boophis occidentalis*, *Lygodactylus klemmeri* et *Thamnosophis mavotenda*), deux Vulnérables (*Lycodryas citrinus* et *Thamnosophis stumpffi*) et trois En Danger, (*Plethodontohyla fonetana*, *Boophis tampoka* et *Furcifer nicosiai*). L'analyse de l'affinité biogéographique de l'herpétofaune de Beanka par rapport aux autres sites ayant les mêmes caractéristiques écologiques fait ressortir l'importance de l'aspect écologique, de la distance et de la biologie dans le mode de peuplement de l'herpétofaune malgache.

Mots clés : herpétofaune, conservation, biogéographie, peuplement, Beanka, Madagascar

Abstract

During the rainy seasons of 2009 and 2011, biological inventories were carried out in the dry deciduous forest of Beanka, resting on limestone, to assess the importance of its reptile and amphibian communities. Further, these inventories provided the needed information to investigate the associated biogeographical affinities of the local fauna with other regional forest blocks having the same ecological conditions; the analysis included five other dry deciduous forests associated with limestone formations. With a total of 62 herpetofaunal species, including 16 amphibians and 46 reptiles, Beanka ranks second in the central west after Bemaraha (92 species) with regards to its herpetofaunal diversity. These two forest blocks are isolated from one another by a distance of about 40 km. Beanka is home to eight threatened species, including three Near Threatened (NT) species: *Boophis occidentalis*, *Lygodactylus klemmeri*, and *Thamnosophis mavotenda*; two Vulnerable (VU) species: *Lycodryas citrinus* and *Thamnosophis stumpffi*; and three Endangered (EN) species: *Plethodontohyla fonetana*, *Boophis tampoka*, and *Furcifer nicosiai*. Furthermore, several specimens representing taxa new to science were documented in the Beanka Forest, and several species known only from one or two localities (*Lygodactylus klemmeri*, *Gephyromantis atsingy*, and *Plethodontohyla fonetana*) were recorded. The occurrence of *Thamnosophis stumpffi* at this site extends its distribution range more than 550 km to the south.

These different aspects underline the importance of the Beanka Forest for long-term biodiversity conservation, in this case the herpetofauna. Biogeographical analysis examining the faunistic affinities between Beanka with other five similar sites revealed that the ecological features (type and habitat characteristics), the distance separating the sites, and the biology of species play an important role in shaping the distributional pattern and dispersion of specialist species. Even though the Beanka Forest block is relatively small (17,133 ha) and only partially

explored, it contains important levels of species diversity, including taxa with restricted distributional ranges. This aspect indicates probable high levels of habitat heterogeneity within the Beanka Forest with regard to the substrate and the corresponding vegetation, which in turn is associated with a diverse herpetological fauna.

Key words: herpetofauna, conservation, biogeography, dispersal, Beanka, Madagascar

Introduction

Les amphibiens et les reptiles sont parmi les groupes de vertébrés qui exploitent les différents types d'habitats et de biotopes existant dans un écosystème donné. Si certaines espèces vivent sous l'humus, sous le sable, ou encore dans la matière organique comme la litière et les bois morts en décomposition, d'autres utilisent plutôt des substrats compacts qui sont inertes (sol, rocher, milieu aquatique etc.) ou vivants (plantes). Les niches écologiques sont ainsi diversifiées et bon nombre d'espèces présentent une spécificité écologique remarquable, caractérisée par une fidélité quasi-totale à un type d'habitat ou de microhabitat ou même au niveau des perchoirs (Rabearivony *et al.*, 2007). Ces caractères assez particuliers rendent ainsi ce groupe de vertébrés plus sensibles et vulnérables aux changements du milieu, entre autres la fragmentation (Ramanamanjato, 2000 ; Vallan, 2000, 2002 ; Jenkins *et al.*, 2003 ; Vallan *et al.*, 2004). Par conséquent, les amphibiens et les reptiles peuvent être considérés comme un élément de choix pour l'étude et la compréhension de la dynamique des écosystèmes dans son ensemble.

A travers une analyse globale de la distribution géographique et de la composition de la communauté herpétofaunique fréquentant le même type d'écosystème, comme les forêts se développant sur des formations karstiques, il est possible d'envisager quels arguments seraient les plus tangibles pour expliquer le mode de peuplement animal et l'évolution du paysage écologique dans une aire géographique donnée. Par ailleurs, la sensibilité ou la tolérance vis-à-vis d'un changement du milieu naturel varie beaucoup d'une espèce à l'autre et cela a des conséquences sur la structure et la composition de la communauté. Il s'avère que les espèces spécialistes sont plus vulnérables que les généralistes. Néanmoins, il est possible d'identifier et d'évaluer la répercussion du changement écologique sur la communauté animale. Cette dynamique écologique et biologique aura sans nul doute une implication

importante dans la conception de la stratégie de conservation des communautés biologiques des blocs forestiers isolés. Sur le plan biogéographique, l'analyse comparative des compositions spécifiques des communautés herpétologiques entre elles constitue une autre voie pour définir quel facteur, entre les aspects et le paysage écologique ou la distance géographique, joue le rôle prépondérant dans le façonnement du patron de distribution de l'herpétofaune.

Madagascar, avec une longueur de plus de 1 500 km, étirée dans un axe nord-sud, présente un gradient écologique bien défini en termes de climat (Donque, 1972 ; Cornet, 1974 ; Battistini, 1996), de végétation (Moat & Smith, 2007) et plus ou moins au niveau du substrat (Bésairie, 1972). Toutefois, il existe des formations calcaires d'origine sédimentaire, datant du Jurassique, existant depuis l'extrême Sud jusqu'à l'extrême Nord de Madagascar (Bésairie, 1972). Ces formations calcaires ont subi différentes altérations sous l'effet de l'érosion ou de l'insolation, conduisant à l'apparition de différentes structures comme les plateaux calcaires, les canyons et les formations karstiques à arêtes tranchantes. Cette structure au relief varié souvent complexe crée de nouveaux habitats avec des microclimats et des conditions écologiques diverses, pouvant être à l'origine d'une radiation adaptative pour certains groupes d'animaux (Rakotondravony & Goodman, 2011). L'existence de tels gradients écologiques au niveau local a une influence non négligeable sur la répartition spatiale des espèces au sein d'un site. La distribution des espèces herpétofauniques dans le Parc National du Bemaraha en est un exemple typique. En effet, la discontinuité de la répartition spatiale des espèces dans un bloc forestier est directement liée à l'hétérogénéité du milieu et à la spécificité écologique de chaque espèce (Raselimanana, 2008). Les résultats des différentes investigations biologiques menées dans plusieurs endroits au niveau du même site en témoignent.

Les changements des paysages écologiques d'origine naturelle et ceux induits par les hommes sont de faits bien illustrés à Madagascar. Ils se manifestent différemment, mais le mieux documenté est la fragmentation forestière dont les effets sur la diversité faunique ne sont plus à démontrer. Il s'agit entre autres des impacts de la fragmentation forestière ou de la perturbation des habitats sur les amphibiens (Vallan, 2000, 2002 ; Vallan *et al.*, 2004), sur les reptiles (Jenkins *et al.*, 2003 ; D'Cruze *et al.*, 2009 ; Lowin, 2012) et sur les mammifères (Goodman &

Rakotondravony, 2000). La conséquence immédiate de la fragmentation est évidemment la discontinuité de la répartition spatiale des espèces, conduisant à l'apparition des populations isolées. Suivant la taille et le degré de tolérance de ces populations (Irwin *et al.*, 2010), elles peuvent être viables ou s'éteindre au fil des années. Les études et les analyses de la situation des communautés biologiques au sein de blocs isolés au milieu de l'ensemble du paysage écologique de la même origine peuvent apporter ainsi une meilleure compréhension du rôle que peut jouer un bloc dans la conservation de la biodiversité, à travers des analyses comparatives avec les communautés biologiques des autres blocs qui se trouvent de part et d'autre.

Au cours de ces deux dernières décades, les connaissances sur la biodiversité et en particulier sur l'herpétofaune des forêts associées à des formations calcaires se sont améliorées, grâce aux inventaires biologiques qui y ont été réalisés. Parmi ces sites, les mieux connus en ce qui concerne leur herpétofaune sont le Tsingy du Bemaraha (Emanueli & Jesu, 1995 ; Raselimanana *et al.*, 2000 ; Raselimanana 2008 ; Bora *et al.*, 2009 ; Glaw *et al.*, 2009a ; Crottini *et al.*, 2011 ; Gardner *et al.*, 2011), la Réserve Spéciale de Namoroka (Raselimanana, 2008), Nosy Hara (Metcalfe *et al.*, 2007 ; Köhler *et al.*, 2010), Beanka (Raselimanana, 2008 ; Randriamoria, 2011 ; Randriandimbimahazo, 2013), la Réserve Naturelle Intégrale de l'Ankarana et la Montagne des Français (D'Cruze *et al.*, 2007 ; Raselimanana, 2008 ; Köhler *et al.*, 2010 ; Crottini *et al.*, 2012). Ces différents sites, malgré une similarité au niveau du substrat, présentent cependant une certaine différence ou une variation quant à la végétation (Moat & Smith, 2007). Le facteur climatique joue certainement un rôle déterminant dans cette structuration, car des variations dans la direction nord-sud et est-ouest existent quant au climat général de Madagascar, avec les régions Nord et Est beaucoup plus humides (Donque, 1972).

Méthodes

Les formations calcaires constituant le substrat principal sur laquelle les forêts sèches ont pu persister, elles ont été choisies pour la présente analyse. Ces sites se répartissent depuis l'extrême Nord jusqu'à l'extrême Sud de Madagascar. Toutefois, pour mieux cadrer l'analyse et pour bien cerner les problématiques, nous allons seulement tenir compte des sites situés au nord du fleuve Manambolo. D'abord, ce fleuve prend naissance profondément

à l'intérieur de l'île, sur le Hautes Terres centrales (Chaperon *et al.*, 1993). Il constitue probablement une barrière naturelle ou tout au moins il joue un rôle de filtre pour la dispersion de bon nombre d'espèces animales terrestres, en particulier pour les groupes dont la capacité de déplacement est relativement limitée comme l'herpétofaune. Ensuite, entre les forêts sèches épineuses sur plateau calcaire dans le Sud et les forêts sèches caducifoliées sur *tsingy* au Bemaraha se trouve une vaste étendue de forêts sèches caducifoliées sur sable ou sur sol latéritique (Moat & Smith, 2007). Enfin, du point de vue climatique et floristique, les régions au nord présentent beaucoup plus de ressemblance entre elles qu'avec celles des zones subdésertiques et arides au sud.

La présente analyse comprend deux principales étapes. La première est la compilation des données disponibles sur la composition spécifique de l'herpétofaune de chaque site, résultant des récentes investigations biologiques. Les informations publiées et celles issues d'observations, appuyées généralement par l'existence des spécimens muséologiques, constituent les principales sources des données. La deuxième phase consiste en des analyses comparatives de ces données afin d'explorer la ressemblance et la différence entre les différents sites, basée sur la composition des communautés d'amphibiens et de reptiles qu'elles hébergent. La présente analyse tient compte des changements qui ont affecté la taxinomie de certaines espèces (synonymie, élévation en espèce, changement du genre etc.) selon les récentes publications, afin de mettre à jour la liste des espèces répertoriées au niveau de chaque site. A titre d'illustration, *Phelsuma bombetokensis* et *Mantidactylus* aff. *corvus* au sens de Raselimanana (2008) représentent en fait des nouvelles espèces et sont respectivement devenues désormais *P. roesleri* (Glaw *et al.*, 2010) et *Gephyromantis atsingy* (Crottini *et al.*, 2011). Les espèces complexes qui ont fait l'objet d'études génétiques permettant de les différencier quant à leur répartition géographique, sont également prises en compte, comme dans le cas de *Madascincus polleni* qui est devenu *M. polleni-N* et *M. polleni-S* (Miralles & Vences, 2013) et dans celui des populations occidentales de *Furcifer lateralis*, actuellement appelées *F. viridis* (Florio *et al.*, 2012). Afin d'éviter de compter deux fois une espèce à cause de la différence d'appellation dans la littérature, deux formes citées dans deux sources différentes ont été considérées comme une seule

espèce lorsque l'une des sources est de nous-mêmes et que nous avons eu l'opportunité de consulter les spécimens mentionnés dans l'autre source. Exemple, *Blommersia wittei* dans Raselimanana (2008) et *B. cf. wittei* dans Bora *et al.* (2009), sont considérées dans le présent article comme une seule espèce. Pour les espèces qui sont touchées par cette rectification, nous avons mis entre parenthèse l'appellation utilisée dans Raselimanana (2008). Cependant, lorsque les deux types sont reconnus par les deux sources, nous les gardons et ils représentent désormais deux espèces différentes. Exemple, Bora *et al.* (2009) ont reconnu *Scaphiophryne calcarata* et *S. cf. calcarata* dans le Tsingy du Bemaraha, nous-mêmes avons recensé les deux formes, mais par précaution nous les avons considérées comme une seule espèce, *S. calcarata* (voir Raselimanana, 2008). Aussi dans le présent manuscrit, il est nécessaire de prendre en considération l'existence de ces deux taxons morphologiquement identiques et sympatriques.

Afin de faire ressortir l'importance de la forêt de Beanka en matière biologique et pour répondre aux questions relatives au patron de la distribution, cinq autres sites ont été pris en considération dans la présente analyse. Ce sont, du sud vers le nord : le Parc National du Tsingy du Bemaraha, le Parc National de Namoroka, la Réserve Spéciale de l'Ankarana, l'Aire Marine Protégée (APM) de Nosy Hara et la Nouvelle Aire Protégée (NAP) de la Montagne des Français. La superficie, la distance à vol d'oiseau séparant chaque site de la forêt de Beanka et l'existence d'autres types de formations ou de barrières présumées à la dispersion comme les grands fleuves (Wilmé *et al.*, 2006) sont prises en compte afin de mieux apprécier le mode de peuplement en général dans le contexte biogéographique. La liste des espèces connues pour

chacun de ces sites est présentée en Annexe 11-I. Le Tableau 11-1 récapitule les sources de données pour chaque site. Pour les coordonnées géographiques, il faut se référer aux sources correspondantes.

Pour la systématique, nous avons suivi la classification dans le guide de Glaw & Vences (2007) et d'autres articles récents pour la mise à jour des noms en cas de révision (Nagy *et al.* 2010 ; Glaw *et al.* 2009b ; Miralles & Vences, 2013). Les caractéristiques écologiques de ces sites ont déjà été traitées en détail dans d'autres publications : le Bemaraha (Raselimanana, 2008), la Montagne des Français (D'Cruze *et al.*, 2007), l'Ankarana (Hawkins *et al.*, 1990 ; Raselimanana, 2008), Namoroka (Raselimanana, 2008) et Beanka (Randriamoria, 2011). La distance à vol d'oiseau séparant les autres blocs forestiers de Beanka a été mesurée sur une carte nationale.

Dans le cadre de l'analyse d'affinité biogéographique entre les différents sites, nous avons eu recours au coefficient de similarité de Jaccard. Les données ont ensuite été traitées avec le logiciel Systat pour générer le dendrogramme avec les distances euclidiennes. Seules les espèces scientifiquement bien définies ou nommées ont été prises en considération. Toutefois, les formes décrites comme nouvelles dans la littérature ou encore en cours de description ont été prises en compte.

Résultats

La compilation des données disponibles issues des différentes investigations biologiques menées dans la forêt de Beanka a permis de recenser un total de 62 espèces herpétofauniques dont 16 amphibiens et 46 reptiles (Annexe 11-I). D'une manière générale, il s'agit d'un assemblage biologique d'herpétofaune

Tableau 11-1. Récapitulatif des sites impliqués dans l'analyse.

Sites	Superficie	Distance au site de Beanka (vol d'oiseau)	Sources des données sur l'herpétofaune
Bemaraha	157 710 ha	40 km au N, deux sites quasi-connectés	Emanueli & Jesu (1995), Schimmenti & Jesu (1997), Raselimanana (2008), Bora <i>et al.</i> (2009), Glaw <i>et al.</i> (2009a, 2009b), Gardner <i>et al.</i> (2011)
Namoroka	21 742 ha	175 km au SSO, deux sites avec formation végétale sèche sur karst	Raselimanana (2008)
Beanka	17 133 ha	-	Randriamoria (2011), Randriandimbimahazo (2013)
Ankarana	18 225 ha	740 km au SO	Hawkins <i>et al.</i> (1990), Raselimanana (2008), Glaw <i>et al.</i> (2010)
Nosy Hara	312 ha	810 km au SO	Metcalfe <i>et al.</i> (2007), Raselimanana (2008), Köhler <i>et al.</i> (2010), Glaw <i>et al.</i> (2012)
Montagne des Français	6 092 ha	790 km au SO	D'Cruze <i>et al.</i> (2007), Glaw <i>et al.</i> (2012, 2013)

typique de la région ouest malgache. Parmi ces espèces figurent des formes déjà connues comme étant nouvelles pour la science, entre autres *Blommersia* aff. *wittei* et *Scaphiophryne* aff. *calcarata*. En termes d'habitat ou de biotope, la plupart des espèces sont des spécialistes, elles se rencontrent uniquement dans la zone forestière. Il existe cependant de nombreuses espèces qui fréquentent aussi bien la lisière que les milieux relativement ouverts et exposés au milieu de la forêt. La Figure 11-1 illustre la répartition de la diversité par groupe naturel (grenouilles, caméléons, lézards et serpents) de l'herpétofaune de la forêt de Beanka, non compris le crocodile.

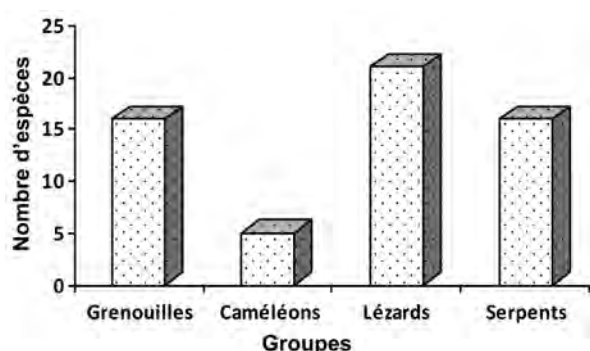


Figure 11-1. Composition de la richesse en herpétofaune de Beanka.

La Figure 11-1 démontre une nette prédominance des lézards qui incluent les lézards à écailles et les geckos. Toutefois, la présence de nombreuses espèces d'amphibiens dans une zone forestière sèche est frappante, signifiant ainsi une hétérogénéité du paysage écologique à Beanka. La diversité des serpents représente également un autre aspect particulier de l'herpétofaune de Beanka car ce groupe constitue d'une manière générale un des principaux prédateurs des grenouilles et des lézards après les rapaces ou peut-être les carnivores.

Parmi les 16 espèces d'amphibiens recensées dans la forêt de Beanka, neuf sont connues comme inféodées aux forêts sèches de la région ouest et sud-ouest de Madagascar. Il s'agit entre autres de *Boophis doulioti* et de *Dyscophus insularis*. Par ailleurs, sur ces neuf espèces, quatre n'ont été recensées jusqu'à ce jour que dans des forêts sèches caducifoliées associées à des formations karstiques de la région occidentale malgache. Ce sont *Blommersia* aff. *wittei*, *Gephyromantis atsingy*, *Plethodontohyla fonetana* et *Stumpffia* aff. *helenae*. Ces espèces ne sont connues que dans une ou deux localités dans le Tsingy du Bemaraha. En ce qui

concerne les reptiles, sur les 46 espèces recensées, 14 sont typiques des forêts sèches de l'Ouest et du Sud-ouest malgache comme *Blaesodactylus sakalava*, *Phelsuma mutabilis* et *Lycodyras pseudogranuliceps*. Il y existe des espèces dont l'aire de répartition est restreinte aux forêts sèches caducifoliées de l'Ouest, il s'agit par exemple du caméléon *Furcifer nicosiai* et du serpent *L. citrinus*. Certaines sont même restreintes aux forêts sèches associées à des formations karstiques, comme les geckos *Lygodactylus klemmeri*, *Paroedura homalorhina* et *P. aff. tanjaka*.

Outre sa richesse spécifique, la forêt de Beanka héberge huit espèces menacées. Il y a ainsi trois Quasi menacées (NT), dont *Boophis occidentalis*, *Lygodactylus klemmeri* et *Thamnosophis mavotenda*, deux Vulnérables (VU), incluant *Lycodyras citrinus* et *T. stumpffi* et enfin trois espèces En Danger (EN), avec *Plethodontohyla fonetana*, *B. tampoka* et *Furcifer nicosiai*. La forêt de Beanka représente ainsi un refuge supplémentaire pour ces espèces, augmentant ainsi leur niveau de conservation car ce site est déjà inscrit au Système des Aires Protégées de Madagascar (SAPM), sous la gestion de l'Organisme Biodiversity Conservation Madagascar (BCM).

De nombreuses espèces d'amphibiens et de reptiles répertoriées à Beanka n'étaient jusqu'à lors connues que dans une ou deux localités seulement. Il s'agit par exemple des espèces de grenouilles *Gephyromantis atsingy*, *Plethodontohyla fonetana*, *Stumpffia* aff. *helenae* et les geckos comme *Lygodactylus klemmeri* et *Paroedura* aff. *tanjaka* et le serpent *Thamnosophis mavotenda*. La forêt de Beanka représente donc un nouveau site qui étend leur aire de répartition sur quelques dizaines voire plusieurs centaines de kilomètres. Il s'avère cependant que plusieurs espèces connues au Bemaraha ne sont pas recensées à Beanka. On peut citer entre autres les deux caméléons nains, *Brookesia exarmata* et *B. perarmata*, ainsi que les geckos *Paragehyra* aff. *petiti* et *Paroedura tanjaka*. Cette situation témoigne une fois encore de l'intérêt biogéographique de cette région occidentale couverte par une forêt sèche caducifoliée sur roche karstique.

Le Tableau 11-2 illustre la richesse spécifique en herpétofaune de six sites ayant des blocs forestiers de type sec caducifolié et associés à des formations sur calcaire dans la partie occidentale et de la région du nord malgache. Les cellules de la ligne diagonale montrent la diversité en herpétofaune du

site correspondant et les autres cellules indiquent respectivement le nombre d'espèces communes entre les sites pris deux à deux.

Tableau 11-2. Récapitulatif de la richesse en amphibiens et en reptiles et nombre des espèces en commun entre sites pris deux à deux. Sites : BEM (Bemaraha), NAM (Namoroka), BEA (Beanka), ANK (Ankarana), NSH (Nosy Hara) et MDF (Montagne des Français).

Sites, richesse et espèces partagées	BEM	NAM	BEA	ANK	NSH	MDF
BEM	92					
NAM	31	36				
BEA	54	25	62			
ANK	22	12	17	56		
NSH	7	6	9	13	21	
MDF	18	10	16	33	17	58

Afin d'éviter la confusion au niveau de l'identification, nous avons seulement pris en compte les espèces bien identifiées dans le dénombrement des espèces communes surtout lorsque nous n'avons pas eu accès aux spécimens pour une analyse comparative directe. En faisant un histogramme du nombre d'espèces communes entre Beanka et les autres sites ordonnés selon la distance qui les sépare de celui-ci, nous obtenons la Figure 11-2.

Une tendance générale vers la diminution du nombre d'espèces partagées avec les autres sites en fonction de l'augmentation de la distance avec la forêt de Beanka est constatée d'après Figure 11-2. La diminution du nombre d'espèces communes avec Beanka est plus importante après le Bemaraha, situé à quelques dizaines de kilomètres au sud. Toutefois, Beanka partage encore 40,2 % (25 sur 62) en

commun avec Namoroka situé à 175 km au nord et même avec Nosy Hara localisé à 810 km avec une proportion notable de 14,5 % (9 sur 62). Autrement dit, il y a toujours des espèces communes entre les sites, mais en nombre beaucoup plus faible. D'une manière générale ce sont des espèces à large aire de distribution à travers la grande île. Il s'agit entre autres de la grenouille *Ptychadena mascareniensis* et des geckos *Hemidactylus mercatorius*, *Phelsuma abbotti* et de *Geckolepis maculata* ou encore du caméléon *Furcifer oustaleti*.

En considérant la structure de la composition de l'herpétofaune des six sites considérés, la projection du nombre d'espèces que chaque site héberge par groupe taxinomique nous donne la Figure 11-3. Trois aspects peuvent être tirés de cette figure :

- 1) Il y a une nette prédominance de la diversité en reptiles au sein des six sites considérés. C'est une situation normale du fait qu'ils se trouvent dans des forêts sèches caducifoliées associées aux formations calcaires ; des conditions écologiques qui ne sont pas tellement favorables au peuplement amphibien. Toutefois, la présence des deux espèces de grenouilles dans l'archipel de Nosy Hara révèle un intérêt biogéographique. L'une des deux espèces connues dans cet archipel (*Stumpffia hara*) y est endémique et l'autre (*Mantella viridis*) présente une aire de distribution restreinte à cette partie de l'extrême nord de l'île.
- 2) Une augmentation de la richesse en amphibiens est notable dans le Tsingy du Bemaraha et dans la forêt de Beanka. Cela indique un certain degré

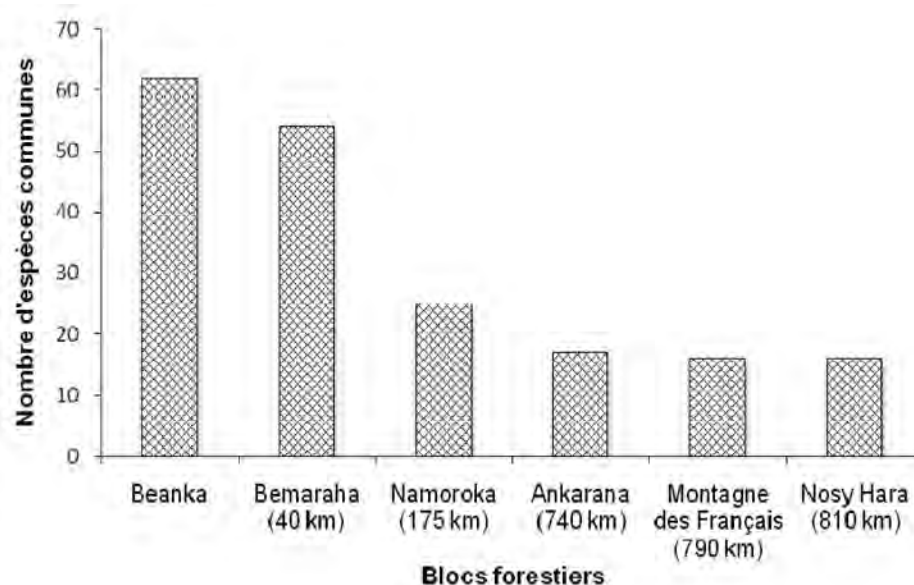


Figure 11-2. Nombre d'espèces communes avec Beanka (les sites sont ordonnés en fonction de la distance croissante).

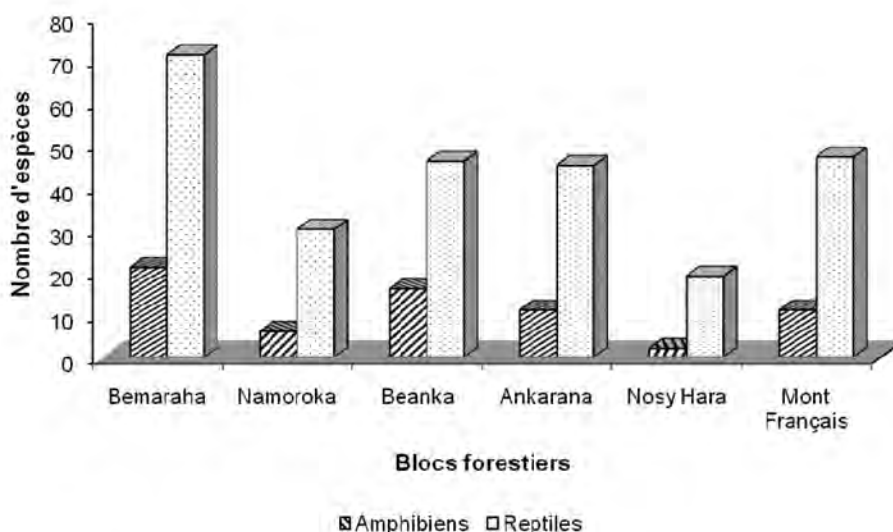


Figure 11-3. Structure de la composition de la communauté herpétofaunique des sites.

d'humidité au niveau de ces sites, malgré la dominance des formations sèches caducifoliée sur un substrat calcaire.

- 3) Beanka, l'Ankarana et la Montagne des Français ont à peu près le même nombre d'espèces de reptiles. Cet aspect met en évidence le niveau de la similarité au niveau du paysage écologique de ces sites. Pour mieux apprécier l'affinité biogéographique et écologique de ces sites par rapport à Beanka, les résultats de l'analyse d'affinité basée sur les indices de similarité de Jaccard sont présentés par le dendrogramme de la Figure 11-4.

La Figure 11-4 montre la présence des deux groupes distincts de sites : le Groupe du Nord incluant Nosy Hara, l'Ankarana et la Montagne des Français, et le Groupe de l'Ouest englobant Namoroka, le Bemaraha et Beanka. Au sein du Groupe Nord, Nosy Hara se distingue des deux autres d'une certaine distance, due à son isolement géographique en tant

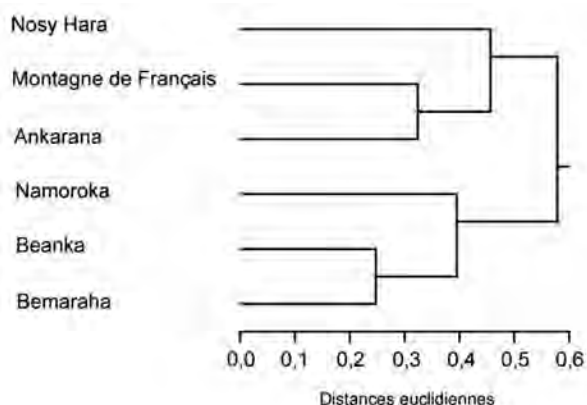


Figure 11-4. Dendrogramme de la similarité (Jaccard) le l'herpétofaune de six sites forestiers sur calcaire.

qu'ilot au milieu de la mer. De l'autre côté, pour le Groupe de l'Ouest, Namoroka s'écarte aussi des deux autres d'une certaine distance euclidienne (plus ou moins identique à celle séparant Nosy Hara, de l'Ankarana et de la Montagne des Français), il a ainsi moins d'espèces communes avec les deux autres que ceux-ci n'en ont entre eux.

Discussion

La forêt de Beanka héberge une diversité herpétofaunique importante avec ses 62 espèces d'amphibiens et des reptiles. Avec sa superficie relativement petite (17 133 ha) par rapport à celle du Bemaraha (157 710 ha), de Namoroka (21 742 ha) et de l'Ankarana (18 225 ha), mais d'une richesse non négligeable, Beanka représente un site important en matière de la conservation de la biodiversité malgache et en particulier l'herpétofaune. Il constitue d'ailleurs une zone d'extension d'aire de distribution et un refuge pour de nombreuses espèces rares ou menacées.

Bien que de nombreuses espèces rencontrées au Bemaraha fassent défaut à Beanka comme les caméléons nains *Brookesia exarmata* et *B. perarmata*, Beanka héberge de formes vraisemblablement nouvelles pour la science. Il s'agit par exemple le cas du serpent du genre *Liophidium* récolté dans la forêt sur sable roux dans la zone périphérique des formations karstiques. Les nombreuses visites d'investigations biologiques que nous avons menées au Bemaraha n'ont pas révélé la présence de cette forme dans ce site.

La communauté herpétofaunique est connue par la spécificité de sa composition par rapport au

gradient écologique (Ramanamanjato, 2007). Il se pourrait donc que la diversité constatée au sein de l'herpétofaune de Beanka résulte de l'hétérogénéité de l'écosystème au sein de ce bloc forestier. Les sites inventoriés jusqu'à ce jour dans la forêt de Beanka ne présentent ni de vastes et profonds canyons ni de cours d'eau permanents comme on en observe au Bemaraha et à l'Ankarana ; des conditions permettant l'installation d'une forêt galerie assez humide, plus accessible à une grande variété d'espèces et mettant à disposition des habitats particuliers pour des espèces à biotopes spécifiques. Toutefois, la diversification au niveau de la formation végétale suivant la nature du substrat (Randriamoria, 2011) et la présence de quelques points d'eau le long des rivières non permanentes favorisent une diversité de milieux écologiques notable au sein de ce site.

La distribution spatiale des espèces au sein de Beanka semble d'ailleurs dictée par cette diversité des habitats, comme on le constate au niveau de l'écotone entre forêt sèche et prairies (Randriandimbimahazo, 2013). Ce type de distribution spatiale en fonction d'un gradient écologique est un fait bien illustré chez les caméléons par exemple (Jenkins *et al.*, 2003 ; Rabearivony *et al.*, 2007). Les grenouilles et certaines espèces de serpents sont par exemple recensées uniquement aux environs des points d'eau temporaires, les uroplates et quelques autres geckos sont seulement répertoriés dans la forêt relativement dense et semi-caducifoliée, alors que les autres fréquentent plutôt les fourrés décidus sur les roches calcaires ou sur la surface même du karst. Par ailleurs, la formation des fissures, des grottes et des galeries souterraines suite à l'érosion continue des roches calcaires pourrait créer des conditions d'humidité permanente. Ces endroits peuvent constituer ainsi des refuges pour bon nombre d'espèces en cas de sécheresse (Glaw *et al.*, 2006). C'est le cas de *Mantella betsileo* à Beanka : pendant la forte insolation de la journée, les individus s'enfouissent profondément dans les crevasses des roches calcaires qui sont plus humides. Plusieurs individus de *Zonosaurus laticaudatus* ont été maintes fois rencontrés non loin des fissures horizontales des rochers le long du lit de la rivière temporaire de Kinahaingo. Cet abri constitue un refuge lorsqu'il fait trop chaud et il représente aussi une voie de fuite en cas de danger ou de perturbation.

Par rapport aux autres blocs forestiers se développant sur des formations karstiques, Beanka n'est pas totalement isolé géographiquement. En effet, ce massif forestier est plus ou moins en

continuité avec la formation du Tsingy du Bemaraha, la plus grande distance à parcourir hors-forêt pour passer de l'un à l'autre étant de 120 m (Chatelain *et al.*, 2013). La présence à Beanka de nombreuses espèces connues seulement auparavant dans cette réserve en témoigne. Il s'agit entre autres des trois espèces de grenouilles : *Blommersia aff. wittei*, *Gephyromantis atsingy* et *Stumpffia aff. helenae*. La plupart de ces espèces ayant une préférence particulière pour les écosystèmes de forêt caducifoliée associée à des formations karstiques présentent une aire de répartition restreinte qui semble être liée à une capacité de dispersion relativement limitée. La présence de cours d'eau permanents traversant le Bemaraha et ceux qui le séparent de Beanka, ainsi que l'absence de véritable vastes et profonds canyons (pouvant garder une certaine humidité et assurer l'accumulation des sols relativement riches, permettant l'installation d'une forêt dense semi-décidues où une partie des arbres conservent leur feuillage en saison sèche) dans ce dernier auraient probablement joué un certain rôle dans le façonnement du patron de distribution géographique de ces espèces.

Deux arguments peuvent être avancés pour étayer cette hypothèse de la présence d'une barrière écologique ou plutôt d'un filtre à la dispersion des espèces :

- 1) La Réserve Spéciale de Namoroka située à 175 km au nord et qui présente les mêmes caractéristiques écologiques que Beanka n'héberge pas la plupart des espèces recensées au sud de ce site c'est-à-dire dans le Parc National du Bemaraha (Raselimanana, 2008). Toutefois, il existe des espèces ayant cette même préférence vis-à-vis du type d'habitat, mais avec une certaine tolérance quant au type de substrat et on peut les rencontrer à Beanka et dans les autres sites situés au nord et au sud de ce dernier. C'est le cas du serpent *Lycodryas citrinus* présent à Namoroka et au Bemaraha, mais qui est aussi connu à Morondava dans la forêt de Kirindy CNFREF (Domergue, 1994 ; Raselimanana, 2008). C'est une espèce strictement forestière et arboricole, mais qui utilise aussi les crevasses des rochers comme refuge pendant le jour. Autrement dit, dans le passé, il pourrait y avoir eu une certaine continuité plus ou moins marquée de ce type d'habitat préférentiel entre le Bemaraha, Namoroka et Beanka. La Grande île avait subi des changements climatiques pendant les périodes géologiques récentes,

cela a probablement constitué un filtre pour les espèces qui ne sont pas arrivées à s'adapter aux conditions temporairement défavorables.

- 2) L'érosion des populations périphériques suite à l'apparition d'un événement quelconque pourrait constituer un autre facteur pour expliquer l'absence de certaines espèces sur la partie au nord du Bemaraha. Dans cette hypothèse, les différentes espèces concernées avaient dans le passé une aire de distribution beaucoup plus étendue vers le nord, du moins du côté de Beanka, mais au fil des années les populations périphériques ont disparu. La distribution très localisée des deux espèces de *Brookesia* (*B. exarmata* et *B. perarmata*) au Bemaraha (Raselimanana, 2008) semble être en faveur de cette hypothèse.

L'analyse de l'affinité biogéographique de l'herpétofaune des six sites caractérisés par des forêts sèches caducifoliées se développant sur des formations calcaires révèle au moins trois aspects différents concernant l'origine et le mode de dispersion de ce groupe de vertébrés à Madagascar :

- 1) L'aspect écologique, les six sites considérés dans la présente analyse ont un trait écologique commun au niveau du substrat et sur la nature de la couverture végétale. Ce substrat d'origine calcaire a subi le même sort d'érosion au fil des années mais probablement avec une intensité différente. C'est vraisemblablement l'origine de la différence constatée au niveau de leur structure. Toutefois, la conséquence reste la même ; une diversification des conditions écologiques (avec des couvertures forestières diversifiées et un écosystème hétérogène) permettant l'installation de communautés biologiques spécialistes de ce type de milieu. Cette tendance de fidélité des espèces à un type d'habitat particulier s'observe au niveau du partage d'espèces spécialistes comme *Paroedura homalorhina* et *Lycodryas citrinus* entre des sites isolés et géographiquement éloignés.
- 2) La question de distance, malgré la spécificité écologique constatée chez des nombreuses espèces herpétofauniques malgaches, leur capacité de dispersion ou de peuplement semble être très limitée. Beanka et le Bemaraha partagent un grand nombre d'espèces. Si l'on ne considère que les massifs forestiers continus de part et d'autre, ils se trouvent à 12 km l'un de l'autre. Ils sont en fait reliés par un archipel de bosquets forestiers et la plus grande distance

hors-forêts n'est en fait que de 120 m (Chatelain *et al.*, 2013). L'Ankarana et la Montagnes des Français sont distants l'un de l'autre de 45 km environ, mais cette distance reste relativement faible. Le nombre d'espèces communes diminue beaucoup lorsque la distance devient de plus en plus grande (Figure 11-2). La présence des vastes milieux ouverts ou d'un fleuve relativement large séparant les différents blocs constitue probablement une barrière écologique infranchissable pour la plupart des espèces. Cette situation peut se produire surtout lorsqu'il n'y a pas de blocs forestiers intermédiaires ou encore des forêts galeries pouvant jouer le rôle de zones de transit entre les différents sites. Certaines espèces comme *Zonosaurus laticaudatus* semblent être capables de profiter de la présence de ce type d'habitat de transit pour passer et envahir plusieurs localités (Raselimanana, 2000). Ces espaces vides ou obstacles peuvent simplement constituer un filtre pour certaines espèces. Ce sont les espèces terrestres généralistes et celles qui sont arboricoles non strictes qui sont vraisemblablement les plus aptes à effectuer ce genre de passage à travers des milieux découverts. C'est par exemple le cas de la grenouille *Laliostoma labrosum* et du caméléon *Furcifer oustaleti*. Toutefois, la présence des rivières permanentes traversant les aires de répartition de ces espèces suggérerait également qu'il s'agit des sous-populations résultant de la fragmentation de métapopulations. Un aspect particulier peut être évoqué pour le cas de Nosy Hara. Cet archipel se trouve à une dizaine de kilomètre de la côte nord-ouest, mais il partage un nombre non négligeable d'espèces avec les autres sites y compris Beanka. Il y existe des espèces qui ne peuvent se disperser que par contact direct si l'on en croit à leur écologie. C'est le cas de *Z. tsingy* par exemple que Nosy Hara partage avec la Montagne des Français et l'Ankarana. En revanche, on y trouve deux espèces qui lui sont endémiques, une grenouille, *Stumpffia hara* (Köhler *et al.*, 2010) et un caméléon nain, *Brookesia micra* (Glaw *et al.*, 2012). Une séparation d'origine lointaine de l'archipel à la Grande île est l'argument le plus plausible pour expliquer cette situation. Toutefois, on peut imaginer aussi un phénomène de remplacement d'espèces pour mieux répondre aux exigences écologiques du milieu. Le nanisme comme le cas de *B. micra*, espèce endémique de

Nosy Hara est d'ailleurs un fait bien connu dans les communautés insulaires. La miniaturisation du corps constitue probablement une réponse favorable pour réduire le risque d'extinction dans cet endroit aux conditions relativement sévères en termes d'espace et de ressources et où les espèces de plus grande taille pourraient être sujettes à une plus forte prédation. Le faible nombre d'espèces que cette île partage avec le Bemaraha, Namoroka et Beanka qui sont tous les trois assez loin de la côte confirme d'ailleurs cette situation d'insularité.

- 3) L'aspect biologique. La présence dans des endroits éloignés d'espèces spécialistes comme *Lycodryas citrinus* suscite la réflexion quant à l'impact de sa biologie sur son mode de peuplement. En effet, cette espèce fait partie des rares serpents malgaches connus comme ovovivipares (Vences *et al.*, 1998). Outre sa tolérance vis-à-vis du type d'habitat (forêt sèche caducifoliée associée ou non à des formations karstiques), cette biologie de reproduction particulière représente un atout supplémentaire, qui pourrait lui permettre d'étendre son aire de répartition par une dispersion de proche en proche. Cette espèce de serpent arboricole non stricte, mais à préférence pour les forêts sèches caducifoliées associées au *tsingy* présente une aire de répartition qui s'étend de Namoroka à Kirindy en passant par Beanka et le Bemaraha.

Conclusion

La forêt de Beanka représente un site intéressant pour la conservation de l'herpétofaune, en particulier pour les espèces spécialistes des forêts sèches caducifoliées se développant sur des formations karstiques. C'est un bloc forestier relativement petit, mais qui renferme une richesse importante en herpétofaune (la deuxième après celle du Bemaraha) si l'on considère les six sites impliqués dans l'analyse. Ce trait particulier est lié à l'hétérogénéité de l'habitat de ce bloc forestier isolé ; une diversification écologique façonnée probablement par l'évolution de la structure des roches calcaires au fil des années sous l'influence de l'érosion.

Le grand nombre d'espèces que partagent le Bemaraha et Beanka témoigne de l'importance de la connectivité écologique et de la distance dans la dispersion de l'herpétofaune. Cette argumentation est d'ailleurs confirmée par la situation entre l'Ankarana et la Montagne des Français. La présence de zones où des habitats favorables pouvant être

servi de relais entre les différents massifs joue un rôle prépondérant dans la dispersion de certaines espèces herpétologiques, malgré leur préférence à un type d'habitat particulier. Toutefois, une certaine tolérance vis-à-vis des milieux ouverts, par le biais du mode de vie et de la biologie de reproduction en particulier, semblent être également d'une importance capitale dans le peuplement animal de ces deux groupes de vertébrés. Beanka constituerait ainsi un milieu de choix pour différents types de recherche et d'expérimentation comme la dynamique des écosystèmes, les interactions et l'évolution biologique de son peuplement animal. Son intérêt biogéographique réside surtout dans le fait que cette région nous a permis de mieux connaître l'aire de distribution des espèces spécialistes à aire de répartition restreinte, ainsi qu'en tant que zone de transit probable de dispersion. Son isolement quasi-total actuellement lui confère un intérêt particulier pour la recherche en évolution.

Remerciements

Les travaux d'investigation biologiques sur le terrain à Beanka ont été financés par la Fondation Vontobel. Nous tenons à adresser nos sincères remerciements à Miguel Vences et à Frank Glaw qui ont bien voulu apporter des commentaires et des critiques constructives de ce manuscrit pendant un temps record en tant que rapporteurs. Les recherches sur le terrain sont rendues possibles grâce à la collaboration et à la permission du gestionnaire du site de Beanka, Biodiversity Conservation Madagascar (BCM) et au permis délivré par le Ministère de l'environnement et des Eaux et Forêts à travers la Direction de la Conservation de la Biodiversité et du Système des Aires Protégées.

Références bibliographiques

- Battistini, R. 1996.** Paléogéographie et variété des milieux naturels à Madagascar et dans les îles voisines: Quelques données de base pour l'étude biogéographique de la « Région malgache ». In *Biogéographie de Madagascar*, ed. W. R. Lourenço, pp. 1-17. ORSTOM, Paris.
- Bésairie, H. 1972.** Géologie de Madagascar. *Annales Géologiques de Madagascar*, fascicule XXXV.
- Bora, P., Randrianantoandro, J. C., Randrianavelona, R., Hantalalaina, E. F., Andriatsimanarilafy, R. R., Rakotondravony, D., Ramilijaona, O. R., Vences, M., Jenkins, R. K. B., Glaw, F. & Köhler, J. 2009.** Amphibians and reptiles of the Tsingy de Bemaraha Plateau, western Madagascar: Checklist, biogeography

- and conservation. *Herpetological Conservation and Biology*, 5: 111-125.
- Chapéron, P., Danloux, J. & Ferry, L. 1993.** *Fleuves et rivières de Madagascar*. ORSTOM, Paris.
- Chatelain, C., Hanitrarivo, R. M., Rakotozafy, B. F. L., Bolliger, R., Luino, I., Ranirison, P. & Gautier, L. 2013.** Cartographie de la couverture forestière du massif de Beanka, Région Melaky, Ouest de Madagascar. *Malagasy Nature*, 7: 85-103.
- Cornet, A. 1974.** *Essai de cartographie bioclimatique à Madagascar*. Notice explicative 55. ORSTOM, Paris.
- Crottini, A., Glaw, F., Casiraghi, M., Jenkins, R. K. B., Mercurio, V., Randrianantoandro, C. & Randrianirina, J. E. 2011.** A new *Gephyromantis* (*Phylacomantis*) frog species from the pinnacle karst of Bemaraha, western Madagascar. *ZooKeys*, 81: 51-71.
- Crottini, A., Brown, J. L., Mercurio, V., Glaw, F., Vences, M. & Andreone, F. 2012.** Phylogeography of the poison frog *Mantella viridis* (Amphibia: Mantellidae) reveals chromatic and genetic differentiation across ecotones in northern Madagascar. *Journal Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 50: 305-314.
- D’Cruze, N., Sabel, J., Green, K., Dawson, J., Gardner, C., Robinson, J., Starkie, G., Vences, M. & Glaw, F. 2007.** The first comprehensive survey of amphibians and reptiles at Montagne des Français, Madagascar. *Herpetological Conservation and Biology*, 2 (2): 87-99.
- D’Cruze, N., Sabel, J., Dawson, J. & Kumar, S. 2009.** The influence of habitat type and structure on the abundance of *Phelsuma madagascariensis grandis* (Gekkoninae) in northern Madagascar. *Herpetological Conservation and Biology*, 4 (1): 55-56.
- Domergue, C. A. 1994.** Serpents de Madagascar : Note liminaire sur des espèces nouvelles du genre *Stenophis* Boulenger, 1896. (Colubridae-Boiginae). *Archives de l’Institut Pasteur de Madagascar*, 61 (2): 121-122.
- Donque, G. 1972.** The climatology of Madagascar. In *Biogeography and ecology of Madagascar*, eds. G. Richard-Vindard & R. Battistini, pp. 87-144. The Hague, W. Junk.
- Emanueli, L. & Jesu, R. 1995.** The herpetofauna of the World Heritage site “Tsingy de Bemaraha” (western Madagascar). *Scientia Herpetologica*, 1995: 341-348.
- Florio, A. M., Ingram, C. M., Rakotondravy, H. A., Louis Jr., E. E. & Raxworthy, C. J. 2012.** Detecting cryptic speciation in the widespread and morphologically conservative carpet chameleon (*Furcifer lateralis*) of Madagascar. *Journal of Evolutionary Biology*, 25: 1399-1414.
- Gardner, C., Jasper, L. & Razafinarivo, N. 2011.** A new isolated population of *Oplurus* (Iguanidae) from Tsingy de Bemaraha National Park, western Madagascar. *Herpetology Notes*, 4: 253-254.
- Glaw, F. & Vences, M. 2007.** *A field guide to the amphibians and reptiles of Madagascar*. Third edition. Vences & Glaw Verlag GbR, Cologne.
- Glaw, F., Hoegg, S. & Vences, M. 2006.** Discovery of a new basal relict lineage of Madagascan frogs and its implications for mantellid evolution. *Zootaxa*, 1334: 27-43.
- Glaw, F., Köhler, J. & Vences, M. 2009a.** A new species of cryptically coloured day gecko (*Phelsuma*) from the Tsingy de Bemaraha National Park in western Madagascar. *Zootaxa*, 2195: 61-68.
- Glaw, F., Nagy, Z. T., Köhler, J., Franzen, M. & Vences, M. 2009b.** 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: 13-22.
- Glaw, F., Gehring, P.-S., Köhler, J., Franzen, M. & Vences, M. 2010.** A new dwarf species of day gecko, genus *Phelsuma*, from the Ankarana pinnacle karst in northern Madagascar. *Salamandra*, 46 (2): 83-92.
- Glaw, F., Köhler, J., Townsend, T. M. & Vences, M. 2012.** Rivaling the world’s smallest reptiles: Discovery of miniaturized and microendemic new species of leaf chameleons (*Brookesia*) from northern Madagascar. *Plos One*, 7 (2): 1-24.
- Glaw, F., Kucharzewski, C., Köhler, J., Vences, M. & Nagy, Z. T. 2013.** Resolving an enigma by integrative taxonomy: *Madagascarophis fuchsi* (Serpentes: Lamprophiidae), a new opisthoglyphous and microendemic snake from northern Madagascar. *Zootaxa*, 3630: 317-332.
- Goodman, S. M. & Rakotondravy, D. 2000.** The effects of forest fragmentation and isolation on insectivorous small mammals (Lipotyphla) on the Central High Plateau of Madagascar. *Journal of Zoology*, 250: 193-200.
- Hawkins, A. F. A., Chapman, P., Ganzhorn, J. U., Bloxam, Q. M. C., Barlow, S. C. & Tonge, S. J. 1990.** Vertebrate conservation in Ankarana Special Reserve, northern Madagascar. *Biological Conservation*, 54: 83-110.
- Irwin, M. T., Wright, P. C., Birkinshaw, C., Fisher, B. L., Gardner, C. J., Glos, J., Goodman, S. M., Loiselle, P., Rabeson, P., Raharison, J.-L., Raheirilalao, M. J., Rakotondravy, D., Raselimanana, A. P., Ratsimbazafy, J., Sparks, J. S., Wilmé, L. & Ganzhorn, J. U. 2010.** Patterns of species change in anthropogenically disturbed forests of Madagascar. *Biological Conservation*, 143: 2351-2362.
- Jenkins, R. K. B., Brady, L. D., Rabearivony, J. & Griffith, R. A. 2003.** Forest disturbance and river proximity influence chameleon abundance in Madagascar. *Biological Conservation*, 109: 407-415.
- Köhler, J., Vences, M. & Glaw, F. 2010.** Giant dwarfs: Discovery of a radiation of large-bodied « stump-toed frogs » from karstic cave environments of northern Madagascar. *Journal of Zoology*, 2010, 21-38.
- Lowin, A. J. 2012.** Chameleon species composition and density estimates of three unprotected dry deciduous forests between Montagne d’Ambre Parc National and Ankarana Réserve Spéciale in northern Madagascar. *Herpetology Notes*, 5: 107-113.
- Metcalfe, C. J. E., Hampson, K., Gray, A. & Andrianirina, R. 2007.** Herpetofaunal assemblages on seven offshore

- islands of northwestern Madagascar. *Tropical Zoology*, 20: 151-161.
- Miralles, A. & Vences, M. 2013.** New metrics for comparison of taxonomies reveal striking discrepancies among species delimitation methods in *Madascincus* lizards. *Plos One*, 8 (7): 1-20.
- Moat, J. & Smith, P. 2007.** *Atlas de végétation de Madagascar*. Royal Botanic Gardens, Kew.
- Nagy, Z. T., Glaw, F. & Vences, M. 2010.** Systematics of the snake genera *Stenophis* and *Lycodyras* from Madagascar and the Comoros. *Zoologica Scripta*, 39: 426-435.
- Rabearivony, J. Brady, L. D., Jenkins, R. K. B. & Ramilijaona, O. R. 2007.** Habitat use and abundance of a low-altitude chameleon assemblage in eastern Madagascar. *Herpetological Journal*, 17: 247-254.
- Rakotondravony, H. A. & Goodman, S. M. 2011.** Rapid herpetological surveys within five isolated forests on sedimentary rock in western Madagascar. *Herpetological Conservation and Biology*, 6 (2): 297-311.
- Ramanamanjato, J.-B. 2000.** Fragmentation effects on reptile and amphibian diversity in the littoral forest of southeastern Madagascar. In *Isolated vertebrate communities in the tropics*, ed. G. Rheinwald. *Bonner Zoologische Monographien*, 46: 297-308.
- Ramanamanjato, J.-B. 2007.** Reptile and amphibian communities along the humidity gradients and fragmentation effects in the littoral forest of southeastern Madagascar. In *Biodiversity, ecology and conservation of littoral ecosystems in southeastern Madagascar, Tolagnaro (Fort Dauphin)*, eds. J. U. Ganzhorn, S. M. Goodman & M. Vencelette, pp. 167-186. SI/MAB, Série n°11. Smithsonian Institution, 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.
- Randriandimbimahazo, R. 2013.** Etude écologique des communautés de vertébrés et d'invertébrés terrestres dans un écotone savane-forêt sèche à Beanka, Maintirano. Mémoire de DEA, Université d'Antananarivo, Antananarivo.
- Raselimanana, A. P. 2000.** Contribution à la systématique, à l'analyse phylogénétique et biogéographique des Gerrhosauridés malgaches. Thèse de Doctorat de Troisième cycle, Université d'Antananarivo, Antananarivo.
- 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., Raxworthy, C. J. & Nussbaum, R. A. 2000.** A revision of the dwarf *Zonosaurus* Boulenger (Reptilia: Squamata: Cordylidae) from Madagascar, including description of three new species. *Scientific Papers, Natural History Museum, The University of Kansas*, 18: 1-16.
- Schimmenti, G. & Jesu, R. 1997.** Some significant reptile discoveries from the Antsingy Forest ("Tsingy de Bemaraha" massif, western Madagascar). *Proceedings of the Eighth Ordinary General Meeting of the Societas Herpetologica Europaea*, Bonn, pp. 317-329.
- Vallan, D. 2000.** Influence of forest fragmentation on amphibian diversity in the nature reserve of Ambohitantely, highland Madagascar. *Biological Conservation*, 96: 31-43.
- Vallan, D. 2002.** Effects of anthropogenic environmental changes on amphibian diversity in the rain forests of eastern Madagascar. *Journal of Tropical Ecology*, 18: 725-742.
- Vallan, D., Andreone, F., Raherisoa, V. H. & Dolch, R. 2004.** Does selective wood exploitation affect amphibian diversity? The case of An'Ala, a tropical rainforest in eastern Madagascar. *Oryx*, 38: 410-417.
- Vences, M., Glaw, F. & Love, W. B. 1998.** Live-bearing in the snake *Stenophis citrinus* from Madagascar. *British Herpetological Society Bulletin*, 64: 13-14.
- Wilmé, L., Goodman, S. M. & Ganzhorn, J. U. 2006.** Biogeographic evolution of Madagascar's microendemic biota. *Science*, 312: 1063-1065.

Annexe 11-I. Distribution des espèces herpétofauniques recensées dans la région ouest de Madagascar : liste, statut de conservation, endémisme, guildes (spécialiste ou généraliste en termes d'habitat) et présence de l'espèce dans le réseau des aires protégées.

Sites : BEM (Bemaraha), NAM (Namoroka), BEA (Beanka), ANK (Ankarana), NSH (Nosy Hara), MDF (Montagne des Français).

Statut de conservation : LC (Préoccupation mineure), DD (Données insuffisantes), NE (Non évaluée), NT (Quasi menacée), VU (Vulnérable), EN (En Danger), CR (En Danger critique).

Endémisme / Distribution : N-O (Nord-ouest), N-E (Nord-est), C-S (Centre-sud), S-E (Sud-est), S-O (Sud-ouest), L (large), R (Restreinte).

Guilde : S/liste (spécialiste : Forêt ou roche calcaire ou autre type d'habitat particulier comme une forêt galerie), G/liste (Généraliste : aucune préférence écologique particulière, à l'intérieur ou en dehors de forêt).

Présence dans le réseau d'Aires protégées : + (dans 1 AP), ++ (dans 2 AP), +++ (dans 3 AP) et 3+ (dans plus de 3 AP).

Taxa	Statut UICN	Endémisme / Distribution	Guildes	Présence						
				AP/+	BEM	NAM	BEA	ANK	NSH	MDF
AMPHIBIA										
Ptychadenidae										
<i>Ptychadena mascareniensis</i>	LC	Cosmopolite	G/liste	3+	*	*	*	*		*
Dicroglossidae										
<i>Hoplobatrachus tigerinus</i>	LC	Introduite	G/liste	3+				*		*
Hyperoliidae										
<i>Heterixalus carbonei</i>	LC	Ouest & Nord/R	S/liste	++	*	*				
<i>Heterixalus luteostriatus</i>	LC	Madagascar/L	G/liste	+++	*		*			
Mantellidae										
<i>Aglyptodactylus laticeps</i>	EN	Ouest/R	S/liste	+	*					
<i>Aglyptodactylus securifer</i>	LC	Ouest & N-O/R	S/liste	3+	*		*	*		*
<i>Blommersia aff. wittei (wittei)</i>	NE	Ouest & C-S/R	G/liste	++	*		*			
<i>Boophis doulioti</i>	LC	Ouest & S-E/L	G/liste	3+	*	*	*			
<i>Boophis occidentalis</i>	NT	Ouest & C-S/R	S/liste	++	*		*			
<i>Boophis tampoka</i>	EN	Ouest/R	S/liste	+	*		*			
<i>Boophis tephraeomystax</i>	LC	Nord & Est/L	G/liste	3+						*
<i>Gephyromantis atsingy</i>	NE	Ouest/R	S/liste	+	*		*			
<i>Gephyromantis pseudoasper</i>	LC	N-O & Nord/L	S/liste	3+				*		*
<i>Laliostoma labrosum</i>	LC	Madagascar/L	G/liste	3+	*		*	*		*
<i>Mantella betsileo</i>	LC	Ouest & C-S/L	S/liste	+++	*	*	*			
<i>Mantella aff. expectata</i>	NE	Ouest & Sud/L	G/liste	+	*					
<i>Mantella aff. ebenau</i>	NE	Nord/R	G/liste					*		
<i>Mantella viridis</i>	EN	Nord/R	G/liste	+					*	
<i>Mantella aff. viridis</i>	NE	Nord/R	G/liste	+						*
<i>Mantidactylus aff. biporus</i>	NE	Ouest/Inconnue	S/liste				*			
<i>Mantidactylus aff. ulcerosus</i>	NE	Ouest/C-S/R	S/liste	+++	*	*	*			
<i>Mantidactylus bellyi</i>	LC	Nord/R	G/liste	+++				*		*
<i>Tsingymantis antitra</i>	VU	Nord/R	S/liste	+				*		
Microhylidae										
<i>Cophyla phyllodactyla</i>	LC	N-O & Nord/R	S/liste	+++				*		
<i>Dyscophus insularis</i>	LC	S-O, Ouest, NW/L	S/liste	3+	*		*			
<i>Plethodontohyla fonetana</i>	EN	Ouest	S/liste	+	*		*			
<i>Rhombophryne sp. nov.</i>	NE	Ouest/R	S/liste	+	*					
<i>Scaphiophryne brevis</i>	LC	Sud & S-O/L	G/liste	+++	*					
<i>Scaphiophryne aff. calcarata</i>	LC	Ouest/L	G/liste	+++	*		*			
<i>Scaphiophryne menabensis</i>	VU	Ouest & C-S/L	S/liste	+++	*	*				
<i>Stumpffia be</i>	NE		S/liste	+				*		
<i>Stumpffia hara</i>	NE		S/liste	+					*	
<i>Stumpffia staffordi</i>	NE	Nord/R	S/liste	+						*
<i>Stumpffia aff. helenae</i>	NE	Ouest/R	S/liste	+	*		*			
<i>Stumpffia sp. nov.</i>	LC	N-O/R	G/liste	+++				*		
<i>Stumpffia sp. 1</i>	NE	Nord/R	S/liste	+						*
<i>Stumpffia sp. 2</i>	NE	Nord/R	S/liste	+						*
Total Amphibiens					21	6	16	11	2	11

Annexe 11-I. (suite)

Taxa	Statut UICN	Endémisme / Distribution	Guilde	Présence						
				AP/+	BEM	NAM	BEA	ANK	NSH	MDF
REPTILIA										
Pelomedusidae										
<i>Pelusios castanoides</i>	LC	Cosmopolite/L	G/liste	+++						*
Gekkonidae										
<i>Blaesodactylus boivini</i>	VU	Nord/R	S/liste	+++				*	*	*
<i>Blaesodactylus sakalava</i>	LC	Ouest, S-O, Sud & S-E/L	S/liste	+++	*	*	*			
<i>Ebenavia inunguis</i>	LC	Madagascar/L	G/liste	3+						*
<i>Geckolepis maculata</i>	LC	Madagascar/L	G/liste	3+	*	*	*	*	*	*
<i>Geckolepis typica</i>	LC	Madagascar/L	G/liste	3+	*					
<i>Geckolepis</i> sp. 1	NE	Ouest/R	S/liste	+	*					
<i>Geckolepis</i> sp. 2	NE	Nord/R	S/liste	+						*
<i>Hemidactylus frenatus</i>	NE	Madagascar/L	G/liste	3+	*					*
<i>Hemidactylus mercatorius</i>	LC	Cosmopolite/L	G/liste	3+	*	*	*	*	*	*
<i>Lygodactylus klemmeri</i>	NT	Ouest/R	S/liste	+	*		*			
<i>Lygodactylus heterurus</i>	LC	N-O & Nord/R	S/liste	++				*	*	*
<i>Lygodactylus madagascariensis</i>	VU	N-O/R	S/liste	3+				*		
<i>Lygodactylus tolampyae</i>	LC	Madagascar/L	G/liste	3+	*	*	*			
<i>Lygodactylus</i> sp.	NE	Ouest/R	S/liste	+	*					
<i>Paragehyra</i> aff. <i>petiti</i> (<i>petiti</i>)	NE	Ouest/R	S/liste	+	*					
<i>Paroedura bastardi</i>	LC	Sud, S-O, S-E, Ouest/L	G/liste	3+	*	*				
<i>Paroedura homalorhina</i>	NE	Ouest & Nord/R	S/liste	++	*		*	*		
<i>Paroedura karstophila</i>	LC	Ouest & N-O/R	S/liste	+++	*	*		*		
<i>Paroedura lohatsara</i>	CR	Nord/R	S/liste	+						*
<i>Paroedura stumpffi</i>	LC	Nord & NW/R	G/liste	3+	*	*		*		*
<i>Paroedura tanjaka</i>	EN	Ouest/R	S/liste	++	*	*				
<i>Paroedura</i> aff. <i>tanjaka</i>	NE	Ouest/R	S/liste	+	*		*			
<i>Paroedura</i> sp.	NE	Nord/R	S/liste	+					*	*
<i>Phelsuma abbotti</i>	LC	Ouest, N-O & Nord/L	G/liste	3+	*	*	*	*	*	*
<i>Phelsuma borai</i>	DD	Ouest/R	S/liste	+	*					
<i>Phelsuma dubia</i>	NE	Madagascar/L	G/liste	3+	*					
<i>Phelsuma kochi</i>	LC	Nord & N-O, L	G/liste	+++	*	*	*			
<i>Phelsuma grandis</i>	LC	N-E & Est/L	G/liste	+++				*	*	*
<i>Phelsuma mutabilis</i>	LC	Ouest & Sud/L	G/liste	3+	*	*	*			
<i>Phelsuma roesleri</i>	EN	Nord/R	S/liste	+				*		
<i>Uroplatus guentheri</i>	EN	Ouest/R	S/liste	++	*		*			
<i>Uroplatus</i> aff. <i>ebenau</i>	NE	Ouest/R	S/liste	+	*		*			
<i>Uroplatus henkeli</i>	VU	Ouest & N-O/L	G/liste	++	*		*			
<i>Uroplatus</i> aff. <i>henkeli</i>	NE	Ouest/R	S/liste	++				*		*
Scincidae										
<i>Amphiglossus ornaticeps</i>	LC	Madagascar/L	S/liste	3+	*	*	*			
<i>Amphiglossus</i> aff. <i>ornaticeps</i>	NE	Nord/R	S/liste	+				*		
<i>Amphiglossus reticulatus</i>	LC	Ouest & N-O/L	S/liste	3+	*					
<i>Amphiglossus splendidus</i>	VU	Madagascar/L	G/liste	+	*					
<i>Amphiglossus tanysoma</i>	LC	N-O/R	G/liste	+			*			
<i>Amphiglossus</i> sp. 1	NE	Ouest/R	S/liste	+	*					
<i>Amphiglossus</i> sp. 2	NE	Ouest/R	S/liste	+	*					
<i>Amphiglossus</i> sp. 3	NE	Nord/R	S/liste	+						*
<i>Amphiglossus</i> sp. 4	NE	Ouest/R	S/liste				*			
<i>Amphiglossus</i> « red tail »	NE	Nord/R	S/liste	+				*		
<i>Cryptoblepharus boutoni</i>	NE	Cosmopolite/L	S/liste	+					*	
<i>Madascincus intermedius</i>	DD	Madagascar/L	S/liste	3+	*	*				
<i>Madascincus pollen-N</i>	LC	Madagascar	G/liste	+++				*		*
<i>Madascincus pollen-S</i>	LC	Madagascar	G/liste	+++			*			*
<i>Trachylepis</i> aff. <i>dumasi</i> (<i>dumasi</i>)	NE	Ouest & Sud/L	S/liste	+++	*		*			
<i>Trachylepis elegans</i>	LC	Madagascar/L	G/liste	3+	*	*	*	*	*	*
<i>Trachylepis gravenhorstii</i>	LC	Madagascar/L	G/liste	3+	*	*	*			

Annexe 11-I. (suite)

Taxa	Statut UICN	Endémisme / Distribution	Guilde	Présence						
				AP/+	BEM	NAM	BEA	ANK	NSH	MDF
<i>Trachylepis tandrefana</i>	LC	Ouest/R	S/liste	++	*	*	*			
<i>Trachylepis tavaratra</i>	VU	Nord/R	S/liste	+++				*		*
<i>Trachylepis volamenaloha</i>	NT	Ouest/R	S/liste	+	*					
Gerrhosauridae										
<i>Zonosaurus bemaraha</i>	LC	Ouest/R	S/liste	+	*					
<i>Zonosaurus boettgeri</i>	VU	N-W, Nord, N-E/L	S/liste	+++				*		*
<i>Zonosaurus haraldmeieri</i>	NT	Nord/R	G/liste	++				*		
<i>Zonosaurus karsteni</i>	LC	Ouest, S-O, S-E & C-S/L	G/liste	++	*					
<i>Zonosaurus laticaudatus</i>	LC	Madagascar/L	G/liste	3+	*	*	*			
<i>Zonosaurus aff. madagascariensis</i>	NE	Ouest/R	S/liste	+	*					
<i>Zonosaurus rufipes</i>	NT	N-O, Nord & N-E/R	S/liste	+++				*		
<i>Zonosaurus tsingy</i>	LC	Nord/R	S/liste	+++				*	*	*
Chamaeleonidae										
<i>Brookesia bonsi</i>	CR	Ouest/R	S/liste	+		*				
<i>Brookesia brygooi</i>	LC	Ouest/L	S/liste	+++	*		*			
<i>Brookesia confidens</i>	NE	Nord/R	S/liste	+				*		
<i>Brookesia ebenau</i>	VU	N-O & Nord/R	S/liste					*		*
<i>Brookesia exarmata</i>	EN	Ouest/R	S/liste	+	*					
<i>Brookesia micra</i>	NE	N-O/R	S/liste	+					*	
<i>Brookesia perarmata</i>	EN	Ouest/R	S/liste	+	*					
<i>Brookesia stumpffi</i>	LC	N-O & Nord/L	G/liste	+++				*		*
<i>Brookesia tristis</i>	NE	Nord/R	S/liste	+						*
<i>Furcifer angeli</i>	LC	N-O/R	S/liste	++		*				
<i>Furcifer nicosiai</i>	EN	Ouest/R	S/liste	+	*		*			
<i>Furcifer pardalis</i>	LC	N-O, Nord & N-E/L	G/liste	3+				*	*	*
<i>Furcifer petteri</i>	VU	Nord/R	S/liste	++				*		*
<i>Furcifer aff. petteri</i>	NE	Ouest/R	S/liste	+	*		*			
<i>Furcifer oustaleti</i>	LC	Madagascar/L	G/liste	3+	*	*	*	*		*
<i>Furcifer viridis</i>	LC	Madagascar/L	G/liste	3+	*		*			
Opluridae										
<i>Chalarodon madagascariensis</i>	LC	Ouest, Sud, S-O, S-E, C-S/L	G/liste	3+	*		*			
<i>Oplurus cuvieri</i>	LC	Ouest & N-O/L	G/liste	3+	*	*	*			
<i>Oplurus sp.</i>	NE	Ouest/R	S/liste	+	*					
Lamprophiidae										
<i>Alluaudina bellyi</i>	LC	Ouest, N-O, Nord & N-E/L	S/liste	3+	*			*		*
<i>Alluaudina mocquardi</i>	EN	Nord/R	S/liste	+				*		
<i>Compsophis albiventris</i>	NT	Ouest & Nord/R	S/liste	++	*					
<i>Dromicodryas bernieri</i>	LC	Madagascar/L	G/liste	3+	*	*	*			
<i>Dromicodryas quadrilineatus</i>	LC	Ouest, N-W, Nord & N-E/L	G/liste	3+		*	*	*	*	*
<i>Heteroliodon fohy</i>	EN	Nord/R	S/liste	+						*
<i>Heteroliodon lava</i>	NT	Ouest & Nord/R	S/liste	++	*			*		
<i>Heteroliodon occipitalis</i>	LC	S-O, Sud & S-E/L	G/liste	++		*				
<i>Ithycyphus miniatus</i>	LC	Ouest, N-O, Nord & N-E/L	G/liste	3+			*		*	*
<i>Langaha madagascariensis</i>	LC	Madagascar/L	G/liste	3+	*		*	*		
<i>Langaha pseudoalluaudi</i>	LC	Madagascar/L	G/liste	3						*
<i>Leioheterodon madagascariensis</i>	LC	Madagascar/L	G/liste	3+	*			*		*
<i>Leioheterodon modestus</i>	LC	Madagascar/L	G/liste	3+	*	*	*	*		
<i>Liophidium torquatum</i>	LC	Madagascar/L	G/liste	3+	*		*	*	*	*
<i>Liophidium sp. nov.</i>	NE	Ouest ?/R	S/liste				*			
<i>Lycodryas citrinus</i>	VU	Ouest/R	S/liste	++	*	*	*			
<i>Lycodryas inopiniae</i>	EN	Nord/R	S/liste	+++				*	*	*

Annexe 11-I. (suite)

Taxa	Statut UICN	Endémisme / Distribution	Guilde	Présence						
				AP/+	BEM	NAM	BEA	ANK	NSH	MDF
<i>Lycodyras granuliceps</i>	LC	N-O & Nord/R	G/liste	+++				*		*
<i>Lycodyras pseudogranuliceps</i>	LC	Ouest, S-O, S-E & Nord/L	G/liste	++	*	*	*			
<i>Madagascarophis colubrinus</i>	LC	Madagascar/L	G/liste	3+	*	*	*	*		*
<i>Madagascarophis fuchsi</i>	NE	Nord/R	G/liste	++					*	*
<i>Mimophis mahfalensis</i>	LC	Madagascar/L	G/liste	3+	*	*	*	*	*	*
<i>Pararhadinaea melanogaster</i>	VU	Nord & N-E/R	S/liste	++				*		
<i>Phisalixella tulearensis</i>	LC	Ouest/R	S/liste	+	*		*			
<i>Phisalixella variabilis</i>	EN	Nord/R	S/liste	+				*		
<i>Pseudoxyrhopus kely</i>	EN	Ouest & S-E/R	S/liste	+	*					
<i>Pseudoxyrhopus quinquelineatus</i>	LC	Madagascar/L	G/liste	+++						*
<i>Thamnosophis lateralis</i>	LC	Madagascar/L	G/liste	3+	*		*			*
<i>Thamnosophis martae</i>	EN	Ouest & Nord/R	S/liste	++						*
<i>Thamnosophis mavotenda</i>	NT	Ouest/R	S/liste	+	*		*			
<i>Thamnosophis stumpffi</i>	VU	N-O/R	S/liste	+++			*			*
Boidae										
<i>Acrantophis dumerili</i>	LC	Centre, C-S, S-O, Sud, S-E/L	G/liste	3+	*					
<i>Acrantophis madagascariensis</i>	LC	Ouest, N-O, Nord, C-N & NE/L	G/liste	3+	*		*	*	*	*
<i>Sanzinia madagascariensis volontary</i>	LC	Madagascar/L	G/liste	3+	*			*		*
Typhlopidae										
<i>Typhlops</i> sp.1 aff. <i>arenarius</i> (<i>arenarius</i>)	NE	Ouest, S-O & S-E/L	G/liste	++	*					
<i>Typhlops decorsei</i>	LC	Ouest & S-E/L	S/liste	++		*				
<i>Typhlops mucronatus</i>	DD	N-O & Nord/L	S/liste	3+				*		
<i>Typhlops</i> sp. 2	NE	Ouest/R	S/liste	+	*					
<i>Typhlops</i> sp.	NE	Nord/R	S/liste	+						*
<i>Ramphotyphlops braminus</i>	NE	Cosmopolite/L	G/liste							*
Crocodylidae										
<i>Crocodylus niloticus</i>	LC	Cosmopolite/L	G/liste	3+	*		*	*		
Reptiles					71	30	46	45	19	47
Amphibiens et Reptiles					92	36	62	56	21	58